

UNIVERSITE DE PAU ET DES PAYS DE L'ADOUR

Ecole Doctorale numéro 211

Sciences Exactes et leurs Applications

THESE

Pour l'obtention du DIPLÔME DE DOCTORAT

Spécialité : physiologie et biologie des organismes et des populations

par

Nils TEICHERT

Variabilité des traits d'histoire de vie chez les Gobiidae (Sicydiinae)
amphidromes de l'île de la Réunion : *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770)
et *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot, 1863)

Thèse dirigée par Philippe GAUDIN

Soutenue publiquement le 16 octobre 2012, devant un jury composé de :

P. BOSC	Ingénieur, directeur ARDA, Etang-Salé	(examineur)
S. DESCLOUX	Ingénieur Environnement, EDF, Le Bourget-du-Lac	(examineur)
E. FEUNTEUN	Professeur, MNHN, Dinard	(rapporteur)
P. GAUDIN	Directeur de Recherche, INRA, Saint Pée-sur-Nivelle	(directeur)
M. LE CORRE	Professeur, Université de la Réunion, Saint-Denis	(examineur)
D. PONTON	Directeur de Recherche, IRD, Banyuls-sur-Mer	(rapporteur)

Ce travail a été réalisé au sein de l'Unité Mixte de Recherche Ecologie
Comportementale et Biologie des Populations de Poissons – INRA UMR 1224 ECOBIOP
et de l'Association Réunionnaise de Développement de l'Aquaculture – ARDA

Variabilité des traits d'histoire de vie chez les Gobiidae (Sicydiinae) amphidromes
de l'île de la Réunion : *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) et
Cotylopus acutipinnis (Guichenot, 1863)

RÉSUMÉ

Les Sicydiinae amphidromes constituent une part importante des peuplements piscicoles insulaires de la région Indo-Pacifique et sont vulnérables à de nombreuses pressions anthropiques (i.e. pêche, dégradation et fragmentation des habitats). La reproduction a lieu en eau douce, puis les jeunes dévalent en mer où ils débutent leur croissance pendant quelques mois avant de coloniser les rivières. L'objectif est d'acquies des connaissances sur les traits de vie de *S. lagocephalus* (cosmopolite) et de *C. acutipinnis* (endémique). Les travaux de terrain démontrent que le choix de l'habitat quotidien est fortement lié aux interactions sociales, alors que l'habitat de fraie montre une forte sélection pour des conditions morphodynamiques favorisant l'oxygénation des œufs. Les mâles sélectionnent des sites de ponte et gardent les œufs. L'étude expérimentale de la survie en eau douce confirme que tous les embryons libres possèdent la capacité à rejoindre la mer. L'analyse des traits de vie marins à partir des otolithes des post-larves révèle des variations saisonnières d'âge et de taille au recrutement, en lien avec la croissance et la température marine. L'examen histologique des ovaires permet de décrire les variations spatiales et temporelles de l'activité de reproduction chez les femelles en rivière et de déterminer la fécondité et la taille de première reproduction. Les variations inter et intra-spécifiques des traits de vie sont comparées en lien avec la répartition géographique des deux espèces. Ces travaux permettent d'identifier des perspectives concrètes dans le domaine de la gestion et de la conservation sur la base des caractéristiques de la stratégie amphidrome.

MOTS CLES : amphidromie · Gobiidae · stratégies d'histoire de vie · sélection d'habitat · habitat de fraie · sélection sexuelle · dévalaison larvaire · histoire de vie marine · dispersion · stratégie de reproduction · variation saisonnière · variation spatiale · gestion

Variability of life history traits of two amphidromous Gobiidae (Sicydiinae) in Reunion Island: *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) and *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot, 1863)

ABSTRACT

Amphidromous Sicydiinae are particularly widespread among fish freshwater assemblages of the Indo-Pacific region and are vulnerable to anthropogenic pressures (i.e. fishery, degradation and fragmentation of habitats). Spawning and hatching happen in freshwater, then offspring drift downstream to the sea where they begin their growth for a few months before recruiting in the rivers. This study aims at acquire knowledge about life traits of *S. lagocephalus* (cosmopolite) and *C. acutipinnis* (endemic). Field sampling shows that the usual habitat choice is related to social interactions, whereas spawning habitat shows a strong selection for morphodynamic conditions which favor eggs oxygenation. Males select spawning sites and care for the eggs. The experimental study of freshwater survival confirms that free embryos survival and swimming capacities are enough to drift to the ocean. Marine life history analysis, based on post-larvae otoliths examination, reveals a seasonal variation of both age and size-at-recruitment related to the larval growth rate and the sea temperature. Histological examination of ovaries is used to describe the spatial and temporal variation of reproductive activity of mature females in the rivers, and to determine fecundity and size at first reproduction. Inter and intra-specific variations of life history traits are compared in relation to the respective geographical distribution of both species. This study identifies concrete prospects for management and conservation based on the features of amphidromous life history strategy.

KEY WORDS: amphidromy · Sicydiinae · life-history strategies · habitat selection · spawning habitat · mating system · larval drift · marine life-history · dispersion · reproductive strategy · seasonal variation · spatial variation · management

REMERCIEMENTS

Ce travail est le résultat de trois années de recherche et du concours de nombreuses personnes. Je tiens à les remercier chaleureusement pour leur collaboration, leur confiance et leur soutien.

Je remercie **Philippe Gaudin** pour l'encadrement attentif dont il a fait preuve à mon égard. Il a su me guider au cours de cette thèse en me donnant de nombreux conseils avisés et me former aux métiers de la recherche. Je remercie **Pierre BOSC**, pour m'avoir accueilli dans les locaux de l'ARDA, pour ses conseils, et surtout pour l'énergie qu'il a dépensé afin que cette thèse se réalise dans les meilleures conditions. Je dois beaucoup à **Pierre Valade** qui m'a fait confiance depuis le début de ce projet. Heureusement que sa porte était toujours ouverte pour venir boire un café, échanger, et discuter après une longue journée. Je le remercie pour sa disponibilité sans faille, ses conseils éclairés et ses encouragements. Je suis très reconnaissant à **Henri Grondin** et **Marine Richarson** pour leur aide sur le terrain et en laboratoire, ainsi que leur bonne humeur. Je remercie les agents du **Parc National** de La Réunion et de la **Fédération de Pêche** de La Réunion pour leur aide et leur motivation sur le terrain.

Je tiens à exprimer ma gratitude à **Jacques Labonne** pour son aide et ses précieux conseils en modélisation statistique, **Alexis Fostier** pour ses précieux conseils en biologie et physiologie de la reproduction, **Philippe Keith** et **Céline Ellien** pour leurs conseils et les discussions sur la biologie et l'écologie des gobies amphidromes.

Je remercie sincèrement **Eric Feunteun** et **Dominique Ponton** qui ont accepté d'évaluer ce travail, ainsi que l'ensemble des membres du jury.

Je remercie toute l'équipe de l'ARDA pour m'avoir accueilli pendant plus de deux ans. J'ai beaucoup appris et partagé d'excellents moments à l'Etang-Salé.

Je remercie toute l'équipe de l'UMR **ECOBIOPI** avec qui j'ai passé les derniers mois de la thèse et qui m'ont également apporté de nombreux conseils.

Je remercie chaleureusement toute ma famille et mes amis qui m'ont entouré pendant cette thèse. Mes parents m'ont toujours encouragé et soutenu, ainsi que mon frère et ma sœur. Je renvoie la brique à mon cousin en le remerciant pour tous les bons moments passés ensemble. Merci à mes amis qui m'ont permis de décompresser pendant ces trois années. Chapeau à Juliette qui m'a soutenu et supporté pendant toute la durée de cette thèse.

Merci aux nombreuses personnes qui ne sont pas citées ici, mais qui ont contribué activement à la réalisation de ce travail.

Cette thèse a reçu le soutien financier de La Région Réunion (Avenue René Cassin, BP 7190, 97 719 Saint-Denis, cedex 9), de l'Union Européenne (Fonds Social Européens), d'Electricité De France (22-30 avenue de Wagram, 75 382 Paris, Cedex 8), de L'office local de l'eau Réunion (49 rue Mazagran, 97 400 St-Denis), et du Parc National de La Réunion (112 rue Sainte Marie, 97 400 St-Denis).

Table des matières

INTRODUCTION	9
1. Les stratégies d’histoire de vie	9
2. L’histoire de vie amphidrome	11
3. Les Sicydiinae amphidromes de la Réunion.....	17
4. Objectifs et organisation de la thèse.....	20
Chapitre I. MATERIELS ET METHODES.....	23
1. Contexte géographique et sites d’étude	23
2. Méthodes d’échantillonnage.....	28
3. Description et sélection de l’habitat	36
4. Etude des pontes et des embryons libres.....	40
5. Etude des traits de vie au recrutement	43
6. Etude et analyse de la reproduction	48
7. Bilan des échantillonnages et des données utilisées.....	56
Chapitre II. LE CHOIX ET L’HABITAT	59
1. Etude de l’habitat quotidien chez <i>S. lagocephalus</i> et <i>C. acutipinnis</i>	61
2. Etude de l’habitat de reproduction chez <i>S. lagocephalus</i>	70
3. Appariement et garde des nids chez <i>S. lagocephalus</i>	80
4. Discussion	89
Chapitre III. DISPERSION LARVAIRE ET RECRUTEMENT	93
1. Survie des embryons libres en eau douce.....	95
2. Traits d’histoire larvaires et recrutement.....	102
3. La dispersion, une histoire ‘ 2 ’ temps	120
Chapitre IV. STRATEGIE DE REPRODUCTION	125
1. Introduction	125
2. Matériels et méthodes.....	127
3. Stratégie de reproduction.....	131
4. Discussion	153
DISCUSSION GENERALE	157
1. L’histoire de vie amphidrome, une stratégie opportuniste.....	157
2. L’endémique et le cosmopolite.....	161
3. Gestion – Conservation – Perspectives.....	163
REFERENCES.....	167

Table des annexes

ANNEXE A.....	192
Réductions de déviance associées aux variables environnementales pour les analyses GLMs des deux stades de développement de <i>Sicyopterus lagocephalus</i> (SIC) et <i>Cotylopus acutipinnis</i> (COA).	
ANNEXE B.....	194
Tests de réduction de déviance résiduelle des analyses GLMs de l'étude de la sélection d'habitat de reproduction chez <i>Sicyopterus lagocephalus</i> .	
ANNEXE C.....	195
Bilan des publications scientifiques.	
ANNEXE D.....	196
Habitat selection in <i>Sicyopterus lagocephalus</i> and <i>Cotylopus acutipinnis</i> , amphidromous Gobiidae of Reunion Island.	
ANNEXE E.....	215
Spawning habitat selection of an Indo-Pacific amphidromous Gobiidae: <i>Sicyopterus lagocephalus</i> (Pallas, 1770) on Reunion Island.	
ANNEXE F.....	237
Breeding pattern and nest guarding in <i>Sicyopterus lagocephalus</i> , a widespread amphidromous Gobiidae.	
ANNEXE G.....	258
Marine life-history, environmental variations and recruitment competency in amphidromous Gobiidae: Case of <i>Sicyopterus lagocephalus</i> (Pallas, 1767).	
ANNEXE H.....	282
Spawning pattern and female reproductive strategy of the widespread amphidromous goby, <i>Sicyopterus lagocephalus</i> (Gobiidae, Sicydiinae) in Reunion Island.	
ANNEXE I.....	315
Freshwater survival and swimming abilities of free-embryos in of two amphidromous Gobies: <i>Sicyopterus lagocephalus</i> and <i>Cotylopus acutipinnis</i> .	
ANNEXE J.....	330
Reproduction and marine life history of an endemic amphidromous gobiid fish of Reunion Island.	

INTRODUCTION

1. Les stratégies d'histoire de vie

La théorie d'histoire de vie est un cadre théorique visant à une meilleure compréhension de la diversité du monde vivant et des mécanismes évolutifs sous-jacents. Les stratégies adaptatives sont des associations de traits d'histoire de vie mis en place par « le jeu de la sélection naturelle » et qui résultent de compromis évolutifs (ou « *trade off* ») conduisant à maximiser la valeur sélective (ou « *fitness* ») des individus (Roff 1992, Stearns 1992). Les conditions environnementales, comme la quantité de ressources ou la compétition entre individus, limitent la quantité d'énergie allouée à chaque activité biologique et empêchent une optimisation des traits d'histoire de vie indépendamment les uns des autres (Stearns 1992). Par exemple, la quantité d'énergie allouée à l'activité de reproduction, n'est plus disponible pour d'autres fonctions telles que la survie ou la croissance somatique. L'histoire de vie d'un individu résulte donc de l'interaction entre l'ensemble des traits de vie ou traits démographiques de l'individu, en lien avec les pressions évolutives exercées par le milieu (Barbault 1984).

Des modèles ont été développés pour mieux comprendre l'évolution et la diversité des stratégies du monde vivant. MacArthur & Wilson (1967) ont introduit les termes de « sélection-K » pour les espèces qui ont évolué en condition « densité-dépendantes », et de « sélection-r » pour celles qui ont évolué en condition « densité-indépendantes », favorisant un fort taux de croissance (r). Pianka (1970) a ensuite repris ce concept en déclinant les stratégies de reproduction des espèces vivantes selon ce continuum. **Les stratégies K** sont caractéristiques des espèces évoluant dans un cadre environnemental relativement constant et prévisible. Les pressions de sélection conduisent alors à favoriser des espèces qui maximisent leur investissement dans la survie des jeunes (croissance faible, maturation tardive, faible fécondité, progéniture de grande taille, soins parentaux, longue espérance de vie). À l'opposé **les stratégies r** caractérisent des espèces vivant dans des milieux instables et imprévisibles. Ces dernières produisent généralement un grand nombre de descendants qui ont une probabilité relativement faible de survivre jusqu'à l'âge adulte. Le continuum r-K est l'un des premiers modèles visant à décrire les stratégies d'histoire de vie. Cependant, il est apparu trop restrictif dans certains cas pour prendre en compte toute la diversité des histoires de vie et des pressions de sélection (Stearns 1992, Winemiller 1992, Reznick et al. 2002).

Sur la base de données empiriques, Winemiller (1989, 1992) propose un modèle tridimensionnel d'évolution des stratégies d'histoire de vie chez les poissons, pour expliquer les réponses adaptatives aux fluctuations de l'environnement et par rapport à la durée de génération. Trois stratégies extrêmes sont définies, reposant principalement sur l'âge à la maturité, le taux de survie des jeunes et la fécondité (Figure 1) (Winemiller

& Rose 1992, 1995, Winemiller 2005). **La stratégie d'équilibre** est souvent observée dans des milieux stables, et s'apparente aux stratégies K, décrites par Pianka (1970). Les espèces optimisent la survie des jeunes en investissant dans la production de gros œufs et dans la pratique de soins parentaux. La maturité est atteinte à des tailles petites ou moyennes, et la fécondité est faible, mais les femelles réalisent plusieurs pontes dans la saison. **La stratégie périodique** est observée dans des milieux où la variabilité saisonnière et spatiale est relativement prévisible. La reproduction est synchronisée lorsque les conditions de l'environnement sont les plus favorables à la survie des jeunes. La maturité est retardée, et la grande taille des adultes leur permet d'accroître le nombre d'œufs produits qui sont généralement de petite taille. Le temps de génération est donc long et l'investissement dans la progéniture est faible. Ce type d'histoire de vie reprend en partie des caractéristiques des stratégies r. Enfin, **la stratégie opportuniste** est généralement observée dans des conditions environnementales peu prévisibles et soumises à des perturbations chroniques. Les espèces possèdent des temps de génération courts, la reproduction est donc précoce mais associée à un effort élevé. Bien que les adultes soient de petites tailles, ils produisent de multiples lots de petits œufs, durant une période prolongée. Ces histoires de vie se rapprochent de la stratégie r. Les stratégies opportunistes sont adaptées à la colonisation des habitats instables et temporaires, grâce à un temps de génération court (Winemiller & Rose 1992).

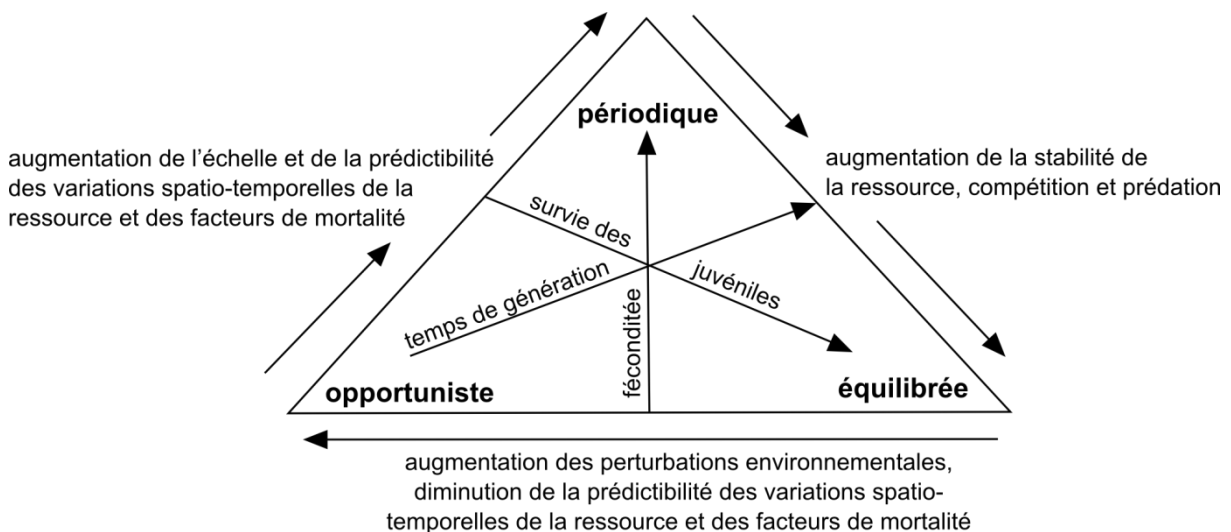


Figure 1 : Modèle tridimensionnel illustrant les stratégies d'histoire de vie sélectionnées en fonction des gradients environnementaux, sur la base de l'optimisation des paramètres démographiques de temps de génération, de survie des juvéniles, et de fécondité (d'après Winemiller 2005).

Cette approche tridimensionnelle des stratégies d'histoire de vie permet d'approcher les principaux paramètres régulant la démographie des populations. D'autres études empiriques intégrant un grand nombre de traits d'histoire de vie liés à la reproduction ont été développées pour les poissons d'eau douce (e.g. Teletchea et al. 2007, 2009). Teletchea & Fontaine (2010) ont développé une classification des stratégies d'histoire de vie des jeunes stades basée sur l'investissement dans la

progéniture et les périodes de reproduction, avec pour objectif de faciliter la domestication d'espèces piscicoles. De même, la connaissance des stratégies d'histoire de vie des poissons est un moyen pour contribuer à la mise en place de mesure de gestion, et permet d'évaluer des modèles démographiques (Winemiller 2005). Ce cadre contribue à identifier les stades de développement les plus vulnérables aux variations de conditions environnementales, et à caractériser l'importance des phénomènes de densité-dépendance dans la régulation des populations naturelles. Enfin, il s'agit d'un cadre permettant de comprendre les mécanismes favorisant la résilience des populations face aux perturbations de leur environnement.

2. L'histoire de vie amphidrome

La théorie d'histoire de vie est un cadre assez large pour permettre d'appréhender les relations entre les traits démographiques, écologiques, éthologiques et physiologiques d'une population et les caractéristiques de son environnement. La composante comportementale de l'histoire de vie et les stratégies d'utilisation de l'habitat sont des éléments essentiels pour affiner la compréhension des processus démographiques.

Les stratégies de migration peuvent être considérées comme une réponse adaptative permettant d'optimiser l'exploitation de l'hétérogénéité spatiale de l'environnement (Dingle 1996). Le déplacement d'un individu ou d'une population vers des zones plus propices à la reproduction ou plus riches en ressources contribue à maximiser la *fitness* des individus à condition que les bénéfices associés surpassent les coûts entraînés par le déplacement (Dodson 1997, Metcalfe et al. 2002, Hinch et al. 2006). Ainsi, la migration peut être sélectionnée si l'exploitation de plusieurs habitats compense les dépenses d'énergie et les risques stochastiques liés au déplacement, en augmentant la survie et/ou le succès reproducteur des individus (Jonsson & Jonsson 1993). Chez de nombreuses espèces de poissons, les adultes migrent sur un lieu propre à la reproduction. Dans le cas de telles migrations, les bénéfices peuvent être soit directs, en avantageant les géniteurs (e.g. abondance en nourriture, diminution du risque de prédation), soit indirects en avantageant la survie des jeunes (e.g. conditions favorables à la survie et au développement) (Jørgensen et al. 2008). L'exploitation successive de plusieurs habitats en fonction du stade ontogénique peut également contribuer à limiter la compétition intraspécifique (Metcalfe et al. 2002) et à optimiser l'utilisation de la diversité fonctionnelle de chaque habitat en fonction des exigences du développement. La variabilité spatiaux-temporels des paramètres physico-chimiques, biologiques et écologiques des habitats aquatiques est donc un élément essentiel à la compréhension des phénomènes de migration chez les poissons. La diadromie est un modèle extrême dans la mise à profit de l'hétérogénéité des habitats car elle implique la transition entre deux milieux très différents : l'eau douce et le milieu marin.

2.1. Entre la mer et l'eau douce

La **diadromie** désigne les espèces aquatiques qui réalisent une migration alternativement entre l'eau douce et le milieu marin (Myers 1949, McDowall 1988, 1997, 2008). La migration intervient à une étape précise de l'histoire de vie et elle est accompagnée de modifications physiologiques. Elle est souvent obligatoire et la majeure partie de la population la réalise. Comme elle fait partie intégrante du cycle de vie, elle implique deux étapes de migration dans un sens opposé : de la mer vers l'eau douce et inversement. Trois catégories ont été initialement proposées par Myers (1949) et reprises par McDowall pour décrire les patrons de migration entre l'eau douce et le milieu marin (1988, 1997) (Figure 2).

- **La catadromie** désigne les espèces qui se nourrissent et grandissent en eau douce, puis rejoignent la mer au stade adulte afin de se reproduire.
- **L'anadromie** désigne les espèces qui réalisent la plus grande partie de leur croissance en mer, puis rejoignent l'eau douce afin de se reproduire.
- **L'amphidromie** désigne les espèces qui réalisent une migration jusqu'à la mer peu de temps après l'éclosion (quelques jours maximum) où ils réalisent une première phase de croissance, puis retournent en eau douce au stade de post-larves pour se métamorphoser en juvéniles. La croissance somatique se poursuit en eau douce, suivie de la maturation sexuelle et de la reproduction.

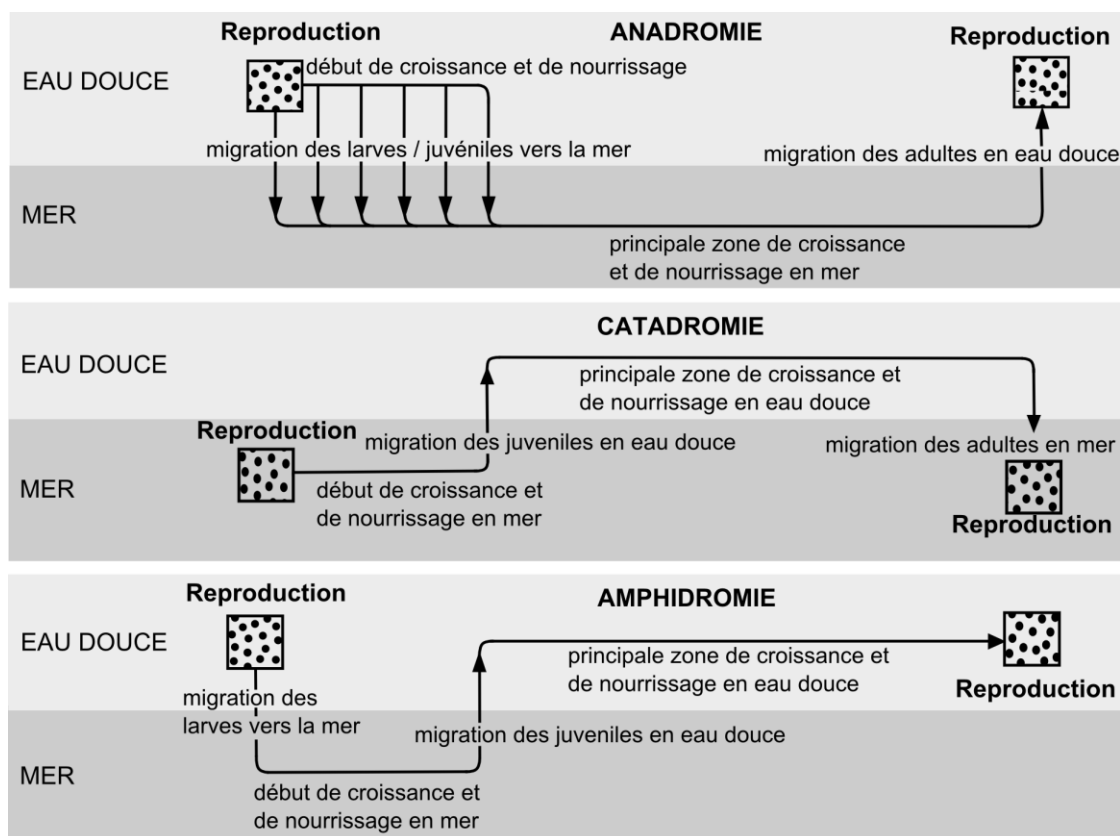


Figure 2 : Description des différentes formes de diadromie (d'après McDowall 1997).

L'amphidromie fait l'objet de nombreuses controverses (ou incompréhensions) quant à son niveau de classification (McDowall 1997, 2004, 2007, 2009). Certains auteurs considèrent que les divergences de stratégie avec l'anadromie sont trop fines, et classent l'amphidromie comme un stade transitoire, ou encore comme une forme d'anadromie (Gross 1987, Gross et al. 1988, Bell 1999, 2009, Dodson et al. 2009). Les deux histoires de vie diffèrent principalement par le stade de retour en eau douce, c'est pourquoi Bell (2009) propose d'employer le terme « anadromie à retour juvénile¹ ». À l'inverse, McDowall (1997, 2004, 2007) souligne les divergences fonctionnelles et stratégiques entre un retour en eau douce au stade adulte ou au stade juvénile, et considère l'amphidromie comme une catégorie diadrome à part entière. Cependant, la singularité de l'histoire de vie amphidrome a des implications suffisamment importantes pour la gestion des populations pour justifier une appellation propre, même s'il s'avérerait plus parcimonieux de la considérer comme une forme d'anadromie. Nous considérerons donc l'amphidromie comme une stratégie offrant certains avantages adaptatifs en contexte insulaire, mais nous ne discuterons pas de ses origines et de ses évolutions possibles (Gross 1987, Gross et al. 1988, McDowall 1997, 2004, 2010, Dodson et al. 2009).

2.2. Le cycle de vie amphidrome

L'amphidromie regroupe $\approx 27\%$ des espèces diadromes (McDowall 1988) avec plus d'une soixantaine d'espèces de poissons réparties au sein de plusieurs familles (Galaxiidae, Cottidae, Gobiidae... ; McDowall 1992, 2004, 2007) mais également quelques genres de crustacés et de gastéropodes (McDowall 1988, 2004). Elle est particulièrement répandue chez les gobies (Gobioidei) qui représentent une part significative de la diversité ichthyologique des milieux Indo-Pacifiques, avec notamment un fort taux d'endémisme (Keith 2003, Lord & Keith 2006, Lord & Keith 2008, Keith & Lord 2009, Lord 2009).

Les gobies amphidromes ont un cycle de vie singulier et complexe (Figure 3). Les adultes vivent et se reproduisent en eau douce (McDowall 1988, 1992, 2004, 2007). La stratégie de reproduction reste méconnue chez de nombreuses espèces : quelques-unes sont semelpares mais la majorité possède un cycle annuel de reproduction (Manacop 1953, Delacroix 1987, Ha & Kinzie 1996, Keith 2003, Yamasaki et al. 2011, Iida et al. 2011, 2012), et peuvent réaliser plusieurs épisodes reproductifs au cours d'une même saison (Manacop 1953, Shimizu et al. 2005, 2008, Tamada & Iwata 2005). Les femelles pondent généralement leurs œufs sous forme de grappes cohésives déposées sur divers supports, comme des galets ou des végétaux (Manacop 1953, Delacroix & Champeau 1992, Daoulas et al. 1993, Fitzsimons et al. 1993, Bell 1994, Keith 2003, Yamasaki & Tachihara 2006). À l'éclosion, les larves ou les embryons libres (suivant les taxons) sont transportés par les courants fluviaux, et émigrent en mer sans se nourrir en eau douce (Delacroix 1987, Bell 1994, Bell & Brown 1995, Iguchi & Mizuno 1999). Les larves

¹ En anglais : « juvenile-return anadromy ».

marines poursuivent alors une phase de croissance pélagique pendant quelques semaines à plusieurs mois, puis recrutent au stade de post-larve (15 à 50 mm de longueur) dans les hydrosystèmes dulcicoles (e.g. Radtke et al. 1988, 2001, Bell et al. 1995, Hoareau et al. 2007a, Maeda et al. 2007, Shen & Tzeng 2008, Iida et al. 2008, Lord et al. 2009, Taillebois et al. 2012). Suite au recrutement, les post-larves se métamorphosent en juvéniles (Taillebois et al. 2011) qui colonisent progressivement les bassins versants afin de trouver des habitats trophiques et/ou de reproduction (McDowall 1998, Keith et al. 2008, Bell 2009). Les juvéniles ont tendance à occuper prioritairement les niches libres en aval, puis à coloniser progressivement les parties amont. Ainsi, chez plusieurs espèces, la structure d'âge et de taille des populations évolue sur le gradient longitudinal, avec en amont des poissons matures de grande taille et en aval une plus grande diversité avec une proportion importante de juvéniles (McDowall 1998, 2008, Yuma et al. 2000, Tamada 2008). Les gobies amphidromes présentent généralement de fortes capacités de franchissement, et spécialement la sous-famille de Sicydiinae qui possède des nageoires pelviennes modifiées et transformées en une ventouse (Balon & Bruton 1994, Radtke & Kinzie 1996, Voegtle et al. 2002, Blob et al. 2006, Keith et al. 2008). Ce caractère contribue à expliquer la présence des Sicydiinae sur les parties amont des cours d'eau, notamment au-dessus des chutes d'eau et des cascades (Radtke & Kinzie 1996, Voegtle et al. 2002, Blob et al. 2006, Schoenfuss & Blob 2007).

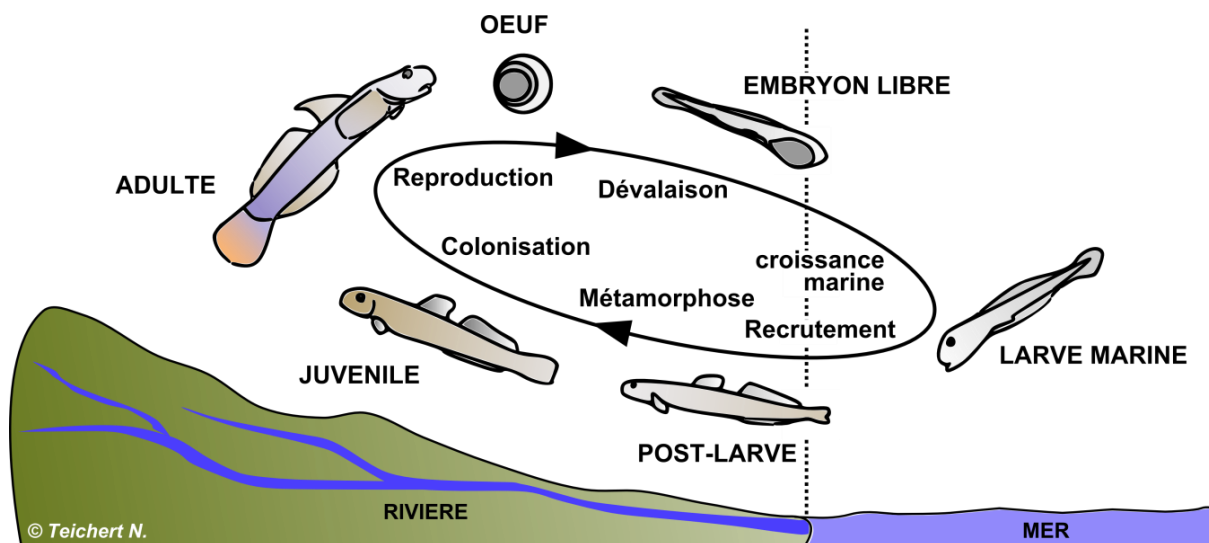


Figure 3 : Exemple du cycle de vie d'un Sicydiinae amphidrome.

2.3. La stratégie amphidrome

La singularité de l'histoire de vie amphidrome, ainsi que les particularités morphologiques et fonctionnelles, peuvent apparaître comme des avantages adaptatifs en réponse aux conditions environnementales rencontrées par ces espèces. Leur stratégie d'histoire de vie est répandue dans les régions insulaires tropicales et subtropicales (Keith 2003, McDowall 2004, 2010, Keith et al. 2011), mais elle s'étend également dans quelques régions tempérées, de la Nouvelle-Zélande au Japon (McDowall 1988, 2004,

2007). Ce cadre de répartition s'explique, en partie, par la capacité de dispersion marine des larves, qui facilite l'occupation des nouveaux habitats disponibles (McDowall 2004, 2007). Il est possible d'observer un contraste entre la répartition et l'abondance des espèces diadromes et non-diadromes sur des zones nouvellement colonisées à la suite de grandes perturbations telles que les glaciations ou les éruptions volcaniques (McDowall 1996). Cette observation souligne le rôle prépondérant que peut jouer ce type de stratégie lors des colonisations primaires suivant l'ouverture de nouveaux milieux tels que les archipels Indopacifiques (McDowall 2004, 2007). De plus, les habitats insulaires tropicaux et subtropicaux présentent fréquemment un caractère instable à travers des régimes hydrologiques extrêmes pouvant conduire à des extinctions locales (Keith 2003, McDowall 2010). Les fortes capacités de dispersion inhérentes à la stratégie amphidrome favoriseraient une re-colonisation régulière de ces systèmes (McDowall 2007, 2008, 2010).

McDowall (2010) décrit l'amphidromie comme une migration « trophique » qui permet une phase de croissance significative en rivière avant de se reproduire. Il souligne le caractère adaptatif des régimes alimentaires des espèces amphidromes (généralement herbivores ou insectivores) en fonction des ressources disponibles limitées, typiques des petits cours d'eau insulaires. L'exploitation de ces hydrosystèmes particuliers peut également permettre de limiter la pression de prédation sur le stade adulte car la diversité spécifique en prédateurs est faible dans les cours d'eau insulaires (McDowall 2007). Dodson et al. (2009) proposent que le milieu d'eau douce offre des avantages pour se reproduire en limitant la prédation sur les œufs et les larves, et donc maximise la survie des jeunes. De plus, l'immigration en mer des jeunes stades, immédiatement après l'éclosion, permet aux larves de profiter de la richesse des ressources planctoniques du milieu marin (McDowall 2010) et de limiter la compétition entre les stades de développement (Dodson 1997). Hicks (2012) suggère que, tant que le milieu marin est proche, la stratégie amphidrome permet de limiter la quantité d'énergie allouée à chaque œuf, et donc de maximiser le nombre de petits œufs produits. Sur cet aspect, les histoires de vie ontogénique des espèces amphidromes et des espèces marines récifales sont analogues, avec un développement de type « indirect » qui regroupe les espèces produisant de petits œufs avec peu de réserves vitellines (Balon 1985, 1999). Après la résorption des réserves vitellines au stade embryonnaire, la poursuite de l'ontogénie nécessite un apport de nourriture exogène rendu possible par une phase larvaire. Les larves utilisent généralement un habitat différent de celui des adultes, en évoluant à l'intérieur de la « soupe » planctonique (Balon 1999). Puis, la transition entre les périodes larvaires et juvéniles est marquée par une métamorphose qui accompagne la mise en place des structures définitives des adultes (Balon 1985).

Chaque phase d'histoire de vie et de migration nécessite de faire face à un certain nombre de besoins écologiques tels que l'accumulation d'énergie pour la croissance et la reproduction ainsi que de limiter la prédation (Hinch et al. 2006). Comme pour toutes les stratégies des espèces migratrices, le déplacement des individus induit des coûts et des risques pour la survie des individus (McDowall 2007, 2010). McDowall (2010)

relève six risques majeurs dans le cycle amphidrome : le coût énergétique des déplacements, l'incapacité à recruter en rivière en raison de la dispersion hasardeuse dans les courants marins, le coût de la mise en place des mécanismes d'osmorégulation dans les deux milieux, la capacité à y trouver et occuper un habitat favorable, la capacité à y trouver de la nourriture adaptée, et enfin le risque de prédation pendant les migrations. Ces différents points constituent des pressions de sélection exercées sur les individus, et sont susceptibles d'influencer les traits d'histoire de vie des espèces amphidromes. En termes de gestion des populations, ces pressions interviennent généralement à des étapes clés du cycle de vie influant sur la démographie des populations, car associées à un fort taux de mortalité. L'anthropisation des milieux aquatiques est susceptible d'accroître ces pressions et d'affecter le fonctionnement et la stabilité des populations.

2.4. Les pressions anthropiques

Une pression commune à l'ensemble des espèces diadromes est la présence d'obstacles sur le parcours de migration, entraînant une fragmentation des habitats disponibles (e.g. McDowall 1995, Fièvet et al. 2001, Jenkins et al. 2009, Rolls 2011). L'accomplissement du cycle de migration amphidrome implique qu'un maximum d'embryons libres nouvellement éclos arrive à rejoindre la mer pour effectuer leur phase de croissance marine (McDowall 2009). Survenant à un stade vulnérable de l'histoire de vie, cette étape de dévalaison est souvent associée à une forte mortalité, qui peut être amplifiée par l'anthropisation des cours d'eau (McRae 2007, Lord 2009, Valade et al. 2009). Quelques mois plus tard, le succès de la transition du milieu marin vers l'eau douce au retour des post-larves repose notamment sur la conservation de l'intégrité des habitats du milieu côtier pour réaliser la métamorphose (Keith et al. 2008). La modification des conditions physiques et chimiques des habitats dulcicoles et marins peut affecter l'installation et la survie des individus dans les différents milieux (McDowall 2010). Par exemple, Lord & Keith (2008) soulignent l'impact de la pollution et des exploitations minières en Nouvelle-Calédonie, alors que Jenkins et al. (2009) relèvent l'impact de la déforestation, des pratiques agricoles et de l'introduction d'espèces exotiques sur la faune piscicole indigène des îles Fiji. À ces pressions exercées sur le milieu s'ajoute, dans de nombreuses localités, des pressions directes sur les individus : les pêcheries de « goby-fry¹ » (Bell 1999). Le recrutement des post-larves est généralement influencé par le cycle lunaire ; il est donc généralement synchronisé sur de courtes périodes, avec des remontées en masse (Delacroix 1987, Hoareau 2005, Bell 2009). Cette profusion périodique de post-larves au niveau des embouchures constitue une ressource exploitée par des pêcheries traditionnelles (Aboussouan 1969, Blanco 1956, Delacroix & Champeau 1992, Bell 1999, Hoareau 2005). Bien que les post-larves soient de petites tailles (\approx 15-35 mm), les captures annuelles peuvent atteindre plusieurs tonnes dans certaines zones, comme par exemple à l'île de la Réunion (Aboussouan 1969, Delacroix & Champeau 1992).

¹ Dénomination courante des post-larves de Sicydiinae exploitées par les pêcheries (Bell 1999).

3. Les Sicydiinae amphidromes de la Réunion

Dans le sud-ouest de l'Océan Indien, l'archipel des Mascareignes regroupe trois îles d'origine volcanique : la Réunion, Maurice, et Rodrigues. Le peuplement piscicole indigène des cours d'eau est exclusivement composé d'espèces tolérantes à des variations de salinité, parmi lesquelles une majorité d'espèces diadromes (Keith et al. 1999, 2006). À la Réunion, deux espèces de Gobiidae (Sicydiinae) amphidromes dominent les peuplements piscicoles : *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas 1767) et *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot 1863). Ces deux espèces qui sont au centre de cette étude, présentent un intérêt économique et une valeur patrimoniale importante sur l'île de la Réunion, où les larves sont pêchées massivement à un stade critique de leur développement (Aboussouan 1969, Delacroix 1987, Hoareau 2005).

- *Sicyopterus lagocephalus*

S. lagocephalus est l'espèce la plus récente du genre (Keith et al. 2005a), elle est largement distribuée dans toute la région Indopacifique ; on la retrouve de l'ouest de l'océan Indien (Archipel des Comores et des Mascareignes) jusqu'en Indonésie et dans l'est de l'océan Pacifique (Micronésie, Nouvelle-Calédonie, Polynésie française), en passant par le Japon et le nord-est de l'Australie (Watson et al. 2000, Keith et al. 2005a, 2011, Lord et al. *in press*). Une structuration génétique est observée entre les populations de la zone centrale du Pacifique, de la Polynésie française et de l'océan Indien, suggérant l'existence de barrières physiques à la dispersion marine (Lord et al. *in press*). Cependant, la population de la Réunion et, à plus large échelle celle des Mascareignes, présente une apparente homogénéité génétique qui suggère un brassage des larves dans un pool marin commun (Berrebi et al. 2005, Hoareau et al. 2007b, Lord et al. *in press*).

Les adultes de *S. lagocephalus* peuvent atteindre 13 cm. Ils vivent et se reproduisent en eau douce. Ils sont benthiques et se nourrissent exclusivement du film périphytique constitué des micro-algues qui recouvrent le substrat (Bielsa et al. 2003). On les retrouve sur l'ensemble des bassins versants de l'île de la Réunion, jusque sur le cours supérieur des rivières (Delacroix 1987, Balon & Bruton 1994, Hoareau 2005, Richarson et al. 2008). Le dimorphisme sexuel est marqué, avec des femelles de couleur brune pouvant présenter des bandes transversales plus claires, alors que les mâles ont des couleurs plus vives : bleu-vert sur les flancs (Figure 4) et une caudale arrondie tendant sur le rouge vif en période de reproduction (Keith et al. 1999, 2006). La saison de reproduction coïncide avec les fortes chaleurs de l'été austral, mais s'étend sur une plus longue période sur le cours inférieur des rivières (Valade 2001). Les femelles pondent un grand nombre de petits œufs (12 600 à 107 300, selon la taille de la femelle) sous les galets ou les blocs présents sur le lit de la rivière (Delacroix 1987, Delacroix & Champeau 1992).



Figure 4 : Photographie d'un *Sicyopterus lagocephalus* mâle.

À l'éclosion, les embryons libres (stade L1) dévalent jusqu'à la mer en réalisant une nage verticale qui leur permet de se maintenir dans la colonne d'eau (Keith et al. 2008, Valade et al. 2009). L'arrivée dans le milieu salin permet la poursuite de l'ontogénèse en larve pélagique (Valade et al. 2009, Ellien et al. 2011) et les premières prises de nourritures exogènes (Balon 1999). La phase larvaire pélagique (L2) correspond à une phase de croissance somatique de durée variable (Keith et al. 2008). L'initiation des transformations des larves pélagiques en post-larves (PL0) débute en mer avec la mise en place des transformations nécessaires au recrutement, comme la ventouse. Au recrutement, l'âge des post-larves varie entre 96 et 293 jours, pour une taille comprise entre 26,5 et 37 mm (Hoareau et al. 2007a, Lord et al. 2010, Chapitre III). Le recrutement en rivière est synchronisé avec le cycle lunaire, avec des remontées plus massives durant les jours précédant la nouvelle lune (Delacroix 1987, Keith et al. 1999, Hoareau 2005). Les individus développent leurs capacités d'osmorégulation dans les 48 heures qui suivent le recrutement (stade PL1) et débutent la colonisation du cours d'eau (Keith et al. 2008). Entre 2 et 14 jours, les post-larves (PL2) commencent à se pigmenter, la bouche migre en position inférieure et les nageoires pectorales ont fini de se transformer (Taillebois et al. 2011). Au stade juvénile (J1, puis J2) les individus acquièrent les caractéristiques morphologiques définitives des adultes, en terme de transformation crânienne, de pigmentation et de reprise de la croissance somatique.

- *Cotylopus acutipinnis*

C. acutipinnis est une espèce endémique de l'île de la Réunion et de l'île Maurice (Keith et al. 2005b, 2011). Cependant, elle est moins abondante que *S. lagocephalus* dans les cours d'eau de la Réunion (Richardson et al. 2008). Le cycle de vie de *C. acutipinnis* n'a pas fait l'objet d'une description aussi détaillée que *S. lagocephalus*, en raison du nombre limité d'études portant sur cette espèce (Watson 1995, Keith et al. 2005b, Hoareau et al. 2007a, Henaff 2008, Teichert et al. 2012). Les adultes peuvent atteindre 14 cm. Le corps est de couleur brune, avec de nombreux liserés verticaux de couleur plus claire sur les écailles du flanc et du dos (Keith et al. 2006). Il existe un dimorphisme sexuel de couleur

en période de reproduction, avec des mâles qui prennent une couleur jaune sur la nageoire dorsale et la moitié postérieure du corps (Figure 5). En dehors de cette période, il est difficile à différencier les deux sexes, bien que les mâles aient un aspect plus élancé et une papille uro-génitale plus fine que les femelles. Ils se nourrissent principalement du periphyton qui recouvre les galets, mais semblent plus opportunistes que *S. lagocephalus*, en se nourrissant également d'invertébrés. Ils ont un cycle amphidrome (Hoareau et al. 2007a). La reproduction à lieu en eau douce vraisemblablement sur plusieurs mois de l'année en période chaude, et les larves passent entre 58 et 164 jours en mer avant de retourner en rivière à une taille comprise entre 17 et 23 mm. (Hoareau et al. 2007a, Henaff 2008, Teichert et al. 2012).



Figure 5 : Photographie d'un *Cotylopus acutipinnis* mâle.

- *Gestion et conservation*

Concernant *S. lagocephalus*, Lord (2009) souligne l'importance d'une gestion intégrée localement pour la région des îles de l'ouest de l'océan Indien, car la majorité du recrutement est vraisemblablement composé de post-larves d'origine autochtone. Le caractère endémique de *C. acutipinnis* confère à cette espèce une valeur patrimoniale, et nécessite une gestion à l'échelle de l'aire de répartition. Le cycle de vie complexe de ces deux espèces les rend particulièrement vulnérables aux nombreuses pressions anthropiques pesant sur les milieux aquatiques de l'île de la Réunion (e.g. pêche, pollution, dégradation de l'habitat, fragmentation des milieux). Sur l'île, les post-larves sont localement appelées les « bichiques » et représentent une source de revenus pour de nombreux pêcheurs (Delacroix 1987, Hoareau 2005). Les captures se composent principalement de post-larves de *S. lagocephalus*, alors que les post-larves de *C. acutipinnis* sont moins abondantes et représentent généralement des prises accessoires. L'acquisition de connaissances sur l'écologie et la dynamique des populations est indispensable pour répondre à la volonté de gestion et de conservation de ces espèces à forte valeur patrimoniale.

4. Objectifs et organisation de la thèse

Le développement de mesures de gestion et de conservation requiert une approche pluridisciplinaire. Il est nécessaire de définir une échelle géographique de gestion et des moyens à mettre en place pour restaurer des conditions environnementales favorables à l'occupation des habitats par les populations amphidromes. **L'objectif de la thèse est d'acquérir des connaissances fondamentales sur les traits d'histoire de vie de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis*** afin de contribuer au développement de modèles de fonctionnement des populations. Elle participe à identifier des perspectives concrètes dans le domaine de la gestion et de la conservation, notamment à travers l'étude des préférences d'habitat. De plus, elle contribue à identifier les stades de vie les plus vulnérables et à proposer des mesures de gestion en lien avec la stratégie d'histoire de vie des populations.

Le mémoire de thèse se présente sous forme d'un document rédigé en français ; la publication acceptée, celles soumises et en préparation sont jointes en annexe (ANNEXE C). Le choix de cette présentation repose sur une volonté personnelle d'évoluer dans un cadre moins contraint que celui des travaux de publications, ainsi que sur la volonté d'ancrer ce document dans un cadre de réflexion local et accessible par l'ensemble des gestionnaires des milieux naturels. L'objectif est que ce travail scientifique permette de conforter les liens entre les institutions de recherche et les acteurs locaux à l'initiative du projet, la portée internationale des travaux étant reconnue par les publications scientifiques dans des revues avec comité de lecture.

Le mémoire de thèse est composé d'une introduction générale, de quatre chapitres, et d'une discussion générale.

Le premier chapitre détaille le cadre méthodologique général des études réalisées. Le contexte géomorphologique et hydrographique de l'île de la Réunion est présenté, ainsi que les différents procédés utilisés pour échantillonner et analyser le matériel biologique. Ce point méthodologique regroupe l'ensemble des « matériels et méthodes », ce qui permet de limiter cette présentation à quelques rappels ou compléments spécifiques dans les chapitres suivants.

Le second chapitre traite de la sélection de l'habitat chez les Sicydiinae amphidromes. La sélection de l'habitat quotidien (i.e. repos et nourrissage) chez *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* est examinée en ré-analysant des données de pêches électriques par Echantillonnage Ponctuel d'Abondance (EPA) réalisées en 2000 sur les 13 rivières. La répartition des individus vis-à-vis des variables de microhabitat (i.e. vitesse du courant, profondeur, granulométrie), du gradient amont-aval, et de la présence d'autres individus (interaction sociale) est analysée avec des Modèles Linéaires Généralisés (GLMs) (voir également l'ANNEXE D). La sélection de l'habitat de reproduction de *S. lagocephalus* est examinée en se basant sur des observations de pontes en milieu naturel réalisées en 2000 et complétées en 2010, sur deux rivières de

l'île. La répartition des pontes en fonction des variables de microhabitat et de mésohabitat est analysée avec des GLMs (voir également l'ANNEXE E). Enfin, la sélection sexuelle, les patterns d'appariement et les possibles comportements de garde des nids chez *S. lagocephalus* sont étudiés en se basant sur des observations de pontes en milieu naturel réalisées en 2007, 2008 et 2010. Cette étude permet de tisser un lien entre le choix de supports de nids (habitat) et le succès de la reproduction (démographie) (voir également l'ANNEXE F).

Le troisième chapitre est consacré à l'étude de la phase de dispersion larvaire qui s'étale de l'éclosion des œufs jusqu'au retour des post-larves dans les rivières. Immédiatement après l'éclosion, les embryons libres de Sicydiinae doivent rejoindre la mer pour poursuivre leur développement ; durant cette étape, la durée de vie en eau douce est limitée à quelques jours. L'activité et la survie des larves de *C. acutipinnis* et de *S. lagocephalus* en eau douce sont examinées sur la base d'observations en condition expérimentale réalisées en 2009. La dynamique de survie des larves est modélisée grâce à un modèle de Weibull, puis discutée en termes d'investissement dans la reproduction (voir également l'ANNEXE I). Les variations des traits d'histoire de vie larvaire au recrutement de *C. acutipinnis* et de *S. lagocephalus* sont décrites en relation avec les conditions environnementales marines, sur la base de prélèvements de post-larves réalisés entre 2006 et 2009 (voir également l'ANNEXE G et l'ANNEXE J).

Le quatrième chapitre est consacré au suivi des variations temporelles et spatiales de l'activité de reproduction chez *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*, et à l'étude de leurs stratégies de reproduction. Des indices de maturation sont calculés et des coupes histologiques des ovaires sont effectuées sur la base de prélèvements de femelles réalisés entre janvier 1999 et février 2000, ainsi qu'entre janvier 2011 et janvier 2012. Ces observations ont permis de préciser la taille de première reproduction, la fécondité, la fréquence de ponte, le type de développement ovarien, et la saison de reproduction pour les deux espèces (voir également l'ANNEXE H).

La discussion générale met en lien l'ensemble des travaux réalisés au cours de cette thèse et les connaissances antérieures sur ces deux espèces et leur cycle de vie. Elle compare les variations inter et intra-spécifiques des traits d'histoire de vie des deux espèces, en lien avec leurs caractéristiques de répartition géographique. Elle identifie les quelques points qui restent à étudier pour développer des modèles de fonctionnement des populations et identifie les perspectives concrètes qui émergent de ce travail dans le domaine de la gestion et de la conservation.

Chapitre I. MATERIELS ET METHODES

1. Contexte géographique et sites d'étude

1.1. Cadre insulaire des Mascareignes

Localisé dans le Sud-ouest de l'océan Indien, entre le dix-neuvième parallèle Sud et le tropique du Capricorne, à environ mille kilomètres au large de la côte orientale de Madagascar, l'Archipel des Mascareignes est un groupement de trois îles principales : l'île de la Réunion, l'île Maurice et l'île Rodrigues (Figure 6). La Réunion et l'île Maurice ont une origine volcanique commune issue de processus de point chaud de la plaque africaine, alors que l'île Rodrigues se serait formée à la suite d'une rupture du plancher océanique. Leurs dates d'émergence diffèrent et s'étalent entre 7-10 millions d'années pour l'île Maurice, 3 millions d'années pour la Réunion et 1,8 million d'années pour l'île Rodrigues. L'archipel des Mascareignes est soumis à un climat tropical humide à influence océanique (Robert 1988). Deux saisons peuvent être distinguées : l'été austral qui s'étend du mois de novembre à avril est une période chaude et humide (température de l'air entre 18° et 33°C), alors que l'hiver austral est une période fraîche et sèche, qui dure de mai à octobre (température de l'air entre 16° et 25°C). L'été austral est souvent soumis au passage de dépressions tropicales et d'épisodes cycloniques, associés à de fortes pluviométries (Robert 1988, Keith et al. 2006). La date de formation et l'origine géologique affectent le relief insulaire qui est fortement marqué par l'érosion des sols et les fortes précipitations (Robert 1986).

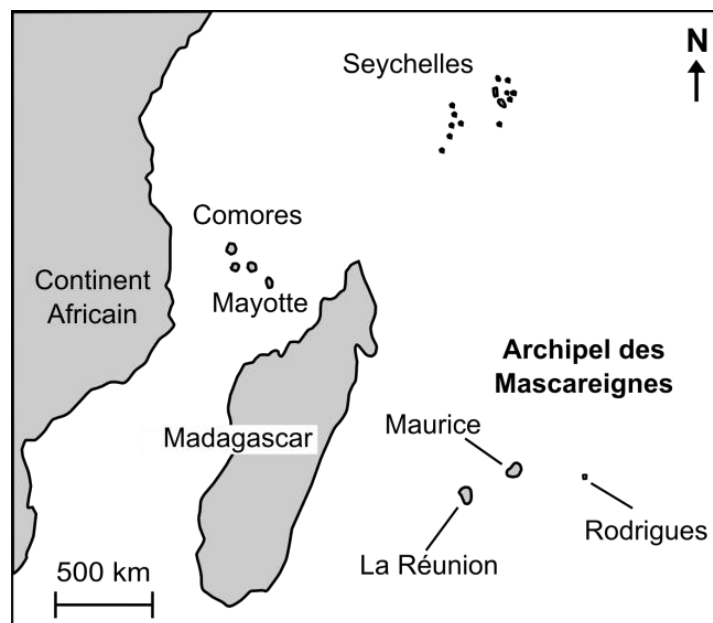


Figure 6 : Carte présentant la localisation géographique de l'archipel des Mascareignes dans le Sud-ouest de l'Océan Indien.

L'île de la Réunion est essentiellement constituée de coulées basaltiques. Elle a une superficie d'environ 2 512 km² pour un périmètre de 208 km et présente un relief escarpé sculpté par une érosion très marquée (Robert 1986). Le massif montagneux culminant au piton des Neiges (3 070 m) est le sommet le plus élevé de l'océan Indien et il est à l'origine de la formation de trois cirques au centre de l'île. Les fortes pentes affectent le réseau hydrographique de l'île qui présente principalement des cours d'eau relativement courts (inférieurs à 36 km) et de type torrentiel, s'écoulant dans les cirques et sur les pentes externes des volcans (Keith et al. 1999).

1.2. Réseau hydrographique de l'île de la Réunion

La majorité des 750 rivières et ravines recensées sur l'île de la Réunion ne présente que des écoulements sporadiques liés aux épisodes cycloniques durant l'été austral, et plus rarement aux perturbations polaires de l'hiver (Robert 1986, 1988, Keith et al. 1999, 2006). Seule treize rivières possèdent un écoulement pérenne, avec toutefois des assèchements possibles sur certaines portions lors des périodes d'étiage. Les débits sont très contrastés selon la période de l'année et la situation géographique, principalement en raison d'une inégale répartition des pluies. Cette caractéristique a conduit à la formation d'un réseau hydrographique plus dense et pérenne sur la partie Est que sur la partie Ouest de l'île (Figure 7).

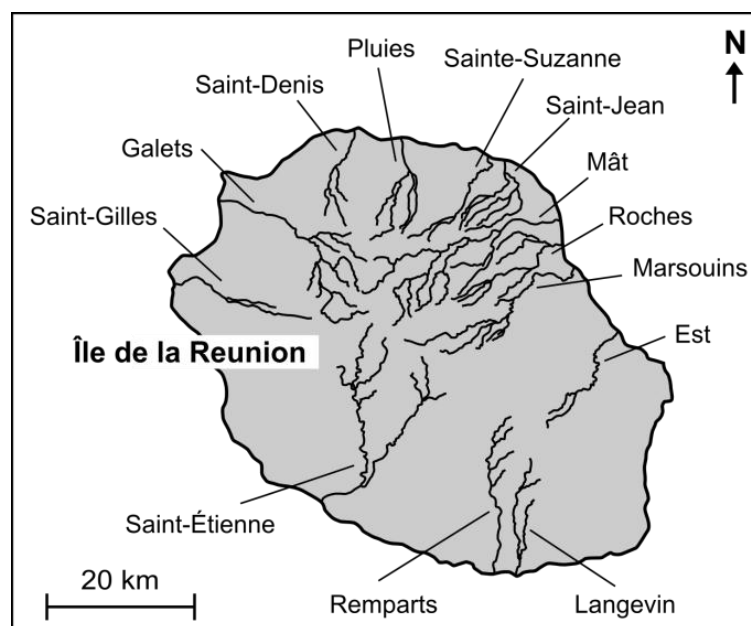


Figure 7 : Carte présentant la localisation géographique des 13 rivières pérennes de l'île de la Réunion.

Exposées aux Alizés et à des pluviométries importantes, les rivières situées sur la côte Est, dite région « au vent », possèdent des régimes hydrologiques et des superficies de bassin versant supérieures à ceux observés sur la côte Ouest de l'île, dite région « sous le vent » (Robert 1986, 1988). Sur cette dernière, les fortes pentes, l'écoulement radial, la faible superficie des bassins versants ou encore à la forte perméabilité des sols

favorisent la non pérennité des cours d'eau. Bien que les débits d'étiages soient généralement faibles, ils sont représentatifs du régime hydrologique observé sur les rivières pendant la majeure partie de l'année. Les fortes pluies liées aux passages cycloniques provoquent régulièrement de courts épisodes de crues intenses durant la saison chaude (Robert 1986, 1988).

Les cours d'eau de l'île de La Réunion peuvent être découpés en trois zones selon l'altitude, la pente et la vitesse du courant (Keith et al. 1999). Le **cours supérieur** est caractérisé par une altitude supérieure à 300 mètres, une pente forte (généralement plus de 10 %) et des vitesses de courant élevées ($>75 \text{ cm.s}^{-1}$). Le substrat est le plus souvent composé de gros blocs de basalte. Le **cours moyen** est caractérisé par une altitude comprise entre 100 et 300 mètres, une pente moyenne inférieure à 10 % et des vitesses de courant comprises entre 30 et 75 cm.s^{-1} . Le fond est formé de galets et de blocs. On peut y rencontrer des fonds sableux dans les portions à faible courant. Le **cours inférieur** correspond à la partie du cours d'eau située dans la plaine littorale, l'altitude est inférieure à 100 mètres, la pente et la vitesse du courant sont très faibles à nulles ($0-30 \text{ cm.s}^{-1}$). Il s'agit d'une zone où la granulométrie est essentiellement constituée de graviers, galets ou blocs, avec éventuellement une zone d'accumulation de sédiments sablo-vaseux dans la partie la plus estuarienne.

Les rivières présentent également de fortes variations thermiques le long du gradient altitudinal, en raison des reliefs montagneux élevés et des variations de durées d'ensoleillement. Les zones situées en amont des cours d'eau sont fréquemment encaissées dans de profondes vallées et présentent un couvert végétal dense limitant la pénétration du soleil (Bielsa et al. 2003). Les températures y sont fraîches et les amplitudes thermiques journalières faibles. À l'inverse, les températures de l'eau augmentent vers les zones situées en aval, ainsi que l'amplitude journalière qui peut dépasser $15 \text{ }^\circ\text{C}$ sur les zones estuariennes.

1.3. Rivières étudiées

La diversité de la structure du réseau hydrographique est susceptible d'influencer les habitats présents dans les rivières et la répartition des populations piscicoles. Plusieurs zones d'études sont choisies sur l'île afin de répondre aux exigences des prélèvements biologiques et de l'échantillonnage d'habitat. La majeure partie des études sont réalisées sur quatre rivières de l'île (Figure 8), sélectionnées sur la base de leurs caractéristiques de diversité d'habitat, de superficie, de peuplement et d'abondance piscicole (Richardson et al. 2008).

La rivière du Mât, située à l'Est de l'île de la Réunion (Figure 8-a), prend naissance à une altitude de 2 850 mètres sur le versant Nord-Est du Piton des Neiges, puis coule dans le cirque de Salazie en direction du Nord-Est. Le bassin versant mesure 148 km^2 , et regroupe deux principaux affluents : la rivière Fleurs Jaunes et le Bras Caverne. Il s'agit de la plus longue rivière de l'île et le cours principal est pérenne sur ses 36,3 km de long.

Les densités de *S. lagocephalus* sont proches de celles retrouvées en moyenne sur l'île de la Réunion, à savoir environ 300-500 individus par 100 m² sur le cours inférieur et 30-130 ind/100m² sur le cours supérieur. Par contre, les densités de *C. acutipinnis* sont faibles en comparaison des autres rivières de l'île (9-97 ind/100m² sur les zones aval et 2-15 ind/100m² sur les zones amont ; données de synthèse : Richarson et al. 2008).

La rivière des Marsouins (Figure 8-b) prend sa source vers 2 300 m d'altitude, sur les hautes pentes Sud-Est du Piton des Neiges, puis s'écoule en direction du Nord-Est de l'île. Elle est longue d'environ 30,4 km, pour un bassin versant d'une superficie de 114 km². La rivière possède un aménagement hydroélectrique EDF sur le site de Takamaka situé à une altitude de 230 m. Cette rivière présente des densités de *S. lagocephalus* comparables aux autres rivières de l'île sur les zones en aval, mais des effectifs relativement faibles sur le cours supérieur. Les densités de *C. acutipinnis* sont élevées sur tout le cours de la rivière en comparaison du reste de l'île (Richarson et al. 2008).

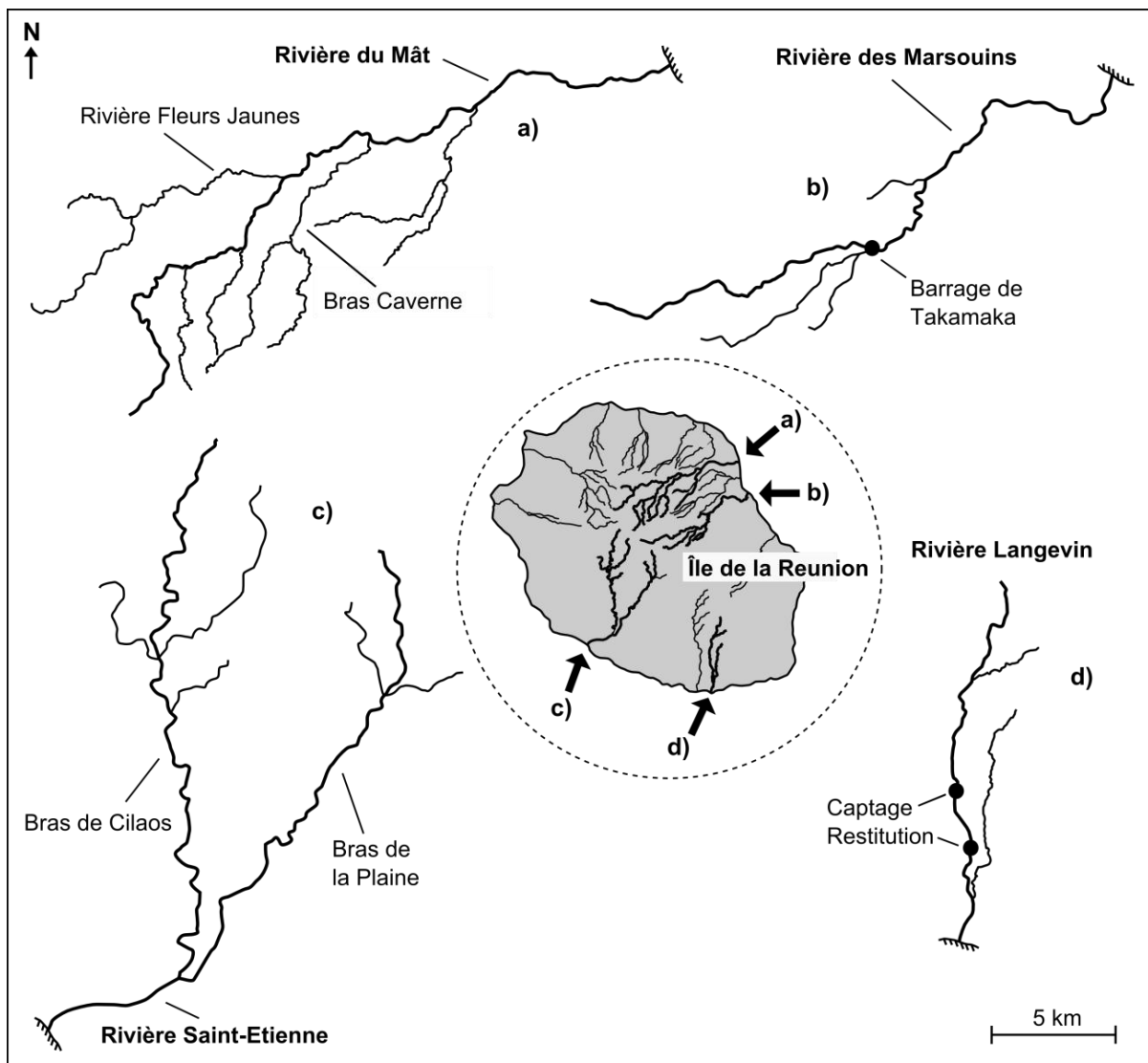


Figure 8 : Localisation géographique des quatre principales rivières échantillonnées à la Réunion : a) la rivière du Mât, b) la rivière des Marsouins, c) la rivière Saint Etienne, et d) la rivière Langevin.

La rivière Saint-Étienne (Figure 8-c) est située dans l'ouest de l'île de la Réunion. Elle naît de la confluence entre le Bras de la Plaine et le Bras de Cilaos. La superficie de son bassin versant est de 122 km² (Bras de Cilaos + Bras de la Plaine), pour une longueur d'environ 26 km. Les densités de *S. lagocephalus* sont proches de la moyenne de l'île sur le cours inférieur, puis diminuent dans les parties situées en amont. Les densités de *C. acutipinnis* sont relativement élevées en comparaison des autres rivières de l'île (Richarson et al. 2008).

Située dans le Sud-Ouest de l'île, **la rivière Langevin** (Figure 8-d) prend sa source vers 2 200 m d'altitude, sur les flancs de la Plaine des Sables, puis s'écoule sur un axe Nord/Sud. Le bassin versant est de petite superficie, soit environ 53 km², pour une rivière mesurant une vingtaine de kilomètres de long. Une centrale hydro-électrique prélève quasiment la totalité du débit superficiel d'étiage de la rivière sur un tronçon d'environ 3 km, entre 250 et 100 m d'altitude. C'est une des rivières qui possède les densités de *S. lagocephalus* les plus élevées de l'île. A l'inverse la présence de *C. acutipinnis* est plus limitée avec des densités relativement faibles sur tout le cours de la rivière (Richarson et al. 2008).

Compte tenu de la diversité des stations échantillonnées durant cette étude, leurs descriptions et localisations exactes seront précisées au début de chaque chapitre afin de faciliter la lecture du document et de replacer les études dans leur contexte géographique respectif. La localisation des stations sur le cours des rivières est définie sur la base de leur accessibilité, des objectifs d'échantillonnage et des connaissances piscicoles antérieures accumulées sur ces sites. Ainsi, l'étude de la sélection d'habitat chez *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* est réalisée sur 12 rivières pérennes afin de considérer la diversité des habitats présents sur l'île. Les prélèvements de pontes de *S. lagocephalus* en milieu naturel sont réalisés sur les rivières Langevin et du Mât, qui présentent de faibles densités de *C. acutipinnis*. Les prélèvements de post-larves sont réalisés à l'embouchure des rivières Saint Etienne et du Mât, en raison de leur écoulement pérenne et de leur accessibilité. Les prélèvements d'adultes de *S. lagocephalus* sont réalisés sur les rivières Langevin et des Marsouins, alors que les prélèvements de *C. acutipinnis* sont uniquement réalisés sur la rivière des Marsouins qui possède de fortes densités de cette espèce.

2. Méthodes d'échantillonnage

Les cours d'eau naturels dévoilent un éventail varié de conditions environnementales et d'habitat. Cette diversité d'habitats structurelle et fonctionnelle influence fortement la répartition des populations piscicoles. Cette hétérogénéité complexifie l'estimation de la diversité et de l'abondance des espèces en rivière et met en évidence l'importance de la stratégie d'échantillonnage. Le choix de l'échelle spatiale et du niveau de classification dépend des objectifs de l'étude et des méthodes utilisées pour les échantillonnages et/ou les prélèvements. Dans ce contexte, il est décisif de pouvoir identifier des portions homogènes, caractérisées par des variables spécifiques, permettant de contraster l'utilisation de l'habitat, ou encore de mettre en évidence des variations spatiales de traits d'histoire de vie. Dans le premier paragraphe, les échelles et les niveaux utilisés et référencés dans ce document sont définis. Les méthodes d'échantillonnages et de prélèvement d'échantillons biologiques seront ensuite détaillées.

2.1. Unité d'échantillonnage et découpage des cours d'eau

Les hydrosystèmes peuvent être décrits à plusieurs échelles spatiales emboîtées selon les objectifs d'expertise, de l'hydro-écorégion qui lie les caractéristiques géomorphologique du bassin au fonctionnement de l'écosystème, jusqu'à l'étude des microhabitats qui lie des variables physiques à la réalisation d'une fonction biologique (Malavoi 1989, Wasson et al. 1998, Souchon 2002).

Wasson et al. (1998) décrivent trois principales échelles. A l'**échelle régionale**, la géomorphologie du bassin versant et la structure fractale du réseau définissent différents types de vallées qui vont se distinguer entre elles en termes de pente, de composition minérale du lit et de régime hydrologique. C'est également à ce niveau qu'est mis en lumière un contraste fort sur le gradient amont-aval des cours d'eau. Il se traduit par une augmentation des débits et des hauteurs d'eau en raison des confluences, mais également par des variations granulométriques du substrat, des températures et des ressources trophiques, qui sont autant de facteurs susceptibles d'influencer la répartition et la diversité des espèces.

A l'**échelle du linéaire**, les cours d'eau peuvent être découpés en unités homogènes appelées tronçons, dont les limites sont établies sur la base de paramètres géologiques, géomorphologiques et hydrologiques entraînant une nette modification morphologique de la rivière (Malavoi 1989, Malavoi & Souchon 2002). Les tronçons peuvent être divisés en segments de rivière, définis sur la base d'une relative homogénéité des séquences de faciès et de la largeur du lit. C'est à ce niveau qu'est choisie la station d'étude. Une division en séquences peut ensuite être entreprise, correspondant à une succession répétée des mêmes faciès (Figure 9).

L'**échelle locale** peut être divisée en trois niveaux et permet d'étudier plus précisément le positionnement des individus dans leurs écosystèmes, notamment en relation avec la réalisation d'une fonction biologique (e.g. nourrissage, cache, nage, reproduction...). Le faciès d'écoulement ou unité morphodynamique est principalement définie par une uniformité structurale et fonctionnelle sur la base des vitesses, des hauteurs d'eau, de la granulométrie du substrat, ainsi que des profils en long et en travers (Malavoi 1989, Malavoi & Souchon 2002). Il s'agit de l'unité de base utilisée pour décrire l'utilisation et la sélection de l'habitat par la faune aquatique, ou encore pour déterminer des unités d'échantillonnages (Malavoi & Souchon 2002). L'ambiance est un niveau intermédiaire entre le faciès et le microhabitat, elle est définie comme une surface représentative d'un élément du même faciès (Figure 9). Les limites de l'ambiance se situent aux premières hétérogénéités des principales valeurs d'habitat (i.e. hauteur d'eau, vitesse de courant, substrat, abris). Enfin, le microhabitat est le dernier niveau d'observation du cours d'eau, qui peut être décrit par trois variables principales, communément admises pour influencer la répartition de faune dulçaquicole : la vitesse du courant, la hauteur d'eau et la composition granulométrique du substrat (Malavoi 1989, Malavoi & Souchon 2002).

Le choix des stations d'échantillonnage, des étendues prospectées, et des variables descriptives, varie selon les objectifs des études et sera explicité pour chacune d'elles.

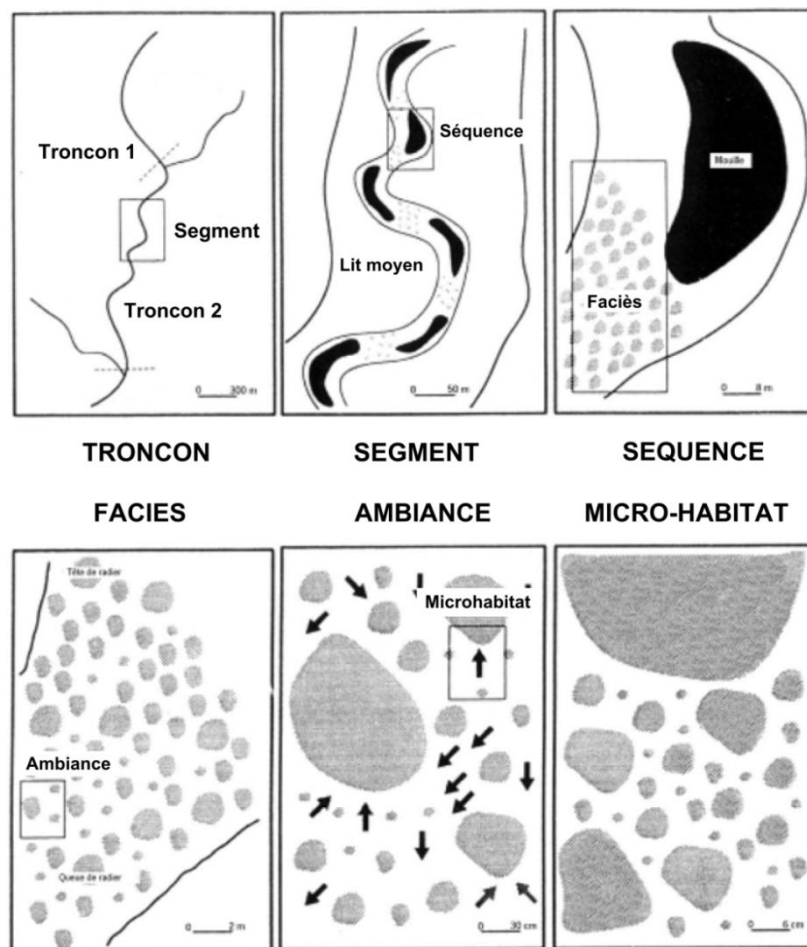


Figure 9 : Sectorisation morpho-écologique d'un cours d'eau (d'après Malavoi 1989).

2.2. Méthode de capture des poissons

2.2.1. Principe de la pêche électrique

La capture des poissons est réalisée par pêche électrique à l'aide d'un appareil portatif autonome fonctionnant sur batterie (DEKA 3000, Marsberg, Germany ou IG200/2D, HANS GRASSL GmbH, Germany, suivant les études). Le principe de la pêche électrique est de créer un champ électrique dans l'eau entre les deux électrodes (la cathode et l'anode) qui va influencer le comportement de nage du poisson. Sur une zone de 1 à 1,5 mètres, le champ électrique créé autour de l'anode est dit « attractif » : le poisson réagit à la différence de potentiel existant entre sa tête et sa queue. Il est d'abord paralysé (électronarcose), puis la voie motrice est excitée et le poisson subit une nage forcée en direction de l'anode. Ce dernier comportement est rarement observé sur les gobies benthiques, qui ont tendance à rester paralysés et à dévaler passivement, entraînés par le courant. L'action de pêche nécessite un minimum de trois personnes, l'une d'entre elles porte l'appareil de pêche, les autres se tiennent en aval du pêcheur avec des épuisettes afin de recueillir les poissons avant de les stocker dans des viviers (Figure 10). Le déplacement des expérimentateurs se fait de l'aval vers l'amont afin de limiter les perturbations dans les zones non prospectées. Ce type de pêche à pied est adapté aux eaux peu profondes des cours d'eau de l'île de la Réunion. De plus, il s'agit d'une technique peu intrusive pour l'environnement aquatique car le rayon d'attraction de l'engin de pêche est faible, et par conséquent les milieux à l'extérieur du champ d'action ne sont pas perturbés.



Figure 10 : Photographie d'une scène de pêche électrique sur la rivière Langevin.

Au cours de cette étude, les poissons capturés ne faisant pas l'objet de prélèvement pour des analyses de laboratoires sont relâchés vivants après l'action de pêche (très faible taux de mortalité apparent). La mesure de variables biométriques (i.e. taille, poids) sur des individus vivants est facilitée en réalisant une légère anesthésie dans un

bain d'eugénol fortement dilué (Durville & Collet 2001). Cette pratique n'induit pas de mortalité apparente, les poissons récupérant après quelques minutes passées en eau claire. En cas de prélèvement d'individus, les poissons sont transportés vivants dans des seaux jusqu'au laboratoire, puis euthanasiés avec une dose létale d'eugénol juste avant les dissections.

2.2.2. Méthode d'échantillonnage

Au cours de la présente étude, deux méthodes d'échantillonnages par pêche électrique sont réalisés. Ces méthodes présentent des intérêts et inconvénients, et répondent à des objectifs différents (e.g. évaluation quantitative ou qualitative, niveau d'habitat, prélèvement...): le choix de la méthode utilisée sera précisé pour chaque chapitre de l'étude.

- *La pêche par ambiance*

La méthode dite, de pêche par ambiance, est basée sur un échantillonnage stratifié qui vise une prospection exhaustive des habitats présents sur une station, ainsi qu'une estimation qualitative et quantitative des peuplements en place (Pouilly 1995). Les résultats obtenus peuvent donc être exprimés en nombre moyen d'individus par unité de surface. Elle consiste à prospecter des ambiances de pêche décrivant l'ensemble des habitats présents sur une station, en conservant la proportion de représentation de chaque strate (Pouilly 1995). Par conséquent, deux phases sont nécessaires. Une première phase est dédiée à la sectorisation et à la description de l'habitat sur la station (échelle du secteur), durant laquelle les différents faciès présents sont caractérisés (longueur, largeur et surface). Puis, des ambiances de pêche, d'une surface comprise entre 2 et 5 m², sont déterminées à l'intérieur de chaque faciès au prorata de la surface de ce dernier. Une distance minimale d'environ 20 m est maintenue entre deux ambiances pour éviter la perturbation d'une surface devant être échantillonnée. Une cartographie de l'ensemble de la station est réalisée, incluant la localisation des faciès et des ambiances prospectées ainsi que la mesure de leurs paramètres caractéristiques. La seconde phase, correspond à l'action de pêche, qui a souvent lieu le lendemain de la sectorisation. La pêche électrique est réalisée de l'aval vers l'amont, avec une seule électrode qui balaye l'ambiance sur la totalité de sa surface. Deux à quatre épuisettes permettent de recueillir les poissons qui sont conditionnés dans des seaux distincts en fonction des ambiances, jusqu'à l'identification et la mesure des paramètres biométriques des individus.

L'échantillonnage stratifié par ambiance permet donc de pallier au problème posé par la distribution hétérogène des individus. Cette méthode a été employée afin de quantifier l'abondance et la structure des populations (i.e. taille) de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* sur certaines stations. Même si cette approche donne une bonne image de la structure des peuplements, elle est néanmoins relativement lourde à mettre en place (2 jours, 5 à 7 personnes pour une station) et la description physique du milieu reste limitée à l'échelle du mésohabitat.

- *L'Echantillonnage Ponctuel d'Abondance*

La méthode de pêche par Echantillonnage Ponctuel d'Abondance (EPA) permet une prospection exhaustive de l'habitat présent au sein des stations et une description des milieux à l'échelle du microhabitat. Le principe de cette méthode est de privilégier le nombre d'unités échantillonnées plutôt que leurs tailles, en réalisant un grand nombre de points prospectés sur l'ensemble de la station (Nelva et al. 1979, Persat & Copp 1990). La surface prospectée est limitée au champ d'action de l'anode en son point d'impact, et l'échantillon est donc constitué par l'ensemble des captures réalisées avec une anode en position stationnaire pendant une durée minimum de dix secondes (Scholten 2003). L'emplacement des points est déterminé de façon aléatoire afin de restituer la proportion relative des principaux faciès de la station en éloignant suffisamment les points successifs (environ 10 m). Un nombre minimum de 25 points est réalisé pour chaque station. L'action de pêche nécessite au mieux un pêcheur et trois épuisettes. Par conséquent, l'effort de pêche est restreint en raison de la rapidité d'exécution et les besoins en matériel réduits (Nelva et al. 1979). Les poissons capturés sont recueillis dans des seaux distincts en fonction des EPA, jusqu'à l'identification et la mesure des paramètres biométriques des individus.

Bien que minoritaire dans les cours d'eau de la Réunion, les faciès profonds (> 1,5 m de fond) ne peuvent pas être échantillonnés par pêche électrique à pied. Par conséquent, des échantillonnages complémentaires sont réalisés sur certaines stations par des observations visuelles afin de vérifier la présence de *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*. Ces observations sont réalisées de la surface (palmes / masque / tuba) par un observateur prenant soin de prospecter une surface limitée d'environ 1 m². Bien que ces points d'échantillonnages diffèrent légèrement des EPA échantillonnés par pêche électrique, nous avons considéré que cette approximation était acceptable dans le cas où les données sont traitées en présence / absence et non avec une approche d'abondance.

L'approche par EPA apporte une information sur la composition et l'abondance relative de la faune piscicole dans l'aire d'attraction de l'électrode, mais elle permet difficilement de quantifier l'abondance globale à l'échelle d'une station. L'intérêt de cette méthode est de rapidement approcher la structure des peuplements (e.g. taille, poids) au sein des diverses unités fonctionnelles (e.g. nourrissage, caches, nage, reproduction...) présentes sur la station. De plus, chaque point peut être associé à une description précise des variables physiques à l'échelle du microhabitat (i.e. vitesse du courant, hauteur d'eau et composition granulométrique du substrat).

Au cours de cette étude, la méthode d'échantillonnage par EPA a été employée dans l'objectif d'examiner les liens entre les distributions spécifiques et les variables de microhabitats. Ce type d'échantillonnage a également été réalisé lors du prélèvement d'individus destinés à évaluer un état d'activité moyen de la population (i.e. état de reproductif). En effet, cette méthode permet de capturer rapidement un grand nombre d'individus représentatif de l'ensemble de la population et de la diversité fonctionnelle des habitats de la station.

2.3. Collecte des pontes

2.3.1. Principe de la recherche de pontes

Comme de nombreux Sicydiinae, les femelles de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* pondent un grand nombre d'œufs de petite taille déposés sur la face inférieure d'un galet (Manacop 1953, Delacroix & Champeau 1992, Fitzsimons et al. 1993, Bell 1994). Facilement identifiable, la ponte forme une grappe cohésive dont la couleur varie au cours de l'incubation (Figure 11) : une couleur blanche est caractéristique d'une ponte récemment pondue, alors qu'une ponte grise est proche de l'éclosion (Valade et al. 2009, Ellien et al. 2011). Les recherches de pontes en milieu naturel sont réalisées par des expérimentateurs munis d'un masque et d'un tuba afin de retourner successivement les galets déposés sur le fond de la rivière. Sur les zones prospectées, l'ensemble des granulométries comprises entre les petits galets (> 20 mm) et les gros blocs (> 600 mm, non enchâssé dans le substrat matriciel) (Cailleux 1954) sont délicatement retournés. Les zones profondes (> 1,2 m de fond) sont difficilement prospectables. Toutefois, des observations ponctuelles sont réalisées sur certains sites afin de vérifier l'absence de pontes dans les faciès profonds (1,5 m to 4 m). Ces données ne sont pas incluses dans les analyses.



Figure 11 : Photographies d'une ponte de couleur blanche (à gauche) et d'une ponte de couleur grise (à droite) de *Sicyopterus lagocephalus*.

Chaque ponte trouvée est sortie de l'eau durant une brève période afin d'être photographiée avec une barre échelle. Le stade de développement (blanche/grise) et la taille du support de ponte (Cailleux 1954) sont également relevés, avant de replacer la ponte dans la rivière. En cas de prélèvement, les pontes sont placées avec leurs supports dans un seau dont l'eau est maintenue entre 18 et 20 °C jusqu'à l'arrivée au laboratoire, afin d'éviter une accélération du métabolisme sous l'effet de la température (Valade et al. 2009).

Chez de nombreux gobies amphidromes, le nid dans lequel la femelle dépose ses œufs est construit par le mâle qui garde ensuite la ponte jusqu'à l'éclosion (Manacop 1953, Daoulas et al. 1993, Fitzsimons et al. 1993, Takahashi & Yanagisawa 1999). Afin de vérifier si ce comportement paternel de protection des œufs est également développé chez *S. lagocephalus*, des observations complémentaires sont réalisées lors de certaines campagnes d'échantillonnage. Pour ces dernières, avant de retourner chaque galet, l'expérimentateur vérifie précautionneusement si un gobie est présent en dessous. Si une ponte est trouvée, la présence ou l'absence de gobie est relevée, ainsi que trois caractéristiques associées : l'espèce (*S. lagocephalus* – *C. acutipinnis* – non identifié), le sexe (mâle – femelle – non identifié), la classe de taille estimée (<50 mm – 50-80 mm – >80 mm – non identifié). La taille du poisson est estimée visuellement par les observateurs après une série de calibration avec une règle subaquatique.

La localisation de la ponte au sein du cours d'eau apporte également de précieux renseignements sur l'environnement utilisé par les poissons pour la reproduction. Les conditions d'habitat observées dans le voisinage des pontes peuvent être décrites à plusieurs niveaux afin d'identifier les modalités d'habitat physique les plus favorables à la reproduction.

2.3.2. Méthode d'échantillonnage

Les traces de reproduction en milieu naturel sont des événements rares. L'activité de fraie chez les gobies Sicydiinae est très ritualisée (e.g. comportement sexuel, construction d'un nid...) et requiert des conditions d'habitat physique singulières et restreintes à l'échelle du cours d'eau. De plus, la persistance des pontes en rivière est réduite. En effet, la durée possible d'observation est limitée par l'éclosion des œufs qui survient moins de 50 heures après la ponte (Bell 1994, Valade et al. 2009). Pour tenir compte de cette hétérogénéité spatiale, et des difficultés d'observation, deux procédures d'échantillonnage sont développées.

- *Recherche aléatoire*

Une méthode de recherche aléatoire est réalisée afin de prospecter l'ensemble des habitats disponibles, en respectant la représentativité de chacun, au sein d'une station ou d'un tronçon de rivière. La procédure d'échantillonnage des pontes repose sur la prospection systématique de cadrats de 1 m² déposé sur le substrat du lit de la rivière (Figure 12). Les recherches débutent de l'aval vers l'amont de la station, en positionnant un cadrat par transect de rivière (section transversale). La position du cadrat au sein du transect est définie aléatoirement entre cinq modalités : berge droite – côté droit – milieu de la rivière – côté gauche – berge gauche. La distance entre deux transects est tirée aléatoirement entre 1 et 25 mètres. Un minimum de 25 points d'échantillonnage est réalisé par station. Bien que cette procédure de recherche aléatoire prenne en

compte l'hétérogénéité des conditions d'habitat et leur représentativité, elle est très couteuse en temps et le nombre de points positifs observé reste très faible. En effet, la probabilité d'observer une ponte au sein d'un cadrat aléatoirement disposé sur le lit de la rivière est réduite.

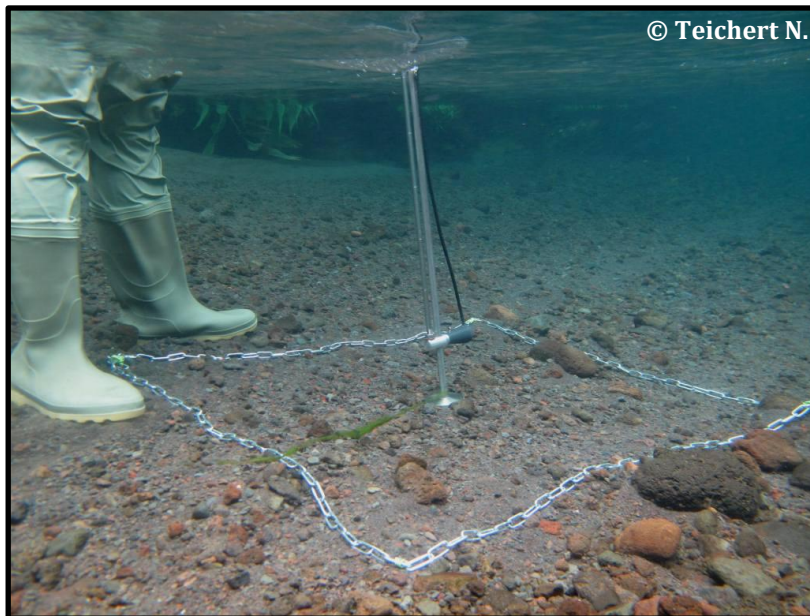


Figure 12 : Cadrat déposé sur le lit de la rivière, et mesure de la vitesse du courant.

- *Recherche stratifiée par faciès*

Une méthode de recherche stratifiée par faciès est réalisée afin d'accroître le nombre d'observation de pontes et de décrire les conditions morphodynamiques observées sur les zones de frai. Le principe de cet échantillonnage consiste à retourner aléatoirement les galets présents sur les faciès de la station et d'appliquer une règle de décision pour définir le temps passé à prospector chaque faciès. Si après 15 minutes de prospection, au moins une ponte est trouvée, l'ensemble du faciès est prospecté ; sinon, le faciès est abandonné pour passer au suivant. Un cadrat est déposé autour de chaque ponte trouvée afin de décrire les conditions de microhabitat. L'avantage de cette procédure stratifiée est de prospector l'ensemble des faciès présents sur une station et d'optimiser les chances d'obtenir des points d'observation positifs (présence de ponte). Cependant, ce type d'échantillonnage est biaisé en faveur des zones favorables à la reproduction. Par conséquent, les conditions de microhabitat observées ne sont pas représentatives de celles disponibles à l'échelle de la station.

3. Description et sélection de l'habitat

La structure et les conditions hydromorphologiques des cours d'eau influencent fortement la diversité des peuplements biologiques (Souchon et al. 1989, Lamouroux 1997). Le principe de la sélection d'habitat repose sur l'existence d'un lien entre la présence d'un stade donné d'une espèce et les conditions biotiques et abiotiques du milieu qui l'entoure. Les exigences écologiques d'une espèce de poisson peuvent être appréhendées en confrontant la présence ou la densité relative d'une espèce et les valeurs de variables environnementales (Bovee 1982, Souchon et al. 1989, Lamouroux 1997, Lamouroux et al. 1999). Deux étapes sont alors nécessaires : la capture ou l'observation du stade d'intérêt et la description de l'habitat avoisinant.

Au cours de cette étude, la sélection d'habitat chez *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* a été décrite pour deux stades de développement (juvéniles / adultes) sur la base d'échantillonnages réalisés par pêche électrique par EPA, ainsi que pour l'activité de reproduction sur la base d'un échantillonnage de ponte en rivière.

3.1. Description de l'habitat

Les variables d'habitat traditionnellement considérées sont essentiellement abiotiques, cependant des caractéristiques de l'environnement biotique sont susceptibles d'influencer la répartition des individus (e.g. présence d'autre espèces, disponibilité en nourriture...) (Ahmadi-Nedushan et al. 2006). Les deux niveaux classiquement utilisés pour définir l'utilisation de l'habitat spécifique ou fonctionnel sont le microhabitat et le mésohabitat.

3.1.1. Le microhabitat

Les conditions de microhabitat sont recueillies à niveau des cadrats et des EPA. Les 3 variables physiques classiques retenues pour décrire les conditions de microhabitat sont les suivantes :

- **La hauteur d'eau** est mesurée ($H \pm 1$ cm) au centre des cadrats ou des EPA, puis les valeurs sont classées selon cinq modalités déterminées *a priori* (<20, 20-39, 40-59, 60-79 et >79 cm).
- **La vitesse du courant** est mesurée ($V \pm 1$ cm.s⁻¹) au centre des cadrats ou des EPA, à l'aide d'un courantomètre électromagnétique à 0,2, 0,4 et 0,8 de la hauteur d'eau à partir du fond (FLO-MATE 2000, Cometec). La vitesse moyenne est ensuite obtenue par la formule suivante (Malavoi 1989) :

$$V = (1/4 \times V_{0,2}) + (1/2 \times V_{0,4}) + (1/4 \times V_{0,8})$$

Lorsque la hauteur d'eau est inférieure à 20 cm, seule la vitesse à 0,4 de la hauteur d'eau est relevée et elle est considérée comme proche de la vitesse moyenne. Enfin, les valeurs sont classées selon cinq modalités déterminées *a priori* (<20, 20-39, 40-59, 60-79 et >79 cm.s⁻¹).

- **La composition du substrat** est définie selon huit classes granulométriques, d'après l'échelle de Cailleux (1954) : limon-vase (<0,05 mm), sable (0,05-2 mm), gravier (2-20 mm), petit galet (20-100 mm), gros galet (100-200 mm), petit bloc (200-600 mm), gros bloc (> 600 mm), dalle (> 600 mm enchâssé dans le substrat matriciel). Le pourcentage de chaque classe granulométrique au sein des cadrats ou des EPA est estimé visuellement. La granulométrie dominante est retenue et en cas de codominance, la plus petite granulométrie est arbitrairement considérée comme dominante.

Les distributions de ces trois variables physiques au sein du cours d'eau sont souvent liées et permettent de définir des ensembles plus large relativement homogènes : les unités de mésohabitat.

3.1.2. *Le mésohabitat*

Les faciès découlements sont utilisés comme unités de description du mésohabitat, tels qu'ils ont été décrits par Malavoi & Souchon (2002). Toutefois, certains regroupements sont réalisés pour les faciès les plus rares, comme les zones profondes (>60 cm de fond) qui sont très faiblement représentées dans les cours d'eau de l'île de la Réunion. Durant les campagnes d'échantillonnage, les sept types de faciès suivant ont été rencontrés :

- chenal lotique
- plat lentique
- plat courant
- radiers
- rapides
- cascades (incluant les chutes)
- fosses (regroupant les chenaux lenticques, les fosses de dissipations et d'affouillement, ainsi que les mouilles de concavités)

3.2. **Modélisation de la sélection d'habitat**

Nous avons choisi une approche de type présence-absence qui est couramment employée dans le cadre de la sélection d'habitat des poissons (e.g. Geist et al. 2000, Manel et al. 2001, Filipe et al. 2002, Garland et al. 2002). Des modèles linéaires généralisés logistiques (GLM) sont construits afin d'estimer une probabilité de présence du stade considéré en fonction d'une série de variables environnementales explicatives (Dobson 2001, Guisan et al. 2002, Ahmadi-Nedushan et al. 2006). Dans le cadre d'un GLM logistique, les valeurs de la variable réponse sont transformées par une fonction de lien de type Logit, qui peut s'écrire selon une fonction linéaire de prédicteurs :

$$\text{Logit}(p_i) = \ln(p_i / 1 - p_i) = \sum \beta X_i$$

Avec, p , la probabilité de présence, X , la matrice de variable explicative, β , un vecteur d'effet fixe associé à l'effet des variables explicatives sur la variable réponse.

Les modèles sont construits en utilisant le package lme4 (Douglas & Deepayan 2007) du logiciel d'analyse statistique R (R Development Core Team. R 2010). Plusieurs modèles multivariés sont développés en fonction du stade de développement et des espèces (voir en dessous). Le choix des variables intégrées dans les modèles résulte d'un compromis entre le nombre de paramètres estimés et la pertinence biologique de ces derniers. Seules les interactions simples sont testées afin de faciliter l'interprétation des paramètres estimés. L'influence des variables sur l'occurrence des espèces est testée sur la base d'une réduction significative de déviance résiduelle comparé au modèle précédent (Guisan et al. 2002). Un effet significatif suggère que les modalités de la variable en question ne sont pas utilisées de manière aléatoire (Labonne et al. 2003).

3.2.1. Habitat quotidien

La sélection d'habitat quotidien est examinée pour *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*, en se basant sur des données recueillies lors de l'échantillonnage par pêche électrique par EPA, sur 12 rivières de l'île. Deux stades de développement sont considérés. Le critère de séparation entre les adultes et les juvéniles repose sur une taille seuil de 45 mm, correspondant à la taille de première reproduction chez *S. lagocephalus* (Delacroix 1987). En l'absence d'information concernant la maturation de *C. acutipinnis*, le même critère de taille est utilisé.

Pour chaque espèce, deux modèles sont construits afin de tenir compte du stade de développement. Des GLM à effet mixte avec une fonction de lien logit sont utilisés. L'utilisation d'un effet aléatoire associé à la rivière permet de prendre en considération que les EPA appartiennent à une rivière donnée. Pour chaque modèle, la partie fixe est composée d'un vecteur de présence de l'autre stade (interaction intraspécifique), des deux vecteurs de présence des stades de l'autre espèce (interaction interspécifique), d'un vecteur de la zonation altitudinale (cours inférieur, intermédiaire, supérieur), et des trois variables de microhabitat (profondeur, vitesse du courant, granulométrie dominante).

3.2.2. Habitat de reproduction

La reproduction est une étape critique du cycle de vie des poissons, et la qualité de l'habitat est susceptible d'en affecter le succès (Orians & Wittenberger 1991). La description des zones de fraie est souvent établie sur la base de la présence de juvéniles (e.g. Van Wolfshaar et al. 2010) ou d'observations de comportements reproducteurs (e.g. Lehtonen et al. 2006). Chez les espèces amphidromes, la première solution n'est pas envisageable en raison de la dévalaison des embryons, et la seconde nécessite de longues heures d'observation. La recherche de pontes en rivière, associée à une description de l'habitat, apparaît comme une solution parcimonieuse pour décrire les zones de reproduction des espèces amphidromes.

Comme nous l'avons mentionné précédemment (paragraphe 2.3.2), l'observation d'une ponte en rivière reste un évènement rare. Dans le cadre d'une étude de la sélection d'habitat de fraie, une procédure de recherche aléatoire nécessiterait d'échantillonner un nombre excessif de cadrats pour obtenir suffisamment de pontes. Nous avons choisi d'adopter une approche de type « presence-only », couramment utilisée dans le cadre d'études de radio-tracking, de ré-utilisation de données historiques, ou encore de données biaisées (Zaniewski et al. 2002, Pearce & Boyce 2006, Lutolf et al. 2006, Rebelo & Jones 2010). Cette approche permet également d'accroître l'efficacité de l'échantillonnage dans le cas d'évènements rares (Engler et al. 2004, Rebelo & Jones 2010). Concernant la description des zones de fraie, elle permet de découpler la procédure d'échantillonnage en deux étapes. La première étape est dédiée à la description des zones utilisées pour la reproduction, à travers un échantillonnage stratifié par faciès. Elle permet d'obtenir les caractéristiques d'habitat attribuées aux cadrats positifs intégrés dans le modèle ($p = 1$). Cependant, l'ajustement d'un modèle logistique requiert également des points d'observation négatifs. La seconde étape permet de décrire l'habitat disponible sur la station échantillonnée, à travers une procédure d'échantillonnage aléatoire. Les cadrats décrits dans ce cadre sont utilisés pour générer des données de pseudo-absence, c'est-à-dire qu'ils sont considérés comme représentant une absence véritable ($p = 0$) pour la construction du modèle (Pearce & Boyce 2006). Par conséquent, les modèles développés sont de type présence-disponibilité d'habitat (Boyce et al. 2002).

Pour examiner la sélection de l'habitat de reproduction, quatre GLMs logistiques sont ajustés en fonction des conditions d'habitat physique étudiées. La présence de ponte est la variable dépendante binaire. Les variables de profondeur, de vitesse du courant, et de faciès d'écoulement sont testées séparément, avec seulement la rivière en co-variable indépendante. Le modèle regroupant les variables de composition du substrat est plus complexe, et teste simultanément les effets des co-variables suivantes :

- la rivière (Mât – Langevin)
- la classe de granulométrie dominante (petit galet à dalle, Cailleux 1954)
- le taux recouvrement en gravier (absence, $\leq 25\%$, $> 25\%$)
- le taux recouvrement en sable (absence, $\leq 25\%$, $> 25\%$)
- la présence de vase (présence-absence)

Les GLMs avec une fonction de lien logit, produisent un index de probabilité d'habitat (IPH) (Ahmadi-Nedushan et al. 2006). Cependant, les probabilités d'occurrence prédites par les modèles issues d'une approche « presence-only » n'ont pas de signification écologique propre, car elles sont directement influencées par le nombre de pseudo-absences intégrées aux modèles (Pearce & Boyce 2006). Nous avons donc choisi d'ajuster les valeurs maximales prédites à 1, afin de faciliter l'interprétation et la comparaison des préférences d'habitat. Une valeur d'IPH proche de 1 dénote une forte préférence pour la modalité considérée, alors qu'une valeur proche de 0 suggère l'évitement.

4. Etude des pontes et des embryons libres

Chez les espèces amphidromes, la phase de dévalaison et la transition vers le milieu marin sont des étapes critiques du cycle de vie, associées à de fortes mortalités (Bell 1994, Bell & Brown 1995, Iguchi & Mizuno 1999, Bell 2009). L'observation *in situ* ou en conditions expérimentales des jeunes stades de vie (i.e. œufs, embryons libres, larves) est couramment entreprise afin de mieux comprendre les causes et taux de mortalités (Bell 1994, 2009, Bell & Brown 1995, Moriyama et al. 1998, Iguchi & Mizuno 1999, Tamada & Iwata 2005), ou encore expliquer la distribution ou les préférences d'appariement des géniteurs (e.g. Ito & Yanagisawa 2000, Takahashi et al. 2001, Takahashi & Kohda 2004, Tamada 2011).

4.1. Traitement et analyse des pontes

4.1.1. Détermination de l'espèce

Les œufs et les embryons libres de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* ne sont pas différenciables sur la base de critères morphologiques connus. Par conséquent, un doute peut subsister quant à l'espèce. Deux procédures sont mises en place lever cette incertitude ou évaluer le biais induit par cette impossibilité de les différencier dans les analyses.

- *Détermination génétique*

Afin de déterminer génétiquement l'espèce de certaines pontes, un échantillon d'œufs est prélevé et conservé dans l'alcool. L'ADN des pontes est extrait au Chelex / PK, puis une PCR spécifique au locus microsatellitaire SIC122 est réalisée (x2 essais par ponte) (Hoareau et al. 2009). Les résultats sont révélés après migration des produits de PCR sur gel d'acrylamide dénaturant (*Sicyopterus lagocephalus* : 194 à 242pb ; *Cotylopus acutipinnis* : 166pb). Ces analyses sont réalisées par P. Berrebi, UMR 5554 - "Institut des Sciences de l'Evolution" de l'Université de Montpellier II.

- *Structure des peuplements*

Dans certaines conditions, le prélèvement systématique des pontes dans le but de réaliser une détermination spécifique n'est pas envisageable, en raison du nombre important de pontes détruites. Afin de quantifier le biais et la proportion de pontes de chacune des deux espèces de Sicydiinae, des pêches électriques sont réalisées pour évaluer la proportion de chaque espèce dans le peuplement sur les stations échantillonnées.

4.1.2. Taille de la ponte, nombre et taille des œufs

La surface des pontes ($\pm 0,01 \text{ mm}^2$) est estimée par analyse d'image (ImageJ, National Institute of Health, USA), sur la base des photographies de ponte réalisées sur le terrain.

Le nombre total d'œufs contenu dans les pontes prélevées est estimé par une méthode gravimétrique classique (Mura et al. 2003). Chaque ponte est soigneusement séparée de son support, puis deux sous-échantillons d'environ 900 – 1 000 œufs sont prélevés. À l'aide d'une pince fine courbée, les œufs des sous-échantillons sont séparés manuellement dans une boîte de Petri, puis photographiés sous une loupe binoculaire. Un comptage du nombre d'œufs est réalisé à partir de ces photographies, assisté par le plugin Cell Counter du logiciel ImageJ. La ponte restante et les sous-échantillons sont ensuite placés dans à l'étuve (60°C, pendant 24h), puis desséchés durant 24h sous cloche à vide en présence de silicagel, avant d'être pesés ($\pm 10^{-5}$ g). Le nombre total d'œufs par ponte est estimé selon la formule suivante :

$$N = (n_1 + n_2) / (w_1 + w_2) \times (W_t)$$

Avec, N, le nombre d'œufs estimé dans la ponte, n_1 et n_2 , le nombre d'œufs des sous-échantillons, w_1 et w_2 , les poids des sous-échantillons, et W_t , le poids total de la ponte.

Le diamètre ($\pm 0,01$ mm) et la surface ($\pm 0,01$ mm²) des œufs sont également estimés par analyse d'image, à partir des photographies réalisées pour le dénombrement des œufs.

4.2. Etude de la survie et de l'activité des embryons libres

Afin d'étudier leur survie en eau douce, des œufs et des embryons libres sont maintenus en condition expérimentale avec un éclairage continu et une température de $21 \pm 0,5$ °C. Les manipulations sont réalisées avec l'eau du réseau traitée par ajout de chlore actif (0,45 g de chlore pour 100 litres d'eau traitée). Après 12 heures, l'eau est neutralisée par ajout de thiosulfate de sodium (0,45 g de thiosulfate pour 100 l d'eau traitée), puis oxygénée pendant 12 heures avant son utilisation.

Sur chaque ponte étudiée, un prélèvement de 500 à 1 000 œufs est effectué puis placé à incuber dans un bécher (500 ml) oxygéné en continu. Dès les premières éclosions, les œufs non éclos sont prélevés par un pipetage délicat et transférés dans un nouveau bécher afin de définir un temps t_0 d'éclosion. Deux heures après, deux lots (réplicats) d'une cinquantaine d'embryons nouvellement éclos sont pipetés et installés dans des béchers expérimentaux (200 ml). Un suivi de l'activité et de la mortalité larvaire est ensuite effectué toutes les six heures. Les embryons libres immobiles sur le fond sont dénombrés (embryons non-actifs), puis stimulés un à un avec un poil de pinceau afin de vérifier si ils sont encore vivants (mortalité). Les individus morts sont prélevés et conservés dans une solution de formol à 4 %. Un renouvellement de 1/10^{ème} du volume d'eau avec de l'eau traitée saturée en oxygène est réalisé à la fin de chaque relevé. Après un mois minimum de fixation, les embryons morts prélevés sont photographiés sous une loupe binoculaire, pour déterminer la surface du corps et de la vésicule vitelline à l'aide du logiciel de traitement d'image ImageJ (Figure 13).

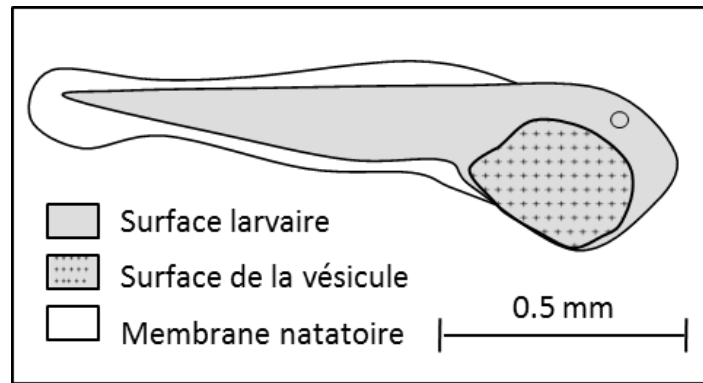


Figure 13 : Représentation schématique d'un embryon libre de *Sicyopterus lagocephalus*, et caractérisation de la surface larvaire, de la vésicule vitelline et de la membrane natatoire.

4.3. Modélisation de l'activité des embryons libres

Les probabilités d'activité et de survie des larves en eau douce sont modélisées grâce à un modèle mixte de survie de Weibull non censuré (Venables & Ripley 2002). La distribution de Weibull reflète l'augmentation ou la diminution des risques au cours du temps (Ducrocq 1997) et traduit le fait que plus les larves passent de temps en eau douce, plus le risque de mourir est élevé. Les modèles de survie sont caractérisés par deux fonctions de bases :

i) la fonction de survie $S(t)$ reflète la probabilité qu'un individu survive au moins jusqu'au moment t compte tenu de sa fonction de risque. Selon le modèle de Weibull elle peut s'écrire :

$$S(t) = 1 - F(t) = \exp \{ - (\lambda t)^\rho \}$$

Avec, $F(t) = P(T \leq t)$, la fonction de répartition de la durée de vie (T) des individus et les paramètres λ et ρ de la loi de Weibull.

ii) la fonction de hasard qui représente le taux instantané de mortalité, selon le modèle de Weibull elle est de type :

$$\lambda_0(t) = \lambda \rho (\lambda t)^{\rho-1}$$

Avec deux paramètres λ et ρ qui traduisent l'échelle et la forme de la fonction de hasard de base.

Le modèle paramétrique utilisé pour la modélisation de l'activité et la survie est construit de la façon suivante :

$$\lambda_i(t) = \lambda_0(t) \cdot \exp \{ \beta_{CI} + s_i \} \quad s_i \sim N(0, \sigma_s^2)$$

Avec, $\lambda_0(t)$, la baseline de la fonction de hasard qui suit une distribution de Weibull, β_{CI} , un vecteur de paramètres associé à l'effet de la ponte, et s_i , un paramètre aléatoire quantifiant l'écart à la moyenne pour chaque réplicat. L'effet aléatoire lié aux

réplicats permet de prendre en compte le fait que chaque lot d'une même ponte possède une dynamique propre induite par les conditions expérimentales.

5. Etude des traits de vie au recrutement

L'étude des paramètres démographiques d'une population naturelle nécessite de pouvoir réunir diverses informations sur l'histoire de vie des individus. Dans ce cadre, l'étude des pièces calcifiées, la sclérochronologie, est une pratique courante pour estimer l'âge et les profils de croissance des poissons téléostéens (Campana & Thorrold 2001, Panfili et al. 2002). Elle est réalisée à partir de plusieurs type de tissus (e.g. écaille, otolithe, vertèbre, rayon épineux des nageoires, opercule...) qui présentent la caractéristique de dévoiler des marques de croissance (périodiques ou non) induites par les facteurs environnementaux et endogènes, et pouvant être utilisées pour estimer l'âge des individus (Morales-Nin 2000, Panfili et al. 2002). Les otolithes sont fréquemment utilisés en raison de leur propriété de non-résorption (Campana & Thorrold 2001, Panfili et al. 2002) et de leurs capacités à renseigner sur l'histoire de vie environnementale et physiologique des poissons (Campana 2005).

5.1. Otolithe et domaines d'applications

L'otolithe est une structure métaboliquement inerte, constitué de carbonate de calcium CaCO_3 sous forme d'aragonite, contenus dans les sacs otiques de l'oreille interne des poissons Téléostéens Ostéichthyens (Allemand et al. 2007). Trois paires d'otolithes, de taille et de forme différentes, coexistent : les asterici, les lapilli et les sagittae. Ils sont impliqués dans le fonctionnement de l'oreille interne et participent, notamment, au maintien de l'équilibre tridimensionnel et à l'audition du poisson (Lecomte-Finiger 1999, Popper et al. 2005). Les otolithes sagittaux sont les plus communément utilisés pour les études de microstructures en raison de leur grande taille. Ils comportent deux faces : la face externe est convexe alors que la face interne est concave. L'otolithe croît de manière continue à partir d'un primordium (ou nucléus) qui est présent dès l'éclosion de la larve (Campana & Neilson 1985, Lecomte-Finiger 1999). Sa croissance résulte d'incrémentations successives de couches de carbonate de calcium induisant une alternance de zones opaques (D-zone : prédominance de la structure organique) et translucides (L-zone : prédominance des microcristaux d'aragonite), observables au microscope en lumière transmise (Panfili et al. 2002, 2009).

La rythmicité de dépôt des couches est étroitement liée au métabolisme individuel du poisson. Elle est donc variable en fonction des stades ontogéniques et des conditions environnementales, allant d'un rythme d'accroissements annuels ou saisonniers, à des fréquences journalières (Pannella 1971, Campana & Neilson 1985, Campana 2005, Panfili et al. 2002, 2009). De même, le ralentissement de croissance associé à la métamorphose et au changement d'habitat chez les espèces diadromes affecte la

microstructure des otolithes en laissant apparaître une marque caractéristique de métamorphose (Figure 14) (e.g. Shen & Tzeng 2002, 2008, Réveillac et al. 2008, Lord et al. 2009).

Pour la sous-famille des Sicydiinae, le rythme d'accrétion des stries durant la phase larvaire est validé comme journalier (Bell et al. 1995, Shen & Tzeng 2002, 2008, Hoareau et al. 2007a, Lord et al. 2009), comme pour de nombreuses espèces amphidromes (Radtke et al. 1988, 2001) et marines (Pannella 1971, Brothers et al. 1983). Cette durée de vie larvaire reflète généralement la durée de la phase de dispersion marine. Chez *S. lagocephalus*, comme de nombreuses espèces de Sicydiinae, le taux d'accrétion de l'otolithe au cours de cette période a été validé comme un proxy du taux de croissance et du métabolisme individuel (e.g. Shen & Tzeng 2008, Lord et al. 2009). En conséquence, l'analyse microstructurale des otolithes de post-larves permet d'estimer la durée de vie larvaire, mais également de retracer les patterns de croissance des individus. En effet, en vertu de la relation entre la taille du poisson et de son otolithe, la taille de l'otolithe au temps t est considérée comme proportionnelle à sa taille réelle au même temps. Le rétrocalcul de l'âge larvaire, *via* le dénombrement des stries, permet donc d'estimer un taux de croissance de l'otolithe (proxy de la croissance somatique) pour chaque période entre t et $(t+1)$ au cours la vie marine.

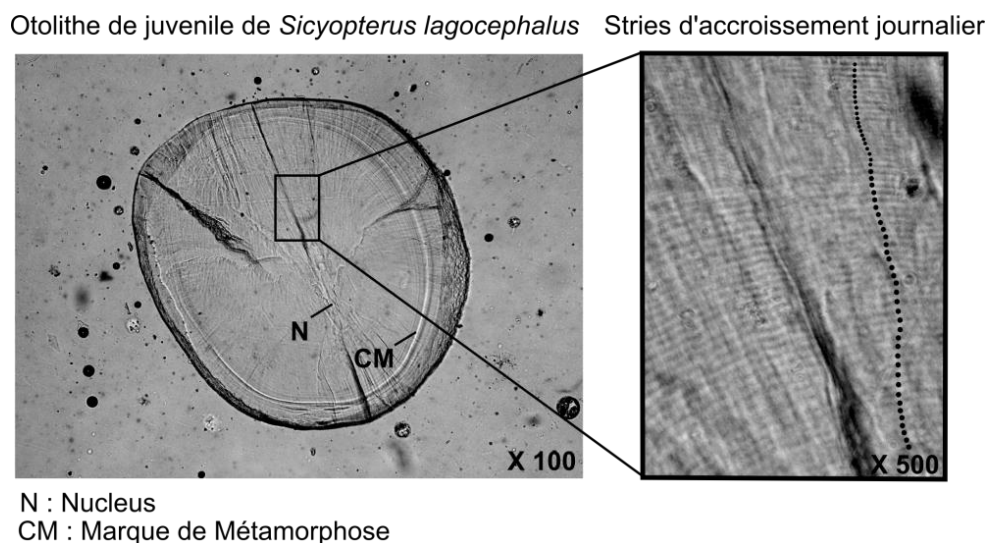


Figure 14 : Marque de métamorphose et stries d'accroissement journalier sur un otolithe de juvénile de *Sicyopterus lagocephalus*.

Dans le cadre de cette étude, seul l'examen des microstructures des otolithes de post-larves sont réalisées, mais les domaines d'applications de l'otolithométrie sont beaucoup plus larges et en pleine expansion. Par exemple, les analyses microchimiques et/ou isotopiques des otolithes permettent d'acquérir de précieuses informations sur les paramètres environnementaux et/ou métaboliques rencontrés par les poissons au cours de leur vie (Secor et al. 1995, Campana 1999, Elfman et al. 2000, Halden et al. 2000, Thorrold & Swearer 2009), notamment sur des gradients de salinité (Secor et al. 1995,

Tzeng 1996, Tzeng et al. 1997, Secor & Rooker 2000, Tabouret 2009, Lord et al. 2011). De même, la forme de l'otolithe varie sous l'effet des variations environnementales locales et permet de discriminer des populations, ainsi que différents stocks de poissons (Tracey et al. 2006, Morat et al. 2008, Lord et al. 2012).

5.2. Extraction et interprétation des otolithes

Les poissons destinés à l'étude des otolithes sont capturés au stade de post-larves lors de leur recrutement en eau douce (PL1 et PL2) et sont conservés dans de l'alcool à 95 %. Les otolithes sagittaux sont extraits en laboratoire sous une loupe binoculaire. Chez *S. lagocephalus*, les otolithes sont situés de part et d'autre de la partie postérieure de l'encéphale (Hoareau 2005, Lord 2009). Une incision à égale distance entre les yeux et l'extrémité postérieure de l'opercule permet de retrouver facilement les otolithes dans les sacs otiques, dans la cavité crânienne (Figure 15). Les sagittae des post-larves sont de forme ovale, avec une face proximale plate et une face distale concave creusée d'un léger sillon (Hoareau 2005). Les otolithes sont ensuite nettoyés manuellement dans un bain d'alcool afin d'éliminer les restes de tissus otique, puis conservés secs dans des Eppendorf numérotés (0,5 ml).

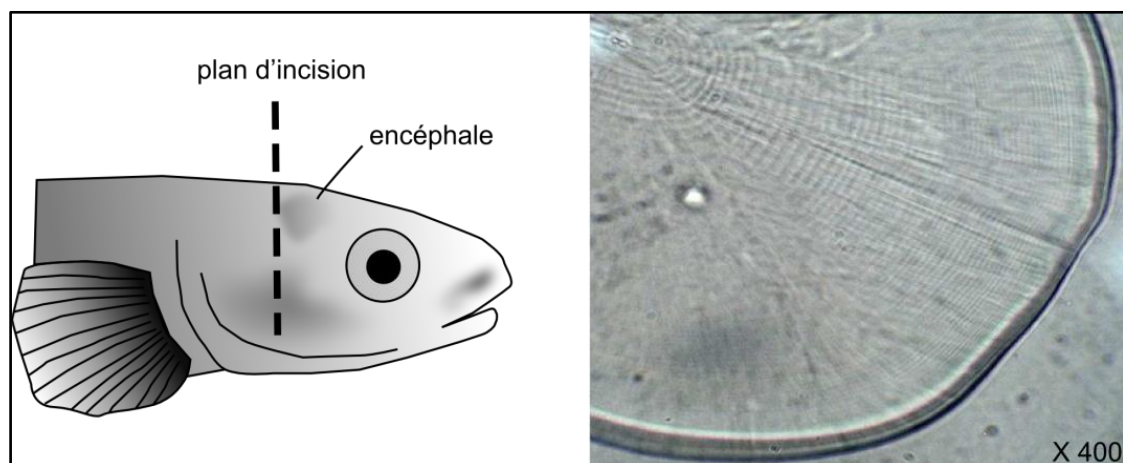


Figure 15 : Plan d'incision pour l'extraction des otolithes sagittaux de post-larve de *Sicyopterus lagocephalus* et de *Cotylopus acutipinnis* (à gauche). Otolithe de *C. acutipinnis* observé au microscope avec une goutte d'huile à immersion (à droite).

Hoareau (2005) a démontré la possibilité d'observer les stries d'accroissement sur des otolithes entiers de post-larves de Sicydiinae en ajoutant une goutte d'huile à immersion lors de l'observation au microscope (Figure 15). Cette technique rapide permet également de limiter les dommages causés aux otolithes lors des manipulations de ponçage (Hoareau 2005). Les otolithes de *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* sont déposés sur une lame avec une gouttelette d'huile à immersion (Cargille, Type B), puis observés au microscope à lumière transmise (X 400) équipé d'un appareil photographique numérique. Des photographies sont prises en faisant légèrement varier le point focal afin de révéler clairement les stries d'accroissement sur toutes les zones de

l'otolithe, du primordium jusqu'au bord de l'otolithe. Les photographies les plus nettes (en général deux par otolithes) sont ensuite combinées afin d'obtenir une image continue de l'ensemble de l'otolithe. Pour un même individu, nous avons considéré que le nombre de stries était similaire pour les deux otolithes. Donc, un seul otolithe (aléatoirement droit ou gauche) est examiné pour chaque post-larve étudiée.

L'analyse des images est réalisée à l'aide du logiciel ImageJ 1.42q software (National Institute of Health, USA). Dans un premier temps, le contraste et la luminosité des images sont ajustés afin de faciliter l'observation des stries. Le nombre de stries d'accroissement est dénombré manuellement, assisté par le plugin Cell Counter, afin d'estimer l'âge au recrutement de la post-larve (Hoareau 2005). Les individus étant tous à un stade de développement post-larvaire, aucune marque de métamorphose n'est observable (Keith et al. 2008) : les stries sont donc comptabilisées jusqu'au bord de l'otolithe. La première strie la plus proche du primordium a été arbitrairement considérée comme formée lors de l'éclosion des larves (Bell et al. 1995). Les mesures sont réalisées le long de la grande diagonale de l'otolithe, en partant de la strie la plus proche du primordium jusqu'au bord de l'otolithe. Les distances séparant 10 stries successives sont mesurées ($\pm 1 \mu\text{m}$) sur toute la longueur de l'otolithe afin d'estimer un taux moyen de croissance journalière ($\mu\text{m}.\text{j}^{-1}$) et la taille de l'otolithe à un âge donné (μm).

5.3. Régression périodique et modèle de croissance

5.3.1. Etude des fluctuations saisonnières

Les régressions périodiques linéaires sont fréquemment employées dans le domaine de la biologie pour modéliser des phénomènes cycliques prévisibles (Bliss 1958, Bell et al. 1995, deBruyn & Meeuwig 2001, Bell 2007). Les analyses périodiques permettent d'identifier des patrons cycliques (i.e. cycle saisonnier, lunaire, journalier ...) de manière plus robuste et avec une plus grande sensibilité que les ANOVA classiques (deBruyn & Meeuwig 2001, Bell 2007). La variable indépendante est une représentation angulaire du temps ce qui évite de découper la variable à expliquer en catégories arbitraires. Bell et al. (1995) proposent d'introduire cette approche pour décrire les fluctuations saisonnières des traits d'histoire de vie et d'abondance au recrutement de deux espèces de Sicydiinae de la Dominique.

Les fluctuations de DVL, d'âge au recrutement et de croissance moyenne sont analysées en ajustant un modèle de régression périodique (Bliss 1958, Bell et al. 1995), tel que :

$$Y = \beta_0 + \beta_1 \sin(R\text{jour}) + \beta_2 \cos(R\text{jour}) + \beta_3 \text{Index},$$

Avec, **Y**, la variable dépendante (DVL, LT, Croissance), **Rjour**, le jour de l'année (0-365) transformée en mesure radian (jour $\times 2\pi/365$), et **Index**, le numéro de jour en continu depuis le 01/01/2006. **β_1** , **β_2** , **β_3** sont les coefficients et **β_0** , l'intercepte du modèle.

La localisation des pics (P) par rapport au jour de l'année peut être déterminée d'après les équations suivantes :

$$P = 365 \times \theta / 2\pi, \quad \theta' = \arctan(\beta_1/\beta_2), \quad \theta = \theta' + QC$$

Avec **P**, le jour du pic dans l'année (1-365) et **QC**, la correction de quadrant [QC = 0, si (β_1, β_2) sont (+,+), QC = π , si (+,-) ou (-,-), QC = 2π , si (-,+)].

L'amplitude des variations A, peut être calculée selon la formule suivante :

$$A = \sqrt{(\beta_1^2 + \beta_2^2)}$$

Ainsi, l'étendue des valeurs prises par la variable dépendante Y est comprise entre $2 \times A$, soit moyenne $\pm A$.

5.3.2. Modélisation de la croissance

L'utilisation de la croissance de l'otolithe comme proxy de la croissance somatique est fréquemment utilisée afin de retracer l'histoire de vie des poissons par rétrocalcul (e.g. synthèse Vigliola & Meekan 2009). Pour les deux espèces étudiées, la croissance des otolithes pendant la phase larvaire est modélisée en ajustant un modèle de von Bertalanffy (1934), tel que :

$$L_t = L_{\max} (1 - e^{-K(t-t_0)}),$$

Avec, L_t , la taille de l'animal au temps t , L_{\max} , la valeur de L_t quand le taux d'accroissement est nul, K , la constante caractéristique de la croissance, t , l'âge exprimé en jours, et t_0 le temps hypothétique auquel l'animal aurait eu la taille égale à 0.

Les modèles sont ajustés sur le logiciel R (R Development Core Team. R 2010), à partir un package nlme (Pinheiro et al. 2012) en intégrant un effet aléatoire associé à l'individu afin de prendre en compte les variations interindividuelles de croissance (Vigliola & Meekan 2009).

5.4. Données environnementales

Afin de mettre en relation les traits d'histoire de vie larvaire avec des variables environnementales marines, des données de température de surface marine (SST, °C) et concentration en chlorophylle a (Chla, mg.m^{-3}) issues d'analyses d'imageries satellitaires sont recueillies. Les données de températures de surface sont obtenues à partir de l'analyse des images prises par le satellite NOAA (<http://coralreefwatch.noaa.gov>). Les produits sont des composés de plusieurs images d'un demi-degré de résolution (environ 50 km) prises de nuit sur la station Réunion (21.5°S, 55°E) (NOAA Coral Reef Watch 2000). Deux mesures sont disponibles par semaine. Les données de concentration en chlorophylle a sont obtenues à partir du spectroradiomètre MODIS (<http://modis.gsfc.nasa.gov>) à bord des satellites Aqua (EOS PM), disponibles en ligne (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>). Les données sont des composés d'images de 8 jours dans un carré de 2 degré autour de la Réunion (22-20°S, 54-56°E). Compte tenu du peu

d'informations concernant la dispersion des larves dans le milieu marin et de leur position dans la colonne d'eau, nous avons considéré que des paramètres moyens sur de larges échelles spatiales étaient satisfaisants pour une première approche. Cette approximation est plus réaliste dans le cas des températures qui présentent souvent de fortes autocorrélations spatiales que dans le cas de la chlorophylle a. Cette dernière est utilisée comme proxy de la disponibilité en nourriture pour les larves pélagiques car elle est étroitement associée à la productivité primaire et de l'abondance de zooplancton (Laws et al. 2000, Meekan et al. 2003, Fernández-Álamo & Färber-Lorda 2006). Toutefois, la disponibilité en nourriture dans le milieu marin est couramment répartie de manière hétérogène, sous forme de patches localisés. Par conséquent, il est possible que l'échelle spatiale choisie dans le cas de chlorophylle ne soit pas suffisamment fine pour identifier une influence sur des traits de vie larvaire.

6. Etude et analyse de la reproduction

Les études visant à évaluer les stocks reproducteurs de poissons sont généralement axées sur l'examen des femelles qui sont considérées comme le sexe limitant dans la population, en raison du coût élevé lié à la production d'ovocytes (Murua et al. 2003, Murua & Saborido-Rey 2003). Cependant, dans certaines conditions (e.g. sexe ratio biaisé en faveur des femelles, soins paternel...) le nombre de mâles géniteurs est susceptible d'influencer le potentiel reproducteur de la population (Helfman et al. 1997). Le cycle reproducteur, la dynamique de développement ovocytaire, ou encore le type de fécondité sont des composants essentiels pour définir la stratégie de reproduction des poissons et évaluer le potentiel reproducteur des populations piscicoles (Murua et al. 2003).

Plusieurs méthodes existent pour évaluer le statut reproducteur et le cycle reproducteur des poissons, reposant parfois sur le dosage des hormones contrôlant la maturation ovocytaire, mais plus généralement basées sur une appréciation du stade de maturité des gonades. La plus commune s'appuie sur le rapport de la masse gonadique sur la masse somatique, appelée indice (ou rapport) gonado-somatique (IGS ou RGS). Cette méthode repose sur l'augmentation de masse des gonades au cours du développement ovocytaire (DeVlamming et al. 1982). Elle est couramment utilisée chez de nombreux poissons bien qu'elle nécessite une validation préalable (West 1990). En effet, la généralisation de l'indice nécessite qu'il existe une relation isométrique entre le poids des gonades et le poids somatique des individus, pour tous les stades de maturations ovariens (Somarakis et al. 2004, Plaza et al. 2007). Si cette condition n'est pas remplie, un indice éliminant la dépendance du poids des gonades par rapport à la taille peut être calculé pour chaque stade de développement ovarien : l'indice gonadique relatif (Erickson et al. 1985).

Les autres méthodes sont basées sur l'observation de caractéristiques morphologiques et/ou physiologiques liées à la maturation sexuelle, visant à classer les individus selon leur statut reproducteur (West 1990, Brown-Peterson et al. 2007, Lowerre-Barbieri et al. 2011, Nunes et al. 2011). La plus simple repose sur l'observation de signes morphologiques extérieurs ne nécessitant pas de dissection (e.g. gonade visibles par transparence, forme et couleur de la papille urogénitale...). Cependant, cette approche, qui permet de ne pas sacrifier les individus, ne permet pas d'appréhender précisément le degré de maturation des individus. Une observation macroscopique des gonades, associée à une estimation du volume occupé par les gonades au sein de la cavité abdominale, permet d'affiner l'expertise en définissant plusieurs classes d'état reproducteur (Hilge 1977). Toutefois, les indécisions et les erreurs de classification sont assez fréquentes, notamment pour discriminer des femelles ayant pondu, en développement ou en régression ovarienne.

L'observation de coupes histologiques des gonades est beaucoup plus coûteuse en temps, mais rend possible une évaluation précise du statut reproducteur des femelles (West 1990), en se basant sur les stades de développement ovocytaires et la structure des tissus ovariens (Brown-Peterson et al. 2007, Lowerre-Barbieri et al. 2011, Nunes et al. 2011). L'estimation de l'occurrence de structures ovocytaires caractéristiques dont la durée de persistance dans les ovaires est connue, comme les follicules post-ovulatoires, peut être utilisée afin d'estimer la fréquence des événements reproductifs (Hunter & Goldberg 1980, Alheit et al. 1984, Alheit 1985, Hunter & Macewicz 1985). Ainsi, il est également possible de définir la fraction de la population en train de frayer, sur une période de temps connue (environ 48h autour de la ponte) (Ganias et al. 2003, Brown-Peterson et al. 2007, Lowerre-Barbieri et al. 2009).

La dynamique du développement ovocytaire peut également être étudiée par l'examen microscopique des gonades (West 1990, Mura et al. 2003, Murua & Saborido-Rey 2003). Le type de d'organisation ovarienne (synchrone / groupe-synchrone / asynchrone) et la fréquence relative des stades ovocytaires présent dans les gonades fournissent de précieuses informations sur le pattern de ponte et le type de fécondité (déterminée / indéterminée).

Généralement, la caractérisation du cycle et de la stratégie de reproduction repose sur la complémentarité des différentes méthodes (i.e. IGS, étude histologique) mise en lien avec des paramètres environnementaux et démographiques.

6.1. Calcul des indices et validation de l'IGS

Les poissons capturés et destinés à l'étude de la reproduction sont rapportés vivants au laboratoire, puis sacrifiés avec une dose létale d'eugénol juste avant les dissections. Les poissons sont mesurés ($TL \pm 1$ mm) et la masse fraîche est pesée ($BW \pm 1$ mg). Pour chaque poisson, un indice de condition est calculé, selon la formule suivante :

$$K = BW.TL^{-3}$$

Après incision de la cavité abdominale du poisson, les gonades sont prélevées et pesées ($OW \pm 1$ mg), ainsi que le foie ($LW \pm 1$ mg). L'IGS et l'indice hépatosomatique (IHS) sont calculés comme le ratio du poids frais des gonades ou du foie sur le poids total du poisson.

$$\text{IGS} = (\text{OW} \cdot \text{BW}^{-1}) \times 100$$

$$\text{IHS} = (\text{LW} \cdot \text{BW}^{-1}) \times 100$$

Traditionnellement, la vérification de l'indépendance entre l'IGS et le poids ou la taille du poisson passe par la confirmation d'une relation linéaire entre le poids total et la masse des gonades (Roff 1983, Somarakis et al. 2004). Par conséquent, il est nécessaire de vérifier que le coefficient de la pente (b) de la relation ci-dessous n'est pas significativement différent de l'unité pour chaque phase du développement ovarien (Somarakis et al. 2004, Plaza et al. 2007).

$$\log(\text{BW}) = \log(a) + b \log(\text{OW})$$

Des tests t sont réalisés afin de vérifier l'hypothèse d'isométrie ($b = 1$) et une ANCOVA permet de contrôler l'homogénéité des pentes entre les différentes phases du développement ovarien (Somarakis et al. 2004, Plaza et al. 2007). Les phases du développement ovarien peuvent être appréciées à partir de la taille des ovocytes les plus matures (West 1990). Les individus sont donc groupés en fonction de la taille moyenne des cinq plus grands ovocytes mesurés (voir après pour la méthode de mesure) selon des classes de taille de $75 \mu\text{m}$ (i.e. <75 , $75-150$, $150-225$, $>225 \mu\text{m}$). Ce classement est considéré comme un proxy des stades de développement ovarien, et est utilisé pour contrôler l'isométrie de la croissance ovarienne (Plaza et al. 2007). Pour ces tests, les ovaires des femelles de *S. lagocephalus* pesant moins de 0,01 g sont exclus en raison de l'imprécision des mesures, et de même pour les ovaires $\leq 0,001$ g des femelles de *C. acutipinnis* (le même seuil n'a pas pu être choisi en raison du faible poids des gonades de *C. acutipinnis*).

Les valeurs d'IGS, d'IHS, et de K sont comparées entre les dates de prélèvement en utilisant des tests non paramétriques de Kruskal Wallis. Afin de tester et de comparer l'influence des stations et des dates de prélèvement, les valeurs d'IGS sont modélisées sur la base d'une analyse GLM avec une fonction de lien identité.

6.2. Préparation histologique (Figure 16)

Les gonades prélevées sont fixées un minimum de sept jours dans une solution de Dietrich (pour 100 ml de solution : 30 ml d'éthanol 95 %, 10 ml de formol, 2 ml d'acide acétique glacial, 58 ml d'eau distillée). Les gonades sont ensuite déshydratées, enrobées dans de la paraffine à 58°C , puis des coupes des ovaires à $\approx 7 \mu\text{m}$ sont réalisées à l'aide d'un microtome (Reichert Jung, 2050 Supercut) suivant des procédures standardisées. Les coupes transversales des ovaires sont ensuite colorées avec une solution de d'Hémalum de Mayer et d'éosine.

La solution d'Hémalum de Mayer est préparée de la manière suivante. L'hématoxyline cristallisée (1 g) est dissoute à chaud dans de l'eau distillée (1 000 ml), puis placée à l'étuve (37-40 °C) durant 6 à 8 heures pour hâter l'oxydation. Une fois refroidie, l'iodate de sodium (0,2 g) et l'alun de potassium pulvérisé (50 g) sont ajoutés, suivis de l'hydrate de chloral (50 g) et de l'acide citrique (ou acide acétique) (1 g). La solution est ensuite placée dans une étuve à 37 °C durant 6 à 8 heures pour accélérer l'oxydation. La maturation est révélée par une teinte violacée.

Étapes	Opération
• Déshydratation	- Eau distillée : 5 min
	- Alcool 70 % : 30 min
	- Alcool 95 % : 30 min (2 bains successifs)
• Substitution	- Alcool 100 % : 30 min (2 bains successifs)
	- Toluène pur : 30 min (2 bains successifs)
• Inclusion - Polymérisation	- 45 min à l'étuve 58°C dans un bécher (3 bains successifs)
	- Inclusion dans un moule
	- Refroidir quelques heures
• Coupes transversales au microtome (7 µm)	
• Etalement sur une lame	
• Collage et séchage sur platine chauffante (55°C, 5 à 10 minutes)	
• Déparaffination - Réhydratation	- Toluène pur : quelques secondes
	- Alcool 100 % : quelques secondes
	- Alcool 95 % : quelques secondes
	- Alcool 70 % : quelques secondes
	- Eau distillée : quelques secondes
• Colorations	- Hémalun acide de Mayer : 7 min
	- Rinçage à l'eau courante
	- Eosine 2% : 3 min
	- Rinçage à l'eau courante
• Déshydratation	- Alcool 70 % : quelques secondes
	- Alcool 95 % : quelques secondes
	- Alcool 100 % : quelques secondes
	- Toluène pur : quelques secondes
• Montage entre lame et lamelle avec quelques gouttes de DPX	

Figure 16 : Mode opératoire mis en place pour la réalisation des coupes histologiques des ovaires de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis*.

Dans un premier temps, des coupes sont réalisées dans les parties antérieures, médianes et postérieures, des ovaires droit et gauche, de 20 femelles de *S. lagocephalus* afin de vérifier l'homogénéité des tailles et des stades ovocytaires au sein des ovaires d'une même femelle. L'observation des coupes a montré que les stades ovocytaires sont semblables entre toutes les coupes chez une même femelle. Afin de tester l'homogénéité des tailles d'ovocytes, les diamètres (diamètre de Ferret¹, ± 0,1 µm) d'un échantillon de 30 ovocytes les plus matures sont mesurés pour chaque femelle. Comme aucune

¹ Il correspond à la distance entre deux tangentes au contour apparent de la particule menées parallèlement à une direction fixe.

différence significative n'est mise en évidence entre les lobes (2-way ANOVA, $F_{(1, 3594)} = 0,383$, $P = 0,53$), les positions dans l'ovaire (2-way ANOVA, $F_{(2, 3594)} = 0,034$, $P = 0,96$), et l'interaction de ces deux facteurs ($F_{(2, 3594)} = 0,169$, $P = 0,84$), les coupes sont ensuite réalisées uniquement sur la partie médiane d'un seul ovaire (aléatoirement droit ou gauche).

L'homogénéité des tailles et des stades ovocytaires entre les positions ovariennes n'a pas été vérifiée pour la seconde espèce, *C. acutipinnis*. Mais compte tenu des similarités de développement ovarien entre les deux espèces (voir Chapitre IV), les coupes sont également réalisées uniquement dans la partie médiane d'un ovaire.

6.3. Détermination des stades ovocytaires et ovariens

Les stades ovocytaires sont déterminés à partir de l'observation des coupes histologiques des ovaires. Quatre stades de développement ovocytaire sont retenus pour décrire l'évolution de la maturation ovarienne d'après la classification développée par Brown-Peterson et al. (2007), et les stades proposées par Nouel (1992) : le stade croissance primaire, le stade alvéole corticale, le stade vitellogénèse précoce, et le stade vitellogénèse.

En fonction de l'état de maturation des ovaires, les femelles sont classées selon six phases du cycle de reproduction décrites par Brown-Peterson et al. (2007, 2011), et ajustées pour les femelles de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* : immature, en développement, capable de se reproduire, post-ponte, en régression, en régénération. La classification repose sur l'observation des stades ovocytaires les plus avancés dans l'ovaire, ainsi que sur la présence d'autres structures distinctives (Ganias et al. 2004, Plaza et al. 2007, Alonso-Fernández et al. 2008, Brown-Peterson et al. 2007, 2011).

Les stades ovocytaires et les phases du cycle de reproduction sont détaillés dans le chapitre concerné (Chapitre IV).

6.4. Méthode de mesure

Des photographies des coupes histologiques sont réalisées à plusieurs positions aléatoires à l'aide d'un microscope (X 100) combiné à appareil photographique. La distribution des tailles ovocytaires et leurs fréquences relatives sont estimés en utilisant le logiciel de traitement d'image, ImageJ 1.42 (National Institute of Health, USA).

Seuls les ovocytes sectionnés au niveau du noyau sont mesurés, afin d'approcher le diamètre réel. Un cadrat (500 x 500 μm) est placé aléatoirement sur une photographie et les diamètres de Ferret de tous les ovocytes contenus dans le cadrat sont mesurés ($\pm 0,1 \mu\text{m}$). La procédure est répétée sur une autre photographie, jusqu'à obtenir un minimum de 30 ovocytes mesurés par individu. Si le comptage d'un cadrat est initié, il

est systématiquement terminé afin de conserver les fréquences relatives des classes de taille ovocytaire. Ces dernières sont calculées par classes de 25 μm , comme étant le ratio du nombre d'ovocytes de chaque classe (N_i) sur le nombre total d'ovocytes (N_{tot}).

$$\text{Freq}_i = N_i / N_{\text{tot}}$$

Toutefois, pour estimer le nombre d'ovocytes par classes de taille (N_i), un facteur de correction doit être appliqué afin de prendre en compte les biais inhérents au comptage de particules de tailles différentes dans une section aléatoire (Abercrombie 1946, Von Bartheld 2002). En effet, à nombre égal, une particule de grande taille a plus de chance d'être présente dans une section aléatoire qu'une particule de plus petite taille. Ainsi, pour chaque classe de taille ovocytaire, le nombre d'ovocytes est corrigé selon la formule suivante :

$$N_i = n_i \cdot Th / (Th + D_i)$$

Avec, N_i , le nombre corrigé d'ovocytes de la classe i , Th , l'épaisseur de la coupe (7 μm), D_i , la moyenne arithmétique de 30 diamètre de noyaux d'ovocytes de la classe i , et n_i le nombre d'ovocytes observé de la classe i . Dans le cas de cette étude, le coefficient de correction est rapporté à la taille du noyau car la stratégie d'échantillonnage des ovocytes est basée sur la position du noyau dans un cadrat.

6.5. Synchronisation journalière et fréquence de ponte

Un synchronisme journalier de l'activité de ponte peut être mis en évidence en observant les stades de maturation ovocytaire au cours de la journée, ainsi que l'état de dégradation des follicules post-ovulatoires (Yamda et al. 1998, Taylor et al. 1998, Ganiel et al. 2003, Lowerre-Barbieri et al. 2009). L'observation du stade de dégradation et de la taille des follicules post-ovulatoires (POFs) en milieu naturel peut ensuite permettre d'estimer le temps de persistance des POFs dans les ovaires après l'évènement de ponte (Ganias et al. 2003, Ganias 2012). Pour chaque femelle à la phase de post-ponte, le périmètre d'un échantillon aléatoire de 30 POFs est mesurée ($\pm 0,1 \mu\text{m}$), par analyse d'image (ImageJ 1.42, National Institute of Health, USA) afin de formuler des hypothèses sur la persistance des POFs.

La fréquence de ponte peut être estimée sur la base de la méthode des follicules post-ovulaire, si le temps de dégradation des POFs est connu (Hunter & Goldberg 1980, Alheit et al. 1984). En effet, la fraction de ponte (S) correspond à la proportion de femelles qui pondent par unité de temps, généralement exprimée en jours (Parker 1980). Dans ce cas, la fréquence de ponte (f) est égale à $1/S$ (Hunter & Goldberg 1980, Alheit et al. 1984, Ganias et al. 2011, Ganias 2012).

6.6. Définition de la population reproductrice

6.6.1. Taille de première maturation

Les femelles sont considérées comme immatures quand leurs ovaires contiennent uniquement des ovocytes en croissance primaire et qu'il n'existe pas de traces de reproduction antérieures (i.e. POF, tissus, faisceau musculaires, paroi ovarienne épaisse...). Un modèle linéaire généralisé binomial est utilisé pour modéliser la probabilité de maturité en fonction de la taille des femelles et de la date d'échantillonnage (Alonso-Fernández et al. 2008, Lowerre-Barbieri et al. 2011). La taille à première maturité (L_{50}) est considérée comme la taille pour laquelle la probabilité $p = 0,5$ d'être sexuellement mature est atteinte (Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011).

6.6.2. Estimation de la fécondité

La fécondité potentielle par batch (lot d'œufs pondu lors d'un évènement de reproduction) est estimée par une méthode gravimétrique traditionnelle (Mura et al. 2003). Elle est uniquement évaluée pour les femelles de *S. lagocephalus* dont l'IGS est supérieur à 7 et pour les femelles de *C. acutipinnis* dont l'IGS est supérieur à 13. En effet, à ce degré de développement ovarien, il existe une nette ségrégation de taille entre le batch d'ovocyte correspondant à la ponte en devenir et les autres stades ovocytaires présents dans les ovaires (voir Chapitre IV).

Le poids des gonades après fixation est déterminé ($\pm 0,01$ mg) et trois échantillons pesant de 3 à 5 mg ($\pm 0,01$ mg) sont prélevés aléatoirement sur l'ovaire droit ou gauche. Les échantillons sont placés dans une boîte de Pétri avec de goutte d'eau distillée, puis les ovocytes sont manuellement séparés en utilisant une pince fine courbée. Une photographie de la préparation est ensuite effectuée sous une loupe binoculaire (Figure 17-A). Afin de faciliter le dénombrement des ovocytes, une procédure de comptage semi-automatisée est mise en place, reposant sur des protocoles standards d'analyses d'image binaire (Klibansky & Juanes 2008, Gantias et al. 2010, Gantias 2011).

- Durant la première étape, le fond de l'image est éclairci et le contraste est ajusté afin de bien identifier les contours des ovocytes, puis l'image est convertie dans un format binaire (Figure 17-B).
- Pendant la deuxième étape, l'image subit une érosion, suivi d'une dilatation afin de lisser les contours des ovocytes et de supprimer les pixels isolés. Un outil de segmentation est ensuite appliqué pour individualiser les ovocytes se chevauchant (Figure 17-D).
- La troisième étape correspond au dénombrement automatique des particules qui est contrainte par une plage de taille seuil de particule (maximum et minimum) et un coefficient de circularité minimum (circularité $> 0,85$), visant à exclure du dénombrement automatique les ovocytes de réserve ou se chevauchant (Figure 17-C). La taille dite de seuil minimum est définie par la taille critique à laquelle un hiatus se forme entre les ovocytes de réserve et en maturation (Gantias et al.

2010). Au cours de cette étape, les diamètres de Ferret des ovocytes détectés automatiquement sont mesurés ($\pm 0,1 \mu\text{m}$).

- Pour finir, le comptage automatique des ovocytes est complété par une vérification visuelle de l'image pour détecter d'éventuels oublis ou erreurs (Figure 17-C).

Afin de quantifier l'erreur d'estimation de la fécondité entre les trois échantillons, le coefficient de variation (CV) est calculé pour chaque femelle.

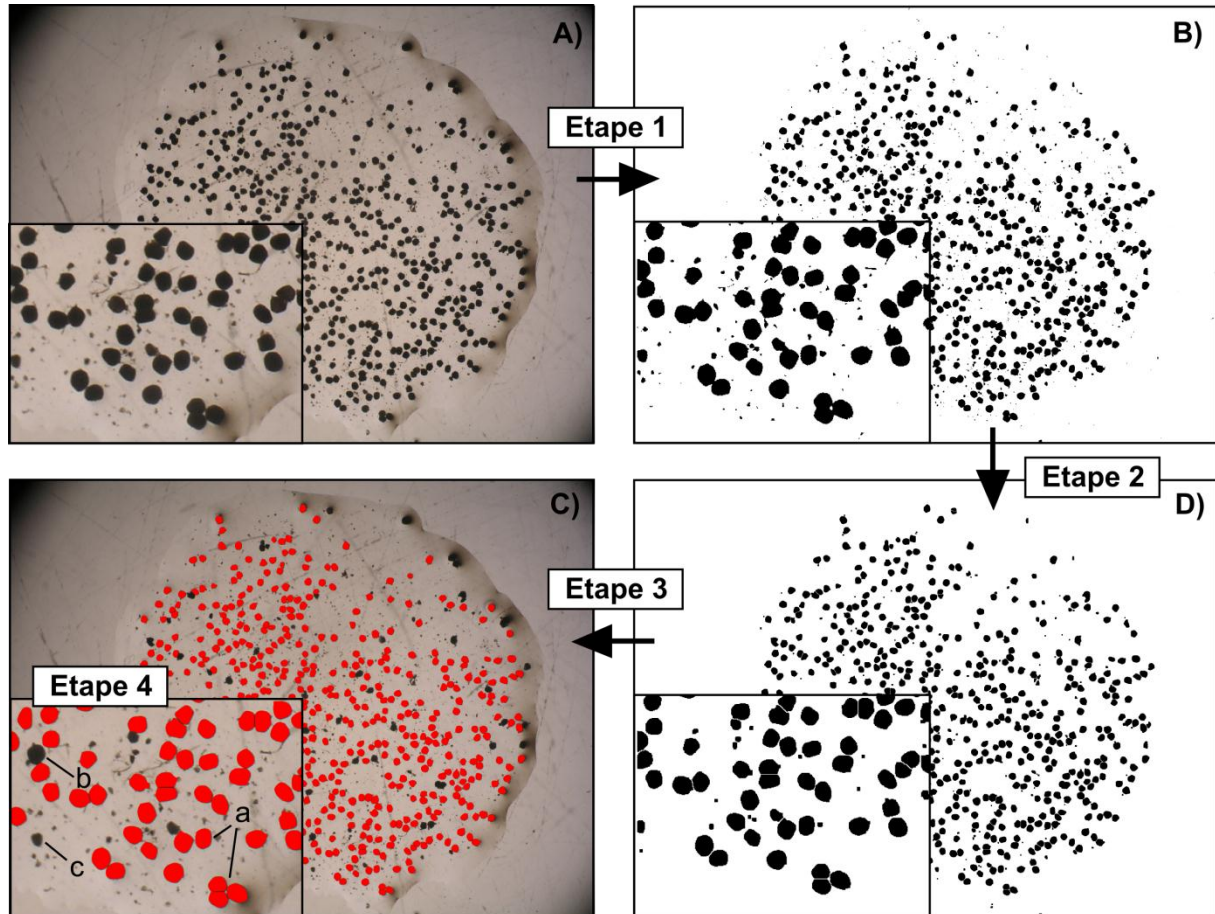


Figure 17 : Etapes du processus de dénombrement des ovocytes de *Sicyopterus lagocephalus*, sur le logiciel ImageJ. A) Photographie des ovocytes séparés sous la loupe binoculaire, B) Etape 1 : Image après conversion au format binaire, D) Image après érosion, dilatation et segmentation des objets, C) Comptage automatique des objets correspondant à la taille et à la circularité des ovocytes : Vérification visuelle de l'image pour détecter d'éventuels oublis : a) ovocyte dénombré automatiquement, b) ovocyte oublié lors du dénombrement automatique, c) ovocyte de réserve.

6.6.3. Structure de la population reproductrice

La population reproductrice « active » est souvent définie sur la base des femelles à la phase « capable de se reproduire » et à la phase de « post-ponte » (Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011). Dans le cadre de cette étude, nous considérerons les femelles « actives » sur la base d'un seuil d'IGS correspondant au quantile 95 % de la distribution

des valeurs d'IGS des femelles à la phase de « développement ». Cette méthode vise à exclure la majeure partie des individus qui ne sont pas à la phase capable de se reproduire.

Afin de tester si la maturation ovarienne est synchrone dans la population en fonction de la taille des femelles, de la date d'échantillonnage et de la localité, la probabilité qu'une femelle appartienne à la population reproductrice active est modélisée sur la base d'un GLM avec une fonction de lien logit (Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011). Pour cela, les femelles classées comme « actives » sont catégorisées à 1 ; alors que les autres sont catégorisées à 0. Un effet significatif des variables indépendantes « station », « date », ou « taille » suggère une influence sur la structure de la population active. Les variations temporelles de l'activité de reproduction entre les stations sont reflétées par l'interaction « station x date ». Un effet significatif de l'interaction entre la variable « taille » et les co-variables « date » ou « station » suggère que la probabilité d'appartenir à la population active dépend de la taille dans le temps ou l'espace. Si la reproduction est synchronisée au cours de la saison de reproduction, alors la probabilité d'appartenir à la population active doit rester relativement constante au cours de toute la saison (Lowerre-Barbieri et al. 2009).

7. Bilan des échantillonnages et des données utilisées

Cette étude regroupe des données issues d'échantillonnages et d'observations réalisées dans le cadre des travaux de thèse, mais également des données acquises dans le cadre de projets antérieurs ou transversaux. L'objectif de ce paragraphe est de dresser un bilan succinct de l'origine des données traitées dans ce document.

7.1. Utilisation de données antérieures

Un certain nombre d'études est accompli dans le cadre de formations universitaires ou par des structures associatives, laissant pour seule trace des rapports difficiles à valoriser en l'état ou à diffuser pour un large public. Le rayonnement de l'information ainsi apporté est alors restreint aux seules personnes ayant connaissance du document. Or, porter attention à certains de ces documents éviterait certainement de réitérer les mêmes erreurs, ou permettrait d'apporter de précieux compléments d'information pour le développement de futurs projets.

Au cours de cette étude, des échantillons et des données recueillies dans le cadre de projets antérieurs ont permis d'augmenter le nombre d'échantillons traités et de valoriser des données non publiées. Certaines données sont utilisées à l'identique en ajustant les analyses statistiques, alors que d'autres ont fait l'objet de retour sur les échantillons biologiques. Ces éléments sont intégrés dans les analyses avec l'accord préalable des parties impliquées et la contribution des auteurs.

- *Données d'abondance piscicole*

[Projet 1 – Tableau 1] Des données d'abondance piscicole issue du Réseau Piscicole de la Réunion ont été utilisées dans le cadre de cette étude, et sont disponibles en ligne (<http://www.arda.fr/modules/DonneesPiscicoles>). Le Réseau Piscicole de La Réunion a été mis en place en 2000 et a pour objectif de maintenir une veille écologique sur chacune des rivières pérennes de l'île, d'améliorer les connaissances et d'appréhender la biologie et l'écologie des espèces piscicoles de la Réunion et de suivre l'impact des grands aménagements (Richardson et al. 2008). Sa gestion et son financement sont portés par le Ministère de l'Environnement – DIREN¹ Réunion, le Conseil Supérieur de la Pêche, le Conseil Régional de La Réunion, le Département de la Réunion, l'Office Local de l'Eau et l'ARDA.

- *Echantillonnage des post-larves*

[Projet 2 – Tableau 1] Les post-larves de *Sicyopterus lagocephalus* et de *Cotylopus acutipinnis* capturées sur les embouchures ont été recueillies dans le cadre du programme « d'Observation des Flux Migratoires des populations de poissons et de macro-crustacés diadromes de La Réunion ». Initié en 2006 par l'ARDA avec le soutien financier de l'ONEMA², la DIREN et l'OLE³, ce programme a pour objectif de mieux prendre en compte le cycle de vie des espèces indigènes, dans le cadre de mesures de gestion ou de restauration des milieux aquatiques continentaux. Il doit permettre à terme de caractériser le rôle des interfaces "eau de mer – eau douce" dans la structuration et le maintien des populations piscicoles en rivière, et de caractériser l'état écologique des masses d'eau, au titre de la Directive Cadre sur l'eau (ARDA 2012).

- *Autres projets dont les données ont été utilisées*

[Projet 3 – Tableau 1] Lim P, Segura G, Dauba F (2000) Caractérisation des exigences d'habitat des *Sicyopterus lagocephalus* dans quelques cours d'eau de La Réunion. ENSAT⁴ – ICHTYOSIS / ARDA.

[Projet 4 – Tableau 1] Metzger M (2008) Analyse de la variabilité des traits de vie des cabots bouches-rondes de l'Île de la Réunion. Stage Master I, ARDA – INRA UMR ECOBIOP⁵, Université de Metz.

[Projet 5 – Tableau 1] Teichert N (2007) Caractérisation des zones de reproduction du Cabot-bouche ronde (*S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*) et premiers préférendums de lieux de ponte dans une rivière de la Réunion. Mise en œuvre d'un fluviarium et premières observations des stratégies comportementales liées à la reproduction de *S. lagocephalus*. Stage Master I, ARDA – INRA UMR ECOBIOP, Université de Poitiers.

¹ Direction Régionale de l'Environnement – île de la Réunion

² Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques

³ Office Local de l'Eau Réunion

⁴ Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse

⁵ Institut National de la Recherche Agronomique

[Projet 6 – Tableau 1] Teichert N (2009) Stratégies, traits d’histoire de vie et variabilité chez les poissons migrateurs amphihalins. Variabilité de l’investissement maternel et capacité de survie des embryons libres en eau douce chez les Cabots bouches rondes, poissons de l’île de la Réunion. Stage Master II, ARDA – INRA UMR ECOBIOP, Université de Lyon 1.

[Projet 7 – Tableau 1] Valade P (2001) Etude de la biologie de la reproduction et des premiers stades larvaires du bouche-ronde (*Sicyopterus lagocephalus* et *Cotylopus acutipinnis*) à l’île de La Réunion, en vue de la conception d’aménagements et de mesures de gestion favorisant le franchissement des ouvrages de captage d’eau par les larves lors de la migration d’avalaison. Stage de Diplôme de Recherche Technologique en Technologies de l’Environnement. ARDA – Département de La Réunion, Université de Montpellier II.

7.2. Bilan des échantillonnages

Le Tableau 1 récapitule l’origine de l’ensemble des données et des échantillons utilisés dans le cadre de la thèse, ainsi que les périodes et les sites correspondants. Les échantillonnages réalisés dans le cadre la thèse sont identifiés (#).

Tableau 1 : Bilan des périodes et des sites d’échantillonnages.

Etudes	Dates	Sites d’échantillonnage	Méthode de prélèvement	Projet	Thèse
Habitat quotidien	08-1999 et 07/08-2000	12 rivières (29 stations)	EPA par pêche électrique	3	
Habitat de reproduction	03-2000 et 02-2010	Riv. du Mât (4 stations), Riv. Langevin (1 station)	Echantillonnage aléatoire et stratifié de pontes	7	#
	09-2000	Riv. du Mât (2 stations), Riv. Langevin (2 stations)	Pêche par ambiance	1	
Appariement et garde des nids	02-2007, 03-2008, et 02-2010	Riv. Langevin (1 station)	Echantillonnage aléatoire de pontes	4, 5	#
	02-2007	Riv. Langevin (3 stations)	Pêche par ambiance	5	
Activité / survie des embryons libres	02-2009	Riv. Langevin (1 station)	Echantillonnage stratifié de pontes	6	
Vie marine de <i>S. lagocephalus</i>	De 11-2006 à 03-2009	Riv. St Etienne (1 station)	EPA par pêche électrique	2	#
Vie marine de <i>C. acutipinnis</i>	De 01-2008 à 12-2009	Riv. du Mât (1 station)	EPA par pêche électrique	2	#
Suivi de la reproduction	De 01-1999 à 02-2000, et de 01-2011 à 01-2012	Riv. Langevin (3 stations), Riv. des Marsouins (2 stations)	EPA par pêche électrique	7	#

Chapitre II. LE CHOIX ET L'HABITAT

La distribution des communautés aquatiques au sein des hydrosystèmes est largement influencée par la diversité et la répartition des conditions environnementales (Malavoi 1989, Wasson et al. 1998, Souchon 2002). La perception du milieu par une espèce dépend en grande partie de sa mobilité et de sa durée de vie (Wasson et al. 1998). Gaudin (2001a) propose de définir l'habitat comme « *l'ensemble des éléments inertes et vivants d'un paysage dont les caractéristiques et les variations permettent à un organisme de s'installer, d'assurer sa survie et d'optimiser son succès reproducteur* ». Les exigences écologiques des espèces sont susceptibles de varier en fonction des localités et des stades de développement (Boyce et al. 2002). Ainsi, l'habitat utilisé par les jeunes stades de poissons change rapidement au cours de l'ontogénèse en réponse aux modifications de leurs capacités natatoires, à l'optimisation de prise de nourriture ou encore à la compétition (Gaudin 2001b).

Wasson et al. (1998) décrivent deux catégories d'habitat en fonction de leur fréquence d'utilisation et leur fonction. Les **habitats quotidiens**, dédiés aux fonctions d'alimentation et de repos ; chez les Sicydiinae, ces deux fonctions sont souvent liées par leur mode de nutrition benthique et par la proximité immédiate des galets servant d'abris (Keith 2003). Les **habitats de phases critiques**, utilisés pour la reproduction et comme refuge lors d'évènements extrêmes ; Wasson et al. (1998) regroupent ces deux types d'habitat, bien qu'ils soient très différents. En milieu tropical et subtropical, les zones de refuges sont principalement utilisées pour faire face aux crues cycloniques et aux étiages sévères, observés épisodiquement sur les rivières. Les individus s'y maintiennent en activité réduite jusqu'au retour des conditions normales (Wasson et al. 1998). A l'inverse, l'habitat de fraie est incontournable à l'accomplissement du cycle biologique et peut être le siège d'intenses interactions entre individus. Il est souvent associé à des exigences écologiques fortes, car il doit regrouper des conditions hydromorphologiques favorables à la survie des jeunes stades.

Les gobies (Gobiidae) mâles construisent généralement des nids dans lesquels sont pondus les œufs (e.g. Manacop 1953, Daoulas et al. 1993; Fitzsimons et al. 1993; Keith 2003; Yamasaki & Tachihara 2006; Tamada 2008). La disponibilité et la répartition des sites de fraie peuvent influencer la distribution des individus (Tamada 2011), ou encore limiter l'accès à la reproduction pour certaines catégories de mâles (Forsgren et al. 1996, Takahashi 2008). Si la disponibilité des sites de nidification est limitée par leur abondance, une compétition entre mâles peut se mettre en place pour leur occupation (Anderson 1994, Forsgren et al. 1996). L'accès à la reproduction peut alors être monopolisé par certains mâles, plus aptes à défendre un territoire (Forsgren et al. 1996). Les femelles peuvent ensuite choisir de s'accoupler avec un mâle, en se reposant sur plusieurs traits, comme la taille du mâle, du nid, la qualité de la parade ou encore les conditions hydromorphologiques autour du nid (e.g. synthèse Barbosa & Magurran

2006). Ces caractéristiques sexuelles secondaires servent d'indicateurs aux femelles pour déterminer quel mâle et/ou quel site de nidification réunissent les meilleures conditions afin de maximiser le succès reproducteur (Anderson 1994, Barbosa & Magurran 2006).

La description des relations entre une espèce et son habitat permet d'identifier les conditions favorables à son installation ou la réalisation d'une fonction biologique. Ainsi, la modélisation des préférences d'habitat est fréquemment utilisée afin d'estimer les potentialités d'accueil des milieux, l'impact d'aménagements hydrauliques, ou encore le bénéfice de mesures de restauration (Lamouroux et al. 1998, Filipe et al. 2002, Carter et al. 2004). Les espèces indigènes des milieux insulaires tropicaux, et notamment les amphidromes, sont vulnérables face aux modifications de l'habitat (Lord & Keith 2008, Jenkins et al. 2009). Or, même si les exigences d'habitat commencent à être connues chez un certain nombre d'espèces d'eau douce ou anadromes (e.g. Sempeski & Gaudin 1995, Filipe et al. 2002, Labonne et al. 2003, Van Liefferinge et al. 2005, Hedger et al. 2005, Martinez-Capel et al. 2009, Ayllón et al. 2009), la sélection d'habitat chez les espèces amphidromes demeure faiblement documentée.

De par leur cycle de vie complexe, l'étude de la sélection de l'habitat requiert la mise en place de méthodes d'échantillonnage adaptées (voir Chapitre I). Dans ce chapitre nous développerons trois volets traitant du choix de l'habitat chez les Sicydiinae de l'île de la Réunion.

- **La sélection de l'habitat quotidien** chez *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*, avec l'étude d'un large spectre de variables environnementale à plusieurs échelles, en se basant sur des données de pêches électriques par EPA.
- **La sélection de l'habitat de reproduction** (ou de fraie) de *S. lagocephalus* au niveau des variables de microhabitat et de mésohabitat, en examinant la distribution spatiale des pontes dans le milieu naturel.
- **La sélection sexuelle**, en abordant les patterns d'appariement chez *S. lagocephalus*, de choix du support de nid, et de garde des œufs, en se basant sur des observations de pontes en milieu naturel.

1. Etude de l'habitat quotidien chez *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*

1.1. Introduction

Dans les cours d'eau insulaires tropicaux, le gradient longitudinal est un élément clef de la compréhension des communautés piscicoles (Fièvet et al. 2001, Ebner et al. 2011). Certaines espèces se répartissent uniquement dans le cours inférieur des rivières, alors que d'autres sont capables de coloniser la quasi intégralité des bassins versants (Fitzsimons et al. 2002). Les différents systèmes de locomotion des gobies hawaïens sont connus pour fortement influencer la répartition des espèces sur le gradient longitudinal, mais également leurs capacités à franchir des obstacles ou à résister à des fortes vitesses de courant (Blob et al. 2006, Schoenfuss & Blob 2007). *Cotylopus acutipinnis* et *S. lagocephalus* possèdent une morphologie particulièrement adaptée aux régimes torrentiels des cours d'eau de la Réunion (Keith et al. 2006, 2008) qui leur permet de se mouvoir aisément dans les radiers ou les zones de fort courant et de franchir des obstacles en s'accrochant aux parois humides (Balon & Burton 1994, Voegtle et al. 2002, Blob et al. 2006, 2011, Keith et al. 2008). Ces particularités laissent supposer un lien avec l'utilisation des habitats lotiques. De même, les deux espèces possèdent un style de vie benthique (Keith et al. 2006) et se nourrissent des algues périphtiques qui couvrent les galets sur le lit de la rivière (Delacroix 1987, Bielsa et al. 2003, Keith et al. 2006). La distribution de la ressource trophique semble fortement influencer la répartition des gobies amphidromes au sein des cours d'eau hawaïens, notamment en fonction des capacités de compétition des individus (Schoenfuss & Blob 2007). Ainsi, les adultes de *Sicyopterus stimpsoni* sont capables de monopoliser les meilleurs emplacements de nourrissage, alors que les juvéniles sont maintenus en périphérie sur des sites moins productifs (e.g. petits galets) (Fitzsimons et al. 2003). Les contraintes liées à l'activité de nourrissage chez les deux Sicydiinae de la Réunion suggèrent une relation étroite entre le choix de l'habitat et la composition granulométrique du substrat, comme cela a déjà été observé chez d'autres espèces benthiques (e.g. Carter et al. 2004, Vlach et al. 2005, Van Liefferinge et al. 2005).

L'objectif de cette étude est d'examiner la sélection de l'habitat de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis*, à travers l'analyse de la probabilité de présence des stades juvéniles et adultes en fonction de variables environnementales à plusieurs échelles.

1.2. Matériels et Méthodes

Les échantillonnages ont été réalisés par pêche électrique par EPA, sur 29 stations réparties sur 12 des 13 rivières pérennes de l'île de la Réunion (Figure 18). Durant le mois d'août 1999, les rivières de St Etienne, de Langevin, des Marsouins, du Mât, des Pluies, des Roches, et St Jean ont été échantillonnées, alors que les rivières de l'Est, des Galets, des Remparts, St Gilles, et Ste Suzanne ont été échantillonnées en juillet et août

2000. Un nombre total de 1 275 EPA a été réalisé, avec en moyenne 48 EPA par station (30 à 102). 117 observations visuelles complémentaires ont été réalisées en zones profondes (> 1,5 m), puis intégrées aux données d'EPA. Pour chaque EPA, les variables de microhabitat ont été recueillies (Chapitre I).

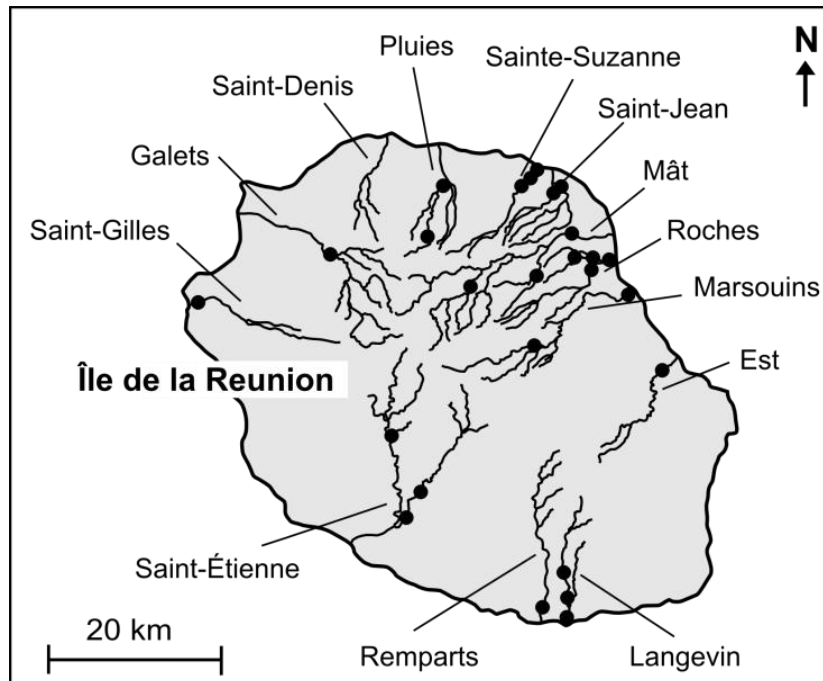


Figure 18 : Répartition géographique des 29 stations prospectés par pêche électrique en juillet-août 1999 et 2000, sur l'île de la Réunion, Archipel des Mascareignes.

Une analyse de type présence-absence est développée en utilisant des GLMs à effet mixte avec une fonction de lien logit (Chapitre I). Quatre modèles (un par espèce et par stade) sont construits afin de tester simultanément les effets des co-variables suivantes sur la probabilité de présence :

- La rivière échantillonnée (effet aléatoire)
- Le gradient amont-aval (cours supérieur / moyen / inférieur)
- La présence de l'autre stade de la même espèce (variable binaire)
- La présence du même stade de la seconde espèce (variable binaire)
- La présence de l'autre stade de la seconde espèce (variable binaire)
- La vitesse du courant (<20, 20-39, 40-59, 60-79 et >79 cm.s⁻¹)
- La profondeur (<20, 20-39, 40-59, 60-79 et >79 cm)
- La granulométrie dominante (8 classes, Cailleux 1954)

Seules les interactions simples entre variables de microhabitats sont testées afin de faciliter l'interprétation des paramètres estimés ; comme elles n'apparaissent pas significatives (sauf une, voir résultats) elles n'ont pas été considérées dans la construction des figures présentées.

1.3. Le choix de l'habitat

1.3.1. Description de l'habitat

1 392 EPA (et observations visuelles) ont été réalisés (804 en 1999 et 588 en 2000). Parmi les 29 stations, 14 sont situées sur le cours inférieur (724 EPA), huit sur le cours intermédiaire (377 EPA), et sept sur le cours supérieur (291 EPA). Ainsi, une grande diversité de conditions morphodynamiques est observée (Tableau 2). Les profondeurs rencontrées s'étalent entre 3 et 450 cm de fond, et les vitesses de courant entre 0 et 205 cm.s⁻¹. Le substrat dominant est principalement représenté par des gros blocs (26% du recouvrement), suivi des gros galets (23%) et des petits blocs (19%). Les granulométries de tailles inférieures ou égales au gravier sont moins représentées (16%). En raison de la faible représentativité du sable et de la vase en tant que granulométrie dominante, ces deux modalités sont regroupées pour la suite de l'analyse.

Ces conditions d'habitat physique, caractérisées par des vitesses de courant élevées, des profondeurs faibles, et un recouvrement granulométrique grossier, sont caractéristiques des petits cours d'eau de l'île de la Réunion (Robert 1986, 1988). La géomorphologie du bassin versant et les fortes pentes contribuent largement à ce type de régime d'écoulement et à la composition du substrat (Wasson et al. 1998).

Tableau 2 : Description des conditions d'habitats physiques rencontrés lors de l'échantillonnage de 29 stations situées sur 12 rivières pérennes de l'île de la Réunion, en 1999 et 2000. IC : intervalle de confiance à 95%.

	Moyenne (\pm IC)	min	max	Quantile		
				25%	50%	75%
Profondeur (cm)	44,89 (\pm 2,74)	1	450	20	30	46
Vitesse (cm.s ⁻¹)	31,15 (\pm 1,65)	0	205	5	22,3	48,5
Altitude (m)	142 (\pm 8)	5	660	10	90	230
Distance à la mer (m)	6579 (\pm 311)	200	21 800	2 800	3 600	11 700
Granulométrie dominante (<i>abondance relative</i>)	gros bloc > gros galet > petit bloc > petit galet > gravier > sable > dalle > vase					

1.3.2. Peuplement piscicole

17 espèces de poissons ont été recensées au cours des pêches, parmi lesquelles 12 sont des espèces indigènes, appartenant à huit familles de Téléostéens : les Kuhliidae (*Kuhlia caudavittata*), les Eleotridae (*Eleotris mauritianus*, *E. fusca*), les Mugilidae (*Valamugil robustus*, *Agonostomus telfairii*), les Anguillidae (*Anguilla marmorata*, *A. bicolor*, *A. mossambica*), et les Gobiidae (*Glossogobius giurus*, *Stenogobius polyzona*, *S. lagocephalus*, *C. acutipinnis*). Ces espèces sont toutes euryhalines, et certaines diadromes (Keith et al. 2006). Ces stratégies d'histoire de vie sont particulièrement adaptées aux conditions rencontrées dans cours d'eaux insulaires Indopacifiques, qui sont des milieux oligotrophes et instables, soumis à des variations hydrologiques extrêmes (Keith 2003,

McDowall 2007). Les cinq autres espèces observées sont des espèces introduites à des fins d'alimentation (*Oreochromis sp.*), récréatives (*Oncorhynchus mykiss*), d'ornement (*Xiphophorus hellerii*, *Archocentrus nigrofasciatus*), ou de lutte contre les insectes (*Poecilia reticulata*) (Keith et al. 1999, 2006).

La famille des Gobiidae est la plus représentée au sein des EPA, avec une occurrence relative de 0,69 pour *S. lagocephalus*, suivi de *C. acutipinnis* avec une occurrence de 0,28. La prévalence des autres espèces est inférieure à 0,042 (pour *A. marmorata*). La prévalence des juvéniles de *S. lagocephalus* est plus faible que celle des adultes, alors qu'elle est similaire chez *C. acutipinnis* (Tableau 3). Les stades analogues des deux espèces sont fréquemment retrouvés en sympatrie sur les EPA. En effet, 86 % des adultes de *C. acutipinnis* sont capturés sur des EPA ou des adultes de l'autre espèce sont présents, et 57 % en ce qui concerne les juvéniles. Cette dominance de situation sympatrique suggère une utilisation de l'habitat proche entre les stades des deux espèces.

Tableau 3 : Occurrence relative et prévalence des deux stades de développement de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* au sein des EPA échantillonnés sur 12 rivières de l'île de la Réunion, en 1999 et 2000.

EPA	<i>S. lagocephalus</i>		<i>C. acutipinnis</i>		Sympatrie	
	Adultes	Juvéniles	Adultes	Juvéniles	Adultes	Juvéniles
Présence	882	298	224	223	192	127
Absence	510	1 094	1 168	1 169	1 200	1 265
Total	1 392	1 392	1 392	1 392	1 392	1 392
Prévalence	63 %	21 %	16 %	16 %	14 %	9 %

1.3.3. Sélection de l'habitat

Les variables explicatives intégrées aux modèles expliquent 19,5 % et 44,0 % des variations de présence de *S. lagocephalus* respectivement pour des adultes et juvéniles, et 19,2 % et 41,2 % pour les mêmes stades de *C. acutipinnis* (Tableau 4).

- *Effet rivière*

Pour tous les taxons, la plus grande part de déviance est expliquée par l'effet aléatoire liée à la rivière (de 34,4 à 51,8 % de la déviance expliquée ; Tableau 4). Cet effet rivière justifie l'utilisation d'un modèle mixte, et souligne d'importantes variations de probabilité de présence selon les rivières de l'île. Sur le cours inférieur, les probabilités de présence des adultes de *S. lagocephalus* sont élevées sur toutes les rivières, alors que la présence de *C. acutipinnis* est plus réduite et variable selon les sites (Figure 19). Pour les mêmes conditions d'habitat physique, les probabilités de présence des juvéniles des deux espèces sont très variables entre les bassins versants. Les valeurs les plus élevées sont observées dans les rivières situées à l'est et au sud-est de l'île, alors qu'elles sont faibles dans le nord (Figure 19). Ces disparités peuvent être en partie

expliquées par des inégalités de dynamique de recrutement des post-larves en fonction des périodes et des localités (ARDA 2012). Il est possible que le recrutement des post-larves des deux espèces de Sicydiinae soit plus régulier et abondant à l'embouchure des rivières situées sur la côte « au vent » que sur la côte « sous le vent », qui est plus régulièrement soumise à des épisodes de déficit hydrique (voir Chapitre I). En effet, le régime hydrologique des cours d'eau est susceptible d'influencer l'attractivité des rivières pour les post-larves marine (Delacroix & Champeau 1992). Ces différences soulignent des disparités à l'échelle régionale entre les bassins versants (Wasson et al. 1998), comme le suggère Delacroix (1987).

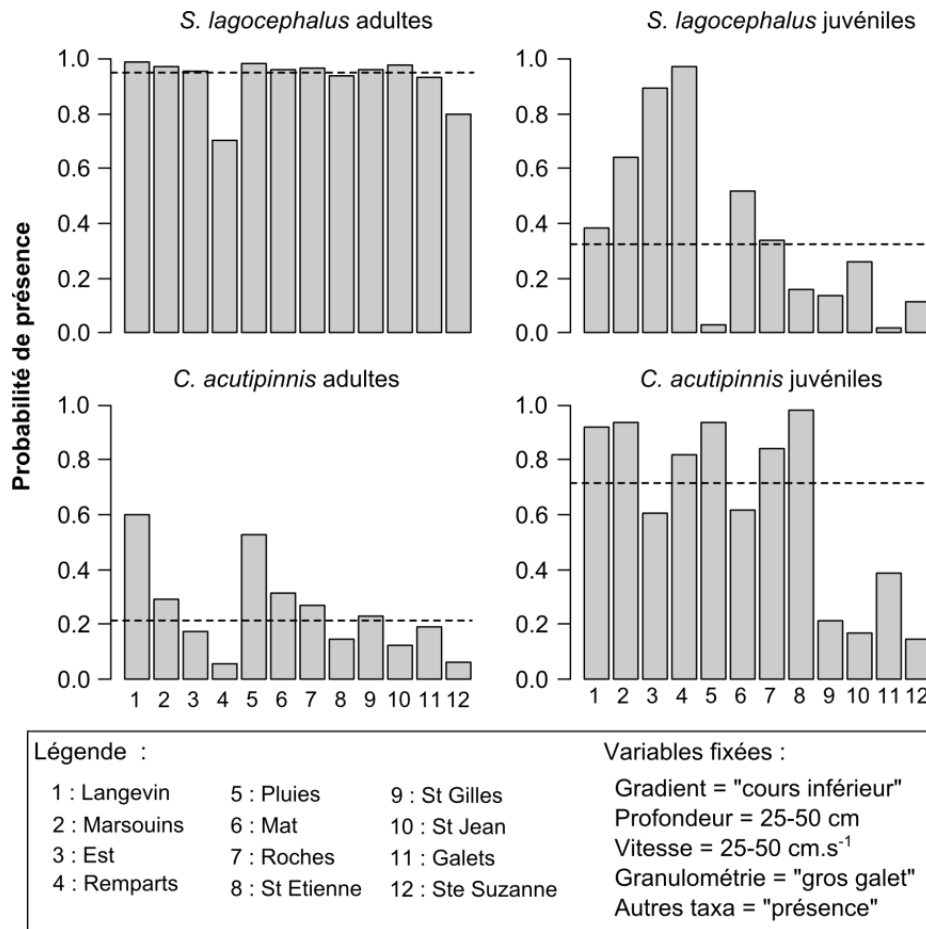


Figure 19 : Probabilités de présence (prédictions des modèles) des deux stades de développement de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis*, sur le cours aval des 12 rivières échantillonnées sur l'île de la Réunion. Les valeurs des variables non-considérées dans cette figure sont fixées sur la base de modalités couramment observées en rivière. La barre horizontale représente la prédiction moyenne pour la population.

- *Gradient longitudinal*

Dans les cours d'eau tropicaux et subtropicaux, la répartition spatiale des communautés piscicoles est généralement influencée par le gradient amont-aval (Fièvet et al. 2001). Dans cette étude, la probabilité de présence des juvéniles des deux espèces décroît fortement de l'aval vers l'amont, alors que les adultes sont présents sur tout le

cours de la rivière (Figure 20) (Tableau 4 ; effet non significatif pour *C. acutipinnis* et très faible pour *S. lagocephalus*). Après la métamorphose des post-larves en juvéniles, les individus adoptent un style de vie benthique et débutent la colonisation des bassins versants, jusque dans le cours supérieur des rivières grâce à leurs fortes capacités de franchissement (Balon & Burton 1994, Yuma et al. 2000, Voegtle et al. 2002, Blob et al. 2006, Fièvet et al. 2001, Keith et al. 2008). Nos résultats suggèrent que la colonisation est un processus progressif, qui conduit à des différences de structure de taille sur le gradient longitudinal (Delacroix 1987, Hoareau 2005), comme cela a déjà été observé chez d'autres espèces amphidromes (Yuma et al. 2000, McDowall 2008, Tamada 2009).

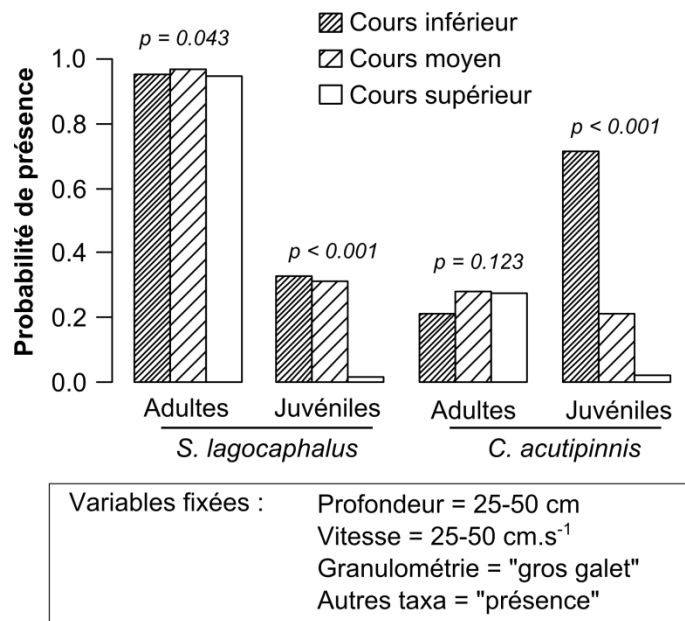


Figure 20 : Probabilités de présence (prédictions moyennes de la population) des deux stades de développement de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis*, sur le gradient amont-aval de l'île de la Réunion. Les valeurs des variables non-considérées dans cette figure sont fixées sur la base de modalités couramment observées en rivière. La significativité des tests de réduction de déviance est présenté.

- *Microhabitat*

Les variables de microhabitat utilisées expliquent faiblement la répartition des espèces au sein des EPA. L'absence d'une réduction significative de déviance indique que les modalités d'une variable sont utilisées aléatoirement par le taxon (Tableau 4). Pour les *S. lagocephalus* adultes, l'intégration des trois variables de microhabitat apporte une part significative d'information (de 3,2 à 7,4 % de la déviance expliquée). Sur le cours aval, la probabilité de présence de ce taxon est proche de 0,9, mais décroît légèrement pour les faibles vitesses de courant, les zones profondes et les granulométries fines (Figure 21). Les probabilités de présence des adultes de *C. acutipinnis* et des juvéniles des deux espèces sont influencées par la profondeur, montrant un évitement des zones profondes. Les autres variables ne démontrent pas d'effet significatif sur la répartition des individus, excepté la granulométrie pour les juvéniles de *C. acutipinnis*. L'évitement des zones dont le taux de recouvrement en granulométries fines (i.e. sable/gravier) est

élevé et des zones profondes peut s'expliquer par une faible disponibilité en nourriture. L'utilisation des modalités de vitesse de courant est aléatoire, excepté pour les adultes de *S. lagocephalus*, révélant un caractère opportuniste de ces espèces vis-à-vis de cette variable.

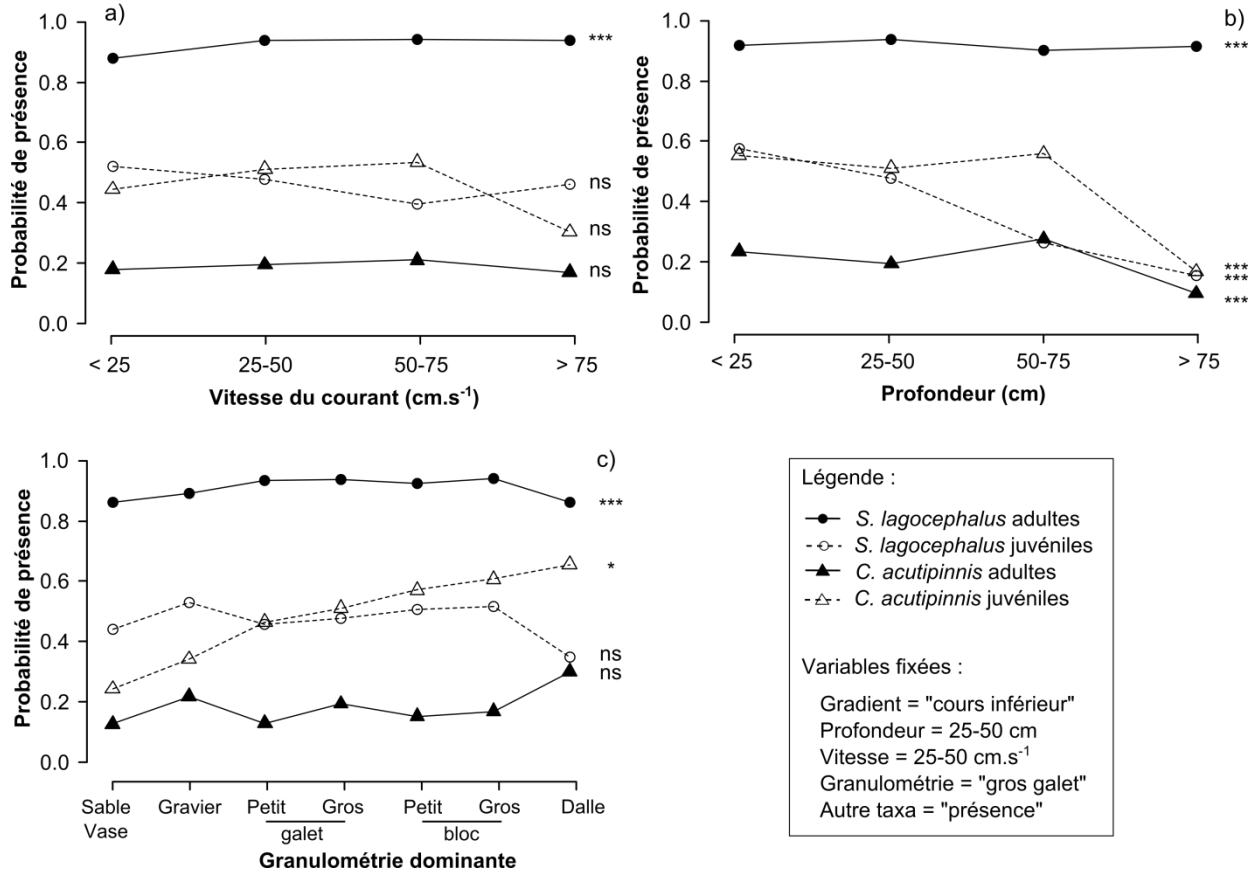


Figure 21 : Probabilités de présence (prédictions moyennes de la population) des deux stades de développement de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis*, en fonction des conditions de a) la vitesse du courant, b) de la profondeur, c) de la granulométrie dominante sur aval de l'île de la Réunion. Les valeurs des variables non-considérées dans cette figure sont fixées sur la base de modalités couramment observées en rivière. La significativité des tests de réduction de déviance est présentée. ns : non significatif, * : < 0,05, *** : < 0,001.

Cette faible sélection sur les variables de microhabitat est cohérente avec le cycle de vie amphidrome et les conditions environnementales auquel il est associé. Le retour des post-larves dans les embouchures, vraisemblablement sans effet de homing (Fièvet et al. 2001, Hoareau 2005, McDowall 2010), conduit les individus à recruter dans des rivières dont les conditions d'habitat sont imprévisibles. De plus, les cours d'eau insulaires tropicaux sont des milieux instables soumis à de fortes variations climatiques et hydrologiques (Keith et al. 2003), entraînant des perturbations naturelles de l'habitat. Dans ce contexte, une stratégie d'utilisation quasi aléatoire des conditions de microhabitat physique peut être un avantage. D'autres facteurs biotiques, comme la compétition (e.g. Yuma et al. 2000), la disponibilité en nourriture (e.g. Bielsa et al. 2003),

ou les exigences d'habitat pour la reproduction (e.g. Tamada 2011) sont susceptibles d'influencer la distribution spatiale des individus au sein des cours d'eau.

- *Interaction sociale*

Pour chaque modèle, une part significative de déviance est expliquée par la présence d'un autre stade ou d'une autre espèce sur le point d'EPA (Tableau 4), ce qui suggère un phénomène d'attraction positive et/ou une utilisation proche de l'habitat disponible. En effet, les interactions individuelles et l'organisation sociale sont susceptibles d'influencer la distribution des individus et des populations (Yuma et al. 2000). Les probabilités de présence sont significativement influencées par la présence du même stade de l'autre espèce, particulièrement pour les juvéniles (16,9 et 22,4 % de la déviance expliquée, respectivement pour *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*). Cette observation peut suggérer une organisation en cohorte interspécifique. Lors du recrutement, les post-larves de gobies amphidromes nagent en bancs de forte densité (« school » en anglais ; Manacop 1953, Blanco 1956, Delacroix & Champeau 1992), ce qui permet probablement de limiter les risques de prédation (Keith 2003). Il est possible que ce comportement grégaire persiste chez les jeunes stades, avant l'apparition de la territorialité, comme cela a déjà été noté par Hoareau (2005).

Tableau 4: Résultats des tests de réductions de déviance associées aux variables environnementales pour les analyses GLMs des deux stades de développement de *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*. Les variables testées sont : la rivière (effet aléatoire : r(rivière)), la présence de l'autre stade (Interstade), la présence de l'autre espèces (Interspécifique, A : adulte, J : juvéniles), la position de la station sur le gradient amont-aval (gradient), et les variables de microhabitat. Le pourcentage de déviance expliqué (ED) par rapport au modèle complet (*) est précisé pour chaque variable. Seules les *P-values* sont exposées et le détail des tests sont disponibles dans l'ANNEXE A.

Facteur testé	<i>Sicyopterus lagocephalus</i>				<i>Cotylopus acutipinnis</i>			
	Adultes		Juvéniles		Adultes		Juvéniles	
	P	ED	P	ED	P	ED	P	ED
r(rivière)	-	50,5	-	51,8	-	50,2	-	34,4
Interstade	<0,001	12,7	P<0,001	7,2	<0,001	9,1	<0,001	4,4
Interspécifique (A)	<0,001	6,0	0,209	0,2	<0,001	9,6	0,023	1,0
Interspécifique (J)	0,795	0,0	P<0,001	16,9	0,641	0,1	<0,001	22,4
Gradient	0,043	1,8	P<0,001	10,3	0,123	1,8	<0,001	17,7
Profondeur	0,009	3,2	P<0,001	4,6	<0,001	7,0	<0,001	4,1
Vitesse	<0,001	7,4	0,436	0,4	0,762	0,5	0,075	1,4
Granulométrie	0,002	5,9	0,880	0,4	0,185	3,7	0,023	2,9
Profondeur x Vitesse	0,152	3,7	0,174	2,0	0,321	4,4	0,010	4,3
Profondeur x Granulométrie	0,536	4,7	0,704	2,3	0,593	6,8	0,253	4,3
Vitesse x Granulométrie	0,711	4,0	0,145	3,8	0,581	6,8	0,622	3,1
Modèle complet	-	19,5*	-	44,0*	-	19,2*	-	41,2*

Cette étude a montré que les probabilités de présence des deux espèces de Sicydiinae sont très variables en fonction des rivières de l'île de la Réunion. La probabilité de présence des juvéniles décroît de l'aval vers l'amont, illustrant un phénomène de colonisation progressif. La répartition spatiale des individus semble fortement liée aux interactions sociales entre individus et entre espèces. A l'inverse, les variables traditionnelles de microhabitat sont insuffisantes pour expliquer la distribution de *Sicyopterus lagocephalus* et *Cotylopus acutipinnis*, à la Réunion.

2. Etude de l'habitat de reproduction chez *S. lagocephalus*

2.1. Introduction

Nous avons montré une faible sélection pour les variables de microhabitat pour les deux espèces de Sicydiinae, *C. acutipinnis* et *S. lagocephalus*. Or, on sait que les exigences écologiques des espèces sont susceptibles de fortement varier en fonction du stade de vie, ou encore des activités biologiques (e.g. nage, nourrissage, cache, reproduction). La sélection de l'habitat de fraie est étroitement liée aux exigences écologiques inhérentes à l'activité de reproduction (e.g. survie des œufs, larves) et aux habitudes comportementales des espèces. Chez *S. lagocephalus*, les mâles construisent des nids sous les galets afin d'accueillir la femelle puis la ponte, comme d'autres Sicydiinae amphidromes (Manacop 1953, Fitzsimons et al. 1993, Iida et al. 2011, Yamasaki et al. 2011).

La disponibilité des zones de fraie est également susceptible d'influencer l'accès à la reproduction et la distribution des individus. Chez *Rhinogobius sp.*, la disponibilité des supports de nids au sein de la rivière influence la répartition des poissons sur le gradient longitudinal (Tamada 2011). De même, chez certaines espèces amphidromes, comme *Awaous guamensis*, les individus matures semblent migrer vers l'aval des cours d'eau afin de se reproduire (Ha & Kinzie 1996), alors que d'autres se reproduisent indifféremment sur toute leur zone de réparation longitudinale (Yamasaki et al. 2011). Lord et al. (2012) ont découvert que certains *S. lagocephalus* effectuent des migrations entre le cours supérieur et l'aval de la rivière, alors que les autres sont sédentaires. Ces comportements migratoires ont été observés dans une rivière dont les densités sont élevées, et pourraient illustrer l'effet d'une compétition pour l'accès à l'habitat, notamment de reproduction.

Parmi les espèces diadromes, l'étude des zones de reproduction est principalement documentée chez les espèces anadromes, comme les salmonidae (e.g. Semper & Gaudin 1995, Geist & Dauble 1998, Moir et al. 2005, Louhi et al. 2008), alors que pour les amphidromes, elle est souvent limitée à une description succincte de l'environnement autour des pontes (e.g. Manacop 1953, Daoulas et al. 1993, Ha & Kinzie 1996) ou à l'étude de la sélection pour le support de ponte (Takahashi et al. 2001, Takahashi & Kohda 2002, Tamada 2008, 2011). Chez *Sicyopterus japonicus*, les œufs sont déposés sous des pierres dans des zones de radier ou de pool (14-130 cm) avec des petits galets ou des gosses pierres entourés de gravier ou d'autres galets (Iida et al. 2011, Yamasaki et al. 2011).

L'objectif de cette étude est d'examiner la sélection de l'habitat de fraie pour *S. lagocephalus*, à travers une analyse de la répartition des pontes au sein des variables de microhabitat et de mésohabitat.

2.2. Matériels et Méthodes

Les échantillonnages ont été réalisés sur les rivières Langevin et du Mât, qui sont situées au sud et à l'est de l'île de la Réunion (Figure 22). La zone d'étude, située sur la rivière Langevin, débute à 800 m de l'embouchure et s'étend sur environ 3 000 m, alors que cinq stations sont réparties sur le cours de la rivière du Mât (A, B, C, D, E), localisées respectivement à 5,6 ; 7,7 ; 12,8 ; 20,2 ; et 22 km de l'embouchure.

Une approche de type « presence-only » est mise en place. Elle consiste à découpler la collecte de points positifs (cadrat, $p = 1$) et la description de l'habitat disponible (cadrat, $p = 0$) (Chapitre I). Une procédure de recherche de ponte stratifiée par faciès est réalisée en mars 2000, associée à une description de l'habitat de ponte, sur la base de cadrats. Ultérieurement, en février 2010, une évaluation de l'habitat disponible par recherche aléatoire de ponte est entreprise sur toute la zone d'étude de la rivière Langevin (environ 3 000 m) et sur les stations B (1 000 m), C (400 m), et D (400 m) de la rivière du Mât. Les pontes sont replacées dans le milieu naturel sans réaliser de prélèvements pour des analyses génétiques.

Afin d'évaluer le biais induit par la non-identification des pontes, les données de pêches électriques récoltées dans le cadre du Réseau Piscicole de l'île de la Réunion (disponibles en ligne ARDA¹) sont examinées. Les échantillonnages (pêche électrique par ambiance) ont été réalisés en septembre 2000, sur les stations LANG1 et LANG2 (100 et 2 100 m de l'embouchure) de la rivière Langevin, et sur les stations MAT1 et MAT2 (7 700 et 15 400 m de l'embouchure) de la rivière du Mât (Figure 22). Afin de considérer uniquement la population reproductrice, seuls les individus de taille supérieure à 45 mm sont intégrés dans l'analyse de densité (Delacroix 1987).

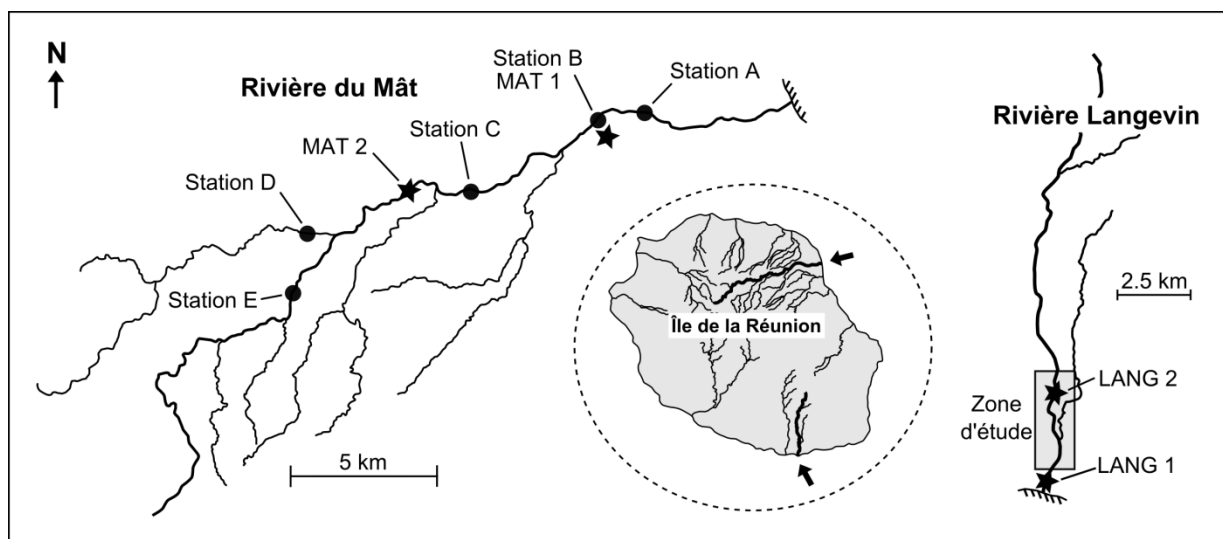


Figure 22 : Distribution géographique des sites de pêche électrique (étoiles) et des sites d'échantillonnage de ponte de Sicydiinae (cercles pleins et rectangle gris) sur le cours des rivières Langevin et du Mât de l'île de la Réunion, Archipel des Mascareignes.

¹ <http://www.arda.fr/modules/DonneesPiscicoles/>

Pour examiner la sélection de l'habitat de reproduction, une analyse de type présence-disponibilité d'habitat est développée en utilisant des GLM avec une fonction de lien logit. Quatre GLMs sont ajustés avec la présence de ponte en variable dépendante binaire. Les variables de profondeur, de vitesse du courant, et de faciès d'écoulement sont testées séparément, avec seulement la rivière en co-variable indépendante. Le modèle de composition du substrat regroupe les co-variables suivantes :

- la rivière (Mât – Langevin)
- la classe de granulométrie dominante (petit galet à bloc ; Cailleux 1945)
- le taux recouvrement en gravier (absence, $\leq 25\%$, $> 25\%$)
- le taux recouvrement en sable (absence, $\leq 25\%$, $> 25\%$)
- la présence de vase (présence-absence)

Les valeurs d'habitat présentées sur les figures sont exprimées en Index de Probabilité d'habitat (IPH). Une valeur proche de 1 dénote une forte préférence, alors qu'une valeur proche de 0 suggère l'évitement (Chapitre I).

2.3. Sélection du site de reproduction

2.3.1. Organisation du peuplement

Sicyopterus lagocephalus est l'espèce largement prépondérante sur les deux rivières échantillonnées, durant l'année 2000 (année de l'échantillonnage des pontes). Le ratio *S. lagocephalus* / *C. acutipinnis* est d'environ 23,7 sur la rivière Langevin (132/2 et 460/22 ind/100m², respectivement pour LANG1 et LANG2) et de 15,5 en moyenne sur la rivière du Mât (158/10 et 50/4 ind/100m², respectivement pour MAT1 et MAT2), ce qui suggère qu'approximativement 1,8 à 7,2 % des pontes trouvées pourraient appartenir à *C. acutipinnis*. Les deux Sicydiinae possèdent un cycle de vie analogue, avec une phase adulte territoriale et benthique (Keith et al. 2006). Cependant, l'écologie de la reproduction de *C. acutipinnis* est peu connue, mais elle est supposée proche de celle de *S. lagocephalus* (voir Chapitre IV). Comme cette dernière espèce représente plus de 92 % de l'abondance des Sicydiinae, nous considérons que cette étude reflète la sélection d'habitat de *S. lagocephalus* et que la présence éventuelle de ponte de *C. acutipinnis* a un effet négligeable sur notre analyse, même si la préférence d'habitat des deux espèces diffère légèrement.

2.3.2. Description de l'habitat

Au cours de la phase de description de l'habitat disponible (en 2010), 205 cadrats sont décrits sur la rivière Langevin et 147 sur la rivière du Mât (sur les stations, B : n = 70, C : n = 27, D : n = 50). Les profondeurs observées ne sont pas significativement différentes entre les deux rivières (Test de Wilcoxon, $W = 15\ 141$, $P = 0,40$) et s'étalent entre 1 et 120 cm (Tableau 5). Les vitesses du courant sont significativement plus élevées sur la rivière du Mât (de 2 à 435 cm.s⁻¹) que sur la rivière Langevin (de 0 à 322 cm.s⁻¹) ($W = 9\ 978$, $P < 0,001$). Pour les deux rivières, les dalles et les gros galets

représentent la granulométrie dominante (Tableau 5). La distribution des classes de granulométrie dominante diffère entre les deux rivières (Test de distribution du Chi², $X^2 = 37,44$, ddl = 4, $P < 0,001$), reflétant une granulométrie plus grossière sur la rivière Langevin que sur la rivière du Mât. La présence de limon est uniquement observée sur la rivière Langevin. La présence de sable et de gravier est plus élevée sur la rivière du Mât, comme le montrent les différences de distribution des modalités de ces deux paramètres entre les rivières (Sable, $X^2 = 9,71$, ddl = 2, $P = 0,007$; Gravier, $X^2 = 29,88$, ddl = 2, $P < 0,001$).

Tableau 5 : Description des conditions de microhabitat disponibles sur les rivières Langevin et du Mât, échantillonnées en 2010. Les moyennes sont présentées avec leurs intervalles de confiance (C.I.). Les prévalences des modalités des variables granulométriques sont présentées entre parenthèses (*). PG - petit galet, GG - gros galet, PB - petit bloc, GB - gros bloc, D - dalle.

Variable	Rivière du Mât		Rivière Langevin	
	Moyenne (C.I.)	Range	Moyenne (C.I.)	Range
Profondeur (cm)	47 (± 4,61)	1-120	48 (± 3,52)	6-120
Vitesse (cm.s ⁻¹)	76 (± 8,89)	2-435	52 (± 6,47)	0-322
Granulométrie dominante (*)	GG (0,30) - D (0,24) - PG (0,24) - GB (0,13) - PB (0,09)		D (0,53) - GG (0,19) - GB (0,10) - PB (0,10) - PG (0,08)	
Limon-Vase (*)	Absence (1) - Présence (0)		Absence (0,92) - Présence (0,08)	
Sable (*)	Absence (0,61) - < 25% (0,29) - >25% (0,10)		Absence (0,77) - < 25% (0,17) - >25% (0,06)	
Gravier (*)	< 25% (0,58) - Absence (0,21) - >25% (0,21)		Absence (0,48) - < 25% (0,45) - >25% (0,07)	

2.3.3. Choix du support de pont

Au cours de la phase d'échantillonnage des pontes (en 2000), un total de 247 pontes est trouvé, dont 148 sur la rivière Langevin et 99 sur la rivière du Mât. La présence de pontes sur l'ensemble stations de la rivière du Mât (stations, A : n = 5, B : n = 53, C : n = 14, D : n = 12, E : n = 15), démontre que la reproduction est possible sur tout le gradient amont-aval du cours d'eau (Valade 2001). Pour les deux rivières, les pontes sont observées sous des gros galets (59 %), des petits blocs (32 %) et des petits galets (9 %). Sur la rivière Langevin, les pontes sont plus fréquemment trouvées sous des petits blocs et moins souvent sous des petits galets que sur la rivière du Mât (Tableau 6) ($X^2 = 18,02$, ddl = 2, $P < 0,001$). Afin de tester s'il existe une sélection sur la base du support de nid, les fréquences d'utilisation des différentes tailles de support (i.e. petit galet, gros galet et petits blocs) sont comparées leur disponibilité¹ sur la rivière (cadrant, p = 0) et dans l'environnement immédiat des pontes (cadrant avec présence de pontes, p = 1). Dans les deux cas, la distribution de taille des supports utilisés diffère significativement de l'habitat disponible, démontrant une sélection de la taille du support (Tableau 6). Les

¹ Représenté par le taux relatif moyen de recouvrement des cadrats pour classe de support de nid potentiel (i.e. petit galet, gros galet et petits blocs).

gros galets et les petits blocs sont plus fréquemment sélectionnés par *S. lagocephalus* pour construire un nid qu'ils ne sont présents dans le milieu, contrairement aux petits galets qui sont évités. Il a déjà été démontré chez *Rhinogobius sp.*, un autre gobie amphidrome, que le choix du support de nid est susceptible d'affecter le succès reproducteur des individus et résulte souvent d'une compétition entre mâles (Takahashi et al. 2001, Tamada 2011). En effet, pour la femelle, le choix de s'accoupler avec un mâle est susceptible d'être influencé par plusieurs facteurs, comme la taille du mâle, la taille des nids, la parade du mâle, ou encore les conditions morphodynamiques autour du nid (Takahashi et al. 2001, Takahashi & Kohda 2002, Tamada 2008, 2011).

Tableau 6 : Fréquence d'utilisation des supports de nids chez *Sicyopterus lagocephalus* sur les rivières Langevin et du Mât. Taux relatif moyen de recouvrement des cadrans en supports potentiels autour des pontes (habitat disponible, $p = 1$) et sur la rivière (habitat disponible, $p = 0$). Les tests du χ^2 comparent les distributions de taille des supports disponibles à la distribution des supports utilisés pour la ponte.

	Habitat	Support de nids			Test du χ^2		
		Petit galet	Gros galet	Petit bloc	X^2	ddl	P
Rivière Langevin	Utilisé	0,04	0,55	0,41	-	-	-
	Disponible, $p = 0$	0,33	0,43	0,24	60,0	2	< 0,001
	Disponible, $p = 1$	0,53	0,32	0,15	160,8	2	< 0,001
Rivière du Mât	Utilisé	0,16	0,64	0,20	-	-	-
	Disponible, $p = 0$	0,42	0,42	0,16	28,5	2	< 0,001
	Disponible, $p = 1$	0,44	0,41	0,15	31,4	2	< 0,001

2.3.4. Sélection du microhabitat

Au cours de cette étude, l'habitat utilisé ($p = 1$) est confronté à l'habitat disponible ($p = 0$), or les deux campagnes d'échantillonnage sont réalisées en 2000 et 2010. Il est donc supposé que la diversité et la distribution des variables d'habitats disponibles est similaire entre les deux années. Cette hypothèse est acceptable compte tenu de l'absence de perturbations majeures (e.g. barrages, chenalisation, changement de lit...) sur les cours d'eau pendant cette période. En 2010, l'échantillonnage aléatoire de pontes a permis de récolter seulement 40 pontes sur les 352 cadrats décrits, soit $\approx 11\%$ d'occurrence. Cette simple observation, démontre l'intérêt d'une approche « presence-only », visant à accroître le nombre de points positifs et à mieux répartir l'effort d'échantillonnage.

Pour tous les modèles, l'effet simple de la « rivière » n'apparaît pas significatif, et reflète simplement une probabilité de présence de ponte dans les rivières qui est influencée par le nombre de pseudo-absence intégrées aux modèles (voir Chapitre I). L'ensemble des variables de microhabitat testées explique une part significative de déviance (Tableau 7 et Tableau 8), démontrant une forte sélection de l'habitat de reproduction pour *S. lagocephalus*.

- *Vitesse du courant*

Le modèle intégrant la vitesse du courant explique 6,7 % de la distribution des pontes (Tableau 7 et ANNEXE B). Les préférences pour les modalités de cette variable ne diffèrent pas significativement entre les deux rivières, et se traduisent par une augmentation de l'indice de probabilité d'habitat (IPH) jusqu'à un optimum pour des vitesses de 60-80 cm.s⁻¹ (Figure 23-a). Sélectionner des habitats lotiques pour pondre peut contribuer à une meilleure oxygénation des œufs pendant l'incubation, comme cela a été démontré chez les salmonidae (Kondolf 2000), ou à encore optimiser les chances pour les embryons nouvellement éclos de rejoindre la mer (Iguchi & Mizuno 1999, Valade et al. 2009). Chez *Rhinogobius brunneus*, les femelles s'accouplent préférentiellement avec des mâles réalisant leur parade dans des courants rapides (Takahashi & Kohda 2004). Ainsi, la vitesse du courant sur les sites de nidification est susceptible d'influencer le succès reproducteur à travers l'accès à l'accouplement, mais également *via* la survie des œufs.

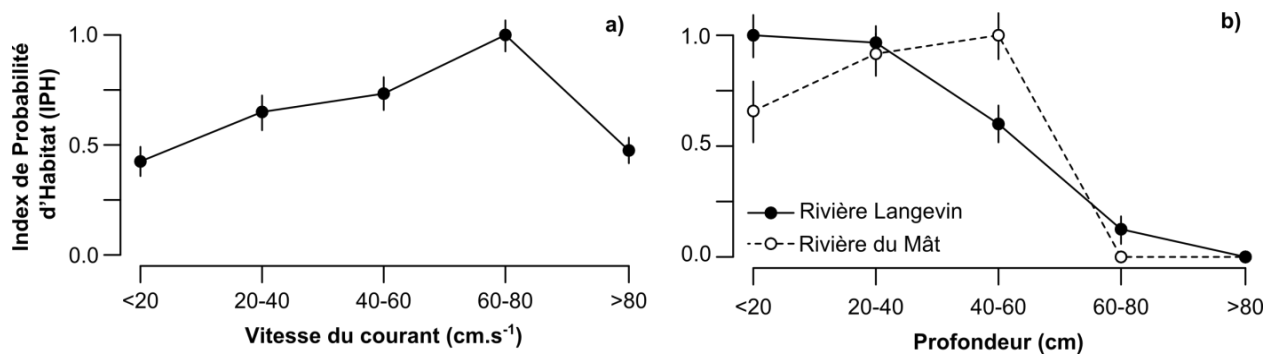


Figure 23 : Index de probabilité d'habitat (IPH) pour la reproduction de *S. lagocephalus* en fonction de a) la vitesse du courant, b) la profondeur sur la rivière Langevin (cercle plein) et du Mât (cercle vide). Les valeurs maximales sont ajustées à 1. Les barres verticales représentent l'erreur standard des prédictions.

- *Profondeur*

Le modèle intégrant la profondeur explique 14,2 % de la distribution des pontes, et l'interaction significative reflète des différences d'utilisation des modalités de profondeur entre les rivières (Tableau 7). Pour la rivière du Mât, les valeurs d'IPH augmentent jusqu'à un optimum pour 40-60 cm, et décroissent très fortement pour la modalité 60-80 cm; alors que pour la rivière Langevin, l'IPH est maximal pour les zones de moins de 40 cm de profondeur (Figure 23-b). L'absence de ponte dans les zones profondes (entre 1,5 et 4 m) a été vérifiée ponctuellement, mais n'est pas intégrée à l'analyse. L'évitement des zones dont la profondeur excède 60 cm peut s'expliquer par des vitesses de courant réduites, souvent associées à une accumulation de débris et de sédiments défavorables à la reproduction.

Tableau 7 : Résultats des tests de réduction de déviance résiduelle des analyses GLMs de l'étude de la sélection d'habitat de reproduction chez *S. lagocephalus*. Seules les *P-values* sont exposées et les détails des tests sont disponibles dans l'ANNEXE B.

Variable testée	Vitesse du courant	Profondeur	Mésohabitat
Rivière	0,545	0,545	0,545
Modalité	< 0,001	< 0,001	< 0,001
Modalité x Rivière	0,054	0,006	< 0,001

- *Composition du substrat*

Le modèle décrivant la composition du substrat explique 54,8 % de la distribution des pontes, et reflète une forte sélection pour les variables considérées (Tableau 8). Deux variables ont une influence prépondérante : la granulométrie dominante (41,7 % de la déviance expliquée) et le recouvrement en sable (31,5 % de la déviance expliquée). Globalement, les valeurs d'IPH diminuent avec l'augmentation de taille de la granulométrie dominante. L'interaction significative entre cette variable et la rivière reflète des valeurs plus fortes pour les gros galets et les petits blocs sur la rivière du Mât que sur la rivière Langevin (Figure 24-ab). Ces résultats suggèrent que *S. lagocephalus* sélectionne des sites avec un fort recouvrement en supports de nids potentiels, et évite les zones de dalles qui ne sont pas utilisables pour la ponte.

La présence de gravier, et surtout de sable, à une influence significative (Tableau 8), illustrant une forte sélection des zones où ces granulométries sont présentes, mais dont le recouvrement est inférieur à 25 % et, au contraire, un évitement des zones où le sable et les graviers sont absents ou dont le recouvrement est supérieur à 25 %. L'interaction entre les variables « sable » et « gravier » montre un effet synergique positif sur la présence de ponte (Figure 24). A l'inverse, la présence de vase ou de limon diminue la valeur de l'IPH. La présence de substrat fin autour de la ponte a déjà été notée chez *S. japonicus* (Iida et al. 2011, Yamasaki et al. 2011). Il est possible que cette matrice de substrat fin soit essentielle pour que le mâle de *S. lagocephalus* s'enfouisse sous le support de ponte afin de construire son nid, comme cela a été observé sur chez *S. stimpsoni* par exemple (Fitzsimons et al. 1993). Le substrat fin peut également jouer un rôle prépondérant dans la survie des œufs. Chez *Salmo salar* et *Salmo trutta*, les conditions d'oxygénation des œufs enfouis dans le substrat affectent le succès de l'incubation et la survie des œufs (Louhi et al. 2008). La présence de sable ou de gravier permet le passage d'eau entre les particules et ainsi accroît la concentration d'oxygène, alors que le limon réduit la perméabilité du substrat et l'oxygénation des œufs (Kondolf 2000, Dumas & Marty 2005, Louhi et al. 2008).

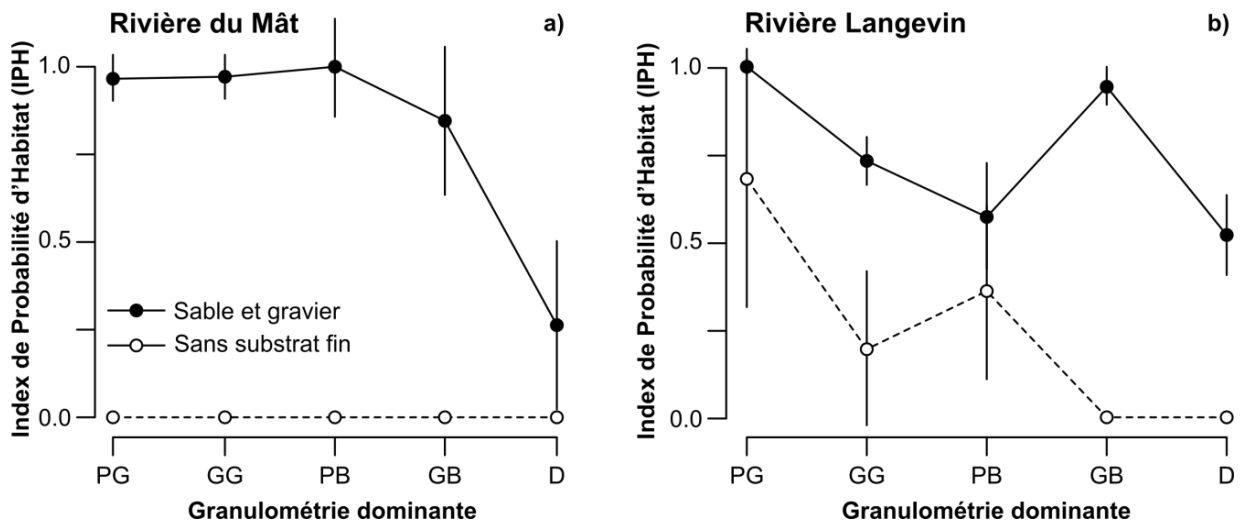


Figure 24: Index de probabilité d'habitat (IPH) pour la reproduction de *S. lagocephalus* en fonction de la granulométrie dominante sur les rivières, a) du Mât et, b) Langevin. Les prédictions sont estimées pour zones avec présence (< 25% de recouvrement) de sable et de gravier (cercle plein) et sans présence de substrat fin (cercle vide). Les valeurs maximales sont ajustées à 1. Les barres verticales représentent l'erreur standard des prédictions. PG - petit galet, GG - gros galet, PB - petit bloc, GB - gros bloc, D - dalle.

La sélection sur le substrat fin est accrue sur la rivière du Mât pour laquelle la probabilité de présence est nulle en l'absence de sable, contrairement à la rivière Langevin (Figure 24-a ; interaction « sable x rivière » ; Tableau 8). Dans cette dernière, des pontes ont été trouvées sous des agrégats de petits et gros galets, bloqués par des blocs, sans présence de substrat fin. La sélection de l'habitat peut varier dans l'espace en fonction de l'éventail des conditions d'habitat disponibles et du contexte environnemental (Boyce et al. 2002). La présence de pontes dans ces zones pourrait être expliquée par une forte compétition pour l'accès aux sites de fraie. Tamada (2011) rapporte que la disponibilité en supports de nids sur le gradient d'un cours d'eau du Japon semble affecter la distribution de deux espèces de *Rhinogobius*. De même, chez *S. japonicus* des mouvements de populations sont observés pendant la période de reproduction (Fukui 1979 dans Iida et al. 2011). Sur la rivière Langevin, la densité de *S. lagocephalus* est supérieure et la présence de sable et gravier est plus faible que sur la rivière du Mât. Les mâles ont un comportement territorial et gardent la ponte jusqu'à l'éclosion (voir après). Il est possible qu'un nid construit dans un agrégat de galets, et donc possédant de multiples ouvertures, soit plus sujet à la prédation ou au vol de fécondation (« sneaking ») qu'un nid directement construit sur le fond. Dans ce cas, la compétition entre mâles pour la disponibilité de l'habitat de fraie peut être un élément limitant, qui induit l'occupation de zones sub-optimales.

Tableau 8 : Résultats des tests de réduction de déviance sur les variables granulométriques pour l'étude de la sélection d'habitat de reproduction chez *S. lagocephalus*. Seules les *P-values* sont exposées et les détails des tests sont disponibles dans l'ANNEXE B.

Variable testée	<i>P</i>	(suite)	<i>P</i>
Rivière	0,545	Rivière x Gravier	0,204
Dominant	< 0,001	Dominant x Limon	0,997
Limon	0,008	Dominant x Sable	0,640
Sable	< 0,001	Dominant x Gravier	0,015
Gravier	< 0,001	Limon x Gravier	0,050
Rivière x Dominant	0,002	Sand x Gravier	0,047
Rivière x Sable	< 0,001	Limon x Sable	0,558

2.3.5. Sélection du mésohabitat

Le modèle intégrant la variable de mésohabitat explique 36,7 % de la distribution des pontes, et reflète une forte sélection de certains faciès d'écoulements pour l'activité de fraie (Tableau 7). Les valeurs de l'IPH les plus élevées sont observés pour les faciès dont les profondeurs sont faibles (< 30 cm) et les vitesses de courant généralement fortes (> 30 cm.s⁻¹) (Malavoi & Souchon 2002) : plat-lentique, plat-courant, avec un optimum pour les radiers et cascades (Figure 25). Ces zones permettent une bonne oxygénation des œufs, en raison de la turbulence des masses d'eau et d'une importante circulation des flux entre les graviers du substrat (Kondolf 2000). Les faciès profonds sont évités, ainsi que ceux dont les vitesses de courants sont les plus élevées (rapide et chenal lotique), probablement en raison d'un fort recouvrement en dalle sur ces zones et de l'absence de granulométries fines. L'interaction significative entre les variables de faciès et de rivière (Tableau 7) reflète des valeurs d'IPH supérieures sur la rivière du Mât pour les faciès cascade et plat-courant.

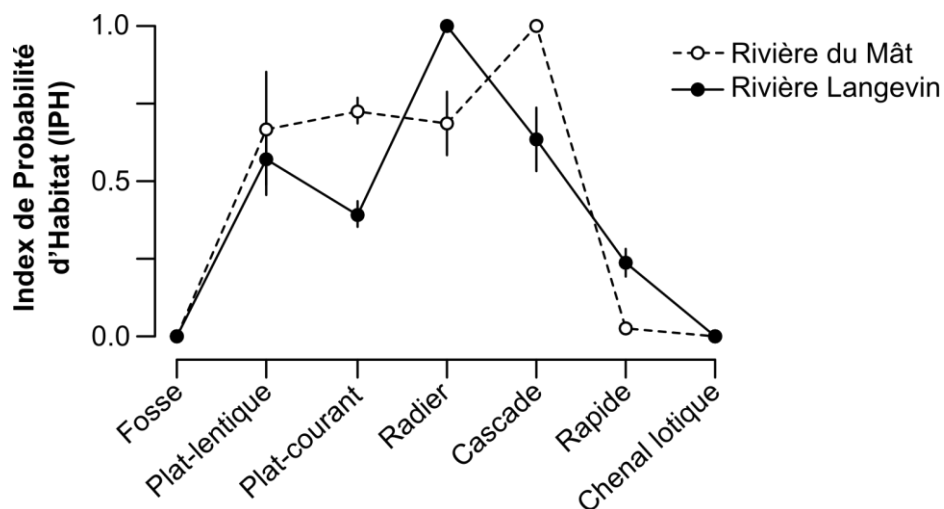


Figure 25 : Index de probabilité d'habitat (IPH) pour la reproduction de *S. lagocephalus* en fonction des faciès d'écoulement. Les valeurs maximums sont ajustées à 1. Les barres verticales représentent l'erreur standard des prédictions.

Cette étude a montré une forte sélection pour les variables de microhabitat dans le choix du site de reproduction. *Sicyopterus lagocephalus* sélectionne un habitat avec une forte disponibilité en nids potentiels et des conditions morphodynamiques favorables à une bonne oxygénation des œufs. Le mésohabitat est un niveau permettant de faire le lien entre des conditions géomorphologiques d'une zone de rivière avec la réalisation d'une fonction biologique. A ce titre il est fréquemment utilisé pour décrire les préférences d'habitat des espèces aquatiques. La disponibilité en habitat de fraie pour *S. lagocephalus* peut être rapidement évaluée par l'identification des faciès d'écoulement dans le cadre d'études d'expertises. Toutefois, il semble préférable de coupler cette approche avec des observations granulométriques : fraction dominante et présence de sable-gravier sur le secteur.

3. Appariement et garde des nids chez *S. lagocephalus*

3.1. Introduction

La sélection de l'habitat par les poissons est influencée par le contexte environnemental et notamment les interactions entre individus. Le choix du site de fraie et du partenaire en est un exemple avéré, car de ce choix dépend le succès reproducteur des individus. La théorie de la sélection sexuelle prédit que le choix des individus se porte préférentiellement vers des partenaires susceptibles d'optimiser leurs succès reproducteur (Anderson 1994, Barbosa & Magurran 2006). Chez beaucoup d'espèces, le choix du partenaire dépend principalement de la femelle, qui est souvent considérée comme le sexe limitant dans les populations naturelles (Trivers 1972, Anderson 1994). Cependant, la sélectivité des mâles est susceptible d'être renforcée dans des conditions particulières, comme un sex-ratio biaisé en faveur des femelles, ou encore si le mâle dispense des soins parentaux coûteux en énergie (Trivers 1972, Clutton-Brock 2007).

Chez de nombreux gobies, le mâle délimite un territoire, puis construit un nid près duquel il courtera les femelles (e.g. Daoulas et al. 1993; Fitzsimons et al. 1993, Ito & Yanagisawa 2000, Mazzoldi & Rasotto 2002, Takahashi et al. 2004). Après que la femelle ait déposé ses œufs, le mâle l'expulse généralement hors du nid et garde la ponte jusqu'à l'éclosion, comme par exemple chez *Rhinogobius sp.* (Takahashi & Yanagisawa 1999). Toutefois chez d'autres espèces, comme *Awaous guamensis*, c'est la femelle qui semble garder les œufs et non le mâle (Ha & Kinzie 1996). Les soins parentaux contribuent à optimiser le succès reproducteur à travers l'accroissement de la survie des œufs. Chez les gobies, ils consistent principalement à la défense du nid contre les intrus et à la ventilation du nid, permettant une meilleure oxygénation des œufs (e.g. Lissaker & Kvarnemo 2006, Meunier et al. 2009). De plus, les pontes non-gardées sont plus souvent vulnérables au colmatage ou au développement de champignons (Daoulas et al. 1993, Ito & Yanagisawa 2000).

Ces comportements, ainsi que le choix du site de reproduction, peuvent être mis à profit par les femelles pour choisir un mâle et déposer leurs œufs. Plusieurs études ont montré que les femelles de *Rhinogobius sp.* s'accouplent préférentiellement avec les gros mâles, qui sont plus à même de défendre des grands nids (Ito & Yanagisawa 2000; Takahashi et al. 2001; Takahashi & Kohda 2002). Chez ce complexe d'espèces, les mâles peuvent accueillir simultanément des pontes de plusieurs femelles dans le même nid (Takahashi & Yanagisawa 1999, Tamada 2008). Dans ce cas, les femelles préfèrent s'accoupler avec un mâle ayant déjà des œufs dans son nid (Suk & Choe 2002, Takahashi & Kohda 2002), comme chez *Gobius niger* (Mazzoldi & Rasotto 2002), ou encore *Pomatoschistus minutes* (Lindström et al. 2006).

L'objectif de cette étude est d'examiner les patterns d'appariement et les possibles comportements de garde des nids chez *S. lagocephalus*, en se basant sur des observations et des recherches de pontes en milieu naturel.

3.2. Matériels et Méthodes

Les recherches de pontes ont été effectuées sur la rivière Langevin, sur plusieurs sites (entre 800 et 3 000 m de l'embouchure) par échantillonnage stratifié en février 2007, et par échantillonnage aléatoire en janvier 2010 (Figure 26). Des identifications des gobies gardant les pontes sont réalisées (i.e. espèce, sexe, classe de taille). La taille du support est notée (Cailleux 1954) et la surface des pontes est mesurée. Les pontes sont replacées dans le milieu naturel sans réaliser de prélèvements pour des analyses génétiques. En février 2007, des pêches électriques par ambiance sont réalisées la semaine suivant l'échantillonnage des pontes sur trois stations (Figure 26 et Tableau 9) pour examiner la structure des peuplements de Sicydiinae, et évaluer le biais induit par la non-identification des pontes à l'espèce.

En mars 2008, un prélèvement de pontes récemment déposées (couleur blanche) est réalisé afin d'estimer le nombre d'œufs de pontes par méthode gravimétrique (voir Chapitre I). La relation établie entre la surface de la ponte et le nombre d'œufs est ensuite utilisée pour estimer le nombre d'œufs des autres pontes récoltées, comme le suggère Takahashi (2008) pour *Tridentiger brevispinis*.

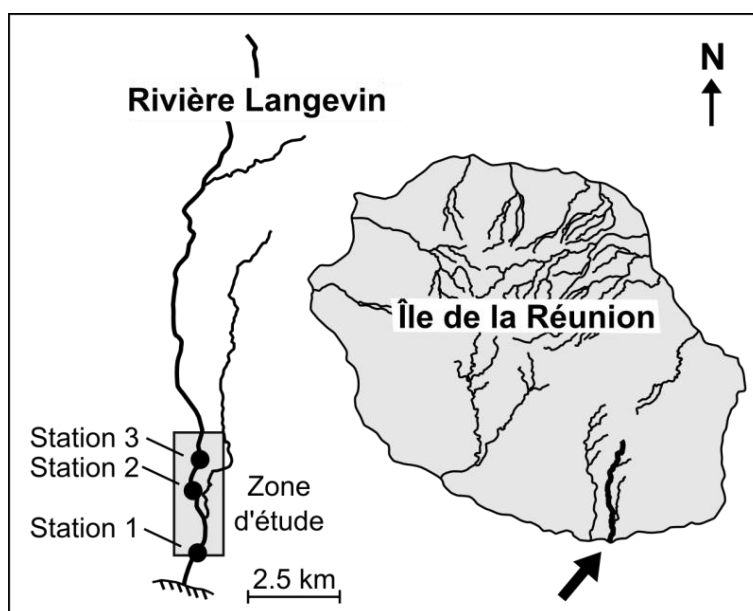


Figure 26 : Localisation géographique de la zone de collecte des pontes de Sicydiinae (rectangle grisé) et répartition des stations de pêche électrique (cercles pleins) sur la rivière Langevin de l'île de la Réunion, Archipel des Mascareignes.

3.3. Résultats-discussion

3.3.1. Organisation du peuplement

Un total de 495 gobies est capturé sur l'ensemble des trois stations (Tableau 9). L'ensemble des poissons sont des *S. lagocephalus*, excepté deux *C. acutipinnis* capturés sur la station 3 (soit 0,4 % du peuplement des trois stations, et 1,2 % de la troisième station). Compte tenu de la faible occurrence de *C. acutipinnis* et du faible effectif de ponte attribuable à cette espèce à partir des pontes gardées (voir après), nous considérons que la présence éventuelle de quelques pontes de *C. acutipinnis* a un effet négligeable sur les analyses. Ainsi, comme pour la section précédente, les pontes non-déterminées sont attribuées à *S. lagocephalus*.

Tableau 9 : Nombre de Sicydiinae capturés par pêche électrique sur les 3 stations de la rivière Langevin en février 2007. La surface prospectée est mentionnée, ainsi que la distance à la mer.

Site	Surface (m ²)	D. mer (m)	Nombre de poissons	
			<i>S. lagocephalus</i>	<i>C. acutipinnis</i>
Station 1	65,34	810	199	0
Station 2	33,81	2 080	124	0
Station 3	72,26	2 670	172	2

3.3.2. Surface des pontes et nombre d'œuf

Un total de 48 pontes de *S. lagocephalus* est prélevé en mars 2008. Le nombre d'œufs estimé s'étend entre 9 109 et 85 718, avec une moyenne de 35 710 œufs. Une forte relation linéaire est observée entre la surface de la ponte et le nombre d'œuf ($N_{\text{œufs}} = 3\,238 \times S_{\text{ponte}} + 376,91$, $n = 48$, $R^2 = 0,85$, $P < 0,001$). Par conséquent, cette relation est utilisée afin d'estimer le nombre d'œufs des pontes observées en février 2007 et janvier 2010. Lors de ces échantillonnages, 170 nids avec des pontes sont trouvés (2007 : $n = 130$, 2010 : $n = 40$) et le nombre d'œuf estimé s'étale entre 5 424 et 112 000, pour une moyenne de 28 629 œufs.

Les pontes forment des tâches circulaires, réguliers et homogènes, avec des stades de développement embryonnaire similaires, comme l'ont observé Delacroix & Champeau (1987) et Valade et al. (2009). Ces observations suggèrent que les nids contiennent la ponte d'une seule femelle, comme cela a déjà été observé pour d'autres Sicydiinae (Kinzie 1993, Yamasaki et al. 2011). En effet, un cluster de pontes de plusieurs femelles est reconnaissable par des stades de développements différents (Daoulas et al. 1993). De plus, les nombres d'œufs estimés dans les nids sont en accord avec les fécondités potentielles estimées pour *S. lagocephalus* (Delacroix & Champeau 1992, Chapitre IV), et d'autres espèces de Sicydiinae (Manacop 1953, synthèse Keith

2003, Iida et al. 2011, Yamasaki et al. 2011). Comme les nids ne contiennent qu'une seule ponte et que la fécondité est corrélée à la taille de la femelle (Delacroix & Champeau 1992), le nombre d'œufs dans les nids peut être considéré comme un proxy de la taille des femelles.

3.3.3. Garde des nids

La présence de gobies est rapportée sous 61 supports de nids (Figure 27). Les fréquences d'observations d'un gobie présent sous le nid ne sont pas significativement différentes entre les tailles de support de nid (Test exact de Fisher, $P = 0,567$), illustrant que l'identification du gardien de ponte par les observateurs n'était pas affectée par ce paramètre. *Sicyopterus lagocephalus* est l'espèce la plus commune, avec 51 nids gardés par des mâles, six nids avec présence des deux sexes et deux nids dont le sexe des occupants n'est pas identifié. Seuls deux nids avec présence de *C. acutipinnis* sont observés (un mâle et un non-identifié). Aucun nid n'a été observé avec une femelle toute seule, ce qui suggère que les femelles ne jouent pas de rôle dans les soins parentaux, comme chez beaucoup de gobies (e.g. Daoulas et al 1993, Lindstrom & Brown 1994, Takahashi & Kohda 2002).

L'observation d'individus dans les nids est considérée comme un bon indicateur de l'espèce à laquelle appartient la ponte, comme l'ont suggéré Yamasaki et al. (2011). Pour la suite des analyses, les deux nids occupés par *C. acutipinnis* ne sont pas considérés (59 nids gardés, 168 pontes). Toutefois, il est possible que parmi les 109 pontes non-gardées, quelques-unes appartiennent à *C. acutipinnis*. Afin de faciliter l'analyse des pontes gardées, seule les caractéristiques des mâles sont conservés quand les deux sexes sont observés simultanément, et les deux *S. lagocephalus* non-identifiés sont considérés comme des mâles. Enfin, les analyses impliquant le nombre d'œufs des pontes sont réalisées pour seulement 167 pontes, car une ponte a été endommagée lors de l'échantillonnage.

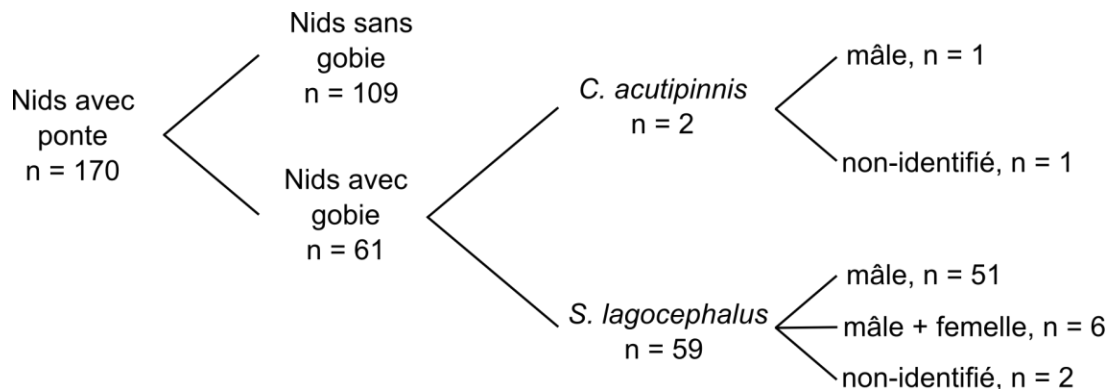


Figure 27 : Récapitulatif des observations de gobies sous les nids avec pontes sur la rivière Langevin, en février 2007 et janvier 2010. n = taille de l'échantillon

Les fréquences de garde des nids ne sont pas différents entre les deux stades de développements des pontes (blanche / grise) (Test exact de Fisher, $n = 168$, $P = 0,237$). De même, parmi les pontes gardées, le nombre de pontes blanches ne diffère pas significativement du nombre de pontes grises (Test binomial exact, $n = 59$, $n_1 = 25$, $P = 0,297$). Ces résultats confirment l'hypothèse de Valade et al. (2009) que les pontes sont gardées par les mâles de *S. lagocephalus* jusqu'à l'éclosion, et montrent que le stade de développement des œufs n'a pas d'influence sur le comportement de garde.

Toutefois, sur les 168 nids observés, seul 35% d'entre eux sont gardés par un mâle de *S. lagocephalus*. La probabilité qu'un nid soit gardé augmente avec le nombre d'œufs contenu dans le nid (Régression logistique, $n = 197$, déviance nulle = 216,92, réduction de déviance = 7,24, $P = 0,007$). Seulement 16% des nids avec de petites pontes (< 15 000 œufs) sont gardés, alors que des mâles sont observés sur plus de 50% des nids dont le nombre d'œufs est supérieur à 45 000 (Figure 28).

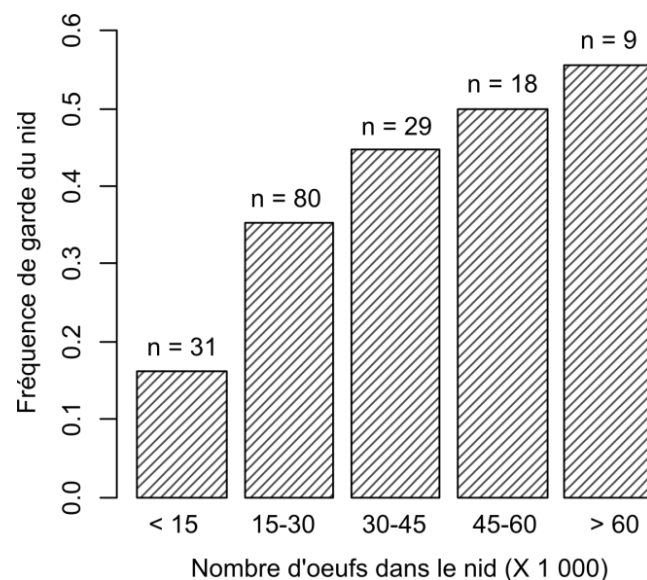


Figure 28: Fréquence garde des nids de *S. lagocephalus* en fonction du nombre d'œufs. n = taille de l'échantillon

L'absence de mâle dans un nid peut résulter, soit d'un nid non gardé depuis la fertilisation, soit d'une fuite du gobie en raison d'une perturbation précédant l'observation. Dans le premier cas, il est possible que les mâles qui s'accouplent avec des petites femelles ne gardent pas les pontes afin d'accroître leurs chances de trouver d'autres femelles. Par exemple, les mâles de l'espèce amphidrome, *Awaous guamensis*, ne gardent pas les pontes, probablement afin d'accroître leurs succès reproducteur en multipliant les occasions d'accouplement (Ha & Kinzie 1996). Dans le second cas, les observateurs ont fait fuir les mâles avant d'examiner le nid, suggérant un plus faible investissement dans la défense des pontes de petite taille. Chez le gobie *Rhinogobius brunneus*, l'investissement paternel dans le soin des œufs (e.g. garde, ventilation) est proportionnel à la taille de la ponte, car un plus grand succès reproducteur est associé aux grosses pontes (Suk & Choe 2002).

3.3.4. Support de ponte - le choix du mâle

Parmi les mâles gardant les nids, quatre sont de taille inférieure à 50 mm, 38 ont une taille comprise entre 50 et 80 mm, et 17 sont de taille supérieure à 80 mm. La distribution de taille des supports de nids est significativement différente en fonction des classes de taille des mâles (Figure 29), et démontre que les gros mâles ont tendance à utiliser des supports de nids de plus grande taille que les petits mâles.

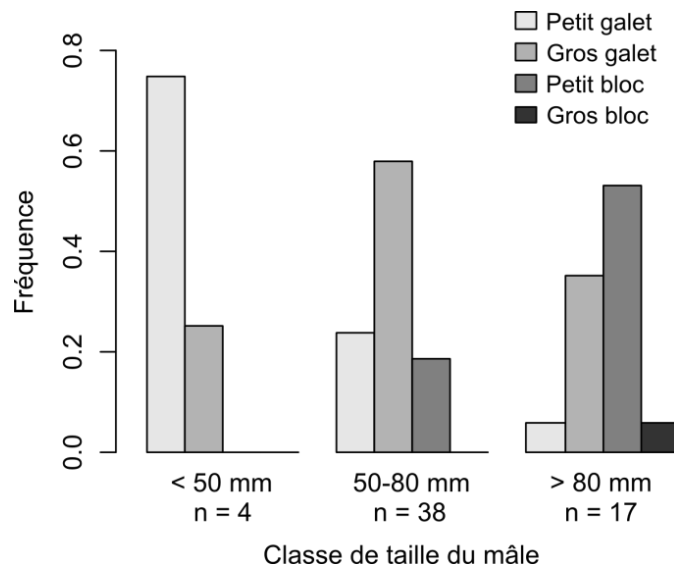


Figure 29 : Distribution de taille des supports de nids de *Sicyopterus lagocephalus* en fonction des classes de taille des mâles. La significativité des tests est présentée. n = taille des échantillons.

Le site de reproduction des gobies est souvent choisi par les mâles qui construisent un nid, puis courtisent les femelles (Daoulas et al. 1993; Fitzsimons et al. 1993, Ito & Yanagisawa 2000, Mazzoldi & Rasotto 2002, Takahashi et al. 2004). Chez *Rhinogobius sp.*, ces dernières choisissent souvent les mâles et/ou les nids de grande taille pour déposer leurs œufs (Ito & Yanagisawa 2000, Takahashi et al. 2001, Takahashi & Kohda 2002, Tamada 2011). De même, la qualité de la parade et les vitesses du courant où elle est réalisée sont des éléments utilisés par les femelles pour déterminer les mâles en meilleure condition physiologique et les plus aptes à entretenir les œufs (Takahashi & Kohda 2004). Chez les Sicydiinae, le fort dimorphisme sexuel joue certainement un rôle dans le choix des partenaires (Manacop 1953, Erdman 1961). Par exemple, les mâles de *S. stimpsoni* exhibent une parure bleu vive pendant la période de reproduction, comme *S. lagocephalus*, et passent plus de temps à occuper des « perchoirs » élevés proches de leurs nids (Fitzsimons et al. 1993). Le pattern de distribution des nids de *S. lagocephalus* peut résulter d'une compétition entre mâles pour les plus grands supports de nids, comme cela a été montré chez *Rhinogobius sp.* (Takahashi et al. 2001, Takahashi 2008). Les gobies mâles sont territoriaux et le succès des interactions agonistiques est souvent corrélée à la taille (Kroon et al. 2000, Takahashi et al. 2001), ou à l'intensité de la coloration chez *S. stimpsoni* (Fitzsimons et al. 1993). Ainsi, on peut s'attendre à ce que les gros mâles aient de meilleures capacités à défendre des nids de grande taille, qui sont

des meilleurs « perchoirs » pour parader, et donc, qui sont susceptibles d'améliorer leur succès reproducteur en attirant plus de femelles (Fitzsimons et al. 1993, Mazzoldi & Razzoldi 2002, Takahashi & Kohda 2002). Ce choix préférentiel pour les supports de nids de grande taille explique en partie la sélection pour l'habitat de reproduction discuté dans la section précédente.

3.3.5. Appariement - le choix des femelles ?

Seulement deux pontes ont été trouvées sur des gros blocs. Ces données sont exclues de la présente analyse, car ce petit nombre peut résulter de l'impossibilité de retourner un certain nombre de gros blocs sur le terrain (> 600 mm). En conséquence, l'analyse est réalisée sur 165 nids. Le nombre d'œufs dans le nid augmente significativement avec la classe de taille du support (Figure 30), soit en comparant l'ensemble des nids (Test de rang de Kruskal-Wallis, $n = 165$, $K = 14,60$, $ddl = 2$, $P < 0,001$) soit uniquement les nids non-gardés ($n = 107$, $K = 10,18$, $ddl = 2$, $P = 0,006$). En ne considérant que les nids gardés par *S. lagocephalus*, la même tendance est observée (Figure 30), mais n'est pas significative ($n = 58$, $K = 4,14$, $ddl = 2$, $P = 0,125$). Les nombres d'œufs estimés sous les petits galets et les petits blocs ne sont pas significativement différents entre les nids gardés et non-gardés (Test de rang de Wilcoxon, $W = 263$, $P = 0,174$ et $W = 214$, $P = 0,557$, respectivement pour les petits galets et les blocs), alors que le nombre d'œufs estimé sous les gros galets est significativement supérieur pour les nids gardés que les nids non-gardés (Figure 30) ($W = 979$, $P = 0,016$). Cette différence peut résulter du fait que la probabilité de garde est plus faible pour les pontes de petite taille.

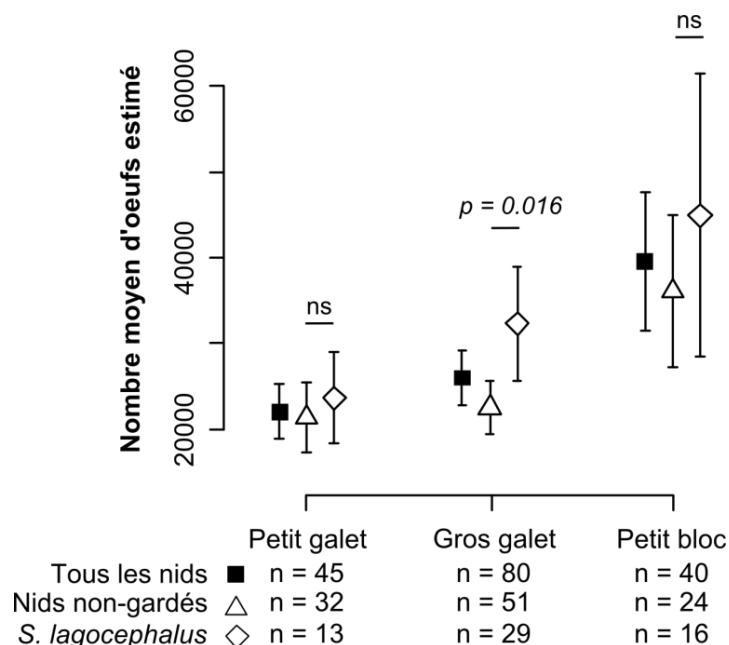


Figure 30 : Nombre moyen d'œufs estimés dans les nids en fonction des classes de taille des supports, pour tous les nids (carré noir), uniquement les nids non-gardés (triangle blanc), et uniquement les nids gardés (losange blanc). Les barres représentent les intervalles de confiance à 95%. La significativité des différences entre les valeurs des pontes gardées et non-gardées est également présentée. n = taille des échantillons

En considérant la relation entre le nombre d'œuf et la taille de la femelle, ce résultat montre que les grandes femelles tendent à déposer leurs œufs sous des supports plus grands que les petites femelles, confirmant l'intérêt d'une sélection du support de nid pour les mâles. De même, le nombre d'œufs estimé dans le nid augmente significativement avec la taille du mâle gardant la ponte (Figure 31) (Test de rang de Kruskal-Wallis, $n = 59$, $K = 7,35$, $ddl = 2$, $P = 0,025$), suggérant un appariement entre individus de tailles proches. Cette observation suggère également, soit une sélection du mâle basée sur la taille de la femelle, soit un évitement des grands mâles par les petites femelles, comme cela a été observé chez *Salmo trutta* (Labonne et al. 2009). La préférence des mâles pour des femelles de même taille a déjà été reportée chez *Rhinogobius sp.*, pour qui la taille joue un rôle essentiel dans lors de l'appariement (Ito & Yanagisawa 2000, Tamada 2011).

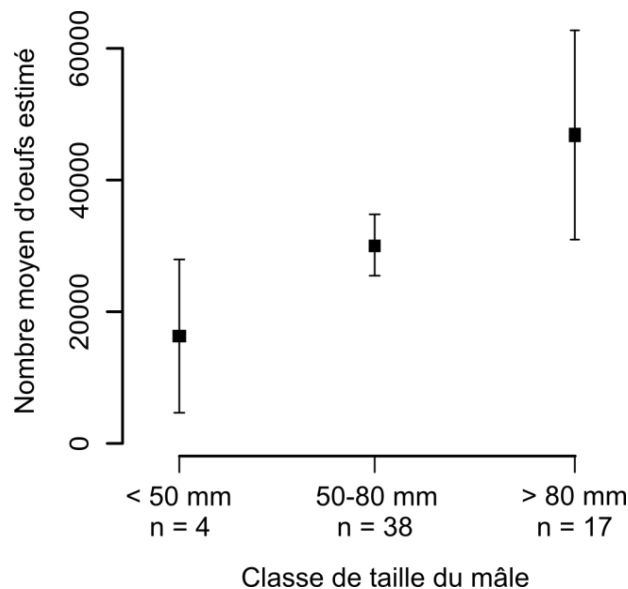


Figure 31 : Nombre moyen d'œufs estimés en fonction de la taille du mâle gardant le nid chez *Sicyopterus lagocephalus*. Les barres représentent les intervalles de confiance à 95%.

Les patterns d'appariement résultent vraisemblablement d'un compromis entre le succès de l'accouplement dû au choix de la femelle et la préférence du mâle pour des grandes femelles ayant des fécondités potentielles élevées. Pour les mâles de plusieurs espèces de gobies, le comportement de garde du nid est coûteux en énergie, car il est souvent associé à une période de jeûne (Daoulas et al. 1993) ou de nourrissage réduit (Takahashi & Yanagisawa 1999). Dans ce contexte, on peut s'attendre à ce que les mâles soient plus sélectifs dans leurs choix en fonction de la valeur reproductive associée aux femelles (Anderson 1994), d'autant plus qu'ils ne gardent qu'une seule ponte à la fois. Ainsi, un grand mâle devrait refuser de s'accoupler avec des petites femelles. Toutefois, nous avons montré que le nombre d'œufs sous les gros galets est plus faible dans le cas de nids non-gardés que de nids gardés. Cette observation suggère des mâles possédant un nid de taille moyenne sont susceptibles d'accepter de s'accoupler avec des petites femelles, mais ne gardent probablement pas ou mal la ponte.

Cette première approche de la sélection sexuelle chez *Sicyopterus lagocephalus* suggère une sélection des femelles en faveur des mâles et des supports de nid de grande taille. Ces préférences peuvent s'expliquer par une compétition entre mâles, dont le choix de s'accoupler est influencé par la taille des femelles. Après l'accouplement, l'investissement des mâles dans la garde de la ponte semble dépendre du nombre d'œufs pondus dans le nid.

4. Discussion

Nous avons montré que l'utilisation de l'habitat chez *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* n'est pas aléatoire au sein des cours d'eaux de l'île de la Réunion. Chez *S. lagocephalus* la sélection des conditions d'habitat physique est plus marquée pour la reproduction que pour l'habitat quotidien. Les rivières insulaires Indopacifiques sont soumises à de fortes variations hydrauliques, entraînant des modifications chroniques de la disponibilité et de la qualité de l'habitat. La colonisation de ces milieux instables par une faune piscicole est favorisée par l'adoption de stratégies généralistes d'utilisation de l'habitat. Dans ces conditions, la répartition des individus au sein des cours d'eau dépend fortement des interactions entre individus, et notamment de la compétition pour accéder à la ressource trophique et aux habitats critiques. Chez *S. lagocephalus*, Hoareau (2005) discute d'un phénomène de colonisation des cours d'eau par effet tampon (Whiteman & Côté 2004), se traduisant par une diffusion progressive de l'aval (lieu de recrutement) vers l'amont. Les résultats obtenus tendent à confirmer cette hypothèse, avec une probabilité de présence des juvéniles décroissante de l'aval vers l'amont ; phénomène accru pour *C. acutipinnis*. Sous cette hypothèse, la colonisation des bassins versants résulterait d'une saturation des habitats du cours inférieur, conduisant des individus à rechercher un habitat disponible en amont sous la pression des interactions sociales. Comme les histoires de vie et le type de répartition sur le gradient amont-aval sont proches pour les deux Sicydiinae étudiés, il est également possible que la répartition des individus soit influencée par une compétition interspécifique.

La sélection pour l'habitat de fraie est plus marquée car elle répond à des contraintes fortes liées à la survie de la progéniture. Les conditions morphodynamiques sélectionnées par *S. lagocephalus* rassemblent les éléments essentiels à une bonne oxygénation des œufs, à savoir la turbulence des masses d'eau et une importante circulation des flux dans le substrat (Kondolf 2000, Dumas & Marty 2005). Chez *S. lagocephalus*, la disponibilité des zones de fraie et des supports de nid est également susceptible d'affecter la distribution des individus sous l'effet de la compétition entre mâles (Forsgren et al. 1996, Tamada 2011). Chez le gobie *Tridentiger brevispinis*, l'intensité de la compétition entre mâles pour l'accès aux sites de reproduction influence fortement les traits de vie et les paramètres démographiques de la population, comme l'âge de 1^{ère} reproduction (Takahashi 2008). De même, Yamasaki et al. (2011) soulignent l'absence de petits mâles dans les nids de *S. japonicus*, ce qui suggère une exclusion de la reproduction. Chez *S. lagocephalus*, comme beaucoup de gobies, la compétition entre mâles penche souvent en faveur des individus les plus grands qui sont les plus à même de monopoliser et de défendre les sites de reproduction. En conditions limitantes (i.e. faible disponibilité des emplacements permettant de préparer un nid et forte densité d'individus), ce phénomène peut conduire à l'utilisation d'habitats sub-optimaux ou à l'existence de mâles sans sites de nidification. Ces mâles pourraient alors adopter une stratégie de « sneaking », qui n'implique pas la possession d'un territoire. Le comportement de garde du nid observé chez *S. lagocephalus*, comme chez de nombreux

autres gobies (Keith 2003), permet d'accroître les chances de survie des œufs, et donc d'optimiser le succès de la reproduction présente. Ce type de comportement est attendu quand les conditions environnementales sont variables et difficilement prévisibles.

Les rivières naturelles insulaires tropicales et subtropicales offrent couramment des conditions d'habitat favorables aux espèces de Sicydiinae benthiques et à leur mode de reproduction (Keith 2003, McDowall 2010). De par leurs origines géologiques, les cours d'eau sont généralement courts et oligotrophes, permettant une forte pénétration de la lumière et une production périphytique élevée. Les fortes pentes et la jeunesse « relative » des milieux contribuent à maintenir un substrat grossier dans le lit des rivières et à limiter le dépôt des alluvions, offrant ainsi divers supports et zones de reproduction favorables aux espèces déposant leurs œufs sous les galets. L'absence de conditions d'habitat favorables, en particulier pour la reproduction, dans les rivières et fleuves continentaux (e.g. alluvions, eaux profondes, courant faible, absence de periphyton) est peut être l'une des causes possibles de l'absence de beaucoup d'espèces amphidromes, alors que ces régions sont incluses dans leur aire de répartition (McDowall 2010).

La modification des habitats naturels des cours d'eau est susceptible d'affecter la diversité et l'abondance des espèces (Wasson et al. 1998). Les Sicydiinae benthiques, comme *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*, maintiennent une étroite relation avec la qualité du substrat, car ils en dépendent pour les fonctions quotidiennes (i.e. nourrissage), mais aussi de reproduction. Suite aux perturbations climatiques naturelles (e.g. cyclones), la production périphytique est altérée en raison du dépôt d'alluvions et du lessivage, diminuant la disponibilité en nourriture pour les Gobiidae se nourrissant en raclant le biofilm qui recouvre le substrat du lit des rivières, ce qui conduit à un affaiblissement de la condition physiologique des individus chez *S. lagocephalus* (Bielsa et al. 2003). De nombreuses activités humaines sont susceptibles d'accroître l'apport de sédiments fins (i.e. limons et argiles) dans les cours d'eau (e.g. agriculture, carrières, mines, déforestation, routes...). Le dépôt de ces sédiments sur le lit de rivière contribue à recouvrir la surface des galets et à limiter durablement la production périphytique (Lord & Keith 2008, Jenkins et al. 2009). Il provoque également un colmatage des frayères qui est d'autant plus préoccupant que nous avons montré un évitement des zones avec présence de limon ou dont le recouvrement en sable dépasse 25 %. Une chute de la qualité des zones de fraie peut causer une réduction de la survie des œufs pondus dans le substrat et une diminution de la disponibilité des zones favorables se traduisant par une augmentation de la compétition entre individus pour l'accès à la reproduction.

Chez les espèces diadromes, la réalisation du cycle biologique nécessite la transition entre les milieux marins et d'eau douce, ainsi que des phases de colonisation et de distribution au sein des habitats disponibles. Chez *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*, le processus de colonisation des bassins versants repose vraisemblablement sur un phénomène de diffusion de l'aval vers l'amont. La présence d'obstacles à la migration est susceptible de limiter la progression des espèces dans les bassins versants (e.g.

Feunteun et al. 2002, 2003, Lasne & Laffaille 2008, Jenkins et al. 2009). Ces obstacles d'origine naturelle (e.g. chute d'eau, discontinuité hydraulique) ou anthropiques (e.g. barrage, seuil, prélèvement d'eau) contribuent à restreindre l'habitat disponible et à accroître la compétition intra- et interspécifique. Par ailleurs, Jenkins et al. (2009) ont également mis en évidence un impact lié à l'introduction d'espèces exotiques (e.g. *Oreochromis* sp.) sur la diversité des peuplements indigènes amphidromes des îles Fidji. Ainsi, la conservation des Sicydiinae, comme de nombreuses espèces amphidromes, est liée à la préservation des corridors écologiques et à la protection de leur habitat naturel (Lord & Keith 2008).

Le choix de l'habitat chez *Sicyopterus lagocephalus* et *Cotylopus acutipinnis* semble fortement lié aux interactions entre individus. La répartition des individus dans les cours d'eau révèle une structuration longitudinale des populations probablement influencée par des phénomènes densité dépendants. La sélection des sites de fraie par les mâles, en lien avec le choix des femelles, peut entraîner une compétition entre mâles qui est susceptible d'affecter l'accès à la reproduction si la disponibilité en habitat est limitée. En milieu insulaire, le cours inférieur des rivières est généralement soumis à des pressions anthropiques plus intenses, en raison de l'accumulation des perturbations de l'amont vers l'aval, mais également à cause de la concentration des activités humaines sur les zones littorales les plus accessibles (e.g. agriculture, urbanisation, irrigation, routes, carrières...). Ces dernières contribuent à la vulnérabilité de ces zones qui sont régulièrement soumises à l'introduction d'espèces exotiques, à des périodes d'à sec, à des pollutions ou à des colmatages du substrat plus ou moins chroniques. L'anthropisation du lit des rivières peut conduire à une uniformisation de l'écoulement et des habitats : mesures défavorables voire délétères pour de nombreuses espèces benthiques. Ces différentes pressions sont susceptibles d'affecter les fonctions écologiques de ces secteurs pour *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*, mais aussi pour d'autres espèces indigènes inféodées au cours inférieur. La zone aval des cours d'eau constitue un véritable corridor écologique pour les espèces amphidromes. Les pressions portées sur le cours inférieur sont alors susceptibles de perturber la continuité écologique du Bassin Versant (barrières physiques à la colonisation et conditions défavorables à l'installation des espèces).

Chapitre III. DISPERSION LARVAIRE ET RECRUTEMENT

La phase larvaire pélagique joue un rôle fondamental dans le fonctionnement des populations des espèces marines récifales et amphidromes (Bonhomme & Planes 2000, Hoareau 2005, Lord 2009). Pour les amphidromes, il s'agit de la seule période au cours de laquelle les individus peuvent disperser loin de leur population parentale et ainsi contribuer à maintenir des flux de gènes entre les hydrosystèmes dulçaquicoles insulaires (Berrebi et al. 2005, Keith et al. 2005a, Lord 2009, Lord et al. *in press*).

La dévalaison est la première étape de la dispersion. Elle constitue une étape de migration contrainte entre le site de reproduction et le milieu marin. Chez les Sicydiinae, le sens de la dispersion n'est pas issu d'un choix, mais résulte du transport passif des embryons libres par les courants de la rivière. À ce stade, les comportements larvaires de nage ou les tropismes permettent probablement de favoriser le maintien des embryons dans la colonne d'eau (Bell & Brown 1995, Iida et al. 2008, McDowall 2009, Valade et al. 2009), mais ne jouent aucun rôle directionnel. L'arrivée en mer est caractérisée par une poursuite du développement et l'acquisition d'une capacité de nage directionnelle (Bell & Brown 1995, Iida et al. 2008, Valade et al. 2009, Ellien et al. 2011). Chez *Sicydium punctatum*, Bell & Brown (1995) observent que les larves choisissent activement des salinités intermédiaires pendant les dix premiers jours de vie en mer. Ce phénomène de tropisme pourrait inciter les larves à rester proches des côtes dans les eaux sous l'influence d'apports d'eau douce et terrigènes (Bell 2009), ce qui conduirait à limiter la dispersion des individus.

La dispersion des larves en milieu marin résulte d'interactions complexes entre les traits d'histoire de vie des espèces et les conditions environnementales (courant océaniques, température, disponibilité en nourriture, vent, pluviométrie...). Chez plusieurs espèces de Sicydiinae, la durée de vie larvaire (DVL) est souvent considérée comme un proxy du potentiel de dispersion : de courtes DVL suggèrent des capacités de dispersion limitées et des répartitions géographiques restreintes (Hoareau et al. 2007a, Lord et al. 2010). Chez les anguilles, la DVL est considérée comme un élément essentiel pour déterminer la localité où vont recruter les civelles (e.g. Kuroki et al. 2008, Robinet et al. 2008). Cependant, il semblerait que la DVL ne soit pas le seul facteur impliqué pour expliquer le caractère cosmopolite ou endémique de certaines espèces (e.g. Taillebois et al. 2012, Lord et al. *in press*). Les comportements larvaires et les caractéristiques courantologiques locales sont susceptibles d'influencer la distribution des larves dans le milieu marin (Cowen et al. 2003, Hobson et al. 2007, Murphy & Cowan 2007, Bell 2009).

La compréhension des mécanismes de dispersion larvaire et d'acquisition de la compétence à recruter, en relation avec les conditions du milieu, est indispensable pour comprendre la biogéographie des espèces (e.g. Robinet et al. 2008, Lord et al. *in press*), mais également le fonctionnement des populations. La dynamique du recrutement est

étroitement liée à l'histoire de vie larvaire (Bell et al. 1995, Bell 1997) et la prévision de ses variations apparait comme un élément essentiel pour la conservation et la gestion des populations amphidromes. De plus, les variations d'histoire de vie larvaire sont susceptibles d'influencer le succès de l'installation des post-larves amphidromes dans les rivières. En effet, plusieurs études ont montré une influence de la croissance larvaire, de la taille au recrutement, ou encore de la DVL, sur la survie et les capacités d'installations des post-larves dans les récifs chez les espèces marines (e.g. Shima & Findlay 2002, Vigliola & Meekan 2002, Hoey & McCormick 2004, Raventos & Macpherson 2005, Rankin & Spaunauge 2011).

Dans ce chapitre nous développerons deux volets portant sur les principales phases de la dispersion des Sicydiinae amphidromes de la Réunion :

- **La phase de dévalaison**, en examinant l'activité et la survie des embryons libres de *Cotylopus acutipinnis* et de *Sicyopterus lagocephalus* en conditions expérimentales.
- **La phase marine pélagique**, en analysant les fluctuations saisonnières des traits d'histoire de vie larvaire de *Cotylopus acutipinnis* et de *Sicyopterus lagocephalus* en relation avec les variations des conditions environnementales marines.

1. Survie des embryons libres en eau douce

1.1. Introduction

Chez les poissons, l'allocation dans la reproduction est généralement soumise à un compromis entre le nombre et la taille des œufs, en lien avec les stratégies de reproduction et les conditions environnementales (Pianka 1970, Reznick et al. 2002). La production d'un grand nombre d'œufs de petite taille implique de limiter la quantité d'énergie allouée à chacun d'eux. Par conséquent, la période de nourrissage mixte alliant à la fois l'acquisition d'énergie endogène et exogène est réduite, ce qui a pour effet de limiter la fenêtre temporelle viable séparant l'éclosion de la première prise de nourriture exogène (Balon 1986, 1999). Les larves n'ayant pas réussi à se nourrir à temps sont susceptibles d'atteindre un stade de jeûne irréversible (Kamler 1992, Iguchi & Mizuno 1999).

Immédiatement après leur éclosion, les embryons libres des espèces amphidromes doivent rejoindre la mer afin de pouvoir se nourrir et de poursuivre leur développement (McDowall 1992, 2007, 2009). La durée associée à cette phase de dévalaison est limitée par la quantité de réserves endogènes des larves (Moriyama et al. 1998, Iguchi & Mizuno 1999, Maruyama et al. 2003), ainsi que par d'autres facteurs liés au développement (Bell & Brown 1994, Bell 2009, Ellien et al. 2011). Bell (1994) a démontré que la survie des embryons libres de *Sicydium punctatum* décroît drastiquement en fonction de la distance séparant le site de reproduction et la mer. De même, Iguchi & Mizuno (1999) montrent que les larves de *Rhinogobius brunneus* sont soumises à un jeûne durant la dévalaison, pouvant limiter le succès de la reproduction des individus vivant en amont des rivières. Ainsi, la durée de la phase de dévalaison est susceptible de fortement affecter la survie et l'état physiologique des larves à leur arrivée en mer (Bell & Brown 1994, Iguchi & Mizuno 1999, McRae 2007).

Valade et al. (2009) ont montré que les embryons libres de *S. lagocephalus* ont une durée de vie en eau douce limitée, et dépendante de la température de l'eau. Les embryons restent suspendus dans la colonne d'eau en réalisant un mouvement de « yoyo », comme cela a été noté chez d'autres espèces de Sicydiinae (e.g. Kinzie 1993, Bell 1994, Bell & Brown 1995, Iida et al. 2010). En eau douce, la bouche et l'anus restent fermés, aucune nageoire ne se forme, puis le développement se poursuit après la transition dans le milieu salin (Valade et al. 2009, Ellien et al. 2011), comme pour la majorité des Sicydiinae (Bell 1994, Bell & Brown 1995, Iida et al. 2010). Aucune étude concernant la reproduction et le développement embryonnaire de *Cotylopus acutipinnis* n'a encore été réalisée.

L'objectif de cette étude est d'examiner les capacités de survie et d'activité des embryons libres de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* en eau douce, en lien avec l'investissement maternel dans la taille des œufs.

1.2. Matériels et Méthodes

En février 2009, neuf pontes récemment pondues (i.e. de couleur blanche) sont prélevées le matin ($\approx 9h00$) sur une station située à 2 km de l'embouchure de la rivière Langevin (21.22' S, 55.38' E). Les pontes sont ensuite transportées au laboratoire afin d'examiner la dynamique de survie et d'activité en conditions expérimentales ($\approx 21^\circ\text{C}$) (Chapitre I). Un échantillon d'œufs est prélevé pour déterminer l'espèce de chaque ponte grâce à des analyses génétiques qui ont révélé que huit pontes appartenaient à l'espèce *S. lagocephalus* et une à *C. acutipinnis*. Soixante œufs par ponte sont prélevés et mesurés ($\pm 0,01\text{ mm}^2$) afin d'estimer la surface moyenne d'un œuf. La surface de la projection 2D du corps et de la vésicule des embryons morts aux cours de l'expérimentation est également mesurée ($\pm 0,01\text{ mm}^2$) par analyse d'image. Les dynamiques de survie et d'activité des embryons libres sont modélisées grâce à un modèle de Weibull (Ducrocq 1997), en testant l'influence d'un effet lié à la ponte et en intégrant un effet aléatoire associé au réplicat (Chapitre I).

1.3. De d'œuf à l'embryon libre

1.3.1. Incubation et taille des œufs

Les premiers œufs de *S. lagocephalus* ont éclos après environ 45 heures post-prélèvement, et environ après 38 heures pour *C. acutipinnis*. Comme les prélèvements sont réalisés le matin et que l'activité de ponte a probablement lieu le soir (voir Chapitre IV), la durée totale d'incubation des œufs à 21°C est approximativement comprise entre 50 - 60 heures pour *S. lagocephalus*, et 45 - 55 heures pour *C. acutipinnis*. La taille moyenne des œufs de *C. acutipinnis* (de 0,118 à 0,173 mm^2 , moyenne $0,136 \pm 0,002\text{ mm}^2$) est significativement plus petite que celle de *S. lagocephalus* (de 0,121 à 0,204 mm^2 , moyenne $0,167 \pm 0,001\text{ mm}^2$) (ANOVA, $F_{(1,539)} = 324,58$, $P < 0,001$), pour qui les tailles moyennes des œufs sont également significativement différentes entre les pontes (ANOVA, $F_{(1,479)} = 63,83$, $P < 0,001$).

La durée d'incubation des œufs de Sicydiinae est généralement courte (Keith 2003), et suppose qu'une partie du développement embryonnaire se poursuive après l'éclosion (Balon 1999). Par exemple, Bell (1994) rapporte une des éclosions de *Sicydium punctatum* entre 21 et 36 heures après l'accouplement, à une température de $\approx 24 \pm 2^\circ\text{C}$. Manacop (1953) note que les œufs de *Sicyopterus extraneus* éclosent entre 20 et 50 heures, et Ego (1956) montre que les œufs d'*Awaous guamensis* éclosent 24 à 48 heures après la fertilisation. McDowall (2009) suggère que cette stratégie d'éclosion précoce offre un avantage pour limiter la quantité d'énergie alloué à chaque œuf, grâce une réduction de la période séparant la ponte de la première ingestion de nourriture. Cette stratégie permettrait d'accroître le nombre d'œufs produits, et d'expliquer les fécondités très élevées observées dans la sous-famille des Sicydiinae (e.g. Manacop 1953, Delacroix & Champeau 1992, Ha & Kinzie 1996, Yamasaki & Tachihara 2006, Yamasaki et al. 2011, Chapitre IV). Il ne s'agit cependant pas d'une règle générale, les espèces amphidromes

du genre *Rhinogobius*, qui possèdent des fécondités plus faibles (1 000 – 4 000 œufs), pondent des œufs plus gros ($0,57 - 1,19 \text{ mm}^3$) qui éclosent plus tardivement (4 à 8 jours d'incubation) et à des stades de développement plus avancés (Yokoi & Hosoya 2005, Tamada & Iwata 2005, Tamada 2008). Chez ces espèces, la taille des œufs à l'éclosion est influencée par la taille de la femelle, la température et la distance à la mer (Tamada & Iwata 2005, Tamada 2005, 2008). Les grandes femelles vivant sur le cours supérieur produisent des œufs plus gros que les petites sur le cours inférieur, ce qui contribue à réduire les risques de mortalité par jeûne au cours de la dévalaison. En effet, leur survie en eau douce est positivement corrélée à la quantité de ressources endogènes (Maruyama et al. 2003) et à la taille des œufs (Tamada & Iwata 2005). Ce type de relation n'a encore jamais été testé chez les espèces de la sous-famille de Sicydiinae, bien que plusieurs études y fasse référence (Maeda et al. 2007, McDowall 2009, Valade et al. 2009).

1.3.2. Activité et survie en eau douce

- *Survie et taille des œufs*

Les analyses de survie sont réalisées avec deux réplicats par ponte, excepté pour deux pontes de *S. lagocephalus* pour lesquelles un seul réplicat a été réalisé (nombre total d'embryons = 729, avec 24 à 56 embryons par réplicat). La survie moyenne des embryons libres de *S. lagocephalus* s'étale entre $113 \pm 2,2$ et 162 ± 9 heures (Figure 32), et est supérieure à celle observée pour *C. acutipinnis* : $87,1 \pm 3,1$ heures (ANOVA, $F_{(1,727)} = 170,20$, $P < 0,001$). La survie moyenne des embryons de *S. lagocephalus* en eau douce n'est pas corrélée à taille moyenne des œufs (test de corrélation de Pearson, $n = 8$, $r = -0,23$, $P = 0,58$). Des différences significatives de survie moyenne sont observées entre réplicats d'une même ponte (ANOVA, $P < 0,05$, Figure 32), et justifient l'utilisation d'un effet aléatoire dans la construction des modèles.

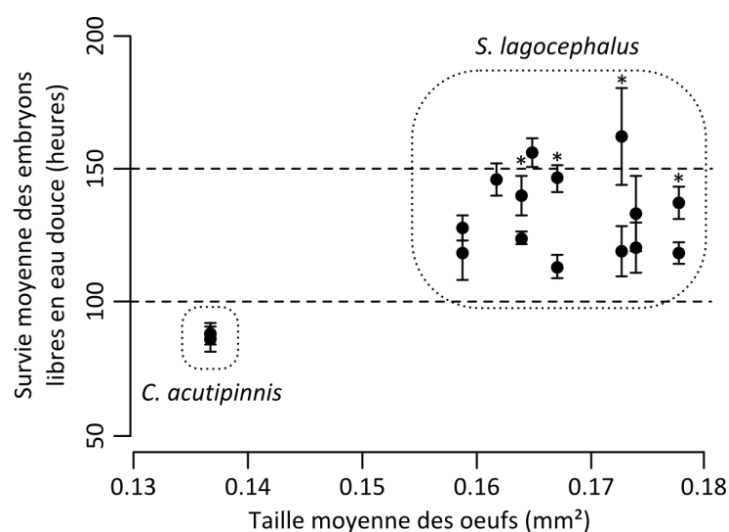


Figure 32 : Survie moyenne des embryons libres de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* en conditions expérimentales en fonction de la taille moyenne des œufs. Les barres verticales représentent l'erreur standard pour chaque réplicat. (*) Différences significatives entre réplicats (ANOVA, $P < 0,05$).

Cette étude corrobore les observations des précédents travaux sur *S. lagocephalus* (Valade et al. 2009, Ellien et al. 2010) et d'autres espèces de Sicydiinae (Bell & Brown 1995, Iida et al. 2010), démontrant que les embryons libres possèdent une durée de vie limitée en eau douce. Les temps de survie sont comparables à d'autres espèces, comme *Awaous guamensis* qui survit environ trois jours en eau douce (Ego 1956), ou encore *Sicyopterus japonicus* dont la survie varie entre trois et six jours suivant la température de l'eau (Iida et al. 2010). L'absence de corrélation entre la taille des œufs et l'espérance de survie chez *S. lagocephalus*, suggère que l'investissement maternel dans la taille des œufs n'a pas d'influence directe sur la survie en eau douce, contrairement à ce qui a été observé chez *Rhinogobius* sp. (Tamada & Iwata 2005).

- *Espérance d'activité et de survie*

Selon les modèles de Weibull, les espérances d'activité (107 heures) et de survie (144 heures) des embryons libres de *S. lagocephalus* en eau douce sont significativement plus longues que celles de *C. acutipinnis* (73 et 91 heures pour l'activité et la survie) (Test de Wald, $P < 0,001$). Aucune différence significative n'est observée entre les pontes de *S. lagocephalus* ($P > 0,05$), excepté pour la dynamique d'activité d'une ponte ($P = 0,02$). Pour cette espèce, la probabilité de survie est élevée pendant les 100 premières heures, puis décroît rapidement après ce seuil (Figure 33-a). La probabilité d'activité décroît avant la survie : les embryons libres atteignent 75 % de probabilité d'activité à 71 heures, 50 % à 94 heures, puis 25 % à 115 heures passées en eau douce. Pour *C. acutipinnis*, 50 % de probabilité d'activité est atteint à partir de seulement 65 heures en eau douce (Figure 33-b).

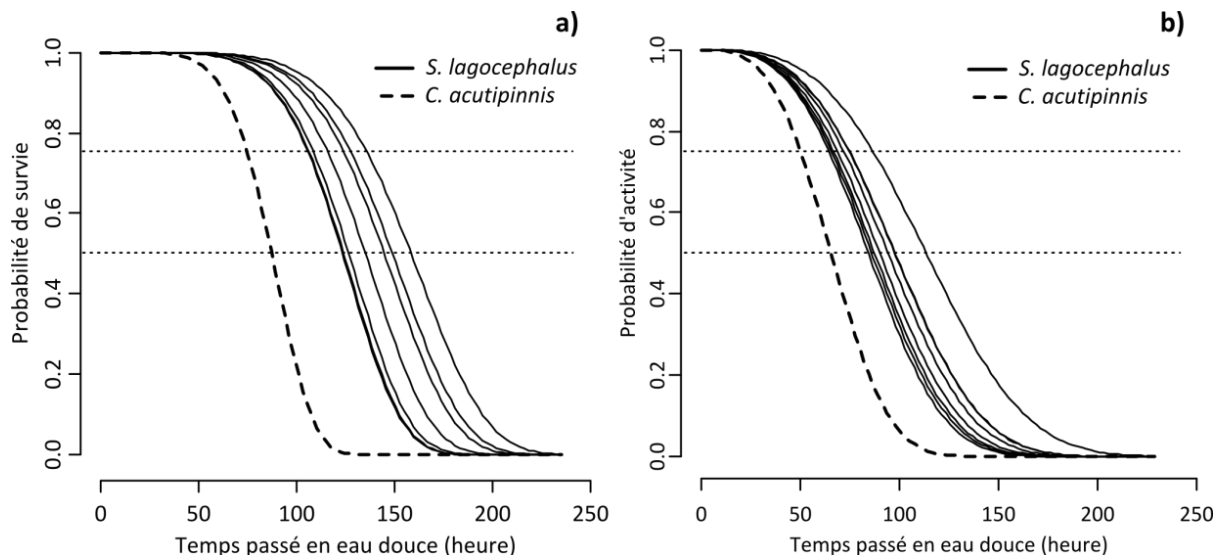


Figure 33 : Prédiction des modèles de Weibull pour a) la survie, et b) l'activité des embryons libres en eau douce pour les huit pontes de *Sicyopterus lagocephalus* (courbes pleines) et la ponte de *Cotylopus acutipinnis* (courbes en pointillé). Paramètres des modèles de survie : $\rho = 4,93, \lambda = 0,25, \beta = -0,37, -0,03, -0,02, -0,02, -0,02, 0,06, 0,13, 0,16, 0,22$, et d'activité : $\rho = 4,65, \lambda = 0,35, \beta = -0,28, -0,06, -0,03, -0,01, 0,02, 0,07, 0,11, 0,11, 0,26$.

Les embryons libres des deux espèces restent suspendus dans la colonne d'eau en réalisant une nage verticale (Valade et al. 2009, Ellien et al. 2010), laquelle permet de favoriser le transport par le courant (Bell & Brown 1995, McDowall 2008). Chez les deux espèces étudiées, la probabilité d'activité décroît avant les premières mortalités. Bell & Brown (1995) notent également que les embryons libres de *Sicydium punctatum* cessent de nager après environ 96 heures passés en eau douce. Nous suggérons que l'activité de nage reflète une bonne condition physiologique des embryons, alors que des individus inactifs ne seront pas capables de rejoindre la mer bien qu'ils soient encore en vie.

Bien qu'une seule ponte de *C. acutipinnis* ait été étudiée, on peut souligner que ses espérances d'activité et de survie sont plus faibles que celles de *S. lagocephalus*, suggérant des différences entre l'espèce ubiquiste et l'espèce endémique. Des petits œufs associés à une durée de vie très limitée en eau douce apparaissent adaptés aux conditions de dévalaison dans les petites rivières des Mascareignes (< 36 km) ; alors que des capacités de survie plus élevées sont attendues pour le succès de la dévalaison de *S. lagocephalus* dans les cours d'eau plus longs inclus dans son aire de répartition (Keith et al. 2005a, 2006). Cette tendance suggère que les embryons libres sont soumis à des pressions de sélection (i.e. durée de dévalaison, longueur des rivières) susceptibles d'influencer les capacités de survie en eau douce en fonction du contexte hydrographique.

1.3.3. Morphologie des embryons libres

En eau douce, la bouche et l'anus des embryons libres de Sicydiinae ne se développent généralement pas (e.g. Bell 1994, Yamasaki & Tachihara 2006, 2007, Iida et al. 2010). Pendant cette étude, un développement du tractus gastro-intestinal est observé, mais sans ouverture de la bouche et de l'anus quelque soit le temps passé en eau douce, comme l'ont signalé Valade et al. (2009), ainsi que Ellien et al. (2011). Les yeux des embryons de *S. lagocephalus* commencent à se pigmenter à partir de 48 heures passées en eau douce, et 50 % des embryons possèdent un cristallin pigmenté et un début de pigmentation de la rétine à partir de 115 heures. Ces observations ont déjà été réalisées par Ellien et al. (2011), et correspondent au stade L1c observé par Valade et al. (2009) sur des larves ayant passé 20 à 40 heures en eau salée, mais sans migration des yeux, ni ouverture de la bouche.

Un total de 403 embryons libres de *S. lagocephalus*, et 58 de *C. acutipinnis*, sont prélevés après leur mort et observés durant l'étude de survie. Des embryons libres nouvellement éclos de *C. acutipinnis* (n = 14) et de *S. lagocephalus* (n = 8) sont ajoutés aux analyses afin d'apprécier leurs caractéristiques à t = 0. Pour les deux espèces, la surface latérale des embryons augmente significativement au cours du temps passé en eau douce (2-way ANCOVA, $F_{(1,479)} = 560,1$, $P < 0,001$), mais plus rapidement pour *C. acutipinnis* (Figure 34-a) (2-way ANCOVA, Espèce X temps, $F_{(1,479)} = 23,4$, $P < 0,001$). Les surfaces des vésicules n'ont pas pu être observées entre l'éclosion (0+) et 50 heures en raison de la stratégie d'échantillonnage (aucun embryon mort au cours de cette

période). Toutefois, la taille des vésicules de *S. lagocephalus* décroît légèrement jusqu'à un seuil de 140 heures, au-delà duquel la diminution s'accélère (Figure 34-b). La taille des vésicules de *C. acutipinnis* suit le même profil, avec un point d'inflexion plus précoce, après environ 75 heures en eau douce. Pour les deux espèces, les vésicules ne sont jamais totalement résorbées à la mort des embryons libres.

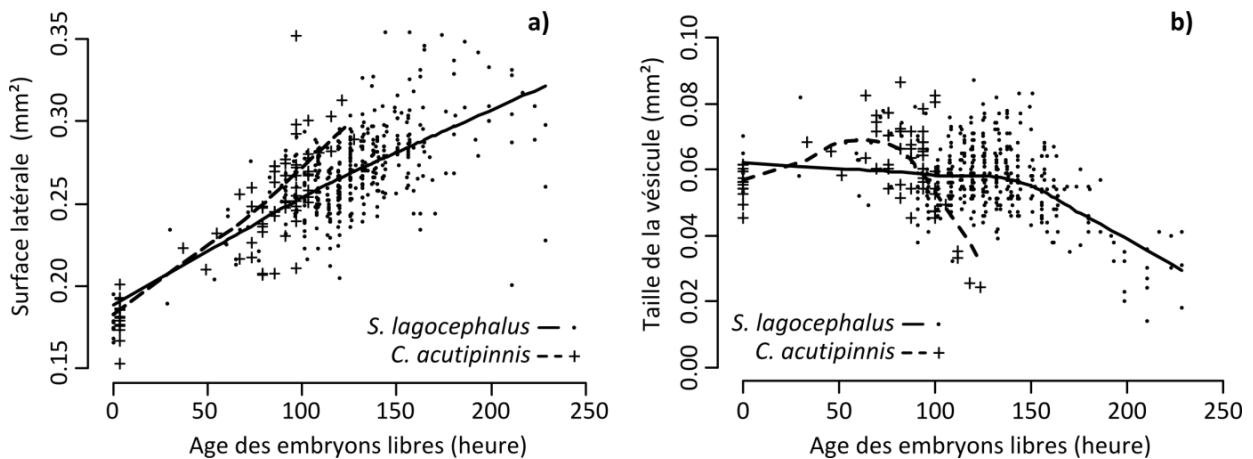


Figure 34 : a) Surface latérale, b) Taille des vésicules vitellines des embryons libres de *S. lagocephalus* (courbe pleine) et de *C. acutipinnis* (courbe en pointillée) en fonction du temps passé en eau douce avant leur mort. Les courbes sont des profils lissés.

Contrairement aux larves de *Rhinogobius sp.* qui meurent après une résorption complète de leurs réserves vitellines (Moriyama et al. 1998, Maruyama et al. 2003), les embryons libres de Sicydiinae meurent avant que les réserves endogènes soient totalement épuisées (Todd 1975, Bell 1994, Bell & Brown 1995, Bell 2009, Valade et al. 2009, Iida et al. 2010, Ellien et al. 2011). Cette observation confirme le postulat que la survie en eau douce ne dépend pas de la quantité de réserves vitellines contenue dans les œufs à l'éclosion. La mortalité résulte vraisemblablement d'une inadaptation des embryons libres à l'eau douce (Lindstrom & Brown 1994, Bell & Brown 1995, Valade et al. 2009, Iida et al. 2010). Les embryons nouvellement éclos possèdent des capacités d'osmorégulation très réduites en raison de l'absence de fonction rénale, de bouche et de vessie (Todd 1975, McDowall 2008). La dévalaison à un stade précoce de l'ontogénèse peut résulter d'un impératif physiologique, correspondant à une courte fenêtre temporelle pendant laquelle les échanges avec le milieu extérieur sont réduits, et au-delà de laquelle les embryons sont en incapacité d'osmoréguler en eau douce (McDowall 2008).

Toutefois, chez les deux espèces de Sicydiinae étudiées ici, les réserves vitellines diminuent au cours du temps passé en eau douce, vraisemblablement en raison du maintien du métabolisme basal et de l'énergie nécessaire pour l'activité de nage (Kamler 1992). Il est donc possible que l'état des réserves à l'arrivée en mer affecte les capacités de transformation des embryons en larve pélagiques, ou encore les chances de survie lors de la phase marine.

Dans les petits cours d'eau des Mascareignes, Valade et al. (2009) remarquent que les embryons libres sont capables de rejoindre la mer en moins de 24 heures, ce qui est suffisant compte tenu du temps pendant lequel les embryons libres de *Sicyopterus lagocephalus* et de *Cotylopus acutipinnis* conservent des capacités de nage. Toutefois, la modification des régimes d'écoulement et l'altération de l'intégrité du corridor rivière-océan sont susceptibles d'augmenter ce temps de parcours et d'affecter les chances de survie des embryons libres. On peut s'attendre à ce que l'augmentation des températures durant l'été austral, notamment sur le cours inférieur des rivières, accentue la vulnérabilité des embryons libres face aux perturbations des milieux naturels, notamment pour l'espèce endémique dont l'espérance de survie et d'activité est plus faible.

2. Traits d'histoire larvaires et recrutement

2.1. Introduction

La phase marine est l'étape décisive de la dispersion, permettant le déplacement des larves sur de longues distances, et ainsi le maintien des flux géniques entre les populations insulaires (e.g. Berrebi et al. 2005, Keith et al. 2011, Lord et al. *in press*). Les capacités de dispersion sont communément rapportées comme étroitement liées à la durée de vie larvaire marine. Cependant, contrairement à l'étape de dévalaison, les larves acquièrent en quelques jours des capacités directionnelles par le biais de phénomènes de tropisme (Bell & Brown 1995) pouvant influencer sur les distances de dispersion au cours de la phase de vie marine (Murphy & Cowan 2007, Bell 2009).

Chez les espèces amphidromes, les variations de durée de vie larvaire (DVL) sont souvent attribuées à une métamorphose retardée (Victor 1986), permettant aux larves pélagiques de trouver une rivière appropriée pour recruter ou d'attendre en mer des conditions climatiques ou hydrauliques favorables (Radtke et al. 1988, Hoareau et al. 2007a, Keith et al. 2008, Lord et al. *in press*). Les variations environnementales marines sont identifiées comme ayant une influence prépondérante sur les traits de vie larvaire de beaucoup d'espèces marines démersales des régions tempérées (e.g. Raventos & Macpherson 2005, Fontes et al. 2011) ou tropicales (McCormick & Molony 1995, Searcy & Sponaugle 2000, Bergenius et al. 2005), ainsi que sur la survie pendant la phase pélagique (Bergenius et al. 2002, 2005, Fontes et al. 2011). De même, des variations de DVL, de croissance et de taille au recrutement ont pu être mises en lien avec des phénomènes saisonniers chez plusieurs espèces amphidromes (Bell et al. 1995, Radtke et al. 2001, Maeda et al. 2007, Teichert et al. 2012).

La température et la disponibilité en nourriture sont les facteurs les plus souvent examinés pour expliquer des variations de croissance larvaire (e.g. McCormick & Molony 1995, Searcy & Sponaugle 2000, Meekan et al. 2003, Rankin & Sponaugle 2011), cependant les radiations solaires, la pluviométrie, le vent (Bergenius et al. 2005), ou encore la salinité (Bergenius et al. 2002) sont susceptibles de jouer un rôle. Les corrélations entre ces différents facteurs environnementaux et la croissance larvaire sont susceptibles de varier en fonction du temps et des localités, comme cela a été montré pour les larves pélagiques de *Acanthurus chirurgus* (Bergenius et al. 2005). Chez la plupart des espèces amphidromes, les DVL réduites et les vitesses de croissances fortes sont observées pour des post-larves ayant vécu en mer au cours de périodes chaudes (e.g. Bell et al. 1995, Radtke et al. 2001, Maeda et al. 2007) et/ou de forte productivité (e.g. Shen & Tzeng 2008).

L'objectif de cette étude est d'examiner les variations des traits d'histoire de vie larvaire au recrutement de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* en relation avec les conditions environnementales marines. Dans un premier temps, les fluctuations

saisonniers des traits de vie des post-larves de *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* seront décrites en fonction de la date de recrutement et d'éclosion. Puis, les profils de croissance des deux espèces seront examinés en lien avec des variables du milieu. Afin d'alléger la lecture en évitant des redites, l'étude des post-larves de *C. acutipinnis* fera parfois référence à la publication de Teichert et al. (2012), en ANNEXE J.

2.2. Matériels et méthodes

Entre novembre 2006 et mars 2009, les post-larves de *Sicyopterus lagocephalus* ont été capturées par pêche électrique au niveau de l'embouchure de la rivière Saint-Etienne (Figure 35), juste au-dessus de la limite de salure des eaux. Les post-larves de *Cotylopus acutipinnis* ont été capturées à l'embouchure de la rivière du Mât (Figure 35) entre avril 2008 et décembre 2009. Pour les deux espèces, un échantillon de 30 post-larves est analysé toutes les deux nouvelles lunes sur les périodes considérées. La longueur totale est mesurée ($LT \pm 0,5$ mm) et les otolithes sont extraits afin de déterminer la durée de vie larvaire marine (DVL, jours) et la vitesse de croissance des otolithes ($\mu\text{m}\cdot\text{j}^{-1}$) moyenne par périodes de 10 jours, de l'éclosion jusqu'au recrutement (voir Chapitre I). Chez *S. lagocephalus*, Lord et al. (2010) ont observé une relation significative entre la taille de l'otolithe et la taille du poisson ; la croissance de l'otolithe peut donc être considérée comme un proxy du métabolisme et de la croissance somatique du poisson (Pannella 1971). Cette relation est vérifiée dans le cadre la présente étude sur les post-larves de *S. lagocephalus* (Test de corrélation de Pearson, $r = 0,51$, $n = 396$, $t = 11,62$, $P < 0,001$) et de *C. acutipinnis* ($r = 0,716$, $n = 308$, $t = 17,93$, $P < 0,001$).

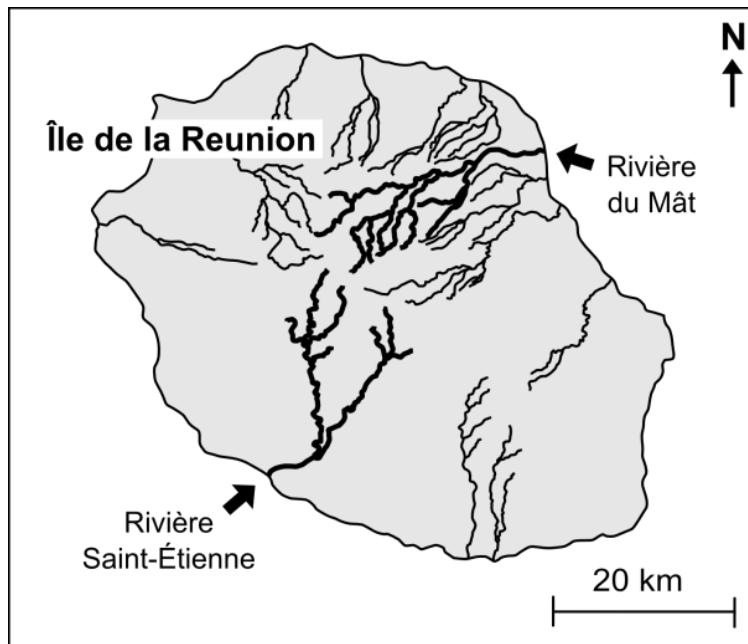


Figure 35: Localisation des stations d'échantillonnage des post-larves de *Sicyopterus lagocephalus* et *Cotylopus acutipinnis* sur la rivière Saint-Etienne et la rivière du Mât de l'île de la Réunion, Archipel des Mascareignes.

Les fluctuations de DVL, d'âge au recrutement et de croissance moyenne sont analysées en ajustant un modèle de régression périodique (Chapitre I) (Bliss 1958, Bell et al. 1995), tel que, $Y = \beta_0 + \beta_1 \sin(R\text{jour}) + \beta_2 \cos(R\text{jour}) + \beta_3 \text{Index}$, avec Y la variable dépendante, Rjour : le jour de l'année (0-365) transformé en mesure radian (jour $\times 2\pi/365$), et Index : le numéro de jour en continu depuis le 01/01/2006.

Pour les deux espèces, la croissance des otolithes pendant la phase larvaire est modélisée en ajustant un modèle de von Bertalanffy (1934) en intégrant un effet aléatoire associé à l'individu afin de prendre en compte les variations inter-individuelles de croissance (Chapitre I) (Vigliola & Meekan 2009).

Des données de température de surface océanique (SST, °C) et de concentration en chlorophylle a (Chla, mg.m⁻³) issues d'analyse d'images satellitaires sont utilisées afin d'examiner les relations entre traits de vie larvaire et conditions environnementales marines (Chapitre I).

2.3. Traits d'histoire de vie larvaire au recrutement

Entre novembre 2006 et mars 2009, 396 otolithes de post-larves de *S. lagocephalus* sont examinés à partir de 14 échantillonnages réalisés lors des nouvelles lunes. Trente post-larves sont analysées à chaque date, à l'exception de quatre dates pour lesquelles les effectifs sont réduits en raison de leur disponibilité (mars 2007, n = 29, mai 2007, n = 29, mai 2008, n = 10, mars 2009, n = 28). Entre avril 2008 et décembre 2009, 308 otolithes de post-larves de *C. acutipinnis* sont examinés à partir de 11 échantillonnages réalisés lors des nouvelles lunes (30 post-larves par dates, excepté pour août 2008, n = 28, et décembre 2008, n = 10).

- *Sicyopterus lagocephalus*

L'examen des post-larves de *S. lagocephalus* et la lecture des otolithes ont permis de démontrer de fortes variations de LT et de DVL entre les dates de recrutement. La DVL s'étend entre 96 et 293 jours de mer, pour une taille comprise entre 26,5 et 37 mm. Globalement, les post-larves les plus jeunes sont observées à la fin de l'été austral (mars à mai), puis les DVL et les LT augmentent au cours de l'année jusqu'au mois de mars de l'année suivante (Figure 36). La LT est significativement corrélée à la DVL ($LT = 2,575 + 5,846 \times \log(\text{PLD})$, $R^2 = 0,575$, n = 396, $P < 0,001$), montrant que les post-larves qui recrutent tardivement sont également plus grandes (Figure 37-a). De même, la DVL est négativement corrélée à la croissance moyenne (CROISS) des otolithes des post-larves ($\log(\text{CROISS}) = 4,407 - 0,679 \times \log(\text{PLD})$, $R^2 = 0,569$, n = 396, $P < 0,001$), illustrant le fait que les post-larves qui possèdent une croissance forte durant la phase marine ont tendance à recruter de manière plus précoce que celles qui ont une croissance plus faible (Figure 37-b). En mars des trois années échantillonnées, ainsi qu'en janvier 2009, deux patterns d'histoire de vie larvaire différents sont observés simultanément lors du recrutement. Les plus jeunes post-larves sont présentes à la même date de recrutement que les plus vieilles, ce qui démontre l'existence de deux cohortes distinctes (Figure 36).

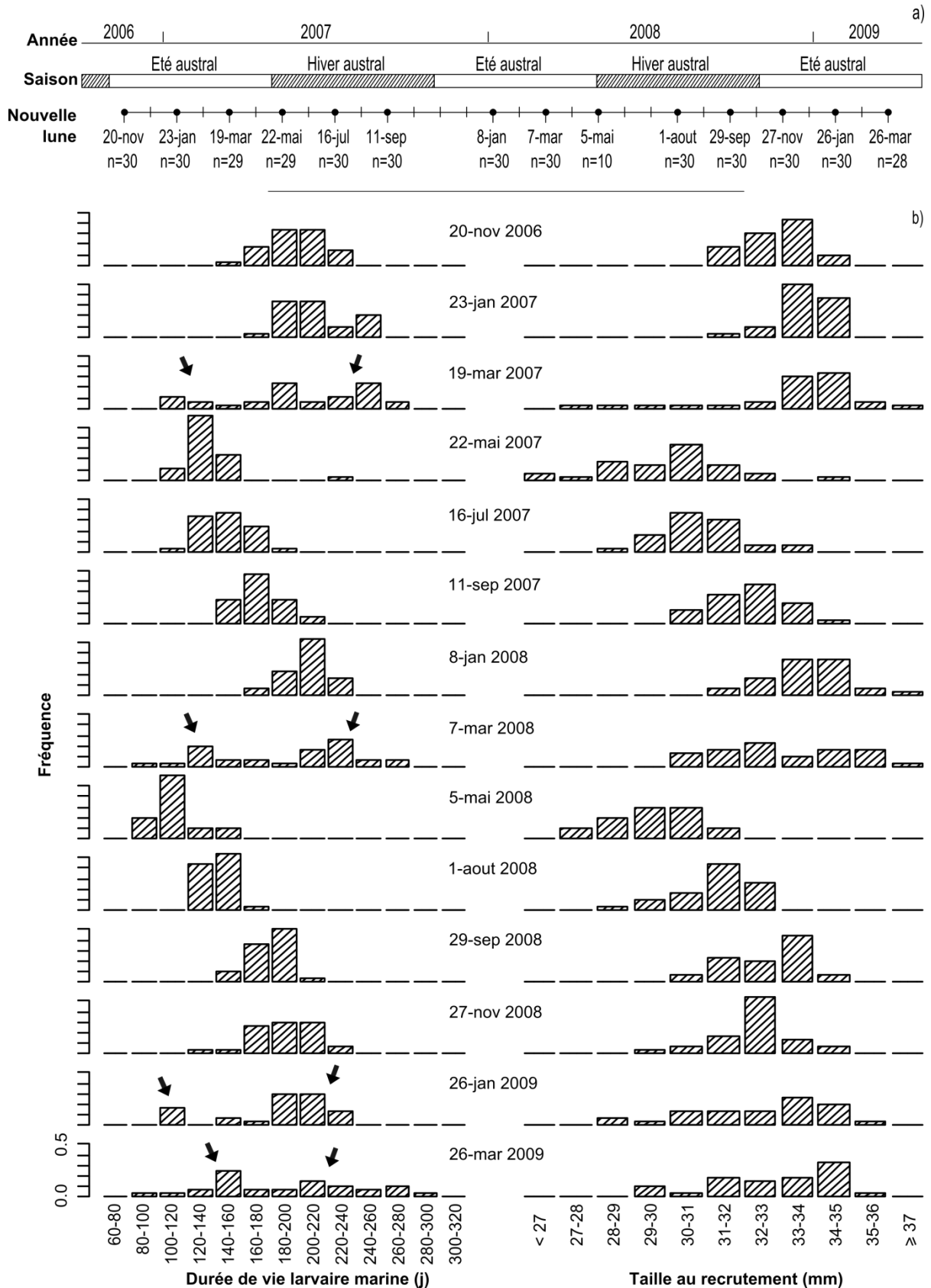


Figure 36 : a) Plan d'échantillonnage des post-larves de *Sicyopterus lagocephalus* sur la rivière Saint-Etienne entre novembre 2006 et mars 2009. Le nombre d'individus utilisé pour l'examen des otolithes est précisé. b) Distribution des durées de vie larvaire marine (à gauche) et des tailles au recrutement (à droite) en fonction des lunes échantillonnées sur la rivière Saint-Etienne à la Réunion. Les flèches présentent 2 cohortes distinctes qui recrutent à la même date.

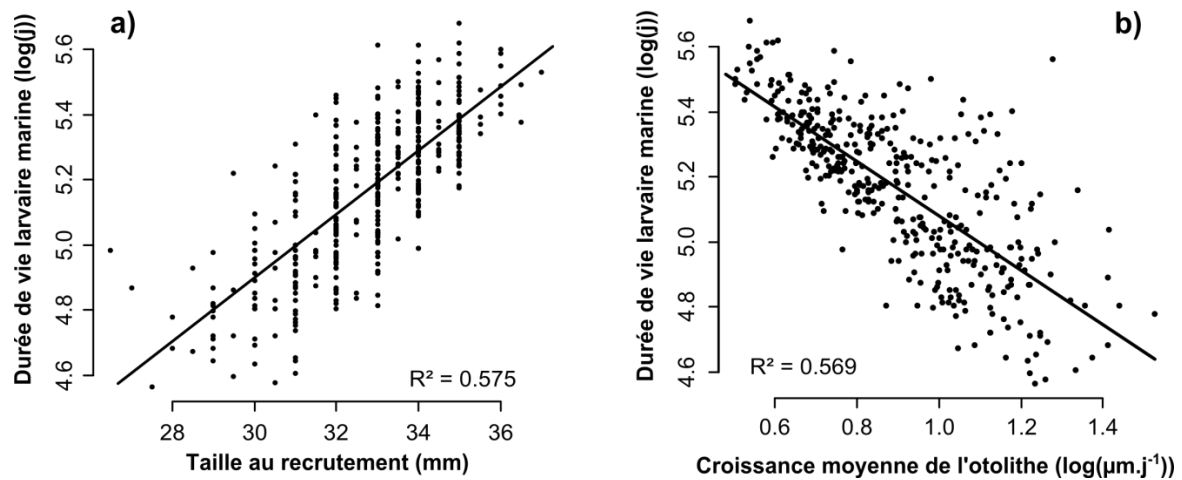


Figure 37 : Relation linéaire entre le logarithme de la durée de vie larvaire marine (DVL, j) et a) la taille au recrutement (LT, mm), ainsi que b) le logarithme de la croissance moyenne des otolithes ($\mu\text{m.j}^{-1}$) des post-larves de *Sicyopterus lagocephalus* collectées entre novembre 2006 et décembre 2009, sur la Rivière Saint-Etienne, à la Réunion. $n = 396$.

- *Cotylopus acutipinnis*

Les DVL des post-larves de *C. acutipinnis* sont comprises entre 66 et 164 jours, pour une taille au recrutement de 17 à 23 mm. Comme pour *S. lagocephalus*, les distributions des deux variables en fonction des dates de prélèvement suivent des patrons saisonniers (Figure 38). Les post-larves les plus jeunes sont observées en avril 2008 ($19,1 \pm 0,9$ mm, moy. \pm SD) et février 2009 ($19,3 \pm 0,7$ mm, moy. \pm SD) et possèdent des DVL courtes (79 ± 9 et 87 ± 11 jours, respectivement pour avril et février, moy. \pm SD). A l'inverse, les post-larves les plus âgées sont observées à la fin de l'hiver austral : décembre 2008 (128 ± 27 jour, moy. \pm SD), ou décembre 2009 (130 ± 15 jours, moy. \pm SD). Ces dernières dates présentent une forte variabilité de DVL et de LT, et correspondent au cumul de plusieurs cohortes d'éclosion, comme cela a été observé précédemment pour *S. lagocephalus*. La LT est positivement corrélée à la DVL ($LT = -0,094 + 4,429 \times \log(\text{PLD})$, $R^2 = 0,55$, $n = 308$, $P < 0,001$), montrant que les larves les plus âgées ont également tendance à être les plus grandes au recrutement. De même, la DVL est négativement corrélée à la croissance moyenne des otolithes ($\log(\text{CROISS}) = 5,673 - 1,188 \times \log(\text{PLD})$, $R^2 = 0,841$, $n = 308$, $P < 0,001$), et ce pour l'ensemble des périodes de 10 jours comprises entre l'éclosion et les 140 premiers jours de mer (Teichert et al. 2012).

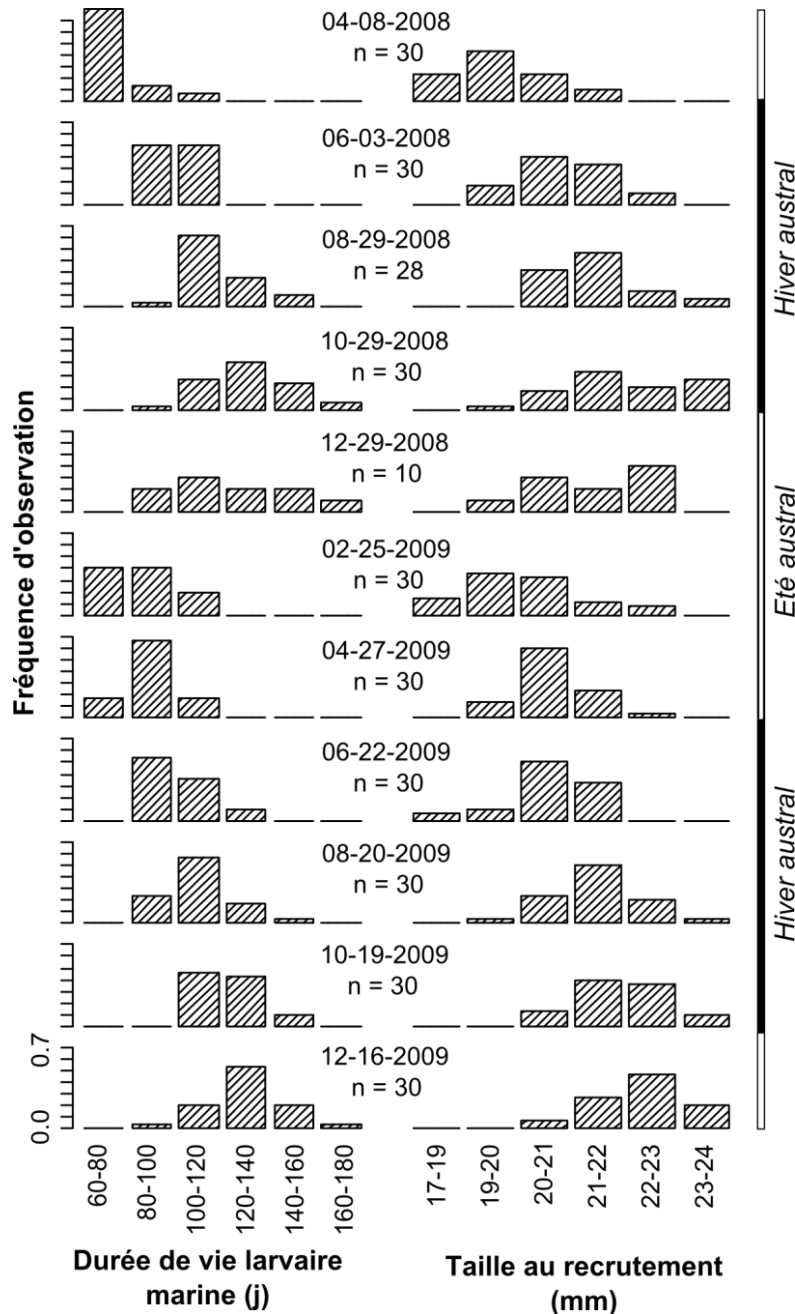


Figure 38 : Distribution des durées de vie larvaire marine (à gauche) et des tailles au recrutement (à droite) des post-larves de *Cotylopus acutipinnis* en fonction des lunes échantillonnées sur la rivière du Mât à la Réunion entre avril 2008 et décembre 2009. Les intervalles (en abscisses) sont donnés avec les valeurs supérieures exclues. n = taille de l'échantillon.

- *Référentiel et séries chronologiques*

Les données relatives à l'étude des traits de vie larvaire sont le plus souvent exprimées et modélisées en fonctions des dates de prélèvement, plutôt qu'en fonction des dates d'éclosion des post-larves. Cette démarche induit peu de variabilité dans le cas de faibles amplitudes de DVL, mais elle devient problématique dans le cas contraire. Les mois de janvier à mars sont caractérisés par un chevauchement entre les plus jeunes et

les plus vieilles post-larves de *S. lagocephalus*. De même, le mois de décembre présente une forte variabilité de DVL au recrutement chez *C. acutipinnis*. Ce phénomène est lié au fait que dans un cycle saisonnier de DVL, au cours de la phase de réduction des DVL, plusieurs dates d'éclosions sont amenées à se chevaucher lors du recrutement. Dans ce contexte, il apparaît important de raisonner en terme de période d'éclosion afin d'identifier les réponses des individus liées aux fluctuations de l'environnement, et non à l'artéfact du recrutement cumulé.

Hoareau et al. (2007a) ont examiné les DVL de deux cohortes de recrutement de *S. lagocephalus* en décembre 2002 et en septembre 2003 à la Réunion, sans trouver de différences significatives. De même, Lord et al. (2010) n'ont pas mis en évidence des différences de DVL chez *S. lagocephalus* entre deux périodes d'échantillonnage au Vanuatu et en Nouvelle-Calédonie. Ces observations reflètent l'importance des séries chronologiques longues pour mettre en évidence les phénomènes de variations saisonnières et leur tendance à long terme.

- *Age et taille au recrutement*

Les durées de vie larvaire marine de *S. lagocephalus* à la Réunion sont légèrement supérieures à celles observées en Nouvelle-Calédonie ($131 \pm 3,4$, Lord et al. 2010), et font partie des plus longues observées chez les Sicydiinae, avec celles de *Sicyopterus japonicus* (Iida et al. 2008, Shen & Tzeng 2008). A la Réunion, Hoareau et al. (2007a) ont montrés que les DVL de *C. acutipinnis* étaient comprises entre 78 et 150 jours en décembre 2002, nos résultats élargissent légèrement cet intervalle.

Contrairement à Hoareau et al. (2007a) et Lord et al. (2010), une corrélation significative est mise en évidence entre la DVL et la LT. Dans ce cas également, les différences peuvent provenir de la difficulté d'échantillonner sur le long terme certaines populations afin de mettre en évidence des patrons saisonniers. Ces observations sont alors biaisées et laissent supposer que le recrutement s'effectue dans une gamme de tailles données, mais n'est pas dépendant de l'âge (Lord et al. 2010), et semblent rejoindre les observations de Shen & Tzeng (2008) sur les post-larves de *Sicyopterus japonicus*. Toutefois, ces derniers ont mis en évidence des fluctuations saisonnières significatives de LT et DVL, ainsi qu'une relation linéaire significative entre les deux paramètres. A la Réunion, nos résultats montrent que le recrutement de *C. acutipinnis* et de *S. lagocephalus* n'est pas taille- ou âge-dépendant, comme cela a déjà été observé pour plusieurs autres espèces amphidromes (Bell et al. 1995, Radtke et al. 2001, Maeda et al. 2007) et marines (e.g. Searcy & Sponaugle 2000, Shima & Findlay 2002, Sponaugle & Pinkard 2004a, Bergenius et al. 2005, Grorud-Colvert & Sponaugle 2006).

Comme l'ont noté Hoareau et al. (2007a), les DVL de *C. acutipinnis* (endémique) sont inférieures à celles de *S. lagocephalus* (cosmopolite). Ce type de pattern est également observé dans le Pacifique Sud où deux espèces endémiques de *Sicyopterus* possèdent des DVL inférieures à celle de l'espèce sympatrique, *Sicyopterus lagocephalus*

(Lord et al. 2010). Chez les Sicydiinae, plusieurs études mettent en relation la durée de vie en mer et les flux de gènes entre populations, relevant ainsi un lien entre DVL et capacités de dispersion (Hoareau et al. 2007a, Lord et al. 2010, *in press*). Les phases marines courtes suggèrent des capacités de dispersion limitées, et par conséquent une aire de répartition réduite, spécifique des espèces endémiques. Toutefois, beaucoup d'espèces marines possèdent des durées de vie larvaire plus faibles que *C. acutipinnis*, et sont pourtant plus largement distribuées (e.g. Victor & Wellington 2000). Même si la DVL est l'un des facteurs influençant la distribution des espèces, elle résulte probablement d'interactions complexes entre l'environnement local (e.g. courantologie, océanographie, température...) et les traits biologiques (e.g. DVL, comportement larvaire...) (Murphy & Cowan 2007, Lord et al. 2010, *in press*).

2.4. Fluctuation saisonnière et date d'éclosion

Chez plusieurs espèces amphidromes, des variations saisonnières des traits d'histoire de vie larvaire ont été observés, comme pour *Sicydium punctatum* (Bell et al. 1995), *Lentipes concolor* (Radtke et al. 1988, 2001), *Eleotrice acanthopoma* (Maeda et al. 2007), ou encore *Sicyopterus japonicus* (Shen & Tzeng 2008). Bell et al. (1995) proposent, à juste titre, d'employer des régressions périodiques (Bliss 1958) afin de modéliser les variations cycliques des traits de vie larvaire. Cette démarche permet d'optimiser la puissance statistique pour décrire un phénomène saisonnier, mais aussi de faciliter la comparaison entre plusieurs espèces décrites ou entre localités.

- *Sicyopterus lagocephalus*

Le rétro-calcul des dates d'éclosion des post-larves de *S. lagocephalus* démontre que des individus ont éclos durant tous les mois de l'année, entre mars 2006 et septembre 2008 (2006 : n = 97, 2007 : n = 142, 2008 : n = 157). La LT et la DVL varient de manière saisonnière en fonction de la date d'éclosion (Figure 39-bc), et expliquent respectivement 58 % et 44 % de la variabilité, pour la DVL et la LT (Tableau 10-A). Les deux variables varient selon le même profil, avec un pic de DVL observé le 25 juin (jour 176) et un pic de LT le 7 juillet (jour 185), correspondant aux post-larves écloses durant le milieu de l'hiver austral. L'amplitude des variations est de $\pm 43,13$ jours pour la DVL et de $\pm 1,66$ mm pour la LT. Le paramètre β_3 associé à l'index du jour a un effet significatif sur les deux variables, et traduit une tendance à la diminution des DVL et des LT au cours des trois années d'échantillonnage (Tableau 10-A). De plus, la DVL est inversement corrélée à la température moyenne rencontrée par les larves durant la phase marine (Test de corrélation de Pearson, $r = -0,614$, $n = 396$, $t = -15,4$, $P < 0,001$), ce qui suggère une réduction des durées de vie larvaire pendant les périodes chaudes. Les variations saisonnières de la croissance moyenne des otolithes sont également significatives (Tableau 10-A) et révèlent un profil en inversion de phase par rapport à la DVL et à la LT, avec un pic observé autour du 15 décembre (jour 349). Les croissances les plus faibles sont observées pour les post-larves ayant éclos pendant l'hiver austral

(Figure 39-a). L'amplitude des variations de croissance est de $\pm 0,53 \mu\text{m.j}^{-1}$, sans tendance générale à l'augmentation des vitesses de croissance aux cours des années échantillonnées (Tableau 10-A).

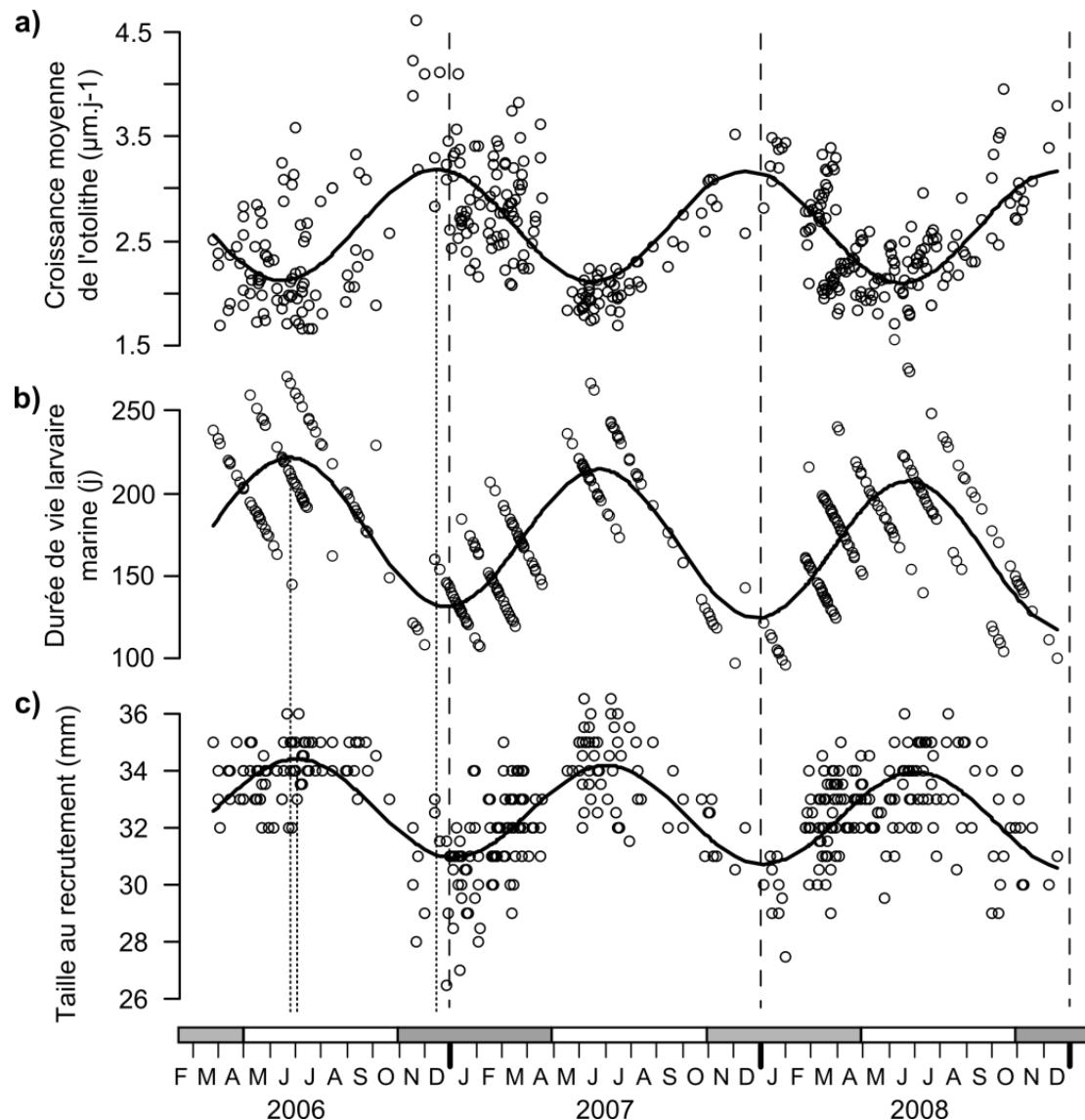


Figure 39 : Variations saisonnières a) de la croissance moyenne de l'otolithe ($\mu\text{m.j}^{-1}$), de la durée de vie larvaire marine (DVL, j), et c) de la taille au recrutement (LT, mm) en fonction de la date d'éclosion des post-larves de *Sicyopterus lagocephalus* collectées sur la rivière Saint-Etienne. Les courbes présentent les prédictions des régressions périodiques. Les droites verticales en pointillé présentent les pics annuels. Les rectangles grisés illustrent la période d'été austral.

- *Cotylopus acutipinnis*

Les post-larves de *C. acutipinnis* ont éclos durant tous les mois de l'année, avec une chute entre les mois d'août et d'octobre, suggérant une pause dans l'activité de reproduction (Teichert et al. 2012).

Comme pour *S. lagocephalus*, la LT et la DVL varient de manière saisonnière en fonction de la date d'éclosion et en opposition de phase avec le taux de croissance de

l'otolithe (Figure 40). La DVL présente un pic le 2 juillet (jour 183) avec une amplitude de $\pm 21,78$ jours, qui est très proche de celui de la LT le 28 juin (jour 179), avec une amplitude de $\pm 0,90$ mm. Le pic de croissance larvaire apparaît pour les larves ayant éclos le 2 janvier (jour 2), et présente une amplitude de $\pm 0,38 \mu\text{m.j}^{-1}$. Ainsi, les valeurs de DVL et de LT les plus élevées sont observées pour les larves ayant éclos durant l'hiver austral, et inversement pour les valeurs de croissance (Tableau 10-A). Aucune tendance générale de diminution ou d'augmentation de ces paramètres n'est observée au cours de la période d'échantillonnage (Tableau 10-A, $\beta_3 : P > 0,05$). Comme cela a été observé chez *S. lagocephalus*, la DVL est inversement corrélée à la température moyenne rencontrée par les larves durant la phase marine ($r = -0,754$, $n = 308$, $t = -20,11$, $P < 0,001$).

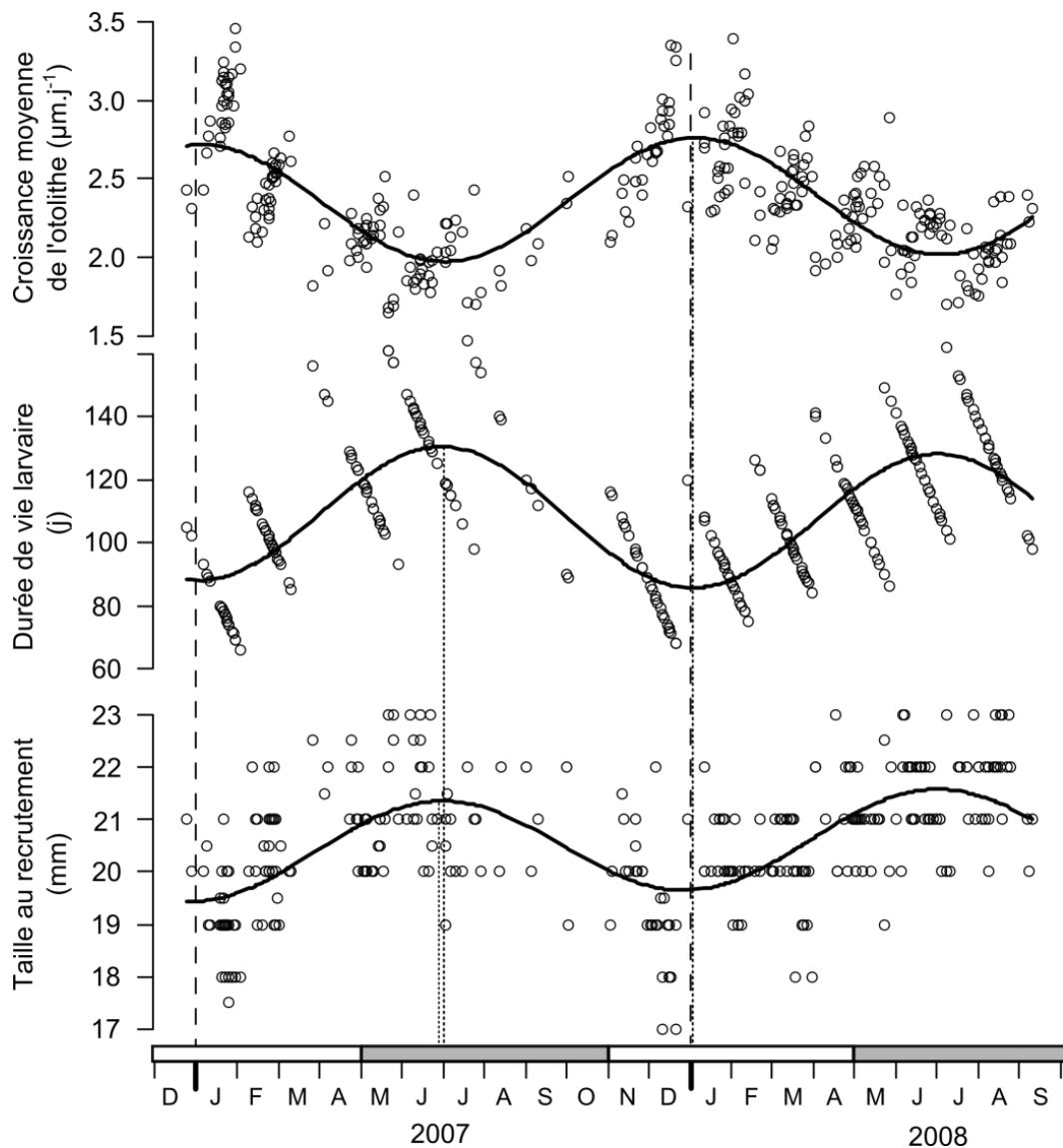


Figure 40 : Variations saisonnières a) de la croissance moyenne de l'otolithe ($\mu\text{m.j}^{-1}$), de la durée de vie larvaire marine (DVL, j), et c) de la taille au recrutement (LT, mm) en fonction de la date d'éclosion des post-larves de *Cotylopus acutipinnis* collectées sur la rivière du Mât. Les courbes présentent les prédictions des régressions périodiques. Les droites verticales en pointillé présentent les pics annuels. Les rectangles grisés illustrent la période d'hiver austral.

- *Fluctuation saisonnière de DVL*

L'amplitude saisonnière de DVL observée chez *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* est supérieure à celles observées chez les autres Sicydiinae, comme *S. punctatum* ($83,83 \pm 10,10$ jours) ou *S. antillarum* ($89,07 \pm 12,59$ jours) à la Dominique (Bell et al. 1995). Les post-larves de *Sicyopterus japonicus* possède une forte variabilité de DVL (130-198 jours) à Taiwan en zone subtropicale, cependant l'amplitude de variation liée au facteur saisonnier est faible ($162,95 \pm 2,5$ jours), laissant suggérer de fortes variations inter-individuelle (Shen & Tzeng 2008). Même si la périodicité des pics de DVL est très proche entre les deux espèces étudiées (moins de 10 jours), l'amplitude est plus faible pour *C. acutipinnis* que pour *S. lagocephalus*. Cette observation suggère des différences spécifiques dans les normes de réaction en réponse aux fluctuations saisonnières de l'environnement.

La plasticité de DVL de *S. lagocephalus* peut être considérée comme un caractère adaptatif contribuant à expliquer le rayonnement de l'espèce dans toute la région Indopacifique (Keith et al. 2011, Lord et al. *in press*). La capacité de coloniser de grandes étendues géographiques nécessite probablement un fort potentiel de dispersion, mais aussi un grand degré de plasticité phénotypique pour répondre aux variations des conditions rencontrées dans les différentes localités (i.e. courants océaniques, températures, disponibilité des proies, fragmentation des habitats d'eau douce ...). De plus, la plasticité de DVL est susceptible d'influencer le potentiel de dispersion des individus en fonction des conditions locales et saisonnières (Sponaugle et al. 2006). Dans un contexte régional, il est possible que la réduction des DVL en saison fraîche affecte les connexions entre les populations insulaires. Pour *S. lagocephalus*, les flux géniques mis en évidence entre les îles de l'archipel des Mascareignes et les Comores (Hoareau 2005), ou encore entre les îles isolées de l'océan pacifique (Lord et al. *in press*), ne sont peut-être pas permanents mais concentrées sur une période réduite réunissant des conditions environnementales particulières (e.g. courantologie, température).

Le caractère endémique de *C. acutipinnis* suppose que les larves ne possèdent pas l'aptitude à disposer de ces fenêtres écologiques favorables à la dispersion expansive, soit en raison de leurs PLD réduite, soit en raison d'un comportement larvaire différent de l'espèce cosmopolite. La période d'éclosion étudiée pour *C. acutipinnis* chevauche celle observée chez *S. lagocephalus* entre février 2007 et septembre 2008, laissant aisément supposer des conditions marines similaires lors de l'arrivée en mer. Il est possible que l'habitat utilisé lors de la phase marine diffère entre les deux espèces. L'existence de flux géniques entre populations éloignées de *S. lagocephalus* (Berrebi et al. 2005, Lord et al. *in press*) peut être liée à un comportement larvaire hauturier, alors que les larves de *C. acutipinnis* pourraient préférer des habitats côtiers. Le comportement larvaire (i.e. tropisme, nage) des *Sicyopterus* en Nouvelle-Calédonie pourrait donc contribuer à expliquer les répartitions géographiques restreintes des espèces endémiques (Lord et al. 2010). De même, plusieurs auteurs remarquent que les courants côtiers et les comportements larvaires pourraient favoriser la persistance de

larves pélagiques près des côtes, dans les eaux les plus productives (Cowen et al. 2000, 2003, Hobson et al. 2007, Murphy & Cowan 2007, Bell 2009). En effet, la disponibilité en nourriture peut décroître des rivages vers le large, en raison de l'enrichissement en nutriments des zones côtières des apports terrestres (Hamner & Hauri 1981). Hamilton (2008) a montré que les larves de *Thalassoma bifasciatum* grandissant près des côtes ont des taux de croissance plus élevés que celles vivant au large.

Tableau 10 : Paramètres estimés pour les régressions périodiques de la durée de vie larvaire marine (DVL, j), de la taille au recrutement (LT, mm) et de la croissance moyenne de l'otolithe (CROISS, $\mu\text{m}\cdot\text{j}^{-1}$), en fonction de la date d'éclosion des post-larves A) de *Sicyopterus lagocephalus* et de B) *Cotylopus acutipinnis*. L'équation est la forme $Y = \beta_0 + \beta_1 \sin(\text{Rjour}) + \beta_2 \cos(\text{Rjour}) + \beta_3 \text{Index}$, avec Rjour : le jour de l'année (0-365) transformé en mesure radian (jour $\times 2\pi/365$), et Index : le numéro de jour en continu depuis le 01/01/2006 = 1. La significativité de chaque paramètre est représentée, ainsi que celle de la régression. n = taille de l'échantillon.

Paramètre	β_0	β_1	β_2	β_3	n	r^2	P
A) <i>Sicyopterus lagocephalus</i>							
DVL	181,846 < 0,001	4,449 0,03	-42,903 < 0,001	-0,02 < 0,001	396	0,58	< 0,001
LT	32,849 < 0,001	-0,076 0,48	-1,661 < 0,001	-0,001 0,01	396	0,44	< 0,001
CROISS	2,663 < 0,001	-0,145 0,48	0,513 < 0,001	0,000 0,65	396	0,43	< 0,001
B) <i>Cotylopus acutipinnis</i>							
DVL	112,041 < 0,001	-0,071 0,964	-21,783 < 0,001	-0,006 0,197	308	0,551	< 0,001
LT	20,115 < 0,001	0,05 0,626	-0,903 < 0,001	0,001 0,0572	308	0,365	< 0,001
CROISS	2,292 < 0,001	0,015 0,585	0,381 < 0,001	0,000 0,155	308	0,557	< 0,001

2.5. Croissance et conditions marines

L'image des populations observées au recrutement reflète des traits d'histoire de vie dont certains ont déjà pu être soumis à sélection, comme le taux de croissance ou la durée de la phase larvaire (Anderson 1988, Miller et al. 1988, Bergenius et al. 2002, 2005, Fontes et al. 2011). Les post-larves qui recrutent sont celles qui ont rencontré des conditions environnementales pélagiques compatibles avec la survie (e.g. température, nourriture, prédation...) et permettant le ralliement d'une embouchure de rivière (e.g. courantologie). Par conséquent, certaines combinaisons d'histoire de vie larvaire peuvent ne pas être présentes au recrutement. Cependant, comme nous l'avons observé précédemment, *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* présentent une forte variabilité

d'histoire de vie au recrutement, suggérant une plasticité en réponse aux conditions environnementales. Il est donc possible de relier certaines caractéristiques des post-larves aux conditions qu'elles ont rencontrées en mer.

- *Sicyopterus lagocephalus*

Le taux de croissance des otolithes des post-larves de *S. lagocephalus* n'est pas linéaire et constant au cours de la vie marine. Il augmente rapidement pendant les 20 premiers jours, puis décroît progressivement jusqu'à environ 140 jours, et devient relativement constant jusqu'au recrutement (Figure 41-a). Ce type de pattern a été observé chez les poissons de récifs coralliens (e.g. Bergenius et al. 2002, Vigliola & Meekan 2002) et d'autres Sicydiinae amphidromes (Lord et al. 2010).

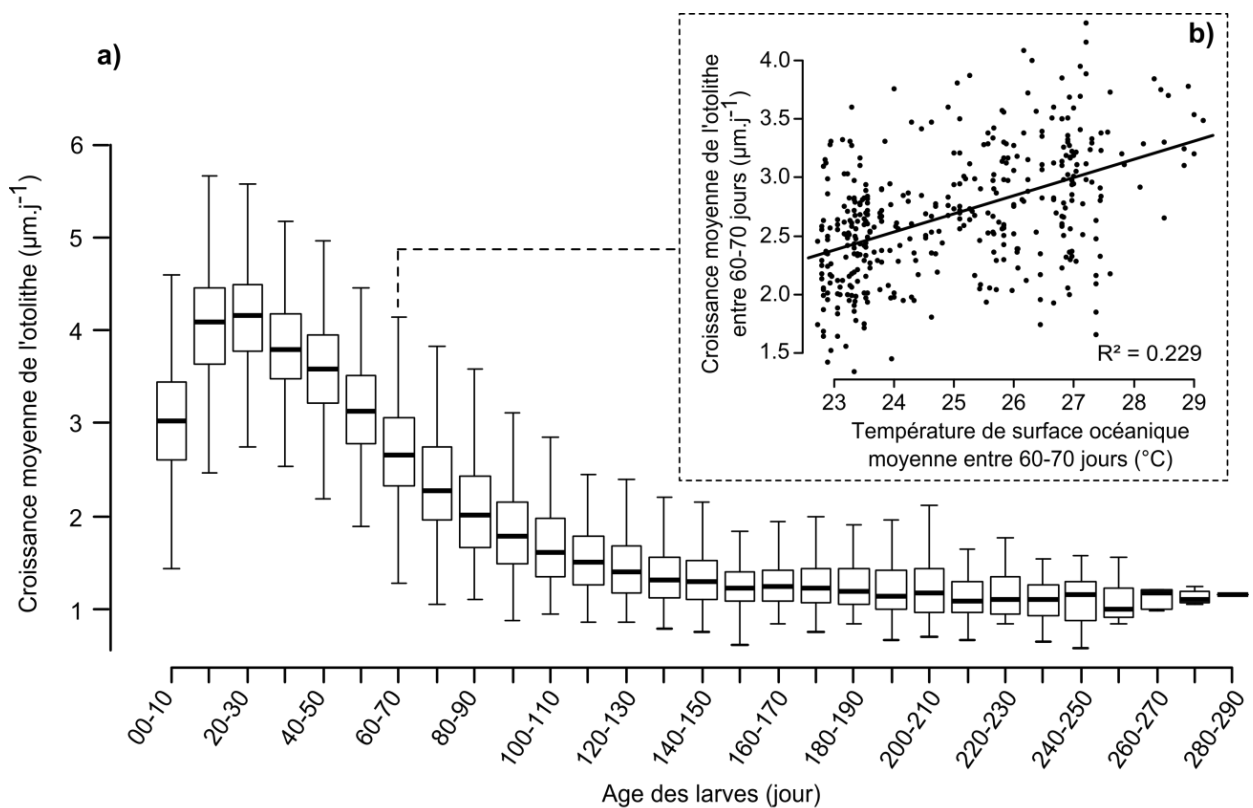


Figure 41 : a) Boxplots présentant les vitesses de croissance moyennes des otolithes ($\mu\text{m}\cdot\text{j}^{-1}$) de *Sicyopterus lagocephalus* calculées sur des périodes de 10 jours en fonction de l'âge des larves. b) Vitesse de croissance moyenne des otolithes entre 60 et 70 jours en fonction des températures moyennes ($^{\circ}\text{C}$) rencontrées en mer pendant cette période pour les larves de *S. lagocephalus* collectées sur la rivière Saint-Etienne.

La vitesse de croissance moyenne des larves est corrélée à la température moyenne (SST) rencontrée durant la phase marine ($\text{CROISS} = - 5,269 + 0,306 \times \text{SST}$, $R^2 = 0,345$, $n = 396$, $P < 0,001$), ce qui suggère que les vitesses de croissance sont accrues quand la température augmente. Cette relation est significative pour tous les âges larvaires compris entre 10 et 210 jours (excepté pour 150-160 j), et expose un coefficient de corrélation partiel s'étalant entre 0,12 et 0,35 (Tableau 11), comme par exemple pour la

période de 60-70 jours (Figure 41-b). La concentration en chlorophylle a dans le milieu ne semble pas affecter la croissance larvaire, excepté pour quelques âges isolés pour lesquels un coefficient de corrélation négatif est observé (Tableau 11). Il est cependant peu probable qu'un accroissement des concentrations en chlorophylle a (utilisé comme proxy de la disponibilité en nourriture) affecte négativement la croissance. Les effets observés résultent probablement de la corrélation inverse qui lie la concentration de chlorophylle avec la température rencontrée en mer par les larves (Test de corrélation de Pearson, $n = 396$, $r = -0,60$, $t = -15,25$, $P < 0,001$).

Tableau 11 : Résultats des régressions linéaires multiples testant l'effet de la température (°C) et de la concentration en chlorophylle a ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) sur la vitesse de croissance moyenne des otolithes ($\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$) de *Sicyopterus lagocephalus*, pour toutes les périodes de 10 jours entre l'éclosion et 240 jours. Le coefficient de détermination (r^2) et la significativité des tests F sont mentionnés. Pour chaque variable, un coefficient de corrélation partielle est calculé (r), ainsi que sa significativité (t -tests). n = taille de l'échantillon (diminution de l'effectif en raison du recrutement des post-larves).

Age	n	Test F		Test de corrélation partielle			
		r^2	P	Température		Chlorophylle a	
				r	P	r	P
00-10	396	0,01	0,156	-0,06	ns	-0,10	ns
10-20	396	0,05	0,042	0,14	0,005	-0,02	ns
20-30	396	0,02	0,017	0,13	0,009	0,05	ns
30-40	396	0,06	< 0,001	0,18	< 0,001	0,01	ns
40-50	396	0,10	< 0,001	0,22	< 0,001	-0,05	ns
50-60	396	0,13	< 0,001	0,21	< 0,001	-0,11	0,036
60-70	396	0,24	< 0,001	0,35	< 0,001	-0,08	ns
70-80	396	0,26	< 0,001	0,35	< 0,001	-0,14	0,005
80-90	395	0,22	< 0,001	0,34	< 0,001	-0,11	0,028
90-100	389	0,13	< 0,001	0,31	< 0,001	-0,01	ns
100-110	375	0,10	< 0,001	0,30	< 0,001	0,06	ns
110-120	352	0,05	< 0,001	0,22	< 0,001	0,09	ns
120-130	320	0,05	< 0,001	0,23	< 0,001	0,11	0,047
130-140	283	0,07	< 0,001	0,23	< 0,001	0,02	ns
140-150	251	0,03	0,023	0,12	0,050	-0,02	ns
150-160	223	0,02	0,087	0,10	ns	-0,03	ns
160-170	211	0,04	0,020	0,16	0,017	0,01	ns
170-180	194	0,06	0,004	0,20	0,004	-0,01	ns
180-190	165	0,07	0,003	0,25	0,001	0,03	ns
190-200	133	0,07	0,007	0,25	0,003	-0,03	ns
200-210	99	0,06	0,062	0,24	0,018	0,12	ns
210-220	69	0,05	0,180	0,17	ns	0,19	ns
220-230	44	0,05	0,378	-0,02	ns	0,19	ns
230-240	32	0,01	0,906	-0,06	ns	0,04	ns

- *Cotylopus acutipinnis*

Comme cela a été observé pour *S. lagocephalus*, les vitesses de croissance larvaire des otolithes de *C. acutipinnis*, sont caractérisées par une accélération pendant les 20 premiers jours, puis une diminution progressive jusqu'au recrutement (Teichert et al. 2012). La température moyenne de surface océanique durant la phase marine est positivement corrélée au taux de croissance moyen de l'otolithe ($\text{CROISS} = -2,303 + 0,181 \times \text{SST}$, $R^2 = 0,563$, $n = 308$, $P < 0,001$) (Figure 42), et ce pour tous les âges entre l'éclosion et 60 jours (Teichert et al. 2012, voir ANNEXE J). Ainsi, la croissance larvaire de *C. acutipinnis* est également influencée par les températures marines.

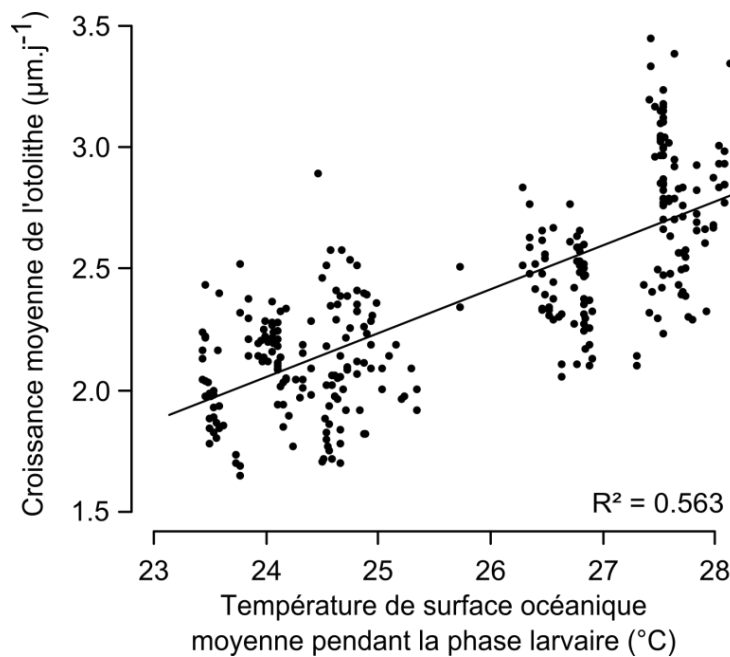


Figure 42 : Croissance moyenne des otolithes ($\mu\text{m.j}^{-1}$) en fonction des températures moyennes de surface océanique (SST, °C) rencontrées pendant la phase larvaire des post-larves de *Cotylopus acutipinnis* collectées sur la rivière du Mât.

Afin de comparer les profils de croissance des post-larves de *C. acutipinnis* avec ceux de *S. lagocephalus*, les données sont ajustées aux paramètres du modèle de von Bertalanffy (1934). Les valeurs estimées sont significativement différentes entre les deux espèces (Tableau 12). Le paramètre t_0 traduit l'âge hypothétique des individus quand la taille des otolithes est égale à 0 et est difficilement interprétable. Le paramètre L_{max} reflète la taille asymptotique de l'otolithe au recrutement. L'incorporation d'un effet aléatoire individuel au modèle est donc nécessaire pour considérer les variations de taille au recrutement entre les individus. Les différences de L_{max} entre les deux espèces traduisent le fait que les post-larves de *C. acutipinnis* recrutent avec des tailles moyennes inférieures à celles de *S. lagocephalus* (Figure 43). Les différences de valeur du coefficient de croissance de Brody (K) montrent que les larves de *C. acutipinnis* tendent plus rapidement vers leurs tailles de recrutement que les larves de *S. lagocephalus*, ce qui indique une vitesse de croissance plus élevée.

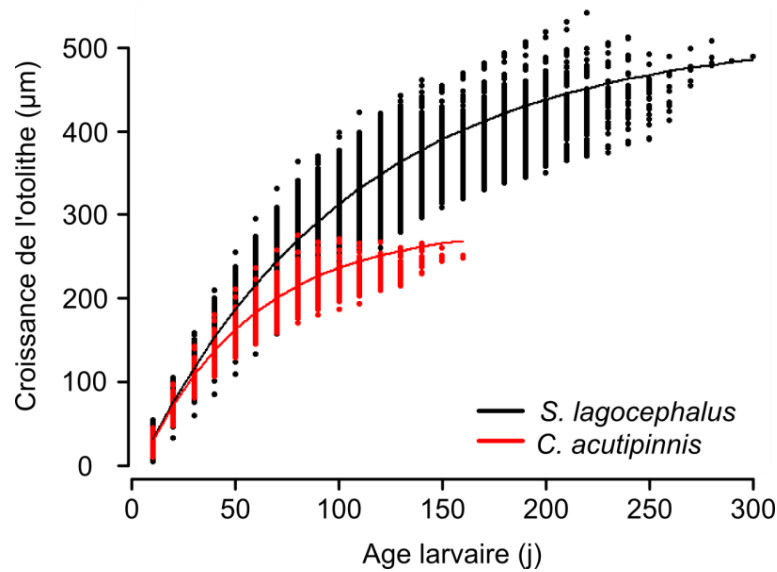


Figure 43 : Croissance des otolithes (longueur de la grande diagonale, μm) en fonction de l'âge des post-larves de *Cotylopus acutipinnis* (en rouge) et *Sicyopterus lagocephalus* (en noir), d'après les prédictions du modèle de von Bertalanffy. Les points présentent les prédictions individuelles, et les courbes les prédictions moyennes pour les deux espèces.

Tableau 12 : A) Paramètres moyens estimés (t_0 , L_{max} , K) d'après de le modèle de von Bertalanffy pour la croissance larvaire des otolithes de *Cotylopus acutipinnis* et *Sicyopterus lagocephalus*. La significativité par rapport à 0 est mentionnée pour chaque paramètre. B) Tests des différences entre *C. acutipinnis* et *S. lagocephalus* pour les paramètres estimés (t_0 , L_{max} , K) d'après le modèle de von Bertalanffy, sur la base de réduction de déviance.

A)	<i>Sicyopterus lagocephalus</i>		<i>Cotylopus acutipinnis</i>	
t_0	3,5	< 0,001	4,3	< 0,001
L_{max}	516,7	< 0,001	286,6	< 0,001
K	0,0097	< 0,001	0,0184	< 0,001

B)	ddlNumérateur	ddlDénominateur	F	P
t_0	2	9 094	5 378,33	< 0,001
L_{max}	2	9 094	54 597,33	< 0,001
K	2	9 094	8 629,21	< 0,001

- *Profil de croissance larvaire*

À partir de l'examen des microstructures des otolithes, Lord et al. (2010) ont observé une diminution continue du taux de croissance larvaire pour trois espèces du genre *Sicyopterus*. Contrairement à ces observations, un accroissement du taux de croissance au cours des 20 premiers jours de vie larvaire est observé pour *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*. Ces profils de croissance se rapprochent de ceux observés chez les larves leptocéphales des anguilles tropicales, qui présentent un léger accroissement du taux de croissance durant les 20 premiers jours (e.g. Kuroki et al. 2006, 2008, Robinet et al. 2008). Toutefois, les différences de croissance observées durant les premiers jours sont difficilement interprétables car elles dépendent

fortement de l'histoire de vie individuelle (Lord et al. 2010). Après l'éclosion, les embryons libres doivent rejoindre la mer et poursuivre leur développement en larve pélagique avant de se nourrir (Valade et al. 2009) : la durée et l'énergie investie dans cette phase est susceptible de varier en fonction de la température du milieu ou encore de la durée de dévalaison. Cette diversité d'histoire de vie à l'éclosion peut masquer l'effet des fluctuations de l'environnement, et expliquer l'absence d'effet significatif de la température entre 0 et 10 jours pour *S. lagocephalus*.

La croissance larvaire de *C. acutipinnis* est plus rapide que celle de *S. lagocephalus*. Il est possible que les traits comportementaux ou de choix de l'habitat marin de *C. acutipinnis* permettent une meilleure utilisation des conditions disponibles locales que l'espèce cosmopolite, *S. lagocephalus*. Lord et al. (2010) remarquent également que deux espèces endémiques de *Sicyopterus* du Pacifique Sud (*S. aiensis* et *S. sarasini*) possèdent des taux de croissance plus élevés que l'espèce sympatrique *S. lagocephalus*. Si le caractère endémique est lié à une répartition larvaire proche des côtes, il est possible que les larves évoluent dans un milieu plus productif sous l'influence d'apports terrigènes.

- *Effet de la température*

L'effet positif de la température sur le métabolisme et le taux de croissance des espèces poïkilothermes est bien connu, et a déjà été mis en évidence sur plusieurs espèces marines au stade de larve pélagique (e.g. McCormick & Molony 1995, Meekan et al. 2003, Green & Fisher 2004, Jenkins & King 2006, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006, Sponaugle et al. 2006, Rankin & Sponaugle 2011). De même, chez les espèces amphidromes, les pics de croissance larvaire coïncident avec les périodes les plus chaudes (Bell et al. 1995, Maeda et al. 2007, Shen & Tzeng 2008). Toutefois, l'influence de la température peut varier en fonction de l'âge, du stade de développement ou encore des conditions locales, comme cela a été montré pour les larves pélagiques de *Thalassoma bifasciatum* (Searcy & Sponaugle 2000, Sponaugle et al. 2006). Nous avons montré une influence significative des températures marines sur le taux de croissance larvaire de *S. lagocephalus* entre 10 et 210 jours, avec un coefficient de corrélation variable selon les âges ; il en est de même pour *C. acutipinnis* (Teichert et al. 2012).

- *Effet de la concentration en chlorophylle a*

L'augmentation des températures marines peut causer une baisse des concentrations en chlorophylle a (Figure 44), accompagnée d'une chute de la productivité primaire et de l'abondance de zooplancton (Laws et al. 2000, Meekan et al. 2003, Fernández-Álamo & Färber-Lorda 2006). Nos résultats suggèrent que la diminution des concentrations en chlorophylle a dans le milieu marin pendant l'été austral n'influe pas sur le taux de croissance des post-larves de *S. lagocephalus*. En effet, les périodes de forte croissance marine sont observées au cours des pics de température et des niveaux faibles de chlorophylle. Dans l'ouest Australien, Meekan et al. (2003) observent également chez *Pomacentrus coelestis* que la température explique une plus

grande partie des variations de croissance larvaire que la disponibilité en nourriture. La disponibilité en nourriture dans le milieu marin n'est pas homogène (Murphy & Cowan 2007), elle est souvent distribuée sous forme de patchs localisés plus ou moins abondants, qui sont susceptibles d'influer sur les taux de croissance individuels (Searcy & Sponaugle 2000, Sponaugle et al. 2006, Rankin & Sponaugle 2011). La large résolution spatiale utilisée dans le cadre de l'étude de la chlorophylle a (i.e. cadrat de 2°) peut masquer cette distribution en agrégats et limiter la détection d'un effet lié à la concentration en chlorophylle sur la croissance. Ce biais est plus limité dans le cadre de l'étude de la température océanique qui présente de plus fortes autocorrélations spatiales.

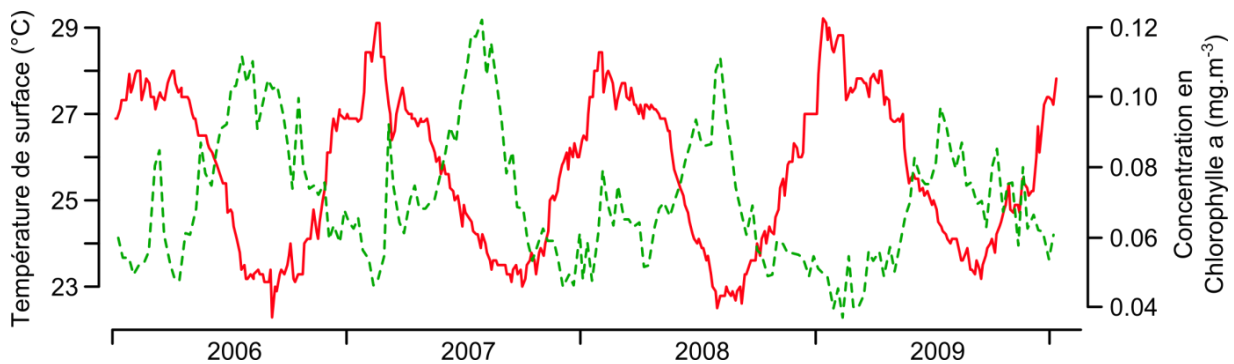


Figure 44 : Température de surface océanique (°C, courbe en rouge) et concentration en Chlorophylle a (mg.m⁻³, courbe en vert pointillée) observées pendant la période d'étude autour de l'île de la Réunion.

Cette étude démontre l'existence de fluctuations saisonnières marquées des traits d'histoire de vie larvaire de *Sicyopterus lagocephalus* et de *Cotylopus acutipinnis*. La durée de vie larvaire marine et la taille au recrutement sont inversement corrélées à la croissance et la température marine. Ainsi, les larves ayant éclos durant l'été austral recrutent de manière plus précoce et avec de plus petites tailles que les larves qui ont éclos en hiver. *S. lagocephalus*, qui est ubiquiste, possède des durées de vie larvaire plus longues et plus variables que *C. acutipinnis*, l'espèce endémique. Ces différences de distribution géographique, alors que les conditions de départ en mer sont identiques, suggèrent que la dispersion des larves est fortement influencée par le comportement et/ou la durée de vie larvaire.

3. La dispersion, une histoire ' 2 ' temps

- *De l'eau douce à la mer...*

La dévalaison est la première étape de la phase de dispersion. Elle conduit à s'éloigner passivement du lieu de reproduction de la population parentale pour rejoindre la mer. Iguchi & Mizuno (1999) rapportent que la condition physiologique des larves de *Rhinogobius* diminue en fonction de la distance à la mer en raison d'une période de jeûne prolongé. Le caractère adaptatif des relations entre les variations intra- et inter-spécifiques de tailles des œufs et les conditions de survie en eau douce est discuté chez les espèces amphidromes du genre *Rhinogobius* (Tamada 2005, Iguchi 2007), mais ne semble pas transposable au Sicydiinae, comme le montrent nos résultats. Toutefois, l'émigration dans le milieu marin est une étape essentielle du cycle amphidrome, probablement en raison de contraintes de développement (Lindstrom & Brown 1994, Bell & Brown 1995, McDowall 2007, 2010, Valade et al. 2009, Ellien et al. 2011). Chez les Sicydiinae, l'étape de dévalaison est généralement associée à de fortes mortalités en milieux naturels ce qui semble contraster les résultats obtenus en conditions expérimentales (Bell 1994, 2007, 2009, McRae 2007).

Bell (1994) réalise les premières estimations de mortalités *in situ* des embryons libres de *Sicydium* à la Dominique. Lors de la dévalaison, il estime la survie des embryons libres à $S \approx 0,5/h$ (Bell 1994, 2007, 2009). Dans cette étude les facteurs de mortalité restent méconnus mais sont supposés principalement liés à la prédation. Bell (2009) introduit deux concepts : celui d'habitat pilier et celui de point d'expatriation. *L'habitat pilier* correspond aux zones de reproduction sur le cours inférieur où la mortalité lors de la dévalaison est faible. Il calcule que 75 % de la production larvaire qui atteint la mer est originaire des 2 km les plus proches de l'embouchure, sous l'hypothèse d'une vitesse de courant de 1 km.h^{-1} (soit $\approx 30 \text{ cm.s}^{-1}$). Ces observations soulignent l'importance du cours aval pour la conservation et la gestion des espèces de *Sicydium* amphidromes. *Le point d'expatriation* reflète la distance à la mer au-delà de laquelle le succès reproducteur des individus est nul, en raison de la mortalité des embryons lors de la dévalaison. Selon les mêmes paramètres que précédemment, la survie à la dévalaison est $< 0,01$ à partir d'une distance de 6,64 km de l'embouchure. Sur le même principe, McRae (2007) discute du concept de zones « sources » en aval, opposées à des zones « puits » sur le cours amont, en proposant des facteurs susceptibles d'influencer le temps de séjour des embryons libres en eau douce des espèces amphidromes de l'archipel d'Hawaï (i.e. courant de rétention, chutes, barrières physiques...).

A la Réunion, les vitesses du courant sont du même ordre que celles observées à la Dominique ($\approx 30 \text{ cm.s}^{-1}$) par Bell (1994), laissant penser à un point d'expatriation à ≈ 7 km sous hypothèse d'un taux de survie similaire. En revanche, notre étude conduite en conditions expérimentales montre que la survie commencerait à chuter à partir de ≈ 40 km pour *C. acutipinnis* et ≈ 60 km pour *S. lagocephalus* sous les mêmes conditions de vitesse de courant. Des durées de survie comparables ont été rapportées en conditions

expérimentales chez d'autres espèces de Sicydiinae, comme chez *Sicydium punctatum* (Bell & Brown 1995) ou *Sicyopterus japonicus* (Iida et al. 2010). Bell (2009) propose que la majeure partie de la mortalité est imputable à la prédation, or à la Réunion l'abondance de prédateurs potentiels est réduite et uniquement présente sur le cours inférieur (e.g. *Eleotris* sp., *Kuhlia* sp.). La survie n'est certainement pas constante dans le temps et l'espace, et dépend des conditions environnementales locales. Par exemple, les pressions sur le cours inférieur doivent vraisemblablement être plus fortement liées à la prédation et aux températures élevées, alors que l'amont peut être caractérisé par la présence de barrières écologiques d'origine naturelle ou anthropique. Il est probable que la mortalité soit plus importante dans le milieu naturel que dans des conditions contrôlées, cependant compte tenu des implications de gestion il apparaît important de compléter les observations actuelles par des études *in situ*.

Dans des conditions expérimentales identiques, nous avons mis en évidence des variations de survie entre *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*. Cette observation suggère que la survie lors de la dévalaison est un trait de vie susceptible d'être soumis à sélection. Dans le cadre d'une population endémique (i.e. *C. acutipinnis*), on peut s'attendre à ce que la pression de sélection exercée par le temps de dévalaison, i) soit, diminue le succès reproducteur des adultes qui ont un comportement de dispersion vers l'amont, ii) soit, avantage les embryons libres ayant des capacités de survie en eau douce suffisante pour rejoindre la mer quel que soit le site de reproduction. Sous ces hypothèses, l'espérance de survie en eau douce est adaptée aux types d'hydrosystèmes colonisés et aux comportements de migration vers l'amont des géniteurs. Par conséquent, la répartition des individus au sein du gradient amont-aval exclue la notion de point d'expatriation (distance à la mer au-delà de laquelle le succès reproducteur des individus est nul, Bell 2009). Ainsi, la colonisation du cours supérieur des rivières par les individus de grande taille de *C. acutipinnis* et de *S. lagocephalus* ne devrait pas s'opposer à ce qu'une proportion significative d'embryons rejoigne la mer.

Toutefois, la diversité des patterns de dévalaison peut influencer sur l'état physique des embryons et la quantité des réserves vitellines à l'arrivée en mer. Il est donc possible que ces variations affectent la transformation des embryons en larves pélagiques, ou encore les chances de survie lors de la phase marine.

- *De la mer à l'eau douce...*

Les durées de vie larvaire marine des espèces amphidromes sont généralement plus longues (\approx 50 à 300 jours) que les espèces marines démersales (souvent < 60 jours) (Brothers et al. 1983, Radtke et al. 2001, Hoareau et al. 2007a). Lord et al. (2010) argumentent sur le fait que les longues DVL peuvent présenter des avantages pour recruter dans les milieux dispersés et fragmentés que sont les milieux insulaires de la région Indopacifique. Les longues durées de vie larvaires peuvent permettre de localiser et de rejoindre des îles isolées et éloignées entre elles (Maeda et al. 2007, Murphy & Cowan 2007). De plus, les contraintes de développement associées à la transition entre

le milieu marin et l'eau douce sont probablement plus fortes que pour les espèces marines (Radtke et al. 2001). Ces dissimilarités dans les mécanismes de dispersion et de développement larvaire pélagique peuvent contribuer à expliquer les DVL plus longues des espèces amphidromes.

De fortes variations de DVL intra-spécifique sont observées au sein des amphidromes. Cette variabilité est souvent considérée comme une métamorphose retardée permettant d'optimiser les chances de trouver des conditions de recrutement favorables. Chez *S. lagocephalus*, la métamorphose est initiée alors que les individus sont encore dans le milieu marin (Keith et al. 2008) sous le contrôle d'hormones thyroïdiennes, dont la synthèse est influencée par des facteurs endogènes et environnementaux (Taillebois et al. 2011). L'action de ces facteurs sur le déclenchement de la métamorphose est probablement déterminée génétiquement et dépend des espèces. Deux facteurs principaux, souvent liés, sont connus pour influencer la durée des phases de développement chez les organismes poïkilothermes : la croissance et la température.

Bell et al. (1995) ont été les premiers à mettre en évidence une relation inverse entre la croissance larvaire et la DVL des post-larves de *S. punctatum* et *S. antillarum*. Cette relation a ensuite été vérifiée chez plusieurs espèces de poissons amphidromes (Radtke et al. 2001, Maeda et al. 2007, Shen & Tzeng 2008, Teichert et al. 2012), catadromes (e.g. Kuroki et al. 2006, 2008, Robinet et al. 2008) et marins (Searcy & Sponaugle 2000, Shima & Findlay 2002, Sponaugle & Pinkard 2004, Bergenius et al. 2005, Grorud-Colvert & Sponaugle 2006). Cette relation suggère un lien étroit entre le taux de croissance larvaire et la durée de la phase marine. Searcy & Sponaugle (2000) supposent que les larves pélagiques de *Thalassoma bifasciatum* doivent atteindre un seuil de condition minimale avant de s'établir dans les récifs, afin de faire face au coût énergétique élevé de la métamorphose (Sponaugle & Grorud-Colvert 2006). Pour cette espèce, l'embonpoint et les réserves lipidiques au recrutement sont plus élevés pour les larves ayant eu une croissance rapide que celles qui ont eu une croissance faible (Searcy & Sponaugle 2000, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006, Hamilton 2008). Ainsi, Searcy & Sponaugle (2000) suggèrent que les larves ayant un taux de croissance élevé acquièrent plus rapidement la capacité physiologique nécessaire pour recruter. Chez les espèces amphidromes, la condition des larves au recrutement est peu documentée, excepté pour *Sicyopterus japonicus* démontrant un coefficient de condition plus élevé pour les post-larves de petites tailles (Iida et al. 2008). Chez *S. lagocephalus*, l'embonpoint des post-larves décroît progressivement après le recrutement en raison de la poursuite de la métamorphose et de l'absence de comportement de nourrissage (Taillebois et al. 2011). Cette phase de transition étant associée à un stress physiologique intense, il est possible que les individus doivent atteindre un seuil de condition minimale avant de recruter.

La température est un facteur bien connu pour influencer la croissance et la durée des phases de développement en lien avec un effet général sur le métabolisme de nombreux organismes (e.g. Neuheimer & Taggart 2007, O'Connor et al. 2007, Randall &

Szmant 2009, Heyward & Negri 2010). L'effet de la température sur la durée des phases larvaires est documenté chez plusieurs espèces de poissons marins des régions tempérées et tropicales (Green & Fisher 2004, Neuheimer & Taggart 2007, O'Connor et al. 2007, Sponaugle et al. 2007). Les périodes chaudes sont associées à des taux métaboliques élevés, des croissances fortes et des DVL courtes chez de nombreux poissons marins (e.g. Bergenius et al. 2005, Green & Fisher 2004). Nous avons montré une influence positive de la température sur la croissance, et une relation saisonnière inverse entre la température moyenne rencontrée par les larves et la DVL de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* (Figure 45). Le contrôle de la température sur la DVL a de nombreuses conséquences écologiques en termes de dispersion, de croissance et de survie larvaire, de connexion entre populations, ou encore de dynamique du recrutement (O'Connor et al. 2007, Munday et al. 2008).

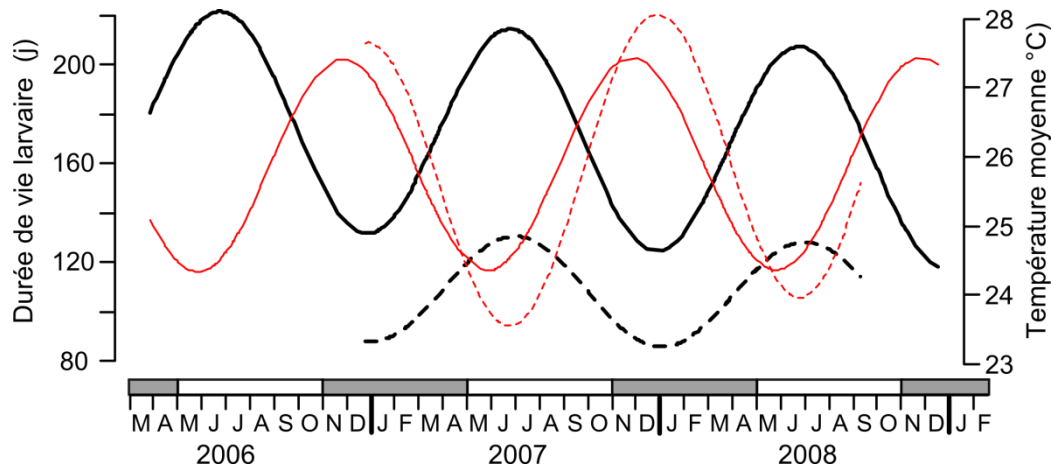


Figure 45 : Fluctuations périodiques inversées des durées de vie larvaire marine (en noir) et des températures moyennes rencontrées en mer (en rouge) par les larves de *Sicyopterus lagocephalus* (courbes continues) et de *Cotylopus acutipinnis* (courbes en pointillé) en fonction des dates d'éclosions. Les régressions périodiques des températures sont du type : $T(^{\circ}\text{C}) = \beta_0 + \beta_1 \sin(R\text{jour}) + \beta_2 \cos(R\text{jour}) + \beta_3 \text{Index}$, comme pour les DVL, et présentent un ajustement élevé ($r^2 = 98,3$ pour *C. acutipinnis* et $r^2 = 0,875$ pour *S. lagocephalus*). Les rectangles grisés illustrent la période d'été austral.

Des estimations instantanées ou moyennes de la température ne reflètent pas nécessairement l'intégralité de l'histoire la croissance des individus à tous les âges (Neuheimer et al. 2008). Neuheimer & Taggart (2007) soulignent que la méthode des degrés-jour (DJ, $^{\circ}\text{C}\cdot\text{jour}^{-1}$) est couramment employée dans de nombreux domaines de la biologie (i.e. agriculture, entomologie) pour prédire la croissance et/ou le développement en phase avec les températures chez les espèces ectothermes, et qu'elle est tout à fait transposable aux espèces piscicoles. Cette métrique est basée sur le cumul des températures journalières (T , $^{\circ}\text{C}$) au-dessus d'un seuil constant (T_h), et qui est considéré comme la température de base à laquelle le développement est nul ($\text{DJ} = \sum(T - T_h)$) (Bonhomme 2000, Turd Gill et al. 2005). Elle est donc supposée approcher simplement et plus précisément l'histoire thermique des individus pour faire le lien avec

la croissance ou une phase de développement. La capacité à prédire des variations de DVL en lien avec la température est un élément essentiel pour approcher la dynamique du recrutement chez les Sicydiinae de La Réunion. La dépendance apparente entre la DVL et les conditions thermiques marines (influant la croissance) suggère que le modèle degrés-jour pourrait s'avérer adapté pour prédire les fluctuations saisonnières de DVL. La maîtrise du cycle larvaire en conditions contrôlées peut apporter de nombreuses réponses concernant le comportement en mer et l'acquisition de la compétence à recruter. Elle peut aussi permettre de déterminer plus précisément qu'en conditions naturelles les relations entre le métabolisme larvaire et la température (e.g. optimum, seuils de tolérance...), notamment en affinant l'estimation de la constante de développement (T_h) nécessaire au modèle de degrés-jour (si ce modèle s'avère pertinent).

Nos résultats permettent de considérer qu'une partie significative des embryons libres arrive à rejoindre la mer quel que soit le site de reproduction, sous hypothèse de libre circulation. La durée de la phase marine est variable selon les espèces, cependant les fluctuations saisonnières intra-spécifiques semblent étroitement liées aux conditions thermiques et de croissance marine. La capacité de prédire les variations du recrutement est un élément primordial pour la gestion des populations amphidromes. L'influence de la température sur la durée de vie larvaire et sur la croissance a de nombreuses implications écologiques, notamment en termes de connexions entre populations ou encore de survie larvaire. Dans un contexte de changement climatique, la compréhension des réponses spécifiques aux variations de température, ou encore à la modification des courants océaniques, est essentielle pour évaluer la stabilité et la persistance des populations locales.

Chapitre IV. STRATEGIE DE REPRODUCTION

1. Introduction

Les stratégies de reproduction des poissons sont complexes et impliquent un large spectre de traits d'histoire de vie, comme le système d'appariement, les soins parentaux, l'âge et la taille à maturité, la fécondité, la taille des œufs, ou encore la stratégie de ponte (Balon 1985, Winemiller & Rose 1992, Murua & Saborido-Rey 2003). D'après la théorie d'histoire de vie, les traits associés à la stratégie de reproduction sont présumés maximiser la fitness des individus en fonction des conditions environnementales rencontrées (Stearns 1992, Anderson 1994). L'étude des stratégies de reproduction joue un rôle central dans la gestion et la conservation des espèces piscicoles exploitées, car elles influencent directement la démographie des populations. Par exemple, l'estimation de la biomasse du stock reproducteur, *via* la méthode de la production journalière en œufs¹ (Lasker 1985, synthèse Stratoudakis et al. 2006), nécessite de connaître certains paramètres démographiques liés à la reproduction.

Chez les espèces à reproduction multiple, le mécanisme de production des gamètes est un facteur clef pour comprendre la dynamique des populations (Murua & Saborido-Rey 2003). Il est souvent considéré que les traits reproductifs femelles sont les principaux éléments limitant la production d'œufs en milieu naturel, ce qui explique l'attention portée à ce sexe dans les études de gestion des pêcheries (Murua et al. 2003, Murua & Saborido-Rey 2003). Toutefois, l'investissement en énergie dans la reproduction mâle, ou dans les soins parentaux, peut conduire à une sélection des femelles par les mâles (Trivers 1972, Dewsbury et al. 1982, Wedell et al. 2002, Clutton-Brock 2007). Le mode de production des gamètes peut être défini par la durée de la saison de reproduction annuelle, le rythme de production des gamètes, et la fréquence des évènements reproductifs. Par conséquent, la dynamique de développement ovarienne et la fécondité sont des éléments essentiels pour définir la stratégie de reproduction des femelles et évaluer le potentiel reproducteur d'une population (Murua et al. 2003).

La fécondité des femelles peut être de deux types (Murua et al. 2003). Chez les espèces avec une fécondité déterminée, le nombre d'ovocytes relâché chaque saison est fixé au début de la saison de reproduction : il correspond au nombre d'ovocytes en maturation dans les ovaires avant le premier évènement de ponte. Ce type de fécondité est souvent observé chez les espèces qui ont une organisation ovarienne de type groupe-synchrone, c'est-à-dire que au moins deux populations d'ovocytes sont observées simultanément dans les ovaires en maturation, et qu'un hiatus distinct sépare les

¹ Daily Egg Production Method, DEPM (Lasker 1985)

ovocytes en vitellogénèse du stock d'ovocytes plus petits (Hunter et al. 1992, Murua & Saborido-Rey 2003). A l'inverse, chez les espèces avec une fécondité indéterminée, les ovocytes du stock de réserve peuvent être recrutés pendant toute la saison de reproduction et contribuer aux événements de ponte de la saison. Pour ces femelles, le nombre d'œufs relâché dans la saison dépend principalement de leur condition physiologique et des facteurs environnementaux (Alonso-Fernández et al. 2008, Gordo et al. 2008, Wootton & Fletcher 2009). Ces femelles ont souvent une organisation ovarienne de type asynchrone, c'est-à-dire que tous les stades ovocytaires sont présents dans les ovaires en maturation, sans population dominante (Hunter et al. 1992, Murua & Saborido-Rey 2003). Le type de ponte définit le rythme auquel sont ovulés les ovocytes : les pontes totales correspondent à une ponte unique des ovocytes en maturation, alors que les pontes par batch se réfèrent à des ovocytes recrutés et ovulés en plusieurs batches tout au long de la saison de reproduction (Murua & Saborido-Rey 2003). La reproduction est fortement dépendante des conditions du milieu, notamment de la température et de la photopériode qui agissent sur le timing de la maturation des gonades, mais elle peut également dépendre de facteurs biotiques comme la densité (e.g. Bapary et al. 2009, 2012, Bapary & Takemura 2010). Ainsi, un certain nombre de traits de vie, comme la taille à maturité, la durée de la saison de reproduction, ou encore le rythme des épisodes de reproduction peuvent varier au sein d'une espèce en fonction des conditions locales (e.g. Yamda et al. 1998, Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011).

Les Gobies de la sous-famille des Sicydiinae sont généralement gonochoriques, c'est-à-dire qu'ils ne changent pas de sexe au cours de leur vie (Keith 2003). Ils peuvent être semelpares ou itéropares suivant le nombre d'opportunités de s'accoupler. Toutefois, les Sicydiinae sont généralement itéropares, c'est-à-dire qu'ils peuvent se reproduire au cours de plusieurs saisons successives. Ils sont connus pour avoir une fécondité très élevée, associée à des périodes de reproduction étendues dans les zones tropicales et subtropicales (Manacop 1953, Kinzie 1993, Ha & Kinzie 1996, Fitzsimons et al. 1993, Bell et al. 1995), probablement en lien avec la température (Iida et al. 2011). Delacroix (1987), puis Valade (2001) et Bielsa et al. (2003), ont mis en évidence une longue période de reproduction chez *S. lagocephalus* à la Réunion, principalement sur la base d'indices de développement ovarien. Cependant, cette approche ne permet pas d'identifier précisément les statuts reproducteurs des femelles, ni d'évaluer le type de fécondité, ou encore la fréquence des pontes. A ce jour, aucune étude axée sur la reproduction de *C. acutipinnis* n'a encore été réalisée.

- **L'objectif de ce chapitre est de développer un cadre exhaustif de connaissances sur les stratégies de reproduction** des femelles de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis*, sur la base de prélèvements en milieu naturel. Des observations histologiques des ovaires sont réalisées afin de caractériser la taille à maturité, la fécondité, le type d'organisation ovarienne, et la fréquence de ponte. L'utilisation de l'indice gonadosomatique est validé, puis utilisé pour examiner la variabilité temporelle et spatiale de la reproduction.

2. Matériels et méthodes

Deux campagnes d'échantillonnage ont été réalisées sur les rivières Langevin et des Marsouins, situées au sud et à l'est de l'île de la Réunion (Figure 46).

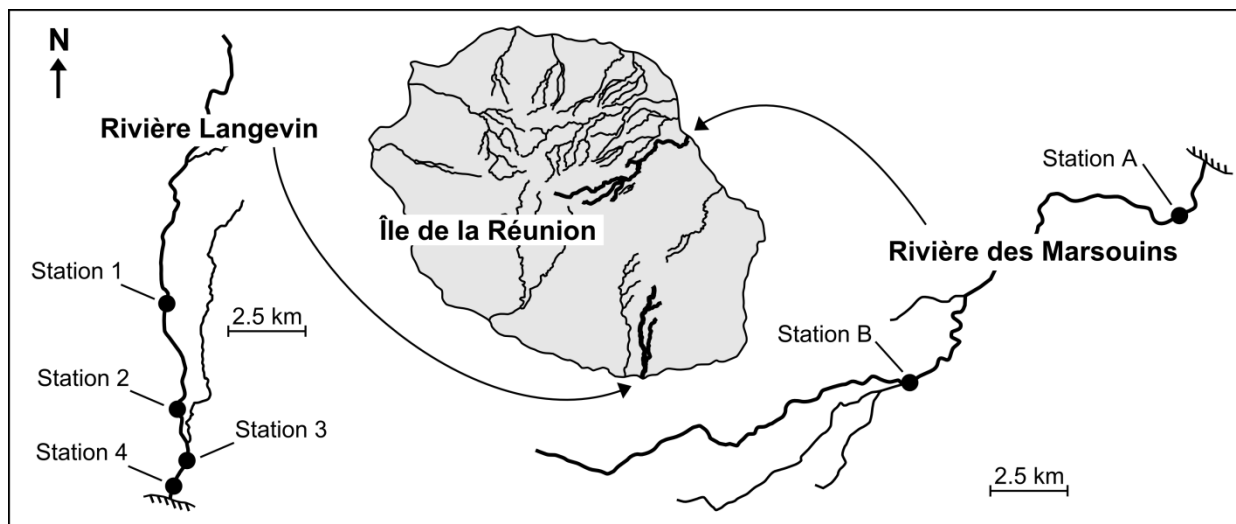


Figure 46 : Répartition et localisation spatiale des stations de prélèvement de *Sicyopterus lagocephalus* et de *Cotylopus acutipinnis* sur la rivière Langevin et la rivière des Marsouins de l'île de la Réunion, Archipel des Mascareignes.

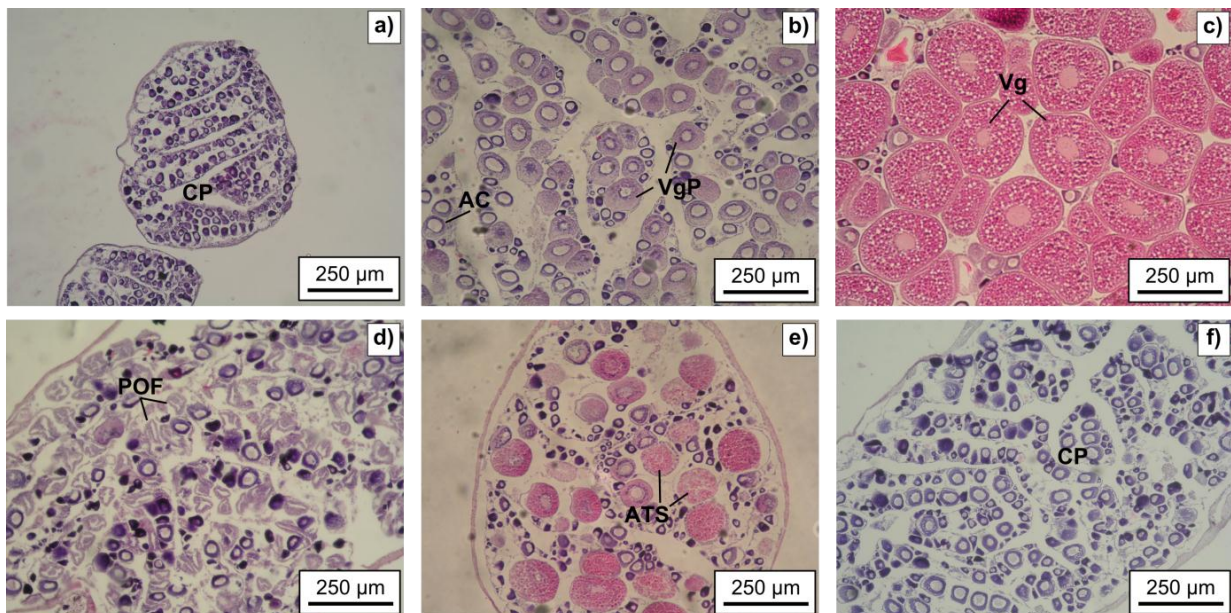
Quatre stations sont réparties sur le cours de la rivière Langevin (Station 1, 2, 3, et 4), localisées respectivement à 6,5 ; 3,0 ; 1,0 et 0,01 km de l'embouchure. Sur chaque station, environ 30 femelles matures de *S. lagocephalus* (i.e. $LT > 45$ mm, Delacroix 1987) sont capturées par pêche électrique par EPA tous les 15 jours entre janvier 1999 et février 2000. Les poissons sont gardés vivants jusqu'au lendemain, sacrifiés par une dose létale d'eugénol puis disséqués.

Sur la rivière des Marsouins, des femelles de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* sont capturées tous les mois entre janvier 2011 et janvier 2012, sur la station A, située à 2,2 km de l'embouchure (Figure 46). Chaque mois, 50 EPA distribués aléatoirement sur la station sont effectués pour échantillonner tous les types d'habitats disponibles. À partir de l'ensemble des poissons capturés, un échantillon de 30 femelles supposées matures est prélevé, stratifié par taille et portant sur toutes les tailles disponibles ($LT > 45$ mm pour *S. lagocephalus*, et $LT > 35$ mm pour *C. acutipinnis*). Pour chaque espèce, dix femelles supposées immatures ($LT < 45$ ou 35 mm) sont prélevées en supplément. Les poissons restants sont ensuite relâchés. Les échantillonnages ont lieu le matin (entre 7h00 et 10h00) et les femelles sont maintenues vivantes jusqu'aux dissections en laboratoire (environ 3-6 heures après la pêche), à l'exception du mois d'avril 2011 où les femelles de *S. lagocephalus* ont été fixées immédiatement dans du formol à 4 % (les données de cette date seront exclues des analyses impliquant le poids). La station B, située sur le cours supérieur (16,5 km de l'embouchure), a fait l'objet d'un

échantillonnage ponctuel pour les deux espèces, selon la même procédure, en janvier 2012, afin de comparer la fécondité sur le gradient amont-aval. Un autre échantillonnage ponctuel a été réalisé en juin 2011 sur la station A, afin d'étudier la dynamique journalière de ponte des femelles de *C. acutipinnis*. Environ 30 femelles sont capturées à trois horaires différents durant une même journée (7h00, 12h00, et 16h00) sur des emplacements suffisamment éloignés pour éviter toute perturbation du prélèvement suivant (environ 50 mètres) et disséquées immédiatement après leur capture et leur sacrifice.

La température de l'eau est enregistrée en continu pendant toute la durée des expériences sur les stations 1 et 4 (TG-3100, résolution < 0,2 °C) de la rivière Langevin, et sur la station A (Tinytag Aquatic 2, résolution < 0,2 °C) de la rivière des Marsouins.

Pour toutes les femelles capturées, les indices gonadosomatiques (IGS) et hépatosomatiques (IHS) sont déterminés, ainsi que le facteur de condition K (Chapitre I). Des coupes histologiques des ovaires sont réalisées sur les femelles capturées sur la station A de la rivière des Marsouins, à l'exception des post-larves qui sont classées comme « immatures » après confirmation de leur stade de développement et de leur sexe par observation des gonades au microscope. Pour toutes les femelles matures, un ovaire fait l'objet d'un examen histologique (Chapitre I). La distribution des fréquences des tailles ovocytaires est déterminée (Chapitre I), ainsi que les phases de reproduction des femelles sur la base des stades ovocytaires décrits ci-après (Figure 47 et Figure 48).



CP : Ovocyte en croissance primaire, **AC** : Ovocyte au stade alvéole corticale, **VgP** : Ovocyte en vitellogénèse précoce, **Vg** : Ovocyte en vitellogénèse, **POF** : Follicle post-ovulatoire, **ATS** : Ovocyte en atrésie

Figure 47 : Coupes histologiques des ovaires de femelles de *Sicyopterus lagocephalus* à différentes phases du cycle de reproduction : a) Immature, b) en développement c) capable de se reproduire, d) post-ponte, e) en régression, f) en régénération.

- *Définition des stades ovocytaires*

Les stades ovocytaires sont déterminés à partir de l'observation des coupes histologiques des ovaires. Ils permettent de caractériser l'état de maturation des ovocytes et sont utilisés comme critère pour définir les phases du cycle de reproduction des femelles (voir après), ainsi que d'autres structures ovariennes comme les follicules post-ovulatoires (POFs), les ovocytes atrésiques (ATS), la présence de fibres musculaires ou encore l'épaisseur de la paroi ovarienne. Quatre stades de développement ovocytaire sont retenus pour décrire l'évolution de la maturation ovarienne d'après la classification développée par Brown-Peterson et al. (2007) et les stades proposés par Nouel (1992).

- **Le stade croissance primaire (CP)** regroupe les ovocytes au stade nucléus chromatique et le début du stade péri-nucléaire. Les ovocytes sont de petite taille et possèdent un gros noyau central avec de nombreux nucléoles à sa périphérie. Le cytoplasme est basophile (se colore en violet intense) et les membranes ovocytaires ne sont pas différenciées.

- **Le stade alvéole corticale (AC)** est caractérisé par un accroissement du diamètre ovocytaire et la présence d'alvéoles corticales à la périphérie du cytoplasme et autour du noyau. Les membranes folliculaires commencent à se différencier avec l'apparition d'une mince thèque ovocytaire. Après coloration, l'ovocyte apparaît encore avec une teinte violacée et une structure granuleuse avec de petites alvéoles.

- **Le stade vitellogénèse précoce (VgP)** marque le début de la vitellogénèse avec l'accumulation de petits granules vitellins à la périphérie du nucléus et la présence de petites gouttelettes lipidiques. A ce stade, les membranes folliculaires sont déjà bien différenciées. Après coloration, les ovocytes prennent une couleur rosée, avec des tendances violacées pâle au centre de l'ovocyte.

- **Le stade vitellogénèse (Vg)** est marqué par un grand nombre de globules vitellins qui remplissent l'ensemble du cytoplasme et la présence d'une couronne de grosses gouttelettes lipidiques à la périphérie de nucléus. Après coloration, les ovocytes apparaissent complètement roses.

- *Classification des phases du cycle de reproduction*

Les stades ovocytaires définis précédemment sont utilisés pour classer les femelles selon six phases du cycle de reproduction, décrites par Brown-Peterson et al. (2007, 2011) et ajustées pour les femelles de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis*. La classification est basée sur l'observation du stade ovocytaire le plus avancé et la présence de structures caractéristiques (Ganias et al. 2004, Plaza et al. 2007, Alonso-Fernández et al. 2008, Brown-Peterson et al. 2007, 2011).

- **La phase immature** correspond aux femelles n'ayant jamais pondue. Elle se caractérise par de petits ovaires de couleur claire, avec uniquement des ovogonies et des ovocytes en croissance primaire (Figure 47-a et Figure 48-a). La paroi ovarienne est fine et la structure des ovaires est bien organisée. Il n'y a pas de traces de reproductions précédentes, comme des follicules post-ovulatoire (POFs), des ovocytes atrésiques (ATS), ou des fibres musculaires.

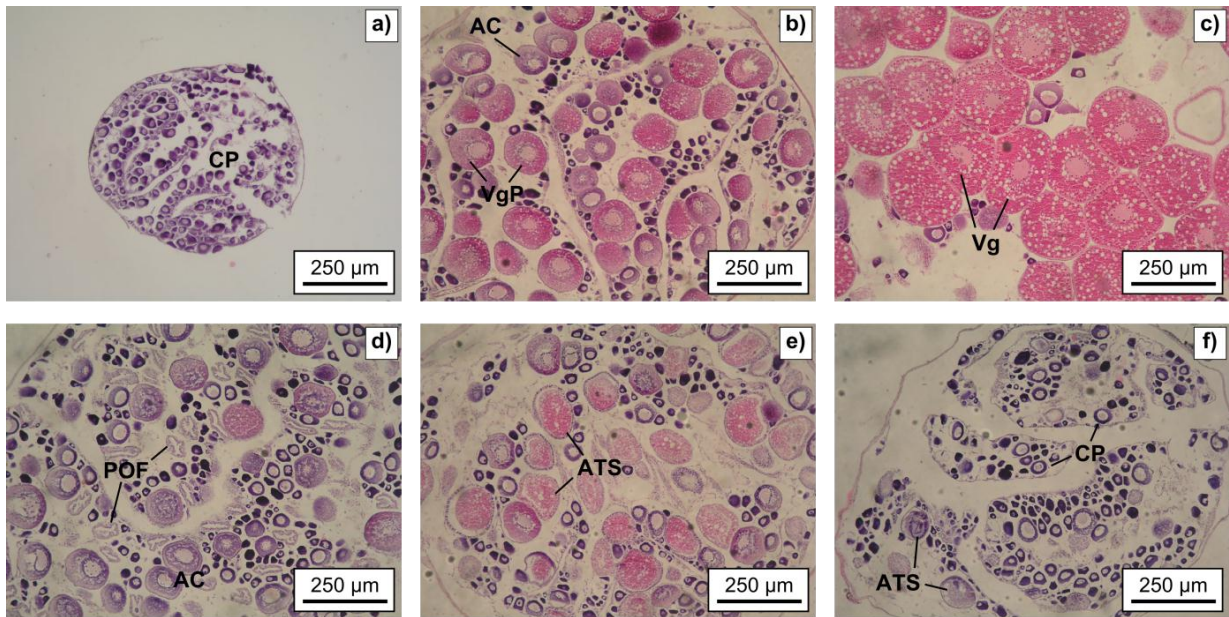
- **La phase de développement** correspond à une période de développement des gonades précédant la période de reproduction. C'est le début de la phase gonadotrope visant à produire des ovocytes en vitellogénèse, mais les femelles ne sont pas encore prêtes pour pondre. Elle est marquée par une augmentation de taille des gonades. Elle se distingue par la présence d'ovocytes au stade alvéole corticale (AC) et/ou la présence d'ovocytes en vitellogénèse précoce (VgP). Des ovocytes en croissance primaire (PG) sont également présents (Figure 47-b et Figure 48-b). Il n'y a pas de traces de follicules post-ovulatoires (POFs) mais quelques ovocytes atrésiques (ATS) peuvent être présents.

- **La phase capable de se reproduire** définit la population de femelle capable de se reproduire pendant ce cycle de reproduction. Elle est marquée par la présence d'une prépondérance des ovocytes en vitellogénèse (Vg) (Figure 47-c et Figure 48-c). Il n'y a pas de traces de reproduction, donc de follicules post-ovulatoires (POFs).

- **La phase post-ponte** correspond aux femelles qui viennent juste de se reproduire (\approx 48 heures, voir résultats). Elle peut être considérée comme une des étapes de la phase précédente (Brown-Peterson et al. 2011). Des anciens ovocytes hydratés non pondus et/ou des follicules post-ovulatoires (POFs) sont présents (Figure 47-d et Figure 48-d). Des ovocytes peu développés peuvent également être présents, notamment au stade croissance primaire (CP), alvéole corticale (AC), ou vitellogénèse précoce (VgP).

- **La phase de régression** correspond à la fin du cycle de reproduction qui est caractérisé par la présence généralisée d'ovocytes en atrésie (ATS). Les ovocytes en vitellogénèse entrent dans les phases préliminaires de l'atrésie (alpha et bêta atrésie, Figure 47-e et Figure 48-e).

- **La phase de régénération** correspond à une période où les gamètes rentrent dans une phase non gonadotrope de division mitotique préparant à la saison de reproduction suivante. Durant cette phase, des ovocytes en croissance primaire (CP) sont présents, et quelques ovocytes au stade alvéole corticale (AC) peuvent persister. Elle se différencie de la phase immature par la présence d'une paroi ovarienne épaisse, de fibres musculaires, et des stades atrésiques avancés (delta ou gamma ATS) peuvent être présents (Figure 47-e et Figure 48-e).



CP : Ovocyte en croissance primaire, AC : Ovocyte au stade alvéole corticale, VgP : Ovocyte en vitellogénèse précoce, Vg : Ovocyte en vitellogénèse, POF : Follicle post-ovulatoire, ATS: Ovocyte en atresie

Figure 48 : Coupes histologiques des ovaires de femelles de *Cotylopus acutipinnis* à différentes phases du cycle de reproduction : a) Immature, b) en développement c) capable de se reproduire, d) post-ponte, e) en régression, f) en régénération.

3. Stratégie de reproduction

Entre janvier 1999 et février 2000, 3 367 femelles matures de *S. lagocephalus* (LT > 45 mm) sont prélevées sur les quatre stations de la rivière Langevin (respectivement 888, 864, 868, et 747 individus pour les stations 1 à 4), réparties entre 16 et 66 individus selon les stations et les dates d'échantillonnage.

Entre janvier 2011 et janvier 2012, les prélèvements réalisés sur la station A de la rivière des Marsouins ont permis de capturer 557 femelles de *S. lagocephalus* (entre 36 et 48 individus par date, dont 390 matures et 75 post-larves) et 467 femelles de *C. acutipinnis* (entre 29 et 44 individus par date, dont 374 matures et 53 post-larves). En juin 2011, sur la même station, l'échantillon complémentaire réparti sur une journée a permis de prélever 79 femelles de *C. acutipinnis* (28 entre 7h00 et 9h00, 34 entre 12h00 et 14h00, 17 entre 16h00 et 17h00). Enfin, en janvier 2012, 33 femelles de *S. lagocephalus* et 15 de *C. acutipinnis* sont prélevées sur la station B.

3.1. Maturation et organisation ovarienne

3.1.1. Validation de l'indice gonadosomatique

Préalablement à l'utilisation de l'IGS comme indice de maturation de l'ovaire, une étape de validation est nécessaire afin de vérifier l'isométrie entre le poids des femelles et le poids des gonades (Somarakis et al. 2004). Si cette hypothèse est vérifiée, l'IGS peut

alors être utilisé comme proxy de la taille des ovocytes les plus matures dans l'ovaire et peut donner une indication sur le statut reproducteur de la femelle. En premier lieu, ces hypothèses sont vérifiées à partir des femelles prélevées sur la station A de la rivière des Marsouins.

- *Sicyopterus lagocephalus*

Le poids des gonades des femelles de *S. lagocephalus* est fortement corrélé au poids du corps (ANCOVA, $F_{(1, 363)} = 1\,695,35$, $P < 0,001$) avec un coefficient de détermination (r^2) élevé pour toutes les classes de taille d'ovocytes en maturation (Tableau 13-A, $n = 371 - OW < 0,01$ g exclus). Les intercepts sont significativement différents entre les classes de taille d'ovocytes (ANCOVA, $F_{(3, 363)} = 835,48$, $P < 0,001$). Cependant, les pentes b sont homogènes entre les classes (ANCOVA, $F_{(3, 363)} = 0,35$, $P > 0,05$) et ne diffèrent pas significativement de 1 (Tableau 13-A, tous les $P > 0,05$), révélant une relation isométrique entre le poids des femelles et le poids des gonades. Une relation linéaire est mise en évidence entre le logarithme de l'IGS et le diamètre moyen des cinq plus grands ovocytes mesurés ($F_{(1, 369)} = 3\,245,6$, $P < 0,001$), reflétant que l'IGS est un bon proxy de la taille et donc du stade de développement des ovocytes de *S. lagocephalus* (Figure 49-a).

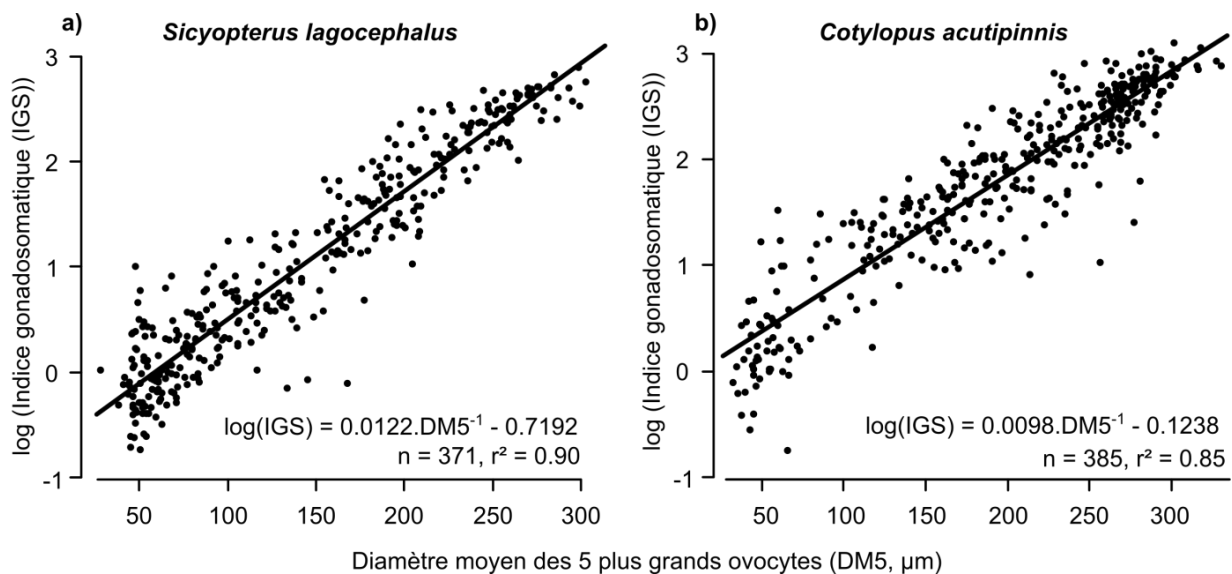


Figure 49 : Relation linéaire entre l'Indice gonadosomatique (IGS, log transformé) et le diamètre moyen des cinq plus grands ovocytes mesurés (DM5, μm) dans les ovaires des femelles de a) *Sicyopterus lagocephalus* et de b) *Cotylopus acutipinnis* collectées sur la rivière des Marsouins.

- *Cotylopus acutipinnis*

Le poids des gonades des femelles de *C. acutipinnis* est corrélé au poids du corps (ANCOVA, $F_{(1, 377)} = 768,93$, $P < 0,001$), et ce pour toutes les classes de taille d'ovocytes en maturation (Tableau 13-B, $n = 385$, $OW \leq 0,001$ g exclus). Les intercepts sont significativement différents entre les classes de taille d'ovocytes (ANCOVA, $F_{(3, 377)} = 529,18$, $P < 0,001$). Les pentes b sont homogènes entre les classes (ANCOVA, $F_{(3, 377)} =$

1,06, $P > 0,05$) et ne diffèrent pas significativement de 1 (Tableau 13-B, tous les $P > 0,05$), révélant également une relation isométrique entre le poids des femelles et le poids des gonades. Une relation linéaire significative est observée entre le logarithme de l'IGS et le diamètre moyen des cinq plus grands ovocytes mesurés ($F_{(1, 383)} = 2148,7$, $P < 0,001$), reflétant que l'IGS est également un bon proxy de la taille et donc du stade de développement des ovocytes de *C. acutipinnis* (Figure 49-b).

Tableau 13 : Relations allométriques entre le poids des ovaires (OW) et le poids du corps (BW) pour chaque classe de taille ovocytaire (diamètre moyen des cinq plus grands ovocytes mesurés) des femelles de A) *Sicyopterus lagocephalus* et de B) *Cotylopus acutipinnis* collectées sur la rivière des Marsouins. La significativité des tests t pour l'isométrie est mentionnée. n = taille de l'échantillon.

Classe de taille ovocytaire (μm)	Log (a)	b	N	r^2	t	P
A) <i>Sicyopterus lagocephalus</i>						
< 75	-4,65	1,00	98	0,78	0,07	0,95
75-150	-4,06	1,00	102	0,85	0,08	0,94
150-225	-2,92	0,94	98	0,76	1,07	0,29
> 225	-2,14	0,98	73	0,92	0,45	0,65
B) <i>Cotylopus acutipinnis</i>						
< 75	-4,25	1,13	54	0,59	0,97	0,34
75-150	-3,42	1,01	55	0,57	0,05	0,96
150-225	-2,90	0,94	110	0,63	0,93	0,36
> 225	-2,08	1,07	166	0,68	1,27	0,20

3.1.2. Type d'organisation ovarienne

Les distributions des fréquences de classes de tailles ovocytaires en fonction de l'IGS montrent que l'organisation ovarienne de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* est de type groupe-synchrone (Hunter et al. 1992, Murua & Saborido-Rey 2003). Deux cohortes d'ovocytes peuvent être distinguées dans les ovaires en maturation : une population de petits ovocytes à partir de laquelle est recrutée une population synchrone de plus grands ovocytes : le batch en maturation (Figure 50). La présence de deux cohortes d'ovocytes distincts par leur taille et leur stade a été rapporté dans les ovaires de *Awaous guamensis* (Ha & Kinzie 1996), ainsi que d'autres espèces de *Sicyopterus*, comme *S. extraneus* (Manacop 1953), ou encore *S. japonicus* (Iida et al. 2011).

- *Sicyopterus lagocephalus*

Pour *S. lagocephalus*, le recrutement d'un nouveau batch d'ovocyte devant aller à son terme est initié au stade AC (diamètre des ovocytes $> 75 \mu\text{m}$) et correspond à un IGS compris entre 1 et 4, au début d'un nouveau cycle de reproduction. À partir des tailles ovocytaires $> 125 \mu\text{m}$ ($\text{GSI} \approx 4$), la distribution des fréquences de tailles ovocytaires est

interrompue par un hiatus séparant le batch en maturation et les autres ovocytes présents dans l'ovaire (Figure 50-a). La taille des ovocytes en vitellogénèse augmente au cours de la maturation des gonades, alors que celle des ovocytes les plus petits (i.e. stades CP, AC) reste temporairement $< 100 \mu\text{m}$. Parmi les ovaires les plus développés (IGS > 14), les fréquences relatives des ovocytes aux stades AC et VgP (i.e. $75\text{-}125 \mu\text{m}$) augmentent (Figure 50-a), ce qui suggère qu'un nouveau processus de recrutement ovocytaire a débuté. De plus, des ovocytes au stade VgP sont observés dans les ovaires de 60 % des femelles ayant déjà pondu (présence de POFs), ce qui confirme que plusieurs cohortes d'ovocytes peuvent maturer au cours de la même saison de reproduction.

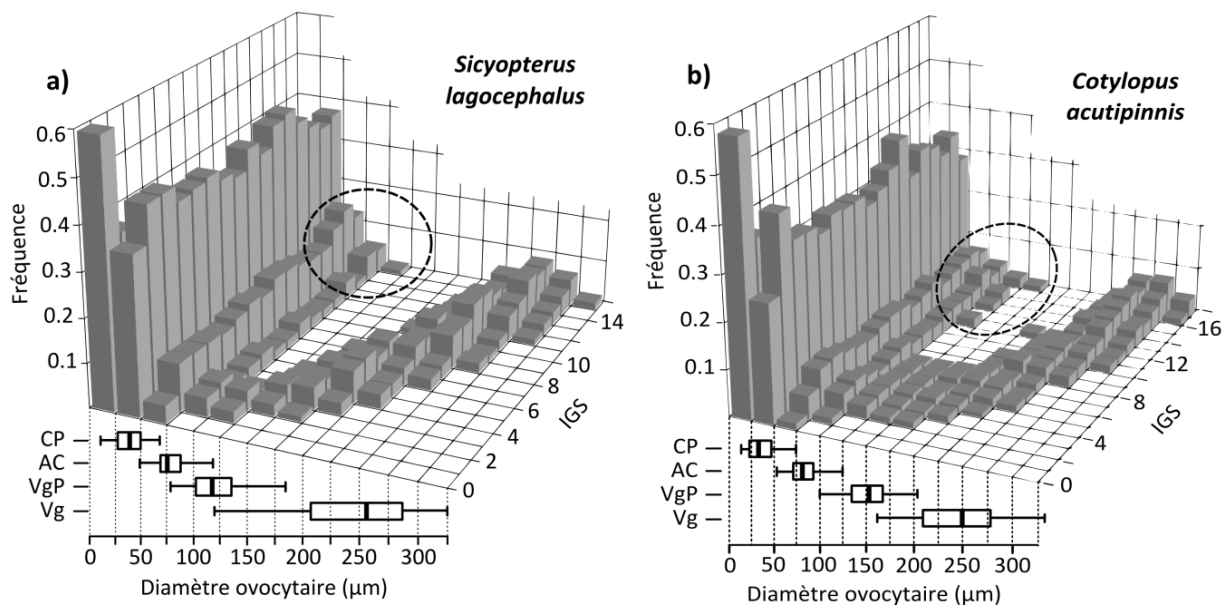


Figure 50 : Distributions des fréquences de classes de tailles ovocytaires (intervalle de $25 \mu\text{m}$) en fonction de l'indice gonadosomatique des femelles de a) *Sicyopterus lagocephalus* ($n = 482$, post-larves exclues) et de b) *Cotylopus acutipinnis* ($n = 467$, post-larves exclues) capturées dans la rivière de Marsouins. Seules les fréquences $> 0,01$ sont représentées. Les cercles en pointillé présentent la nouvelle cohorte d'ovocytes recrutée. Les boxplots présentent les médianes, les 1^{ers} et 3^{èmes} quartiles, et les valeurs min. et max. des diamètres ovocytaires des quatre stades de développement : croissance primaire (PC), alvéole corticale (AC), vitellogénèse précoce (VgP), et vitellogénèse (Vg) ($n = 150$ pour chaque stades).

- *Cotylopus acutipinnis*

Pour *C. acutipinnis*, le recrutement d'un nouveau batch d'ovocyte est également initié au stade AC (diamètre des ovocytes $> 75 \mu\text{m}$). Cependant, il couvre une plage d'IGS plus large que *S. lagocephalus*, comprise entre 1 et 8, et suggère un recrutement plus étalé. A partir d'un IGS > 8 , la distribution est interrompue par un hiatus séparant le batch en maturation et les autres ovocytes présents dans l'ovaire (Figure 50-b). La taille des ovocytes en maturation augmente et celle des ovocytes les plus petits reste temporairement $< 100 \mu\text{m}$ (i.e. stades CP, AC). Puis, avant que le batch en maturation soit effectivement pondu, un nouveau processus de recrutement d'ovocyte débute à

partir d'un IGS > 12. Ce nouveau recrutement est plus précoce que celui observé dans les ovaires *S. lagocephalus*, et peut contribuer à expliquer les valeurs d'IGS élevées observées chez *C. acutipinnis* car deux batchs d'ovocytes successifs se développent en même temps dans les gonades. De plus, juste avant la ponte (IGS \approx 16), le second batch d'ovocyte peut atteindre un diamètre de \approx 150 μ m, alors qu'il atteint à peine 125 μ m pour *S. lagocephalus* (Figure 50). Cette hypothèse est étayée par l'observation des stades ovocytaires des gonades post-pontes qui sont plus avancés pour *C. acutipinnis* que pour *S. lagocephalus* (Figure 51). Ces observations suggèrent que les cohortes d'ovocytes se succèdent plus rapidement dans les ovaires de *C. acutipinnis*, ce qui implique un rythme de ponte plus rapide.

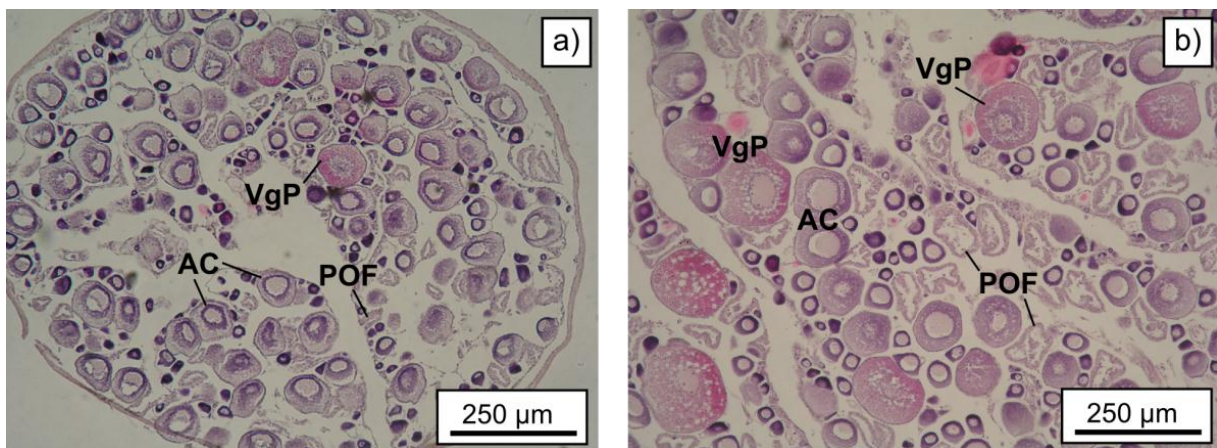


Figure 51 : Coupes histologique d'un ovaire post-ponte de a) *Sicyopterus lagocephalus* et de b) *Cotylopus acutipinnis*. L'état de dégradation des follicules post-ovulatoires (POF) est légèrement plus avancé pour l'ovaire de *S. lagocephalus*. CA : ovocyte au stade alvéole corticale, VgP : ovocyte en vitellogénèse précoce.

Pour les deux espèces de Sicydiinae étudiées, aucun ovocyte à un stade de vitellogénèse avancée ne persiste dans les gonades post-ponte. Cette observation montre que les femelles déposent l'ensemble des ovocytes d'un batch en une seule ponte, comme cela a été suggéré au Chapitre II. Le taux d'ovocytes en atresie dans les ovaires est faible pendant toute la saison de reproduction, puis augmente sensiblement à fin de la période de reproduction symbolisant la phase de régression ovarienne.

3.2. Dynamique de la reproduction

3.2.1. Fluctuations saisonnières

Sur la station A de la rivière des Marsouins, le suivi de l'activité de reproduction est réalisé en considérant uniquement les femelles ayant atteint la maturité sexuelle, soit 390 *S. lagocephalus* et 374 *C. acutipinnis*. Des différences significatives d'IGS sont observées entre les mois de l'année pour *S. lagocephalus* (Test de Kruskal Wallis, $n = 359$, $ddl = 11$, $K = 146,2$, $P < 0,001$ – avril exclu) et *C. acutipinnis* ($n = 374$, $ddl = 12$, $K = 94,71$, $P < 0,001$), reflétant des fluctuations dans l'activité de reproduction.

- *Sicyopterus lagocephalus*

Pour *S. lagocephalus*, les valeurs d'IGS les plus élevées sont observées entre les mois de février et de mai (Figure 52-b), qui correspondent à la période où plus de 55 % des femelles sont à la phase « capable de se reproduire » (Figure 52-a). Des POFs sont observés dans les ovaires d'environ 4 % des femelles matures entre décembre et juillet, excepté durant le mois de janvier 2011 où les ovaires sont principalement en phase de développement. Cette variation ponctuelle peut être liée à des épisodes de crues qui ont précédé l'échantillonnage de janvier 2011. En juin, le début de la fin de la saison de reproduction est marqué par une chute des valeurs de l'IGS et une augmentation de la proportion des femelles en phase de régression ou de régénération (Figure 52-ab). Pendant les mois d'août et septembre les valeurs médianes d'IGS sont très faibles (IGS < 1) et les femelles matures sont inactives (excepté quelques-unes avec des ovocytes en vitellogénèse). A partir des mois d'octobre-novembre, les ovocytes entrent en phase de développement et les valeurs d'IGS augmentent, reflétant le début d'une nouvelle saison de reproduction.

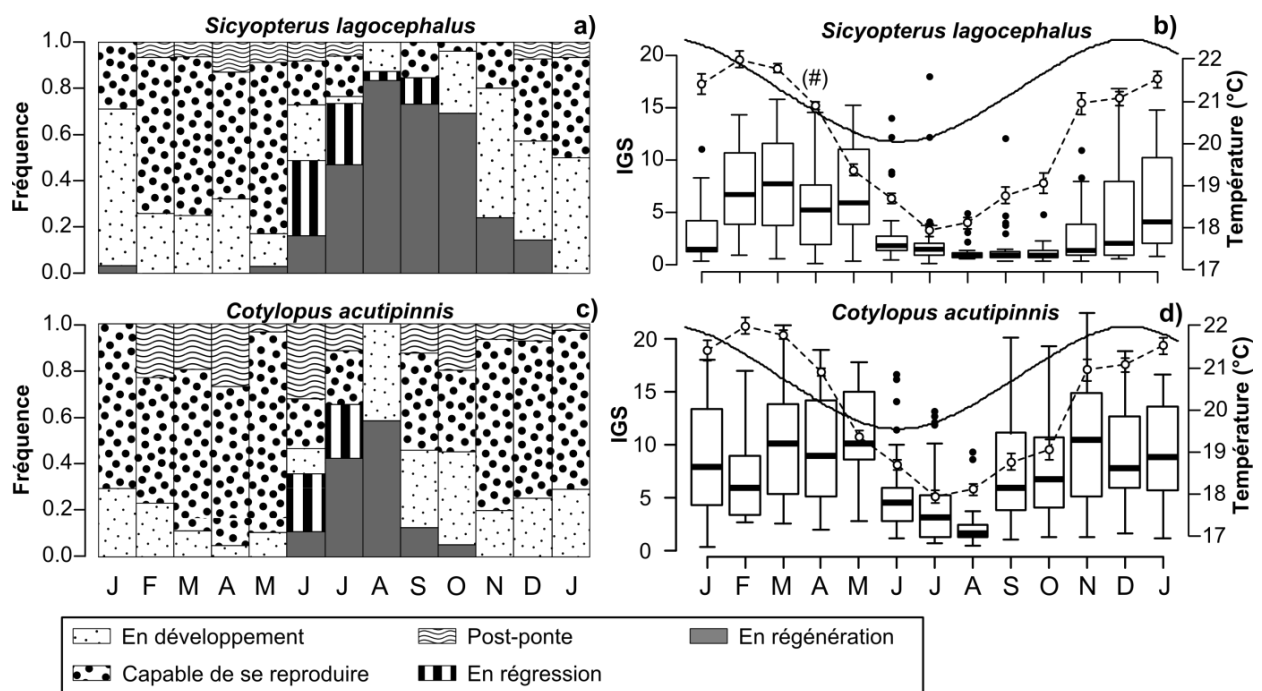


Figure 52 : Fluctuations saisonnières de l'activité de reproduction des femelles de a-b) *Sicyopterus lagocephalus*, et de c-d) *Cotylopus acutipinnis* capturées sur la rivière des Marsouins entre les mois de janvier 2011 et janvier 2012. a-c) Proportions mensuelles de femelles matures en fonction des phases de reproduction déterminées par l'observation microscopique des ovaires : en développement, capable de se reproduire, post-reproduction, en régression, en régénération. b-d) Boxplots des valeurs de l'indice gonadosomatique (IGS), variations des températures moyennes mensuelles (°C, trait pointillé) et fluctuation des durées d'ensoleillement (pas d'échelle des ordonnées : valeurs comprises entre 10,5 et 13,2 heures, courbe en trait continu). (#) : *S. lagocephalus* conservés dans du formol 4% lors du prélèvement d'avril 2012.

- *Cotylopus acutipinnis*

Pour *C. acutipinnis*, les valeurs d'IGS sont élevées pendant tous les mois de l'année, mais chutent sensiblement pour les mois de juillet, août et septembre (Figure 52-d), indiquant une baisse de l'activité de reproduction durant cette période. Ces observations sont confirmées par l'examen histologique des ovaires qui montrent un début de phase de régression ovarienne à partir du mois de juin (Figure 52-c), comme pour *S. lagocephalus*. Néanmoins, la phase d'inactivité sexuelle est plus courte car la proportion de femelles avec des ovaires en régénération ne représente pas plus de 60 % pendant les mois de juillet et août. De plus, des ovaires post-ponte sont observés toute l'année (Figure 52-c), excepté pendant les mois d'août et de janvier 2011. Le mois d'août correspond certainement à une pause dans le cycle de reproduction, alors que l'absence de ponte au mois de janvier 2011 est, comme pour *S. lagocephalus*, probablement liée aux épisodes de crues précédant l'échantillonnage. Sur la station A, la période de reproduction effective de *C. acutipinnis* est plus étendue que celle de *S. lagocephalus*.

3.2.2. Facteurs de régulation

De longues saisons de reproduction sont observées pour de nombreuses espèces de Sicydiinae amphidromes des zones tropicales et subtropicales, comme *Sicyopterus stimpsoni* (Fitzsimons et al. 1993), *Sicydium punctatum* (Bell et al. 1995), *Awaous guamensis* (Ha & Kinzie 1996) ou encore *Lentipes concolor* (Kinzie 1993). Manacop (1953) décrit le développement des gonades de *Sicyopterus extraneus*, et met en évidence une période de reproduction qui s'étend sur toute l'année au Philippines, avec des pics de reproduction pendant les périodes les plus chaudes. Plusieurs facteurs environnementaux sont connus pour réguler les cycles de reproduction des poissons, comme par exemple la température de l'eau, ou encore la photopériode (e.g. Bapary et al. 2009, 2010, 2012, Lowerre-Barbieri et al. 2011). Chez les espèces avec une fécondité indéterminée, la condition énergétique et physiologique des femelles est également un facteur susceptible d'influencer la durée de la période de reproduction, ainsi que la fréquence des épisodes de ponte (e.g. Yamada et al. 1998, Nunes et al. 2011, Bapary et al. 2012).

- *La température et la photopériode*

Sur la station A de la rivière des Marsouins, la chute d'activité de reproduction débute en juin pour les deux espèces, pendant la phase de température descendante. Puis, une nouvelle saison de reproduction débute en septembre pour *C. acutipinnis* et en novembre pour *S. lagocephalus*, en lien avec l'augmentation des températures de l'eau (Valade 2001). Pour les femelles matures, la probabilité d'avoir amorcé un cycle de développement ovarien¹ est fortement affectée par la température de l'eau les 15 jours précédant le prélèvement (pour *S. lagocephalus* : GLM logistique, dev. nulle = 415,84, dev. resid. = 248,75, n = 390, $P < 0,001$; pour *C. acutipinnis* GLM logistique, dev. nulle =

¹ C'est-à-dire d'être en phase de développement, capable de se reproduire, ou en post-ponte.

256,85, dev. resid. = 117,72, n = 374, $P < 0,001$). La probabilité d'un développement ovarien reste quasiment nulle en dessous de 17,5 °C pour des deux espèces, comme l'a observé Valade (2001) pour *S. lagocephalus*. La probabilité 0,5 est atteinte plus rapidement pour les femelles de *C. acutipinnis* ($\approx 18,3$ °C) que pour *S. lagocephalus* ($\approx 19,2$ °C) (Figure 53).

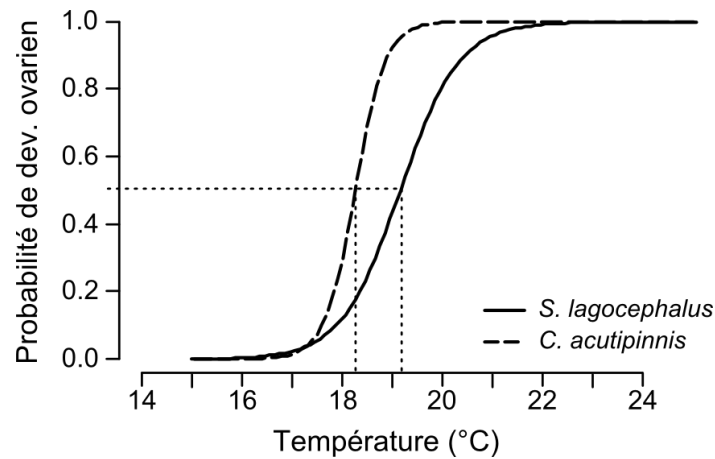


Figure 53 : Probabilité d'avoir amorcé un cycle de développement ovarien en fonction de la température moyenne de l'eau (°C) pendant les 15 derniers jours pour les femelles de *Sicyopterus lagocephalus* (courbe pleine) et de *Cotylopus acutipinnis* (courbe en pointillé), d'après les prédictions du modèle logistique.

Valade (2001) a montré que la température est un facteur clef pour la maturation ovarienne de *S. lagocephalus*. Nos résultats le confirment pour les deux espèces étudiées ici. De même, Iida et al. (2011) observent un rythme de reproduction saisonnier chez les femelles de *S. japonicus* en lien avec la température de l'eau. Ils rapportent également des variations de durée de saison de reproduction entre populations à différentes latitudes et proposent que la reproduction est effective à partir d'une température supérieure à 20°C. Les fluctuations annuelles de photopériodes sont faibles en zone tropicale et subtropicale : elles varient entre 10,5 et 13,2 heures à la Réunion (Figure 52-bd). Toutefois, il est possible que la chute de la photopériode, qui atteint son plus bas niveau au mois de juin à la Réunion, joue également un rôle dans l'inhibition de la reproduction, comme le propose Valade (2001). La durée d'ensoleillement contrôle en partie la température de l'eau, par conséquent il est difficile de dissocier l'influence des deux facteurs. Néanmoins, le démarrage d'une nouvelle saison de reproduction coïncide plus fortement avec l'élévation des températures qu'avec l'accroissement de la photopériode.

- *L'indice hépatosomatique*

Sur la station A de la rivière des Marsouins, les valeurs de l'indice hépatosomatique (IHS) fluctuent au cours de l'année pour *S. lagocephalus* (Test de Kruskal Wallis, n = 359, ddl = 11, K = 183,73, $P < 0,001$ – avril exclu) et pour *C. acutipinnis* (n = 374, ddl = 12, K = 188,06, $P < 0,001$). Les pics d'IHS (IHS > 5) sont observés en août-septembre pour *C. acutipinnis* et au mois d'octobre pour *S. lagocephalus* (Figure 54), c'est-à-dire juste avant

le début la saison de reproduction. Ensuite, les valeurs d'IHS diminuent progressivement au cours de la saison de reproduction jusqu'à un minimum pour le mois de mars (IHS < 2). Après la fin du pic de reproduction, les valeurs d'IHS augmentent à nouveau durant l'hiver austral.

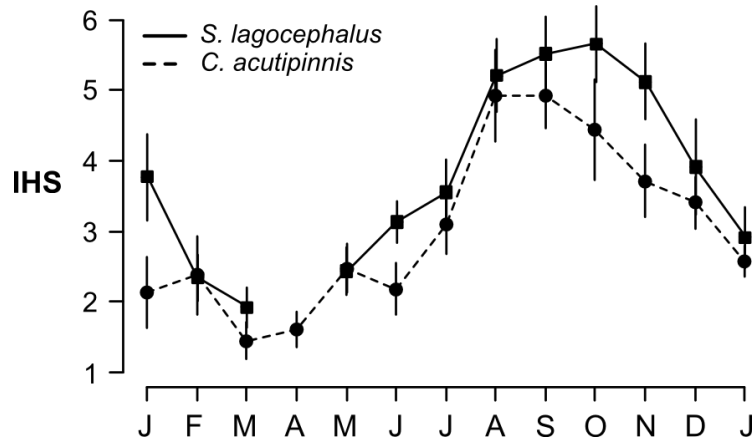


Figure 54 : Fluctuations saisonnières des valeurs moyennes de l'indice hépatosomatique (IHS) des femelles de *Sicyopterus lagocephalus* (carrés pleins) et de *Cotylopus acutipinnis* (ronds pointillés) en fonction des mois de prélèvement sur la rivière des Marsouins. Les barres verticales présentent l'intervalle de confiance.

Les réserves lipidiques contenues dans le foie jouent un rôle important dans la maturation des gonades (Nunes et al. 2011, Bapary et al. 2012). Le foie des poissons est considéré comme le site de synthèse de la vitellogénine (précurseur du vitellus) ce qui suggère un lien étroit entre le poids du foie et des gonades (Yoneda et al. 1998). La chute de l'IHS pendant la période de reproduction résulte vraisemblablement d'une mobilisation des réserves lipidiques contenues dans le foie pour permettre une accumulation rapide de vitellus dans les ovaires (Murua et al. 2006, Alonso-Fernández et al. 2008, Nunes et al. 2011). D'ailleurs, le point d'inflexion des valeurs d'IGS de *C. acutipinnis* est plus précoce que celui de *S. lagocephalus*, probablement en lien avec le décalage temporel du début de la saison de reproduction des deux espèces. Bielsa et al. (2003) ont montré que la reconstitution des réserves énergétiques de *S. lagocephalus* a principalement lieu durant la saison sèche (mai à novembre), qui correspond à la période où les valeurs nutritives du periphyton sont les plus élevées. Cette période coïncide également avec une activité de reproduction plus réduite pour les deux espèces.

3.2.3. Dynamique spatiale de *S. lagocephalus*

Sur la rivière Langevin, les valeurs d'IGS des femelles de *S. lagocephalus* fluctuent également au cours de l'année, et mettent en évidence une période où l'activité de reproduction est ralentie pendant l'hiver austral (Figure 55). Les différences significatives d'IGS entre les stations et l'effet significatif de l'interaction « Date x Station » (Tableau 14) traduisent des différences de durée et de timing de la saison de reproduction entre les stations échantillonnées. Les femelles installées sur le cours supérieur débutent une maturation ovarienne en janvier-février, puis arrêtent de se reproduire dès le mois de mai (Figure 55-a), alors que la saison de reproduction s'étend

de décembre à juin pour les femelles installées sur le cours moyen (Figure 55-b et Figure 55-c), comme cela a été observé sur le site de la rivière des Marsouins. Sur le cours inférieur, proche de l'embouchure, les femelles possèdent une saison de reproduction encore plus étendue. Les valeurs d'IGS restent élevées durant toute l'année, même si une légère diminution peut être observée entre juillet et septembre qui correspond à la période où les températures sont les plus faibles (Figure 55-d).

Sur le cours supérieur (Station 1), les températures moyennes des 15 jours précédant l'échantillonnage sont corrélées aux valeurs moyennes d'IGS (Test de corrélation de Pearson, $r = 0,82$, $ddl = 25$, $t = 7,13$, $P < 0,001$), révélant une relation entre la température de l'eau et la maturation ovocytaire, comme cela a été démontré sur la rivière des Marsouins. A l'inverse, cette relation n'est pas significative pour la station 4 située en aval ($r = 0,10$, $ddl = 25$, $t = 0,54$, $P = 0,59$), qui présente des températures annuelles plus élevées que les autres stations échantillonnées (Figure 55). Cette différence suggère que la gamme annuelle des températures rencontrées sur le cours inférieur n'est pas restrictive pour le développement ovarien de *S. lagocephalus*.

Comme pour l'IHS observé sur la rivière des Marsouins, le facteur de condition K présente des différences significatives entre les dates d'échantillonnage, sur les quatre stations (Test de Kruskal Wallis, $ddl = 26$, $K =$ compris entre 332,1 et 522,7, $P < 0,001$) : les plus petites valeurs sont observées entre avril et juin, elles augmentent progressivement pendant l'hiver austral pour atteindre un maximum juste avant le début de saison de reproduction (Figure 55-e). Après une chute rapide en mars sur toutes les stations, les valeurs moyennes de K augmentent plus rapidement sur les stations proches de l'embouchure, bien que les valeurs annuelles maximales soient observées sur les zones situées en amont.

Les variations spatiales de la durée de saison de reproduction de *S. lagocephalus* observées entre les quatre stations de la rivière Langevin semblent fortement liées au gradient thermique de la rivière, même si une influence synergique de la photopériode ne peut pas être exclue (Bapary et al. 2009, 2012, Bapary & Takemura 2010). La chute des durées d'ensoleillement coïncide avec la baisse des valeurs de l'IGS au mois de juin-juillet sur les stations 1, 2 et 3 (Figure 55). Cependant, aucune influence n'est observée sur la station 4. L'absence de période de régénération synchrone sur le cours inférieur suggère que l'inhibition de l'ovogénèse dépend probablement assez peu de la chute de la durée d'ensoleillement.

Il est également possible que les facteurs de régulation de l'ovogénèse divergent sur le gradient amont-aval en fonction des contraintes environnementales. Sur les cours moyen et supérieur, il se peut que la saison de reproduction soit principalement limitée par la température, alors que sur le cours aval elle soit régulée par d'autres facteurs, comme la condition physiologique (Bapary et al. 2012), la disponibilité en nourriture (Bielsa et al. 2003, Plaza et al. 2007, Bapary et al. 2012), ou encore la compétition pour l'accès à l'accouplement (Chapitre II).

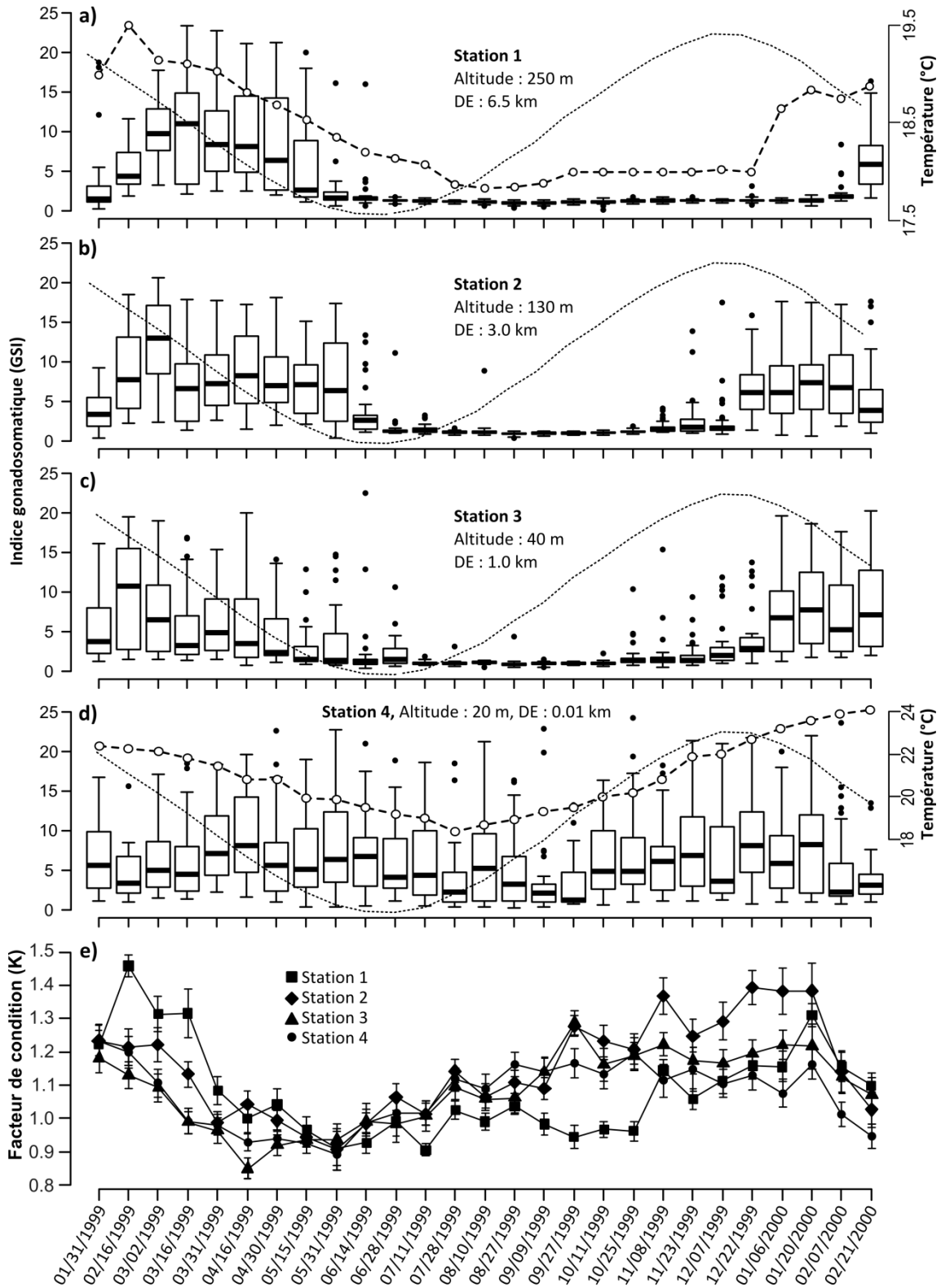


Figure 55 : Fluctuations saisonnières des valeurs de l'indice gonadosomatique (IGS) des femelles de *Sicyopterus lagocephalus* capturées sur les stations 1 (a) 2 (b), 3 (c), et 4 (d) de la rivière Langevin entre janvier 1999 et février 2000, et fluctuation moyenne du coefficient de condition K entre les dates échantillonnées sur les quatre stations de la rivière Langevin (e). Les barres verticales représentent l'intervalle de confiance. La fluctuation des durées d'ensoleillement est représentée par les courbes en pointillé (pas d'échelle des ordonnées : valeurs comprises entre 10,5 et 13,2 heures). Les températures moyennes des 15 jours précédant les échantillonnages sont reportées pour la station 1 et la station 4 (rond vide, courbe en tiret).

Il n'était pas possible de réaliser un suivi spatial de l'activité de reproduction de *C. acutipinnis* en raison des effectifs importants de femelles à sacrifier, alors que les densités en rivière de cette espèce endémique sont plus faibles que celles de *S. lagocephalus*. Toutefois, un prélèvement sporadique réalisé sur la station B de la rivière des Marsouins, le 16 mai 2011, a montré que les femelles de *C. acutipinnis* étaient déjà en phase de régénération, alors que les femelles prélevées sur la station A étaient en phase de reproduction active (Figure 52). Cette observation suggère que la durée de la période de reproduction de *C. acutipinnis* est également variable sur le gradient amont-aval, comme nous l'avons démontré chez *S. lagocephalus*.

Tableau 14 : Tests de réduction de déviance associés à l'analyse GLM des valeurs d'indice gonadosomatique en fonction de la date et de la station de prélèvement des femelles de *Sicyopterus lagocephalus* capturées sur la rivière de Langevin.

Facteur	ddl résiduels	Déviance résiduelle	$P(X^2)$
Nul	3 366	77 511	-
Date	3 340	60 633	< 0,001
Station	3 337	56 494	< 0,001
Date x Station	3 259	46 102	< 0,001

3.2.4. Dynamique journalière de ponte de *C. acutipinnis*

L'échantillonnage ponctuel réalisé en juin 2011 sur la station A de la rivière des Marsouins a permis de capturer et disséquer un total de 79 femelles de *C. acutipinnis* réparti sur toute une journée : 28 entre 7h00 et 9h00, 34 entre 12h00 et 14h00, et enfin 17 entre 16h00 et 17h00. Les coupes histologiques des ovaires sont observées afin de vérifier la présence d'ovocytes hydratés et d'examiner l'état de dégradation des POFs.

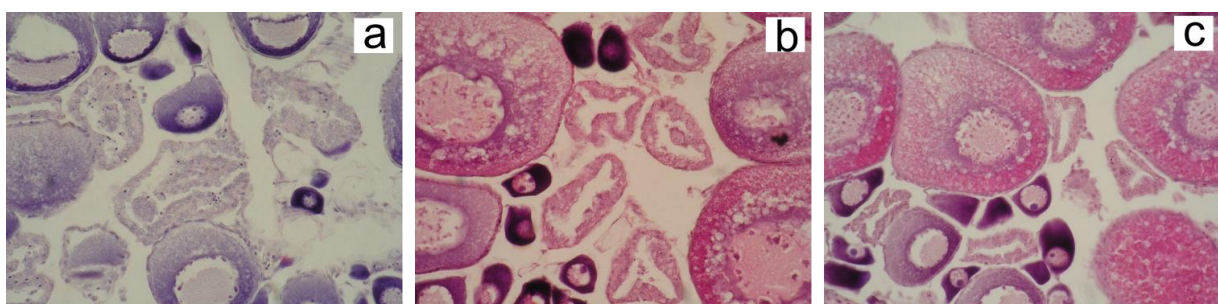


Figure 56 : Différents stades de dégénérescence des follicules post-ovulatoires (POFs) des femelles de *Cotylopus acutipinnis* prélevées sur la rivière des Marsouins, a) à 9h00, b) à 14h00, et c) à 17h00. (Photographie X 400).

Une seule femelle avec des ovocytes hydratés est observée dans les prélèvements réalisés en début de soirée (17h00). Parmi les 24 femelles observées en phase de post-ponte pendant toute la journée, les POFs sont à des stades de dégradation distincts entre et au sein des horaires de prélèvement (Figure 56). Différentes cohortes de taille sont

identifiables à l'intérieur de chaque tranche horaire (Figure 57). A 9h00, deux cohortes de POFs sont facilement identifiables : une cohorte dont le périmètre moyen est supérieur à 250 μm et une seconde comprise entre 100 et 150 μm . Le même schéma est observé pour les deux autres heures de prélèvement, avec une diminution marquée des périmètres moyens pour les plus gros POFs au cours de la journée (Figure 56). La dégradation des POFs est un phénomène continu (Hunter & Goldberg 1980, Ganas et al. 2007, Ganas 2011). Or, l'absence d'une distribution continue des tailles de POFs suggère que l'activité de ponte est synchronisée sur une période donnée de la journée, et non pas constante durant toute la journée.

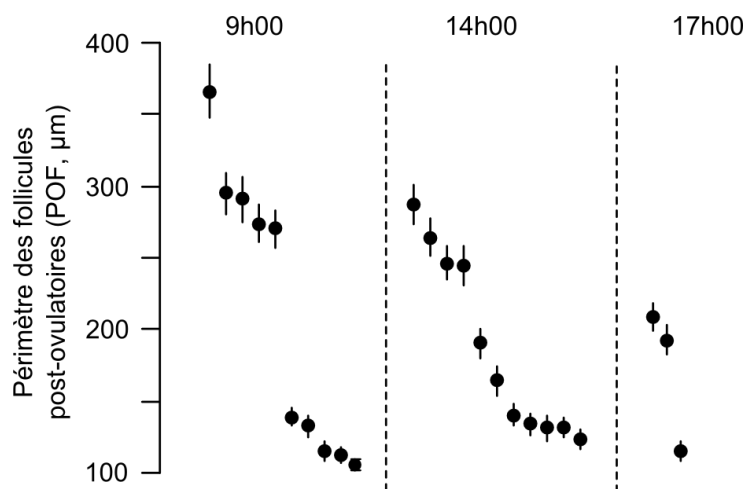


Figure 57 : Périmètre moyen des follicules post-ovulatoires (POF, μm) des femelles de *Cotylopus acutipinnis* en fonction de l'heure de fixation des gonades. Les femelles sont rangées par ordre décroissant de périmètre moyen de POFs (de la gauche vers la droite) au sein de chaque tranche horaire (9h00, n = 10 ; 14h00, n = 11 ; 17h00, n = 3). Les barres verticales représentent l'intervalle de confiance. n = 30 pour chaque femelle.

Ganas et al. (2003) observent que les POFs des femelles de la population de sardine méditerranéenne (*Sardina pilchardus sardina*) se résorbent en ≈ 48 heures. Comme de nombreux clupéoidés, la ponte de cette espèce présente un synchronisme journalier au crépuscule et pendant la nuit. En raison de cette caractéristique, deux classes de POFs sont facilement différenciables par leur taille et leur état de dégénérescence au sein de chaque échantillonnage (Ganas et al. 2003). Les plus grand POFs correspondent au pic de reproduction des dernières 24 heures, alors que les plus petits se rapportent au pic des dernières 48 heures. Chez *C. acutipinnis*, plusieurs indices vont dans le sens d'un accouplement réalisé le soir ou pendant la nuit : i) l'observation d'une femelle avec des ovocytes hydratés dans l'échantillon de 17h00 suggère une reproduction imminente. Par exemple, chez *Cynoscion nebulosus*, le stade hydraté et la coalescence du vitellus est observé seulement 2 à 4 heures avant l'ovulation (Lowerre-Barbieri et al. 2009) ; ii) les plus gros POFs sont observés dans les ovaires des femelles prélevées le matin, alors que la taille des POFs décroît rapidement au cours de la journée ; iii) aucun ovocyte hydraté n'est observé dans les ovaires des femelles prélevés entre 7h00 et 9h30 pendant une année sur la station A de la rivière des Marsouins.

L'observation de ces traces de reproduction passées est donc limitée dans le temps (Hunter & Goldberg 1980). La périodicité journalière des pics d'activité de reproduction peut permettre d'estimer le temps de résorption des POFs, sur la base d'échantillonnage en milieu naturel (Ganias et al. 2003, Ganias 2008, 2012). Pour *C. acutipinnis*, il est vraisemblable que la persistance des POFs dans les ovaires soit d'environ 48 h, pour une température moyenne proche de 19,5 °C au mois de juin. En effet, la cohorte des plus gros POFs correspond probablement au pic de reproduction de la veille au soir (J-1, soit POF \approx 0-21 h pour des observations à 14h00), et la seconde cohorte au pic de reproduction au jour précédent (J-1, soit POF \approx 21-45 h pour des observations à 14h00).

Concernant *S. lagocephalus*, il est probable que l'activité de ponte soit également synchronisée pendant le crépuscule ou la nuit car, comme pour *C. acutipinnis*, aucun ovocyte hydraté n'a été observé dans les prélèvements réalisés le matin sur la rivière des Marsouins. Un rythme de reproduction journalier est communément observé chez des nombreux poissons (e.g. Yamda et al. 1998, Taylor et al. 1998, Ganial et al. 2003, Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011). Par exemple, l'activité de fraie de *Centropomus undecimalis* a également lieu au crépuscule ou en soirée, probablement pour limiter les risques de prédation des œufs (Taylor et al. 1998). La persistance des POFs dans les ovaires est susceptible de varier en fonction des espèces et des conditions environnementales, notamment de température (Hunter & Goldberg 1980, Stratoudakis et al. 2006, Alday et al. 2008, Ganias 2012, Haslob et al. 2012). Cependant, compte tenu des similitudes de développement ovarien (batch synchrone, diamètre des ovocytes) entre les deux espèces de Sicydiinae, nous considérerons que la durée d'observation des POFs dans les ovaires de *S. lagocephalus* est d'environ 48 heures. Ces estimations méritent néanmoins d'être confirmées et précisées par l'examen d'individus à la phase de post-ponte maintenus en conditions expérimentales.

3.2.5. Fréquence de ponte

La fraction de ponte peut être estimée à partir de l'observation des POFs dans des coupes histologiques, en divisant la fraction de femelles avec des POFs par l'intervalle de temps pendant lequel les POFs sont observables dans les ovaires (Parker 1980, Hunter & Goldberg 1980, Alheit et al. 1984). Un prérequis pour appliquer cette méthode est de valider les durées d'observation des traces de reproduction dans les ovaires qui sont prélevés sur des femelles collectées en milieu naturel (Ganias 2012). Pour les deux espèces étudiées ici, nous considérerons donc que les POFs observés sont issus d'un événement de ponte compris entre 0 et 2 jours. La fréquence de ponte est calculée pour la période de reproduction la plus intense, entre les mois de février et de juin.

Pour les femelles de *C. acutipinnis*, la fréquence de ponte estimée durant cette période sur la rivière des Marsouins est d'environ 10 jours ($1/0,11 = 9,41$) (Tableau 15-A). Les fractions de ponte (S) varient légèrement d'un mois sur l'autre. Par exemple, la proportion de femelle post-ponte est faible au mois de mai, alors qu'elle est élevée au cours du mois de juin (Tableau 15). Ce pic de ponte est confirmé par le suivi journalier

réalisé sur la même station qui montre que 15 % des femelles matures participent à l'activité de ponte journalière (Tableau 15). La fréquence de ponte est susceptible de varier au cours de la saison de reproduction, et/ou en fonction des conditions environnementales (Wootton & Fletcher 2009, Lowerre-Barbieri et al. 2011, Ganas 2012). Manacop (1953) suggère que la fréquence de ponte de *Sicyopterus extraneus* est certainement plus élevée pendant le pic de reproduction qu'au début et à la fin de la saison. En début de période de reproduction, l'examen de la succession des phases de reproduction de *C. acutipinnis* (Figure 58-b) montre qu'un mois seulement sépare les premières femelles en phase de développement (au mois d'août) et l'observation de femelles en phase de post-ponte (au mois de septembre). Ces observations démontrent que la durée de maturation d'un batch est comprise entre moins d'un mois en début de saison (mais notre échelle d'échantillonnage ne permet pas de le préciser) et 10 jours pendant le pic de reproduction.

Tableau 15 : Fraction de ponte (S) et nombre d'ovaires avec des follicules post-ovulatoires (POF) et sans POF (noPOF) pour les femelles de A) *Cotylopus acutipinnis* et de B) *Sicyopterus lagocephalus* pendant la saison intensive de reproduction (février-juin) sur la rivière des Marsouins. Pour *C. acutipinnis* les résultats du suivi journalier réalisé au mois de juin sont également présentés. $S = (POF/2)/(noPOF + POF)$.

A) <i>Cotylopus acutipinnis</i>				B) <i>Sicyopterus lagocephalus</i>			
février - juin	noPOF	POF	S	février - juin	noPOF	POF	S
02/16/2011	20	6	0,12	02/16/2011	29	2	0,03
03/18/2011	29	7	0,10	03/18/2011	30	2	0,03
04/20/2011	30	11	0,13	04/20/2011	27	4	0,06
05/18/2011	28	1	0,02	05/18/2011	32	3	0,04
06/15/2011	19	9	0,16	06/15/2011	34	3	0,04
Total	126	34	0,11	Total	152	14	0,04

juin - Suivi journalier	noPOF	POF	S
9h00	18	10	0,18
14h00	23	11	0,16
17h00	14	3	0,09
Total	55	24	0,15

Sous réserve que la persistance de POFs dans les ovaires des deux espèces soit comparable, la fréquence de ponte des femelles de *S. lagocephalus* est d'environ 24 jours pendant entre les mois de février et juin ($1/0,04 = 23,71$) (Tableau 15-B). La fraction de femelle avec des traces de reproduction est faible, mais relativement constante au cours des mois. L'observation du rythme de succession des phases de reproduction des femelles en début de saison de reproduction montre que les premiers signes de développement ovarien apparaissent en octobre-novembre, alors que les premiers ovaires post-pontes sont observés au mois de décembre (Figure 59-a). Par conséquent, le temps de maturation d'un batch d'ovocyte chez les femelles de *S. lagocephalus* est probablement compris entre un et deux mois au début de la saison de reproduction.

Ces différentes observations confirment que le rythme de ponte de *C. acutipinnis* est plus élevé que celui de *S. lagocephalus*, comme le suggéraient les distributions de fréquences de développement ovocytaires. Il existe peu d'informations concernant les fréquences de ponte chez les Sicydiinae amphidromes. Bell (1994, 2009) mentionne une reproduction tous les 14 jours pendant la saison de reproduction de *Sicydium punctatum*.

3.3. Définition de la population reproductrice

3.3.1. Taille de première maturation

L'ensemble des femelles échantillonnées sur la station A de la rivière des Marsouins est utilisé pour estimer la taille à maturité, soit 557 *S. lagocephalus* et 467 *C. acutipinnis*. Pour les deux espèces, des différences significatives de taille de 1^{ère} maturation sexuelle sont observées entre les dates d'échantillonnage (Tableau 16). Pour *S. lagocephalus* la taille à maturité sexuelle (L_{50}) est comprise entre 43,6 mm pour le mois de mars et 55 mm en août (Figure 60-a). Cet intervalle est en accord avec les observations de Delacroix (1987) qui note une taille minimale comprise entre 43 et 45 mm. Les femelles de *C. acutipinnis* sont matures plus petites, avec des tailles (L_{50}) comprises entre 28,6 de 37,6 mm (Figure 60-b).

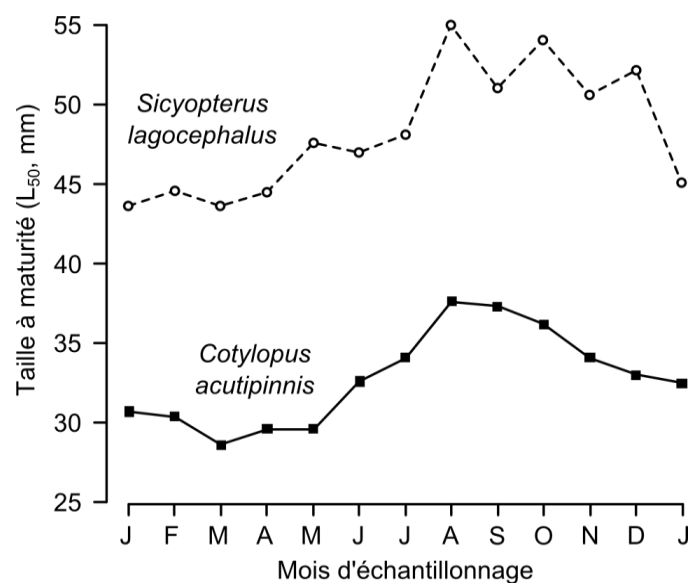


Figure 60 : Taille à maturité sexuelle (L_{50} , mm) en fonction des mois d'échantillonnages pour les femelles de *Sicyopterus lagocephalus* (ronds vides, courbe en tiret) et de b) *Cotylopus acutipinnis* (carrés pleins, courbe pleine) sur la rivière des Marsouins.

Pour les deux espèces, les plus petites tailles à maturité sont observées entre janvier et mai, puis elles augmentent à partir de juin jusqu'à la reprise de la reproduction l'année suivante. Ce patron est vraisemblablement lié à la période de recrutement des post-larves en rivière. Les post-larves qui recrutent en début de saison de reproduction arrivent certainement à maturité rapidement et ont le temps de se reproduire dès cette

première saison. Alors que les post-laves qui recrutent après une certaine date, ne rencontrent pas un contexte environnemental favorable durant l'hiver austral (i.e. température). Elles poursuivent une phase de croissance uniquement somatique, sans développement des gonades et ne deviennent matures que lors de la saison suivante.

Tableau 16 : Tests de réduction de déviance des analyses GLMs logistiques de la taille à première maturité en fonction de dates d'échantillonnages pour les femelles de A) *Sicyopterus lagocephalus*, et de B) *Cotylopus acutipinnis* sur la rivière des Marsouins.

Facteur	Déviance résiduelle	ddl résiduels	$P(X^2)$
A) <i>Sicyopterus lagocephalus</i>			
Nul	680,33	556	-
Date	654,54	544	0,011
LT	62,68	543	< 0,001
LT x Date	36,34	531	0,010
B) <i>Cotylopus acutipinnis</i>			
Nul	466,3	466	-
Date	293,2	465	< 0,001
LT	88,3	453	< 0,001
LT x Date	27,0	441	0,008

Les tailles à maturité observées chez *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* sont comparables à celles d'autres Sicydiinae. Par exemple, la taille de première maturation des femelles de *Sicyopterus extraneus* est comprise entre 36 et 51 mm (Manacop 1953). Yamasaki et al. (2011) notent que les plus petites femelles matures de *Sicyopterus japonicus* mesurent environ 43,7 mm, et que celles d'*Awaous melanocephalus* mesurent \approx 41,5 mm. Delacroix (1987) propose que la maturité sexuelle des femelles de *S. lagocephalus* soit atteinte environ deux mois après l'arrivée des post-larves en eau douce. Nous démontrons que la date de recrutement induit des variations de taille à maturité chez les deux Sicydiinae étudiés ici, probablement corrélées à des différences d'âge. Il est possible que l'âge à maturité se décompose en un compromis entre la durée de vie larvaire marine et le temps passé en eau douce post-recrutement.

3.3.2. Etude de la fécondité

La fécondité potentielle par batch est estimée par méthode gravimétrique (Chapitre I). Le comptage des ovocytes est réalisé par analyse d'image en appliquant un diamètre seuil en dessous duquel les ovocytes ne sont plus comptabilisés. Un seuil de 150 μm a été choisi pour *S. lagocephalus* et de 200 μm pour *C. acutipinnis*, en relation avec la distribution de taille des ovocytes dans les ovaires (Figure 50). Pour les deux espèces, l'échantillonnage complémentaire réalisé sur le cours supérieur de la rivière des Marsouins (Station B) permet de tester l'homogénéité des fécondités sur le gradient longitudinal.

- *Sicyopterus lagocephalus*

111 femelles de *S. lagocephalus* prélevées sur la rivière des Marsouins (station A : n = 78, station B : n = 33) sont sélectionnées pour déterminer la fécondité par batch sur la base d'un IGS > 7. La fécondité potentielle pour un batch d'ovocytes est comprise entre 14 304 et 232 475 œufs (Figure 61), avec un coefficient de variation moyen entre échantillons de 0,047 (de 0,006 à 0,122 par femelle). La fécondité est étroitement liée à la taille (ANCOVA, n = 111, $F_{(1, 107)} = 1\,998,91$, $P < 0,001$) et au poids de la femelle (ANCOVA, n = 99, $F_{(1, 95)} = 2\,088,45$, $P < 0,001$ – avril exclu), mais ne diffère pas significativement entre les stations ($F_{(1, 107 \text{ et } 95)}$ compris entre 0,01 et 2,73, $P > 0,05$, pour l'effet station et l'interaction). Le nombre relatif d'ovocytes en maturation par gramme de femelle ($13\,509 \pm 434$ ovocytes) n'est pas significativement différent entre la première (oct., nov., déc., jan., fév., n = 57) et la seconde moitié (mar., avr., mai, juin., juil., n = 42) de la saison de reproduction (ANOVA, n = 99, $F_{(1, 97)} = 2,20$, $P = 0,14$ – avril exclu).

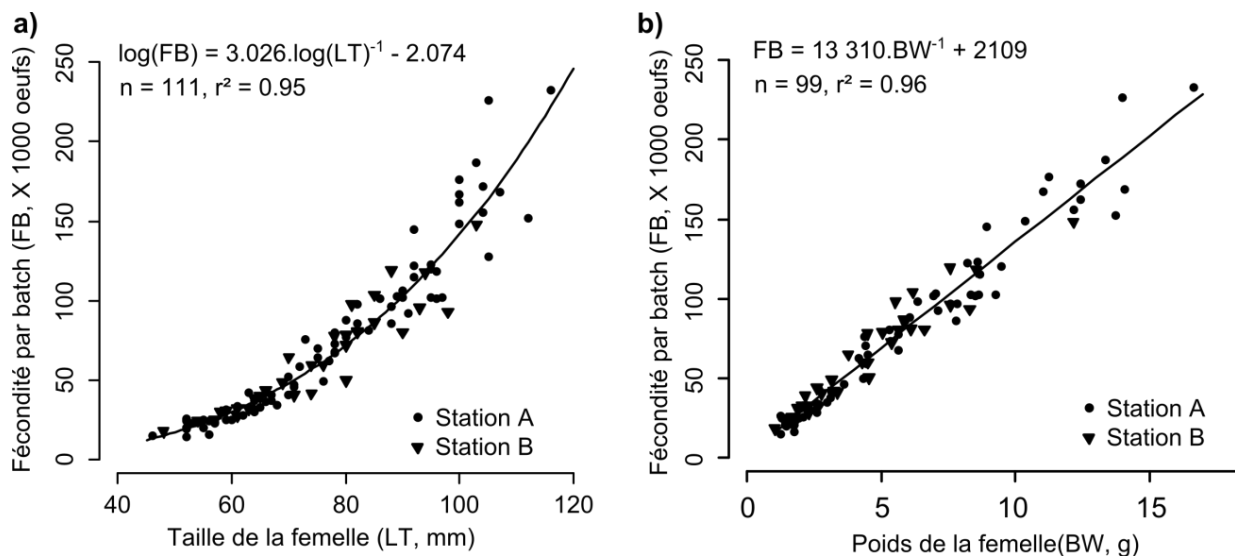


Figure 61 : Fécondités potentielles par batch d'ovocytes pour *Sicyopterus lagocephalus* en fonction a) de la taille (LT, mm), et b) du poids (BW, g) de la femelle, déterminées à partir des prélèvements réalisés sur la station A (cercles) et la station B (triangles) de la rivière des Marsouins.

- *Cotylopus acutipinnis*

La fécondité est déterminée à partir de 87 femelles de *C. acutipinnis* prélevées sur la rivière des Marsouins (station A : n = 72, station B : n = 15) en se basant sur un IGS > 13. Cependant, aucune femelle de taille supérieure à 60 mm n'est prélevée sur la station A en raison d'une forte structuration des tailles sur le gradient amont-aval. La fécondité potentielle par batch observée pour *C. acutipinnis* est comprise entre 3 266 et 106 840 œufs (Figure 62), avec un coefficient de variation moyen entre échantillons de 0,05 (de 0,008 à 0,116 par femelle). Comme pour *S. lagocephalus*, la fécondité est étroitement liée à la taille (ANCOVA, n = 87, $F_{(1, 83)} = 1\,450,8$, $P < 0,001$) et au poids de la femelle

(ANCOVA, $n = 87$, $F_{(1, 83)} = 4\,537,5$, $P < 0,001$), mais elle diffère significativement entre les stations ($F_{(1, 83)} = 11,4$ et $6,5$, $P < 0,05$ pour l'effet station, interaction non significative, $P > 0,05$). Cette légère différence est difficilement interprétable, car elle peut résulter du biais d'échantillonnage : effectif faible et taille des femelles plus élevée sur la station B. En considérant uniquement les individus prélevés sur la Station A, le nombre relatif d'ovocytes en maturation par gramme de femelle ($14\,882 \pm 499$ ovocytes) n'est pas significativement différent entre la première (oct., nov., déc., jan., fév., $n = 35$) et la seconde moitié (mar., avr., mai, juin., juil., $n = 37$) de la saison de reproduction (ANOVA, $n = 72$, $F_{(1, 70)} = 1,30$, $P = 0,25$).

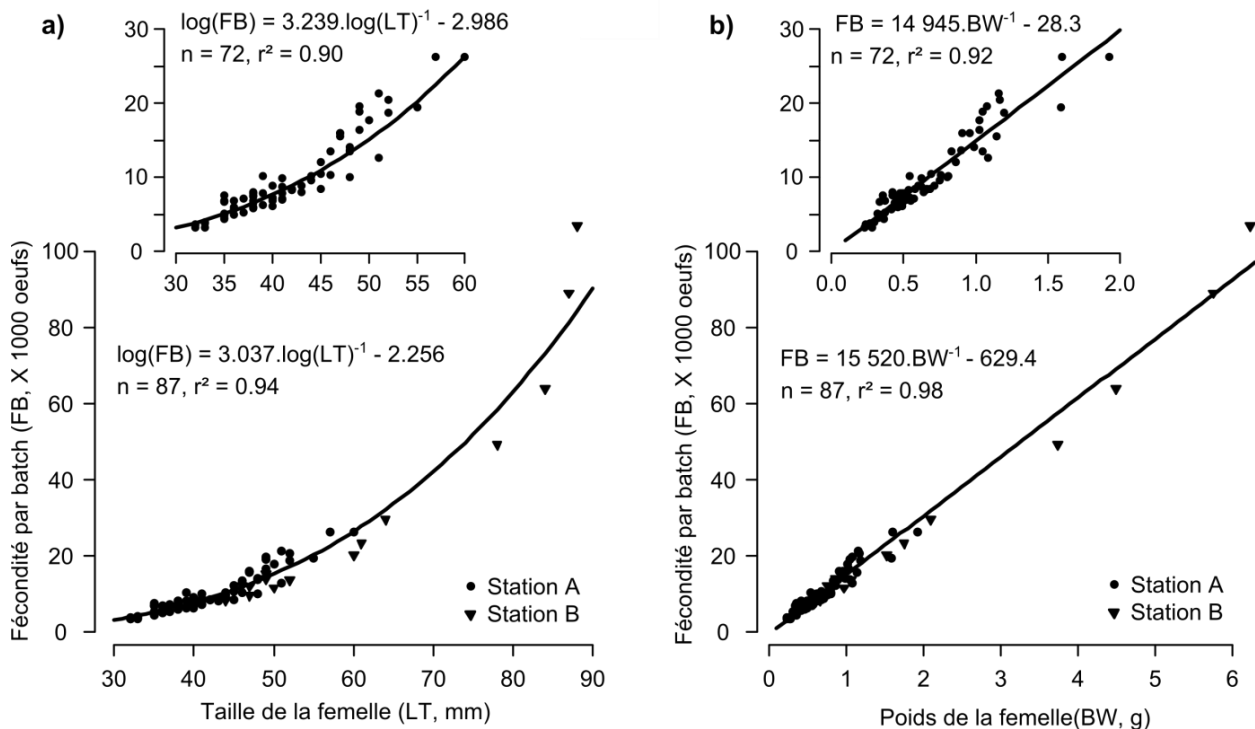


Figure 62 : Fécondités potentielles par batch d'ovocytes pour *Cotylopus acutipinnis* en fonction a) de la taille (LT, mm), et b) du poids (BW, g) de la femelle, déterminées à partir des prélèvements réalisés sur la station A (cercles) et la station B (triangles) de la rivière des Marsouins. Les petits graphiques supérieurs présentent uniquement les données recueillies sur la station A, alors que les grands graphiques inférieurs regroupent l'ensemble des données (Station A + B).

Pour *S. lagocephalus*, Delacroix (1987) note une fécondité comprise entre 12 600 œufs pour une femelle de 47 mm et 107 300 pour une femelle de 105 mm. Nos résultats confirment une fécondité très élevée pour les deux Sicydiinae étudiés. Toutefois, *C. acutipinnis* présente une fécondité légèrement supérieure à celle de *S. lagocephalus* pour des femelles de même taille. Chez les Sicydiinae, la fécondité est habituellement très importante et permet probablement de compenser les taux de mortalité larvaire élevés (McDowall 2007). A titre de comparaison, Manacop (1953) dénombre environ 46 000 ovocytes dans les ovaires d'une femelle de *Sicyopterus extraneus* de 66 mm. La fécondité par batch de *Sicyopterus japonicus* est estimée entre 10 000 et 52 000 œufs pour des

femelles comprises entre 50,5 et 90 mm SL¹ (Iida et al. 2011), et celle de de *Awaous melanocephalus* à environ 290 000 pour une femelle de 126 mm SL (Yamasaki et al. 2011), et même jusqu' à 343 963 œufs pour une femelle de *Awaous guamensis* mesurant 157 mm SL (Ha & Kinzie 1996).

3.3.3. Structure de la population reproductrice de *S. lagocephalus*

La population reproductrice « active » regroupe généralement les individus qui vont se reproduire (i.e. capable de se reproduire) ou qui se sont déjà reproduits (i.e. post-ponte) au cours du cycle ovarien qu'ils ont entamé (Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011). Cependant, sur la rivière Langevin aucune observation histologique n'a été réalisée. Par conséquent, un critère de décision basé sur une valeur seuil d'IGS est adopté pour discriminer les femelles dites « actives » du reste de la population. Une valeur d'IGS égale à 5 est choisie², car elle permet d'exclure la majeure partie des individus qui ne sont pas à la phase de reproduction « capable de se reproduire ». Toutefois, ce critère ne permet pas de différencier les femelles à la phase de post-ponte des individus non-actifs. Nous considérerons ce biais acceptable en raison du faible pourcentage de femelles à la phase de post-ponte pour chaque date ($\approx 4\%$ en moyenne).

Tableau 17 : Tests de réduction de déviance associés à l'analyse GLM logistique du taux d'activité de reproduction des femelles de *Sicyopterus lagocephalus* (active/ non- active, sur la base d'une valeur seuil d'IGS = 5) en fonction la taille de la femelle, de la date et de la station de prélèvement sur la rivière de Langevin entre janvier 1999 et février 2000.

Factor	ddl résiduels	Déviance résiduelle	$P(X^2)$	ED
Nul	3 366	4 158,1	-	-
Station	3 363	3 957,3	< 0,001	11,9
Date	3 337	3 206,3	< 0,001	44,6
Taille	3 336	3 189,2	< 0,001	1,0
Station x Date	3 258	2 597,8	< 0,001	35,2
Station x Taille	3 255	2 584,5	0,004	0,8
Date x Taille	3 229	2 554,9	0,287	1,8
Interaction triple	3 181	2 475,7	0,441	4,7

Sur la rivière Langevin, la probabilité qu'une femelle prise au hasard appartienne à la population active (IGS > 5) varie significativement en fonction de la date et de la station (Tableau 17), reflétant les variations temporelles de l'activité de reproduction entre les sites (interaction « Station x Date »). Sur la station 1 et la station 2 (situées en amont), la saison de reproduction est courte mais intensive : les probabilités restent élevées ($\approx 0,7$) pendant toute la période de reproduction (Figure 63). Les femelles sont actives plus longtemps sur la station 3, et surtout la station 4, mais les probabilités sont plus faibles ($\approx 0,5$) et variables au cours de la saison de reproduction. Ces observations

¹ Taille standard du poisson, mesurée de la tête au début de la queue.

² La valeur d'IGS égale à 5 est choisie car elle correspond au quantile 95% de la distribution des valeurs d'IGS des femelles en phase de développement, capturées sur la rivière des Marsouins.

suggèrent que toutes les femelles ne mûrissent pas de manière synchrone, ou que la fréquence de ponte est moins rapide sur les zones situées en aval. A l'inverse, la maturation des femelles semble fortement synchronisée quand la saison de reproduction est courte.

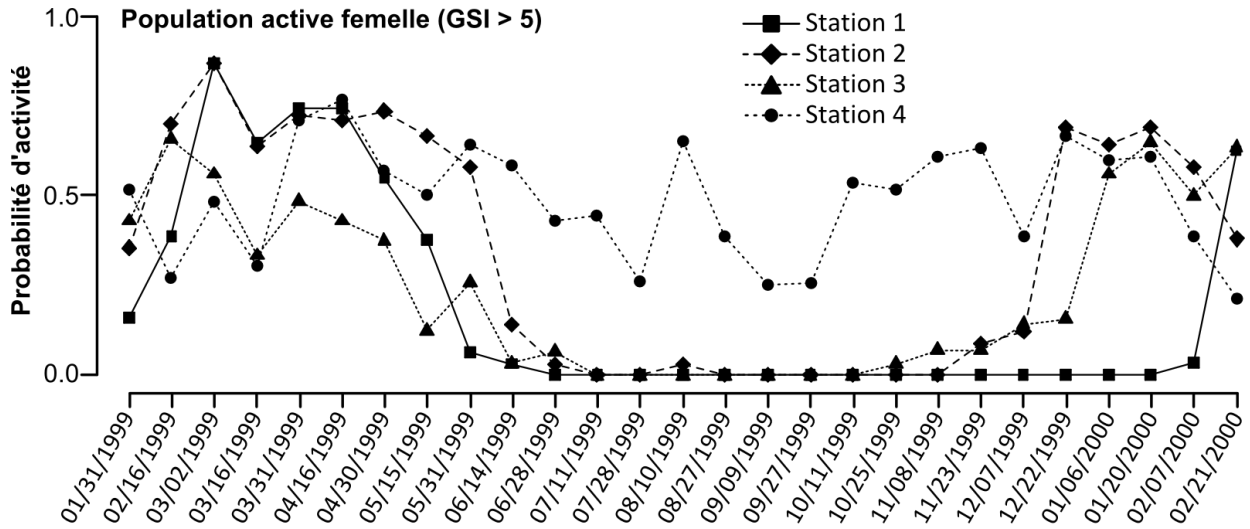


Figure 63 : Probabilités d'appartenir à la population reproductrice active (IGS > 5) prédites par le modèle GLM logistique en fonction des dates d'échantillonnage des femelles de *Sicyopterus lagocephalus* sur la rivière Langevin entre janvier 1999 et février 2000.

Les effets significatifs de la taille de la femelle et de l'interaction « Station x Taille » (1,8 % de la déviance expliquée) reflètent une diminution des probabilités d'appartenir à la population active pour les grandes femelles sur la zone située la plus en aval (Figure 64). Ce résultat suggère que les grandes femelles se reproduisent moins fréquemment que les petites femelles sur cette station. Il est possible que le coût énergétique associé à la production d'un gros batch d'œufs ne permette pas aux grandes femelles de maintenir une activité de reproduction prolongée sur le cours inférieur.

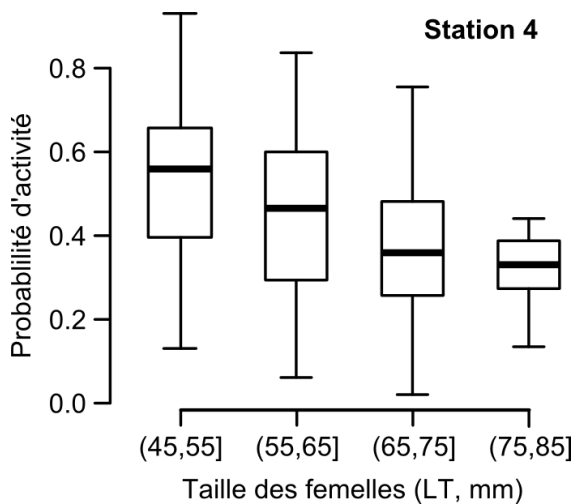


Figure 64 : Probabilités des femelles de *Sicyopterus lagocephalus* d'appartenir à la population reproductrice active (IGS > 5) en fonction de la taille (LT, mm) sur la station 4 (aval) de la rivière des Marsouins entre janvier 1999 et février 2000.

L'absence d'effet significatif de l'interaction « Date x Taille » et de l'interaction triple (Tableau 17) démontre que la probabilité pour une femelle de faire partie de la population active ne dépend pas de sa taille au cours de l'année. Autrement dit, il n'y a pas de ségrégation de taille concernant la maturation des gonades au cours de l'année. Cependant, comme l'ont observé Delacroix (1987) et Hoareau (2005), la structure de taille des populations varie sur le gradient longitudinal (Test de Kruskal Wallis, ddl = 3, $K = 1\ 237,1$, $P < 0,001$). Le cours inférieur est caractérisé par une majorité de femelles de petite taille (< 55 mm), puis les tailles augmentent graduellement en se dirigeant vers les zones situées en amont (Figure 20). Par conséquent, la structure de taille de la population active de la rivière (toutes stations confondues) varie au cours de l'année en raison des différences de timing de ponte sur le gradient amont-aval. Pendant la période hivernale, seules les petites femelles installées sur le cours inférieur se reproduisent, alors que pendant la période de reproduction principale, l'ensemble des femelles se reproduisent indépendamment de leur taille.

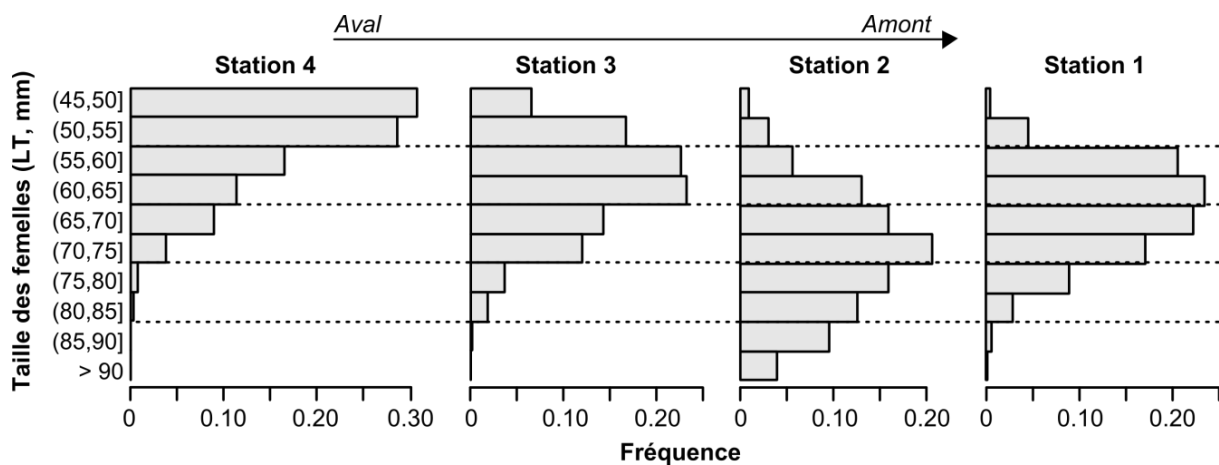


Figure 65 : Distribution des classes de taille (LT, mm) des femelles de *Sicyopterus lagocephalus* capturées sur les quatre stations de la rivière Langevin entre janvier 1999 et février 2000.

4. Discussion

Cette étude démontre que les deux espèces de Sicydiinae, *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*, sont des **espèces gonochoriques itéropares** avec une **organisation ovarienne de type groupe-synchrone**, relâchant l'ensemble du batch d'œufs en **une ponte unique**. Les femelles ont la capacité d'effectuer **plusieurs pontes au cours d'une saison de reproduction**, et présentent sûrement **une fécondité indéterminée**. Une organisation ovarienne de type groupe-synchrone est souvent associée à une fécondité de type déterminée (Hunter et al. 1992, Murua & Saborido-Rey 2003, Murua et al. 2003), mais ce lien est infirmé par d'autres études (Plaza et al. 2007, Gantias et al. 2004). Nos résultats vont dans ce sens car, pour les Sicydiinae étudiés ici, plusieurs indices sont caractéristiques d'une fécondité annuelle indéterminée : i) ils possèdent une saison de reproduction très longue, avec des femelles qui présentent plusieurs stades de développement ovarien tout au long de l'année ; ii) la fin de la saison de reproduction est marquée par une prépondérance d'ovocytes en atrésie (Hunter et al. 1992, Murua & Saborido-Rey 2003) ; iii) la fécondité ne décroît pas au cours de la saison de reproduction, comme c'est le cas pour les espèces qui ont une fécondité déterminée (Gordo et al. 2008, Alonso-Fernández et al. 2008) ; iiiii) un nouveau batch d'ovocytes est recruté au stade CA ou VgP, alors que le batch le plus mature n'est encore pondu, ce qui reflète une vitellogénèse *de novo*.

Pour les espèces à reproduction multiple avec une fécondité indéterminée, l'estimation de la fécondité annuelle d'une femelle ou d'une population nécessite d'évaluer le nombre d'œufs pondu par batch, le pourcentage de femelles qui pond chaque jour (fraction de ponte), et la durée de la saison de reproduction (Lasker 1985, Hunter et al. 1992, Murua & Saborido-Rey 2003, Murua et al. 2003, Stratoudakis et al. 2006).

Pour les deux Sicydiinae étudiés ici, le nombre d'ovocytes en maturation dans les ovaires est comparable au nombre d'œufs effectivement pondu par les femelles car le taux d'ovocytes en atrésie est très faible dans les ovaires post-ponte. Comme la plupart des Sicydiinae, les femelles produisent une grande quantité de petits œufs en relation avec leur taille (Keith 2003). De plus, la fécondité relative ne varie pas entre les sites et au cours de la saison de reproduction, ce qui suggère que les conditions environnementales n'affectent probablement pas le nombre d'ovocyte en maturation, comme cela a pu être reporté chez d'autres espèces (Yamada et al. 1998, Murua et al. 2006, Wootton & Fletcher 2009).

La fréquence de ponte suggère que les femelles de *S. lagocephalus* sont capables de pondre environ une fois par mois, alors que celles de *C. acutipinnis* sont capables de pondre jusqu'à trois fois par mois pendant la saison de reproduction. Toutefois, la taille des femelles peut avoir une influence sur l'activité de reproduction comme cela est observé pour *S. lagocephalus* sur le cours inférieur. Il est possible que le rythme de ponte diminue avec la taille de la femelle en raison du coût énergétique associé à la production

d'un plus gros batch d'œufs. Pour *C. acutipinnis*, la majeure partie des observations est réalisée sur des petites femelles (LT < 53 mm pour 95 % des femelles), par conséquent il est envisageable que le rythme de ponte évolue en fonction de la taille, et/ou de l'âge, mais nous n'avons pas pu le vérifier au cours de nos travaux.

Ces deux espèces présentent des saisons de reproduction longues et rythmées par les fluctuations environnementales locales. Valade (2001) n'a pas observé de variation de l'activité de reproduction de *S. lagocephalus* en lien avec les cycles lunaires. Nos résultats semblent concorder avec cette hypothèse car des femelles en phase de post-ponte sont observées lors de tous les échantillonnages, réalisés indépendamment des phases lunaires. Le facteur thermique semble avoir une influence prépondérante sur le contrôle de la durée de la saison de reproduction au cours de l'année et sur le gradient amont-aval, comme cela a été proposé pour *S. japonicus* (Iida et al. 2011, 2012). L'absence de conditions thermiques limitantes pour la reproduction de *S. lagocephalus* sur le cours inférieur suggère l'existence d'autres mécanismes de régulation de l'ovogénèse, comme la compétition ou la condition physique des femelles (Hunter & Goldberg 1980, Bapary et al. 2012).

L'estimation d'une production d'œuf requiert de définir les caractéristiques de la population qui contribue effectivement à l'activité de reproduction en milieu naturel. Or, la structure de cette population est susceptible de varier entre les différentes localités et au cours de la période de reproduction (Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011). La taille à première maturité est l'élément de base pour définir une population de géniteurs potentiels. Pour *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* la taille à maturité évolue au cours de l'année, probablement en fonction de la date du recrutement, mais également en lien avec l'histoire de vie marine et les caractéristiques des post-larves. Pour les femelles de *S. lagocephalus*, le timing de la reproduction ne semble pas être influencé par la taille des individus, excepté sur le cours inférieur où les grandes femelles se reproduisent probablement moins souvent que les petites. La variation spatiale des durées de reproduction sur le gradient amont-aval est un élément déterminant pour définir précisément la population de femelles actives. En effet, la structure de taille des femelles de *S. lagocephalus* démontre un accroissement de taille de l'aval vers l'amont, comme l'ont déjà observé Delacroix (1987) et Hoareau (2005). La conséquence est une reproduction quasi continue des petites femelles de *S. lagocephalus* présentes sur le cours inférieur, alors que les plus grandes femelles occupant le cours moyen et supérieur montrent une période de régénération plus ou moins longue pendant l'hiver austral. Le timing de la reproduction de *C. acutipinnis* varie certainement aussi sur le gradient longitudinal des cours d'eau, mais il semble déraisonnable d'engager des prélèvements impliquant des effectifs larges. Une approche en conditions expérimentales et des prélèvements ciblés en rivière pourraient permettre de déterminer les conditions limitantes de l'ovogénèse (i.e. température), afin d'identifier les périodes favorables à l'activité de reproduction en milieu naturel.

La compétition entre individus est vraisemblablement forte sur le cours inférieur en raison des densités élevées (Hoareau 2005, Richarson et al. 2008), et la disponibilité en nourriture est généralement plus faible que sur le cours supérieur. Bielsa et al. (2003) ont montré que les réserves lipidiques et la condition physique des femelles de *S. lagocephalus* sont généralement supérieures sur le cours moyen et supérieur, comme cela a également été montré chez *Rhinogobius* (Tamada 2008). La structure des populations sur le cours de la rivière résulte probablement d'un compromis entre le nombre de reproductions potentielles au cours d'une saison, la croissance somatique, la compétition, et la disponibilité en nourriture. Il est possible que la plasticité des traits de vie liés à la reproduction observée chez *S. lagocephalus* puisse conduire à différentes tactiques de reproduction sur le cours de la rivière, ou encore en fonction de la taille ou l'âge des femelles.

***Sicyopterus lagocephalus* et *Cotylopus acutipinnis* possèdent une organisation ovarienne de type groupe-synchrone avec une fécondité indéterminée, et ont la capacité d'effectuer plusieurs pontes au cours d'une saison de reproduction. Pendant le pic de reproduction, la fréquence de ponte de *C. acutipinnis* (environ 3 par mois) est supérieure à celle de *S. lagocephalus* (environ 1 par mois). Les grandes femelles possèdent une fécondité plus élevée que les petites, mais semblent se reproduire moins souvent. La taille de première reproduction de *S. lagocephalus* est supérieure à celle de *C. acutipinnis* et varie au cours de l'année. De même, la durée de la saison de reproduction varie sur le gradient amont-aval, illustrant une influence positive de la température. Ces différences temporelles et spatiales modifient la structure générale de la population reproductrice au cours de l'année, et pourront maintenant être considérées dans l'élaboration de modèles de production d'œufs.**

DISCUSSION GENERALE

Cette dernière partie met en lien les travaux réalisés au cours de la thèse et les connaissances antérieures sur les deux espèces de Sicydiinae et leur cycle de vie. Les résultats obtenus dans la thèse sont replacés dans un cadre général de la stratégie d'histoire de vie amphidrome. Les liens entre les différentes étapes du cycle de vie sont discutés, notamment à travers l'influence de l'histoire de vie larvaire sur les capacités d'installation en rivière et sur la reproduction. Cette analyse permet de souligner des questions de recherche et des traits de vie restant à étudier pour comprendre le fonctionnement des populations locales. Comme les traits d'histoire de vie et leurs normes de réaction sont généralement influencés par les pressions sélectives rencontrées par les individus, les variations inter et intra-spécifiques des traits d'histoire de vie sont comparées en lien avec leurs caractéristiques de répartition géographique. Des perspectives concrètes dans le domaine de la gestion et de la conservation sont discutées en lien avec la stratégie d'histoire de vie amphidrome. L'intérêt des espèces amphidromes comme indicateur d'état écologique et comme modèle d'étude sont discutés dans le cadre de perspectives de recherche.

1. L'histoire de vie amphidrome, une stratégie opportuniste

La réalisation du cycle de vie amphidrome requiert que les individus migrent alternativement entre l'eau douce et la mer (McDowall 1997, 2004). Ces mouvements contribuent certainement à optimiser l'exploitation des ressources et de la diversité des milieux disponibles en fonction des besoins ontogéniques (Gross et al. 1987, 1988, McDowall 2004, 2010, Dodson et al. 2009), mais ils constituent également une importante source d'imprévisibilité. Après le recrutement des post-larves, McDowall (2010) souligne le risque lié à la capacité de trouver et d'occuper un habitat favorable en eau douce. Le niveau trophique des gobies amphidromes est généralement bas (souvent herbivores, parfois insectivores) ce qui permet aux juvéniles et aux adultes de profiter d'une ressource assez abondante dans les cours d'eau insulaires (McDowall 2010). De plus, nous avons montré que *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* adoptent une stratégie généraliste dans le choix de l'habitat quotidien (Chapitre II). Ce type de répartition est attendu quand les conditions d'habitat sont imprévisibles et soumises à de fortes variations, comme cela est observé dans les cours d'eau insulaires. Ainsi, la répartition des individus au sein des cours d'eau dépend fortement des interactions sociales, et notamment de la compétition pour accéder à la ressource trophique et aux habitats critiques. Les contraintes liées à la sélection du lieu de reproduction sont plus fortes, car le succès de l'accouplement et la survie de la progéniture peuvent dépendre du choix de l'habitat (Chapitre II).

- *Survie larvaire*

À l'éclosion, nous avons montré qu'une partie importante des embryons libres de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* arrive à rejoindre la mer quel que soit le site de reproduction, pourvu que l'intégrité du continuum fluvial soit préservé (Chapitre II). La migration en mer à un stade précoce de l'ontogénèse permet une bonne survie des embryons. Elle offre un avantage pour limiter la quantité d'énergie alloué à chaque œuf (McDowall 2009, 2010) et ainsi maximiser la fécondité (Chapitre IV). Cependant, la quantité restreinte de ressources endogènes implique que les larves trouvent rapidement de la nourriture disponible dans le milieu marin, sous peine d'atteindre un stade de jeûne irréversible (Kamler 1992, Balon 1999, Valade et al. 2009). Le contrôle des conditions du milieu et de la disponibilité des ressources marines sur la survie larvaire est discutée pour de nombreuses espèces marines et est connue sous le nom de « Match-Mismatch hypothesis¹ » (Cushing 1975, 1990). Généralement, les paramètres de croissance, de survie larvaire et donc, l'abondance du recrutement, dépendent étroitement de la correspondance temporelle entre les pics d'abondance des larves et les périodes de forte disponibilité en nourriture marine (Cushing 1990, James et al. 2003, Wright & Gibb 2005, Burrow et al. 2011, Kristiansen et al. 2011). De même, des taux de croissance élevés et des durées de vie larvaire courtes augmentent généralement les chances de survie durant la phase marine pélagique (Andersson 1988, Miller et al. 1988, Leggett & Deblois 1994), comme cela a été observé pour *Coris julis* en région tempérée (Fontes et al. 2011), ou encore *Acanthurus chirurgus* en contexte tropical (Bergenuis et al. 2002, 2005). Bell et al. (1995) montrent que les pics d'abondance au recrutement de deux espèces de *Sicydium* de la Dominique coïncident avec les croissances larvaires élevées et des DVL faibles. Il est possible que les variations de croissance et de DVL observées chez *C. acutipinnis* et *S. lagocephalus* (Chapitre III) influencent le taux de survie larvaire. Nous n'avons cependant pas considéré l'abondance au recrutement durant cette étude, mais il s'avèrerait pertinent de l'estimer dans de futures recherches afin d'identifier si ses variations sont imputables à des facteurs de mortalité (e.g. disponibilité en nourriture, croissance, température, courantologie...).

La survie marine est un paramètre complexe car elle dépend de l'interaction de nombreux facteurs biotiques (e.g. croissance, compétition, disponibilité en nourriture) et abiotiques (e.g. température, courantologie) qui varient dans le temps, et qui constituent la composante stochastique de l'environnement. Dans ce contexte, les fenêtres environnementales favorables à la survie larvaire se répartissent de façon plus ou moins imprévisibles au cours de l'année (Wright & Trippel 2009). Par conséquent, les conditions environnementales disponibles que rencontrent les larves durant la phase marines dépendent fortement de la date d'éclosion (Wright & Gibb 2005, Wright & Trippel 2009). Si les variations intra et interannuelles du taux de survie des juvéniles sont élevées, la production d'un grand nombre de batch d'œufs réparti sur une longue saison de reproduction est un avantage pour optimiser les chances de pondre une partie

¹ Hypothèse de concordance-discordance

des œufs pendant une fenêtre temporelle favorable à la survie des larves (Stearns 1992, Garvey et al. 2002, Wright & Gibb 2005, Wright & Trippel 2009). Pour l'aiglefin (*Melanogrammus aeglefinus*), James et al. (2003) ont démontré qu'une stratégie de ponte visant à répartir la production d'œufs sur une longue période permettait d'accroître le taux de recrutement moyen et de diminuer sa variance. Ainsi, une longue période de reproduction avec de nombreux épisodes de ponte, est généralement favorisée dans les environnements imprévisibles (Winemiller & Rose 1992). En rivière, les adultes n'ont ni perception, ni contrôle direct de la qualité du milieu marin que vont rencontrer les larves, contrairement aux poissons marins qui peuvent effectuer des migrations sur les zones les plus productives pour se reproduire. Nous avons montré que les femelles de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* possèdent une fécondité de type indéterminée qui leur permet de réaliser un grand nombre de pontes successives au cours d'une longue saison de reproduction (Chapitre IV). Il est probable que cette stratégie de reproduction soit une réponse aux variations stochastiques de l'environnement, et permette d'optimiser les chances que des larves rencontrent des conditions marines favorables.

- *Survie post-recrutement*

Au recrutement, les caractéristiques morphologiques et physiologiques des post-larves sont directement influencées par leur histoire de vie marine, et en particulier par la croissance (Searcy & Sponaugle 2000, Hamilton 2008). Chez plusieurs espèces marines, la survie post-recrutement et le succès de l'installation des juvéniles dans les récifs dépendent des conditions rencontrées en mer et des caractéristiques des jeunes recrues (e.g. Shima & Findlay 2002, Vigliola & Meekan 2002, Hoey & McCormick 2004, Raventos & Macpherson 2005, Grorud-Colvert & Sponaugle 2006). Par exemple, Gagliano & McCormick (2007) ont montré que le succès de l'installation des juvéniles de *Pomacentrus amboinensis* était principalement lié à la taille des post-larves lors du recrutement. Pour *Thalassoma bifasciatum*, les larves ayant eu une croissance rapide possèdent généralement une bonne condition physiologique et des réserves lipidiques élevées, ce qui tend à améliorer le succès de l'installation dans les récifs (Sponaugle & Grorud-Colvert 2006, Hamilton 2008). Pour *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*, nous avons démontré que les larves ayant une croissance rapide sont généralement plus petites et recrutent plus précocement que les larves ayant une croissance lente (Chapitre III). Cette importante variabilité d'histoire de vie larvaire peut influencer la survie et l'installation des juvéniles. Les Sicydiinae sont généralement territoriaux (Keith 2003) ; or, le recrutement massif de post-larves peut entraîner une compétition pour l'habitat disponible en rivière, où les adultes sont déjà installés (Chapitre II). A cette pression s'ajoute celle du coût d'une période de diète associée à la métamorphose (Taillebois et al. 2011). Dans ces conditions, il est probable que seule une petite fraction des post-larves de Sicydiinae qui recrutent ait les capacités de s'installer en rivière en fonction de leur état énergétique et de leur aptitude à la compétition. Des études complémentaires s'avèrent nécessaires afin de préciser les liens existants entre l'histoire de vie larvaire, l'abondance au recrutement, et les capacités d'installation des individus en rivière.

- *Croissance et reproduction en rivière*

Les histoires de vie des deux Sicydiinae, *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*, sont caractéristiques des stratégies opportunistes, définies par une croissance rapide, une reproduction précoce, et de multiples épisodes de reproduction durant une période prolongée (Winemiller 1992, 2005). L'imprévisibilité des conditions environnementales rencontrées au cours du cycle de vie amphidrome avantage les stratégies de type « bet-hedging¹ ». Chez *S. lagocephalus*, Delacroix (1987) a montré que les individus possèdent une vitesse de croissance élevée pendant leurs deux premières années de vie, et peuvent atteindre une taille d'environ 60 mm au cours de leur première année. Une partie des individus est donc capable de se reproduire dès leur première année de vie. Toutefois, nous avons montré que les post-larves qui recrutent juste avant et pendant l'hiver austral ne mûrissent pas directement en raison d'un contexte environnemental défavorable (Chapitre IV). Cet aspect est important à prendre compte dans la construction de modèles de population et nécessite de définir plus précisément à partir de quelle date de recrutement la maturation sexuelle est différée à la saison suivante. L'âge de première reproduction et spécialement la durée séparant le recrutement de l'acquisition de la maturité sont des traits de vie encore méconnus chez la plupart des espèces amphidromes. Il est possible que cette composante temporelle soit un élément essentiel pour expliquer le succès de la stratégie amphidrome dans les cours d'eau insulaires tropicaux. En effet, les conditions d'écoulement temporaires et imprévisibles sont susceptibles de favoriser des maturations précoces et des temps de génération courts (Winemiller 1989, Winemiller & Rose 1992).

L'espérance de vie et la structure d'âge des populations sont des éléments clés pour comprendre la stratégie de colonisation des rivières qui dépend probablement d'un compromis entre la reproduction (i.e. durée de la saison, fréquence de ponte), la croissance somatique (i.e. taille, durée de vie), et la compétition pour les ressources disponibles (i.e. densité). Sur le cours inférieur, la compétition entre individus est forte en raison des densités élevées (Hoareau 2005, Richardson et al. 2008) et la disponibilité en nourriture est généralement plus faible que sur le cours supérieur (Bielsa et al. 2003). De même, nous avons montré une forte variation de taille (donc de fécondité) et de durée de la saison de reproduction sur le gradient amont-aval (Chapitre IV). Les variations de conditions environnementales au sein des bassins versants sont susceptibles d'influencer l'histoire de vie des individus, voire de conduire à différentes tactiques. De futures recherches devraient de se focaliser sur la description des profils de croissance et des structures d'âge, en lien avec nos résultats sur la reproduction, afin de caractériser les divergences d'histoire de vie sur le cours amont-aval des rivières.

¹ Stratégie de minimisation du risque

2. L'endémisme et le cosmopolite

Sicyopterus lagocephalus est probablement une des espèces les plus récentes du genre. Elle aurait colonisé secondairement les habitats de la région Indo-Pacifique à partir d'un centre de spéciation situé dans l'ouest du Pacifique (Keith et al. 2005a, 2011), alors que le genre *Cotylopus* est endémique de l'ouest de l'océan Indien (Keith et al. 2005a). Le succès de la récente expansion de *S. lagocephalus* à travers toute la région Indo-Pacifique il y a moins de 2,7 millions d'année est souvent attribué à de fortes capacités de dispersion au stade larvaire en raison d'une DVL longue et plastique (Keith et al. 2005a, 2011, Lord et al. *in press*), comme nous avons pu l'observer au Chapitre III. La capacité de coloniser une large étendue géographique requiert également une forte plasticité phénotypique afin de répondre rapidement aux conditions environnementales divergentes rencontrées dans les différentes localités (e.g. température, courantologie, disponibilité en nourriture, disponibilité des habitats en eau douce...). Dans ce contexte stochastique, la valeur sélective des organismes ne dépend pas seulement de la valeur moyenne de leurs traits de vie mais également de leur norme de réaction (Barbault 1984, Via et al. 1995, Agrawal 2001, Piersma & Drent 2003).

Bien que le succès de l'expansion de *S. lagocephalus* repose sur la capacité des individus à disperser vers de nouveaux habitats, il nécessite également que les individus néo-recrutés soit en mesure de s'installer et de se reproduire dans des milieux où résident d'autres espèces amphidromes. Précédemment, nous avons souligné l'existence probable d'une compétition post-recrutement pour l'occupation de l'habitat disponible. Il est possible que la grande taille des post-laves de *S. lagocephalus* au recrutement par rapport aux espèces endémiques (Chapitre III) soit un atout dans la compétition interspécifique pour occuper les zones les plus favorables, notamment pour la reproduction (Chapitre II). De même, un temps de résidence long en mer peut contribuer à ce que les post-larves recrutent avec des réserves énergétiques élevées, permettant ainsi de réaliser une métamorphose et une maturation sexuelle rapide en rivière. L'intervalle séparant la métamorphose de la maturité sexuelle est d'environ 50 jours pour *S. lagocephalus*, alors qu'il est de 100 jours pour *C. acutipinnis* (Teichert, données non publiées). Donc, en plus de son fort potentiel dispersif et de sa tolérance aux variations environnementales, les aptitudes d'invasion de *S. lagocephalus* résident probablement aussi dans sa capacité à se reproduire rapidement en eau douce en présence d'espèces sympatriques.

Les espèces largement réparties peuvent montrer des traits ou des normes de réaction moins adaptés aux conditions locales. L'existence de flux géniques entre les populations de l'aire de répartition a pour conséquence de tamponner l'apparition d'adaptations locales (Kingsolver et al. 2002). Par exemple, nous avons pu observer que les espérances d'activité et de survie en eau douce des embryons de *S. lagocephalus* étaient supérieures à celles des embryons de *C. acutipinnis*, qui sont largement

suffisantes pour les cours d'eau de l'île de la Réunion (Chapitre III). Toutefois, les résultats d'analyses moléculaires de Lord et al. (*in press*) suggèrent que les populations de *S. lagocephalus* de l'ouest de l'océan Indien sont principalement axées sur de l'autorecrutement à l'échelle des Mascareignes et des Comores, avec peu ou pas de recrutement allochtone en provenance de l'océan Pacifique. Dans le cas de flux géniques restreints, des adaptations locales peuvent émerger en réponse aux pressions environnementales locales (Warner 1997, Bay et al. 2006, Leray et al. 2010). Ainsi, la DVL de *S. lagocephalus* est plus courte dans le Pacifique qu'à la Réunion (Lord et al. 2010), ce qui suggère la possibilité d'une sélection sur les traits d'histoire de vie larvaire. Il est donc possible que l'isolement de certaines populations favorise l'émergence d'adaptations locales chez l'espèce cosmopolite, notamment en avantageant les DVL courtes qui peuvent contribuer à optimiser le taux d'autorecrutement (McDowall 2010).

Les espèces amphidromes endémiques devraient avoir tendance à être plus spécialisées afin d'optimiser leurs réponses phénotypiques à la gamme de variation des pressions environnementales rencontrées localement. Généralement, les vitesses de croissance élevées et les courtes DVL favorisent les chances de survie durant la phase marine pélagique, en limitant la durée pendant laquelle les larves sont les plus vulnérables à la prédation (Andersson 1988, Miller et al. 1988). Ce phénomène peut contribuer à expliquer pourquoi les espèces endémiques possèdent généralement des DVL plus courtes et des croissances plus rapides que les espèces largement réparties (Chapitre III). Si la pression de prédation et la compétition sont faibles en rivière, on peut s'attendre à ce que les DVL courtes soient avantagées, même si elles impliquent de recruter à une petite taille et d'atteindre la maturité sexuelle après plusieurs mois. Inversement, si la compétition est forte en rivière, les post-larves de grande taille ayant passé plus de temps en mer devraient être avantagées. La DVL est probablement un trait de vie complexe, qui résulte d'un compromis évolutif entre la survie marine (qui dépend de la croissance, de la prédation, de la disponibilité en nourriture) et la capacité à s'établir en rivière pour se reproduire (qui dépend de la taille, de la condition physiologique, de la compétition, de la disponibilité des milieux, de la prédation). Associés à une DVL courte, il est possible que des mécanismes sensoriels et comportementaux contribuent à favoriser le maintien des larves endémiques proche des côtes (Lord 2009, Lord et al. *in press*), et ainsi à optimiser l'utilisation des habitats disponibles en mer pour la croissance des larves (Chapitre III). Des recherches axées sur la maîtrise du cycle larvaire en conditions contrôlées peuvent apporter de nombreuses réponses concernant les comportements en mer, notamment en testant les réponses motrices des larves à des signaux physico-chimiques caractéristiques du milieu terrigène ou côtier.

3. Gestion – Conservation – Perspectives

Sur l'île de la Réunion, comme dans de nombreuses localités, les fortes abondances saisonnières de post-larves observées au recrutement sont capables d'animer des pêcheries de masses (Aboussouan 1969, Blanco 1956, Delacroix & Champeau 1992, Bell 1999, Hoareau 2005). Bell (2009) souligne l'absence regrettable de données récentes concernant le suivi de ces pêcheries de gobies amphidromes. Bien que beaucoup d'études démontrent l'influence des pêcheries sur la stabilité et la dynamique des espèces exploitées commercialement (e.g. Anderson et al. 2008, Wright & trippel 2009, Rouyer et al. 2012), peu d'entre elles font référence au ciblage d'individus immatures. Shelton & Mangel (2011) notent que le prélèvement d'individus pré-reproducteurs est un facteur d'accroissement des fluctuations de population et des risques d'extinction d'espèces. Dans ce contexte, l'identification des facteurs susceptibles d'affecter la stabilité et la résilience des populations est indispensable à la gestion des espèces amphidromes et au contrôle de leur exploitation. Toutes les espèces de Sicydiinae amphidromes ne présentent pas d'intérêts socio-économiques, mais elles contribuent fortement à la diversité et à l'identité des cours d'eau insulaires indopacifiques, à travers la singularité de leur histoire de vie. Parmi ces espèces, beaucoup sont endémiques comme *C. acutipinnis*, et présentent de ce fait une valeur patrimoniale nécessitant la mise en place de mesures de gestion afin de préserver des conditions environnementales favorables à leur conservation.

- *Conservation et résilience des populations*

Les populations aquatiques ayant une stratégie opportuniste, comme les espèces amphidromes, possèdent en général des temps de génération courts (Winemiller 1992) et de fortes capacités de résilience démographique, en raison de leurs aptitudes à la recolonisation (McDowall 2010). Toutefois, Winemiller (2005) montre qu'environ 2/3 des espèces classées « en danger » par l'US Fish & Wildlife Service¹ possèdent des histoires de vie relativement opportunistes. Il résout cet apparent paradoxe en mentionnant que ces espèces sont souvent présentes dans des zones restreintes dont la quasi-totalité de l'habitat est menacé (e.g. pollution, altération hydrologique, espèces invasives). Le cas des espèces amphidromes rend plus complexe la préservation des habitats en raison de la migration entre deux milieux. La préservation de l'intégrité des habitats côtiers (i.e. marin et eau douce) est essentielle car ils abritent les individus durant des étapes de transition vulnérables de l'histoire de vie (i.e. métamorphose, et adaptation à un nouveau milieu). Lord (2009) souligne également l'importance du maintien des conditions de libre circulation sur tout le cours des rivières, afin de permettre la dévalaison des embryons libres (Chapitre III) et le déplacement des adultes (Lord et al. 2011). Nous avons montré que les Sicydiinae de la Réunion adoptent une stratégie

¹ Organisme fédéral des États-Unis dépendant du Département de l'Intérieur des États-Unis qui s'occupe de la gestion et la préservation de la faune.

généraliste d'utilisation de l'habitat quotidien en rivière (Chapitre II). Cependant, ce dernier peut être soumis à des perturbations chroniques défavorables à l'installation des adultes (i.e. pollution, colmatage, braconnage), ayant pour effet de réduire la capacité d'accueil des milieux et d'attiser les phénomènes densité-dépendants dans les populations (i.e. compétition, accès à la nourriture et à la reproduction, survie). De même, la conservation des zones favorables à la reproduction est un enjeu déterminant car la disponibilité et la qualité de l'habitat de fraie peut limiter le succès reproducteur des individus (Chapitre II), et donc la production de larves de la population. Ainsi, les conditions d'accès à l'habitat en rivière semblent fortement dépendantes de la compétition entre individus et des conditions locales de densité. Dans ce contexte, la réduction de l'habitat disponible en rivière (i.e. dégradation ou accessibilité des habitats) peut accroître l'intensité de la compétition et affecter négativement la survie et le succès reproducteur des individus. Bell (2009) suggère également qu'il est possible que l'exposition chronique des larves en mer à des polluants d'origine terrigène affecte l'abondance du recrutement des post-larves amphidromes.

La conservation des populations de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* repose certainement sur une gestion intégrée des bassins versants, en lien avec la répartition spatiale des individus et leur stratégie de reproduction (Chapitre IV). La conservation de la capacité de résilience des populations nécessite la préservation de l'intégrité des habitats du cours inférieur, qui confèrent la possibilité aux individus de réaliser des cycles de génération courts (Winemiller 2005). De même, les périodes de reproduction étendues sur les cours moyens, et surtout inférieurs, contribuent à tamponner l'effet stochastique de l'environnement sur la survie larvaire. La dégradation des habitats présents sur ces zones peut réduire la fenêtre temporelle pendant laquelle les larves arrivent en mer. La réduction de la période de production larvaire peut affecter le taux de recrutement des juvéniles dans la population adulte et affaiblir la capacité des stocks à se reconstituer, comme cela a été proposé pour plusieurs espèces marines (Wright & Trippel 2009, Rouyer et al. 2011). De plus, la présence de larves en mer pendant la majeure partie de l'année contribue à favoriser la recolonisation des habitats dulçaquicole qui peuvent être soumis à des perturbations ponctuelles (i.e. anthropiques ou naturelles). A l'échelle de la rivière, la diversité d'occupation spatiale par les individus peut favoriser la recolonisation de secteurs de rivière soumis à des perturbations sporadiques. Par conséquent, la répartition des individus sur la totalité du cours de la rivière participe à la résilience spatiale de la population adulte en accroissant la distribution et la diversité des habitats occupés.

Nous avons démontré une forte structure de taille entre l'amont et l'aval pour *S. lagocephalus*, qui est susceptible d'influencer la production larvaire de la population (Chapitre IV). Il est probable que la conservation de l'abondance du recrutement, en lien direct avec la pérennité des pêcheries de *S. lagocephalus*, repose sur une gestion intégrée de l'unité des bassins versants, visant à préserver l'ensemble du stock reproducteur présent sur le cours inférieur, moyen et supérieur des rivières. L'estimation de la contribution relative (spatiale et temporelle) de chacune de ces parties à la production

larvaire et au recrutement est certainement une étape indispensable à la gestion des populations et des pêcheries.

- *Un modèle... démographique ? de gestion ? ou plus ?*

Les espèces amphidromes se présentent comme des indicateurs clefs de l'état écologique des zones insulaires côtières en raison d'une interdépendance singulière entre le milieu marin et dulçaquicole. La persistance d'une faune amphidrome dans les cours d'eau témoigne du bon fonctionnement du corridor rivière-océan, mais également de l'intégrité des deux milieux pour la réalisation de phases critiques de cycle de développement. La dégradation des conditions environnementales dulçaquicoles peut avoir des conséquences sur la capacité d'accueil, la survie, et le succès reproducteur ; alors que la dégradation des conditions environnementales marines peuvent affecter la croissance et la survie larvaire. Ainsi, la perturbation des conditions d'habitat de l'un ou l'autre des milieux se traduit par un effet à court terme sur la dynamique du recrutement, suivi d'un affaiblissement des populations en rivière dans le cas de perturbations chroniques. Dans ce cadre, le suivi des flux larvaires au recrutement se présente comme un indicateur intégré de la qualité des relations entre le milieu marin et celui des eaux douces.

Murphy & Cowan (2007) soulignent l'importance de l'élaboration de modèles de fonctionnement des populations, et surtout de dynamique du recrutement pour la gestion des espèces amphidromes de l'archipel d'Hawaï. La capacité de prédire les variations du recrutement est un élément primordial pour la gestion des populations amphidromes et leur exploitation, notamment dans un contexte de changement global. Nous avons démontré l'influence de la température du milieu sur plusieurs traits d'histoire de vie de *S. lagocephalus* et de *C. acutipinnis* (i.e. reproduction, vie marine, Chapitre III et Chapitre IV). Il est attendu que le changement climatique affecte le fonctionnement des populations de poissons marins et d'eau douce à divers niveaux (e.g. Munday et al. 2008, 2009a, Graham et al. 2011). Les capacités de dispersion et la survie larvaire sont susceptibles d'être affectées par l'augmentation des températures, des événements climatiques extrêmes, ou encore la modification des courants océaniques et des paramètres physico-chimiques de l'eau (O'Connor et al. 2007, Munday et al. 2009b, 2009c, 2009d, 2012, Lo-Yat et al. 2011, Tracey et al. 2012). De même, l'élévation des températures est susceptible d'influencer les périodes et les traits de vie liés à la reproduction (Donelson et al. 2010, Pankhurst & Munday 2011). Dans ce contexte, la mise au point d'indices d'évaluation de l'état des populations et d'outils permettant d'anticiper les fluctuations et le devenir des populations piscicoles est essentiel.

Les populations de *S. lagocephalus*, et a fortiori de *C. acutipinnis*, peuvent se présenter comme des systèmes relativement fermés dans l'archipel des Mascareignes, dont la dynamique démographique implique peu ou pas de contributions extérieures (Lord et al. 2011). Ce contexte est favorable à l'élaboration de modèles de fonctionnement des populations locales (Figure 66). Il est possible d'évaluer la

production larvaire insulaire, en lien avec les connaissances acquises au cours de ce travail sur la structure des populations en rivière et les traits de vie liés à la reproduction (Chapitre IV), en intégrant des composantes spatiales et temporelles (i.e. période de reproduction sur le gradient amont-aval). Pour *Sicydium punctatum*, Bell (1997) a proposé un modèle basique permettant d'apprécier la distribution temporelle du recrutement annuel sous l'hypothèse d'une mortalité nulle ou constante en intégrant les fluctuations saisonnières de durée de vie larvaire. Le couplage de ce procédé avec une estimation de la production larvaire peut permettre d'obtenir un patron de recrutement théorique intégrant les variations cycliques de DVL estimées pour les deux espèces de Sicydiinae de la Réunion (Chapitre III). La confrontation de ce patron de recrutement théorique avec une estimation *in situ* des abondances au recrutement pourrait permettre d'identifier des variations temporelles de survie larvaire en mer (Figure 66).

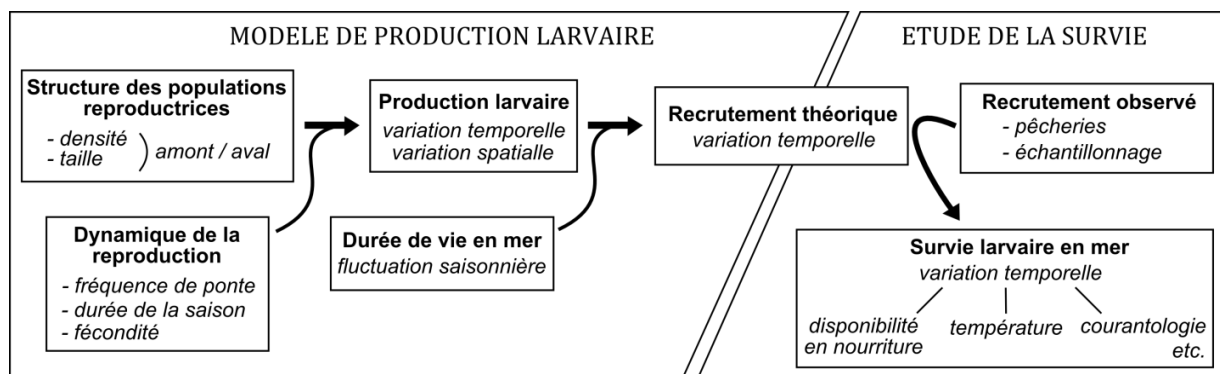


Figure 66 : Représentation schématique d'un modèle de production de larve de *Sicyopterus lagocephalus* à partir des traits d'histoire de vie caractérisés dans la thèse. La comparaison du recrutement théorique (survie = 1) et observé (estimation *in situ*) peut permettre d'évaluer la survie larvaire en mer et d'inférer des facteurs de mortalité.

L'abondance des épisodes de recrutement peut être évaluée par le biais d'échantillonnages de post-larves à l'embouchure des rivières. Dans le cas de *S. lagocephalus*, une stratégie visant à évaluer la quantité de post-larves capturées dans le cadre des pêcheries de « bichiques » est sans doute plus appropriée pour considérer l'ensemble des rivières de l'île de la Réunion. La modélisation des flux larvaires est une prochaine étape de l'étude des populations de Sicydiinae. Elle se présente comme un outil indispensable pour interpréter et prédire les fluctuations d'abondance de post-larves au recrutement, ainsi que pour évaluer la survie en mer. Les variations de survie larvaire pourront ensuite être mises en lien avec des variables du milieu (i.e. facteurs de mortalité), comme la température, la disponibilité en nourriture, ou encore la courantologie (Figure 66). La forte plasticité phénotypique des Sicydiinae amphidromes en réponse aux variations des conditions environnementales et la structure démographique des populations insulaires constituent un contexte favorable à l'étude des effets du changement climatique.

REFERENCES

A

- Abercrombie M (1946) Estimation of nuclear populations from microtome sections. *Anatomical Record* 94: 239-247.
- Aboussouan A (1969) Note sur les «bichiques» de l'île de la réunion. *Records de Travail de Station Marine Endoume* 1969(9): 25-31.
- Agrawal AA (2001) Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294: 321-326.
- Ahmadi-Nedushan B, St-Hilaire A, Berube M, Robichaud E, Thiemonge N, Bobee B (2006) Review of statistical methods for the evaluation of aquatic habitat suitability for instream flow assessment. *River Research and Applications* 22: 503-522.
- Alday A, Uriarte A, Santos M, Martín I, Martínez de Murguía A, Motos L (2008) Degeneration of postovulatory follicles of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina* 72(3): 565-575.
- Alheit J (1985) Spawning frequency of Peruvian anchovies taken with a purse seine. In: Lasker R (ed) An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Technical Report NMFS 36: 99-101.
- Alheit J, Alarcon VH, Macewicz BJ (1984) Spawning frequency and sex ratio in the peruvian anchovy, *Engraulis Ringen*. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations* 25: 43-52.
- Allemand D, Mayer-Gostan N, de Pontual H, Boeuf G, Payan P (2007) Fish otolith calcification in relation to endolymph chemistry. In *Handbook of Biomineralization*. Vol 1: Biological aspects and structure formation. Editors, E. Baeuerlein. Wiley - VCH, Weinheim. p. 291-308.
- Alonso-Fernández A, Domínguez-Petit R, Bao M, Rivas C, Saborido-Rey F (2008) Spawning pattern and reproductive strategy of female pouting *Trisopterus luscus* (Gadidae) on the Galician shelf of north-western Spain. *Aquatic Living resources* 21: 383-393.
- Anderson JT (1988) A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 8: 55-56.
- Anderson MB (1994) *Sexual Selection*. Princeton NJ, Princeton University Press.
- Anderson CNK, Hsieh CH, Sandin SA, Hewitt R, Hollowed A, Beddington J, May RM, Sugihara G (2008) Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. *Nature* 452: 835-839.
- ARDA (2012) Observation des Flux Migratoires de poissons et de macrocrustacés diadromes de la Réunion. Pôle Etudes & Recherches ARDA. Rapport finale, 93 p.
- Ayllón D, Almodóvar A, Nicola GG, Elvira B (2009) Interactive effects of cover and hydraulics on brown trout habitat selection patterns. *River Research and Applications* 25: 1051-1065.

B

- Balon EK (1985) Early life histories of fishes: new developmental, ecological and evolutionary perspectives. *In* Developments in Environmental Biology of Fishes. W Junk Publishers, Dordrecht, 280 p.
- Balon EK (1999) Alternative Ways to Become a Juvenile or a Definitive Phenotype (and on Some Persisting Linguistic Offenses). *Environmental biology of fishes* 56(1-2): 17-38.
- Balon EK, Bruton MN (1994) Fishes on the Tatinga river, Comoros, with comments on freshwater amphidromy in the goby *Sicyopterus lagocephalus*. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 5: 25-40.
- Bapary MAJ, Fainuulelei P, Takemura A (2009) Environmental control of gonadal development in the tropical damselfish *Chrysiptera cyanea*. *Marine Biology Research* 5: 462-469.
- Bapary MAJ, Takemura A (2010) Effect of temperature and photoperiod on the reproductive condition and performance of a tropical damselfish *Chrysiptera cyanea* during different phases of the reproductive season. *Fisheries Science* 76(5): 769-776.
- Bapary MAJ, Amin MdN, Takeuchi Y, Takemura A (2012) The stimulatory effects of long wavelengths of light on the ovarian development in the tropical damselfish, *Chrysiptera cyanea*. *Aquaculture* 314(1-4): 188-192
- Barbault R (1984) Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens de populations? *Acta Oecologia* 5(3): 243-259.
- Barbosa M, Magurran AE, (2006) Female mating decisions: maximizing fitness? *Journal of Fish Biology* 68: 1636-1661.
- Bay LK, Buechler K, Gagliano M, Caley MJ (2006) Intraspecific variation in the pelagic larval duration of tropical reef fishes. *Journal of Fish Biology* 68:1206-1214.
- Belkin IM (2009) Rapid warming of Large Marine Ecosystems. *Progress In Oceanography* 81(1-4): 207-213.
- Bell KNI (1994) Life cycle, early life history, fisheries and recruitment dynamics of Diadromous gobies of Dominica, W.I., emphasising *Sicydium punctatum* Perugia. PhD thesis, Biology Department, Memorial University of Newfoundland St. John's, Canada, 275 p.
- Bell KNI (1997) Complex recruitment dynamics with Doppler-like effects caused by shifts and cycles in age-at-recruitment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1668-1681.
- Bell KNI (1999) An overview of goby-fry fisheries. *Naga Manila* 22: 30-36.
- Bell KNI (2007) Opportunities in Stream Drift: Methods, goby larval types Dominica Goby Larval Types, Temporal Cycles, In situ Mortality Estimation, and Conservation Implications. *In* *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Edited by NL Evenhuis & JM Fitzsimons. Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies 3: 35-61.
- Bell KNI (2009). What Comes Down Must Go Up: The Migration Cycle of Juvenile-Return Anadromous Taxa. *American Fisheries Society Symposium* 69:321-341.

- Bell KNI, Brown JA (1995) Active salinity choice and enhanced swimming endurance in 0 to 8-d-old larvae of diadromous gobies, including *Sicydium punctatum* (Pisces), in Dominica, West Indies. *Marine biology* 121: 409-417.
- Bell KNI, Pepin P, Brown JA (1995) Seasonal, inverse-cycling of length and age-at-recruitment in the diadromous gobies *Sicydium punctatum* and *Sicydium antillarum* in Dominica, West-Indies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52:1535-1545.
- Bergenius MA, Meekan MG, Robertson RD, McCormick MI (2002) Larval growth predicts the recruitment success of a coral reef fish. *Oecologia* 131(4): 521-525.
- Bergenius MA, McCormick MI, Meekan MG, Robertson RD (2005) Environmental influences on larval duration, growth and magnitude of settlement of a coral reef fish. *Marine biology* 147(2): 291-300.
- Berrebi P, Cattaneo-Berrebi G, Valade P, Ricou J-F, Hoareau T (2005) Genetic homogeneity in eight freshwater populations of *Sicyopterus lagocephalus*, an amphidromous gobiid of La Reunion Island. *Marine Biology* 148: 179-188.
- Bielsa S, Francisco P, Mastrotrillo S, Parent JP (2003) Seasonal changes of periphytic nutritive quality for *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) (gobiidae) in three streams of Reunion Island. *International Journal of Limnology* 39(2): 115-127.
- Blanco GJ (1956) Assay of the goby fry (ipon) fisheries of the Laoag River and its adjacent marine shores, Ilocos Norte Province. *Philippine Journal of Fisheries* 4: 31-80.
- Bliss CI (1958) Periodic regression in biology and climatology. Connecticut Agricultural Experimental Station, Bulletin 615, New Haven, 64 p.
- Blob RW, Rai R, Julius ML, Schoenfuss HL (2006) Functional diversity in extreme environments: effects of locomotor style and substrate texture on the waterfall climbing performance of Hawaiian gobiid fishes. *Journal of Zoology* 268: 315-324.
- Bonhomme R (2000) Bases and limits to using 'degree.day' units. *European Journal of Agronomy* 13: 1-10.
- Bonhomme F, Planes S (2000) Some Evolutionary Arguments about what maintains the Pelagic Interval in Reef Fishes. *Environmental biology of fishes* 59(4): 365-383.
- Bovee KD (1982) A guide to Stream habitat analysis using Instream Flow Incremental Methodology. Instream Flow information Paper, no 12, FWS/OBS 82/86, 248 p.
- Boyce MS, Vernier PR, Nielsen SE, Schmiegelow FKA (2002) Evaluating resource selection function. *Ecological Modelling* 157: 281-300.
- Brothers ES, Williams D, Sale PF (1983) Length of larval life in twelve families of fish at "One Tree Lagoon", Great Barrier Reef, Australia. *Marine Biology* 76:319-324.
- Brown-Peterson NJ, Lowerre-Barbieri SK, Macewicz BJ, Saborido-Rey F, Tomkiewicz J, Wyanski DM (2007) An improved and simplified terminology for reproductive classification in fishes. Disponible en ligne : <http://hdl.handle.net/10261/11844>.
- Brown-Peterson NJ, Wyanski DM, Saborido-Rey F, Macewicz BJ, Lowerre-Barbieri SK (2011) A Standardized Terminology for Describing Reproductive Development in Fishes, Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science 3(1): 52-70.
- Burrow JF, Horwood JW, Pitchford JW (2011) The importance of variable timing and abundance of prey for fish larval recruitment. *Journal of Plankton Research* 33(8): 1153-1162.

C

- Cailleux A (1954) Limites dimensionnelles des noms des fractions granulométriques. Bulletin de la Société géologique de France 4: 643-646.
- Campana SE (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. Marine Ecology Progress Series 188: 263-297.
- Campana SE (2005) Otolith science entering the 21st century. Marine and Freshwater Research 56: 485-495.
- Campana SE, Neilson JD (1985) Microstructure of fish otoliths. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42: 1014-1032.
- Campana SE, Thorrold SR (2001) Otoliths, increments, and elements : key to a comprehensive understanding of fish populations? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 30-38.
- Carter MG, Copp GH, Szomlai V (2004) Seasonal abundance and microhabitat use of bullhead *Cottus gobio* and accompanying fish species in the River Avon (Hampshire), and implications for conservation. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 14: 395-412.
- Clutton-Brock T (2007) Sexual Selection in Males and Females. Science 318: 1882.
- Cowen RK, Lwiza KMM, Sponaugle S, Paris CB, Olson DB (2000) Connectivity of Marine Populations: Open or Closed? Science 287 (5454): 857-859.
- Cowen RK, Paris CB, Olson DB, Fortuna JL (2003). The role of long distance dispersal versus local retention in replenishing marine populations. Gulf and Caribbean Research 14: 129-137.
- Cushing DH (1975) Marine ecology and fisheries. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match / mismatch hypothesis. Advances in Marine Biology 26: 249-293.

D

- Douglas B, Deepayan S (2007) lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes.
- Daoulas CH, Economou AN, Psarras Th, Barbieri-Tseliki R (1993) Reproductive strategies and early development of three freshwater gobies. Journal of Fish Biology 42: 749-776.
- deBruyn J, Meeuwig J (2001) Detecting lunar cycles in marine ecology: periodic regression versus categorical ANOVA. Marine Ecology Progress Series 214: 307-310.
- Delacroix P (1987) Etude des bichiques, juvéniles de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas), poisson Gobiidae, migrateur des rivières de La Réunion (Océan Indien): exploitation, répartition, biologie de la reproduction et de la croissance. Thèse de doctorat, Université de La Réunion.
- Delacroix P, Champeau A (1992) Ponte en eau douce de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) poisson Gobiidae amphibionte des rivières de la Réunion. Hydroécologie Appliquée 4: 49-63.

- DeVlamming V, Grossman G, Chapman F (1982) On the use of the gonosomatic index. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology* 73: 31–39.
- Dewsbury D A (1982) Ejaculate cost and male choice. *American Naturalist* 119: 601-610.
- Dingle H (1996) *Migration: The Biology of Life on the Move*. Oxford University Press US, 474 p.
- Dobson AJ (2001) *An Introduction to Generalized Linear Models*. London. Second Edition. Chapman and Hall, London.
- Dodson JJ (1997) Fish migration : an evolutionary perspective. *In Behavioural Ecology of Teleost Fishes*. Jean-Guy J. Godin. Oxford University Press, p. 10-32.
- Dodson JJ, Iaroche J, Lecomte F (2009) Contrasting Evolutionary Pathways of Anadromy in Euteleostean Fishes. *American Fisheries Society Symposium* 69: 63–77.
- Donelson JM, Munday PL, McCormick MI, Pankhurst NW, Pankhurst PM (2010) Effects of elevated water temperature and food availability on the reproductive performance of a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series* 401: 233–243.
- Ducrocq V (1997) Survival analysis, a statistical tool for longevity data. 48th Annual Meeting of the European Association for Animal Production. Vienna, Austria, 14 p.
- Dumas J, Martyr S (2005) A new method to evaluate egg-to-fry survival in salmonids, trials with Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 68: 284-304.
- Durville P, Collet A (2001) Clove oil used as an anaesthetic with juvenil tropical marine fish. *SPC Live Reef Fish Information Bulletin* 9: 17-19.

E

- Ebner BC, Thuesen PA, Larson HK, Keith P (2011) A review of distribution, field observations and precautionary conservation requirements for sicydiine gobies in Australia. *Cybio* 35(4): 397-414.
- Ego K (1956) Life history of freshwater gobies. *In Freshwater game fish and Management research report No. Project no. 4-4-R, Department of Land and Natural Ressources, Honolulu, p. 1-23.*
- Elfman M, Limburg KE, Kristiansson P, Svedäng H, Westin L, Wickström H, Malmqvist K, Pallon J (2000). Complex life histories of fishes revealed through natural information storage devices: case studies of diadromous events as recorded by otoliths. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research: Beam Interactions with Materials and Atoms B* 161–163, 877–881.
- Ellien C, Valade P, Bosmans J, Taillebois L, Teichert N, Keith P (2011) Influence of a salinity gradient on the acquisition of marine characters for *Sicyopterus lagocephalus* larvae. *Cybio* 35(4): 381-390.
- Engler R, Guisan A, Rechsteiner L (2004) An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* 41: 263–274.
- Erdman DS (1961) Notes on the biology of the Gobiid fish *Sicydium plumieri* in Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 11: 448-456.
- Erickson DL, Hightower JE, Grossman GD (1985) The relative gonadal index: an alternative index for quantification of reproductive condition. *Comparative*

Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology 81: 117–120.

F

- Fernández-Álamo MA, Färber-Lorda J (2006) Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69: 318–359.
- Feunteun E (2002) Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): an impossible bargain. *Ecological Engineering* 18: 575–591.
- Feunteun E, Laffaille P, Robinet T, Briand C, Baisez A, Ollivier J-M., Acou A (2003) A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels: toward a general theory. *In* *Eel Biology*. Springer Verlag, Tokyo, p. 191–213.
- Fièvet E, Dolédec S, Lim P (2001) Distribution of migratory fishes and shrimps along multivariate gradients in tropical island streams. *Journal of Fish Biology* 59: 390–402.
- Filipe AF, Cowx IG, Collares-pereira MJ (2002) Spatial modelling of freshwater fish in semi-arid river systems: a tool for conservation. *River Research and Applications* 18: 123–136.
- Fitzsimons JM, Nishimoto RT, Yuen AR (1993) Courtship and behavior in the native Hawaiian stream goby, *Sicyopterus stimpsoni*. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 4: 1–10.
- Fitzsimons JM, Parham JE, Nishimoto RT (2002) Similarities in behavioural ecology among amphidromous and catadromous fishes on the oceanic islands of Hawai'i and Guam. *Environmental Biology of Fishes* 65: 123–129.
- Fitzsimons JM, McRae MG, Schoenfuss HL, Nishimoto RT (2003) Gardening behavior in the amphidromous Hawaiian fish *Sicyopterus stimpsoni* (Osteichthyes: Gobiidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 14: 185–191.
- Fontes J, Santosa RS, Afonso P, Caselle JE (2011) Larval growth, size, stage duration and recruitment success of a temperate reef fish. *Journal of Sea Research* 65(1): 1–7.
- Forsgren E, Kvarnemo C, Lindström K (1996) Mode of sexual selection determined by resource abundance in two sand goby populations. *Evolution* 50: 646–654.

G

- Ganias K (2008) Ephemeral spawning aggregations in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus*: a comparison with other multiple-spawning clupeoids. *Marine Biology* 155: 293–301.
- Ganias K (2012) Thirty years of using the postovulatory follicles method: Overview, problems and alternatives. *Fisheries Research* 117–118: 63–74.
- Ganias K, Somarakis S, Machias A, Theodorou AJ (2003) Evaluation of spawning frequency in a Mediterranean sardine population (*Sardina pilchardus sardina*). *Marine Biology* 142(6): 1169–1179.
- Ganias K, Somarakis S, Machias A, Theodorou A (2004) Pattern of oocyte development and batch fecundity in the Mediterranean sardine. *Fisheries Research* 67(1): 13–23.
- Ganias K, Nunes C, Somarakis S (2007) Degeneration of postovulatory follicles in the Iberian sardine *Sardina pilchardus*: structural changes and factors affecting resorption. *Fishery Bulletin* 105: 131–139.

- Ganias K, Rakka M, Vavalidis T, Nunes C (2010) Measuring batch fecundity using automated particle counting. *Fisheries Research* 106: 570–574.
- Ganias K, Nunes C, Vavalidis T, Rakka M, Stratoudakis Y (2011) Estimating Oocyte Growth Rate and Its Potential Relationship to Spawning Frequency *in* Teleosts with Indeterminate Fecundity, *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* 3(1): 119-126.
- Gagliano M, McCormick (2007). Compensating in the wild: is flexible growth the key to early juvenile survival? *Oikos* 116: 111-120.
- Garland RD, Tiffan KF, Rondorf DW, Clark LO (2002) Comparison of subyearling fall chinook salmon's use of riprap revetments and unaltered habitats in Lake Wallula of the Columbia River. *North American Journal of Fisheries Management* 22: 1283–1289.
- Garvey JE, Herra TP, Leggett WC (2002) Protracted reproduction in sunfish: the temporal dimension in fish recruitment revisited. *Ecological Applications* 1: 194–205.
- Gaudin P (2001a) Utilisation de l'habitat par les poissons d'eau courante. Habilitation à Diriger des Recherches. Université Cl. Bernard – Lyon 1, France, 73 p.
- Gaudin P (2001b) Habitat shifts in juvenile riverine fish. *Archiv für Hydrobiologie* 135(2-4): 393-408.
- Geist DR, Dauble DD (1998) Redd Site Selection and Spawning Habitat Use by Fall Chinook Salmon: The Importance of Geomorphic Features in Large Rivers. *Environmental Management* 22(5): 655–669.
- Geist DR, Jones J, Murray CJ, Dauble DD (2000) Suitability criteria analyzed at the spatial scale of redd clusters improved estimates of fall Chinook salmon spawning habitat use in the Hanford Reach, Columbia River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 1636–1646.
- Gordo LS, Costa A, Abaunza P, Lucio P, Eltink ATGW, Figueiredo I (2008) Determinate versus indeterminate fecundity in horse mackerel. *Fisheries Research* 89(2): 181–185.
- Graham NAJ, Chabanet P, Evans RD, Jennings S, Letourneur Y, Aaron MacNeil M, McClanahan TR, Öhman MC, Polunin NVC, Wilson SK (2011). Extinction vulnerability of coral reef fishes. *Ecology Letters* 14: 341–348.
- Green BS, Fisher R (2004) Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 299(1): 115–132.
- Grorud-Colvert K, Sponaugle S (2006) Influence of condition on behavior and survival potential of a newly settled coral reef fish, the bluehead wrasse *Thalassoma bifasciatum*. *Marine Ecology Progress Series* 327: 279–288.
- Gross MR (1987) Evolution of diadromy in fishes. *In* Common strategies of anadromous and catadromous fishes. Editors MJ Dadswell, RJ Klauda, CMMoffitt, RLSaunders. American Fisheries Society, Symposium 1, Bethesda, Maryland. p. 14–24.
- Gross MR, Coleman RM, McDowall RM (1988) Aquatic productivity and the evolution of Diadromous fish migration. *Science* 239: 1291–1293.
- Guisan A, Edwards TC, Hastie T (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modeling* 157: 89–100.

H

- Ha P, Kinzie III RA (1996) Reproductive biology of *Awaous guamensis*, an amphidromous Hawaiian goby. *Environmental Biology of Fishes* 48: 383–396.
- Halden NM, Mejia, SR, Babaluk JA, Reist JD, Kristofferson, AH, Campbell JL, Teesdale WJ (2000). Oscillatory zinc distribution in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) otoliths: the result of biology or environment? *Fisheries Research* 46: 289–298.
- Hamilton SL (2008) Larval history influences post-metamorphic condition in a coral-reef fish. *Oecologia* 158(3): 449-461.
- Hamner WM, Hauri IR (1981) Effects of island mass: water Flow and plankton pattern around a reef in the Great Barrier Reef lagoon, Australia. *Limnology and Oceanography* 26: 1084–1102
- Haslob H, Kraus G, Saborido-Rey F (2012) The dynamics of postovulatory follicle degeneration and oocyte growth in Baltic sprat. *Journal of Sea Research* 67(1): 27–33.
- Hedger RD, Dodson JJ, Bergeron NE, Caron DF (2005) Habitat selection by juvenile Atlantic salmon: the interaction between physical habitat and abundance. *Journal of Fish Biology* 67: 1054–1071.
- Helfman GS, Collette BB, Facey DE (1997) *The Diversity of Fishes*. Blackwell Science, 512 p.
- Hénaff F (2008) Etude de l'âge au recrutement et approche des stratégies de reproduction et de dispersion larvaire des cabots bouches-rondes, *Sicyopterus lagocephalus* et *Cotylopus acutipinnis*, poissons amphidromes des rivières de la Réunion. Master thesis, University of Western Britany, 27 p.
- Heyward AJ, Negri AP (2010) Plasticity of larval pre-competency in response to temperature: observations on multiple broadcast spawning coral species. *Coral Reefs* 29: 631–636.
- Hicks A (2012) Facultative amphidromy in galaxiids and bullies: the science, ecology and management implications. PhD thesis. University of Otago, Dunedin.
- Hilge V (1977) On the determination of the stage of gonad ripeness in female bony fishes. *Sonderdruck aus Bd. 25*: 149-155.
- Hinch SG, Cooke SJ, Healey MC, Farrel AP (2006) Behavioural physiology of fish migrations : Salmon as a model approach. *In Behaviour and Physiology of fish*. Saloman KA, Wilson RW, Balshine S. Academic Press, p. 240-285.
- Hoareau T (2005) Dynamique structurale des populations de bichiques (*Sicyopterus lagocephalus*), Gobiidae amphidromes des rivières de La Réunion. Thèse de doctorat, Université de La Réunion, France.
- Hoareau T, Lecomte-Finiger R, Grondin HP, Conand C, Berrebi P (2007a) Oceanic larval life of La Réunion “bichiques”, amphidromous gobiid post-larvae. *Marine Ecology Progress Series* 333:303–308.
- Hoareau T, Bosc P, Valade P, Berrebi P (2007b). Gene flow and genetic structure of *Sicyopterus lagocephalus* in the south-western Indian Ocean, assessed by intron-length polymorphism. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 349: 223-234.
- Hoareau T, Barbisan F, Buboïs S, Zane L, Berrebi P (2009) Polymorphic microsatellite loci in the widespread amphidromous goby *Sicyopterus lagocephalus* and cross-genus amplification among sicydiinae. *Molecular Ecology Resources* 9: 607-609.

- Hobson KA, Smith RJF, Sorensen P (2007) Applications of stable isotope analysis to tracing nutrient sources to Hawaiian gobioid fishes and other stream organisms. Editors, NL Evenhuis, JM Fitzsimons. Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies 3:99–111.
- Hoey AS, McCormick M (2004) Selective predation for low body condition at the larval-juvenile transition of a coral reef fish. *Oecologia* 139(1): 23-29.
- Hunter JR, Goldberg SR (1980) Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin* 77: 641–652.
- Hunter JR, Macewicz BJ (1985) Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In Lasker R (ed) An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Technical Report NMFS 36: 79–93.
- Hunter JR, Macewicz, BJ, Lo NCH, Kimbrell CA (1992). Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole, *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fishery Bulletin U.S.* 90: 101–128.

I

- Iguchi K (2007) Limitations of Early Seaward Migration Success in Amphidromous Fishes. In *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Edited by NL Evenhuis & JM Fitzsimons. Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies 3: 75–85.
- Iguchi K, Mizuno N (1999) Early starvation limits survival in amphidromous fishes. *Journal of Fish Biology* 54: 705–712.
- Iida M, Watanabe S, Shinoda A, Tsukamoto K (2008) Recruitment of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* to the estuary of the Ota River, Wakayama, Japan. *Environmental Biology of fishes* 83(3): 331-341.
- Iida M, Watanabe S, Yamada Y, Lord C, Keith P, Tsukamoto K (2010) Survival and behavioral characteristics of the amphidromous goby larvae of *Sicyopterus japonicus* (Tanaka, 1909) during their downstream migration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 383: 17-22.
- Iida M, Watanabe S, Tsukamoto K (2011) Reproductive biology of an amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* (Gobiidae: Sicydiinae). *Cybium* 35(4): 329-336.
- Iida M, Watanabe S, Tsukamoto K (2012) Riverine life history of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* (Gobiidae: Sicydiinae) in the Ota River, Wakayama, Japan. *Environmental Biology of Fishes*. (in press).
- Ito S, Yanagisawa Y (2000) Mate choice and cannibalism in a natural population of a stream goby, *Rhinogobius sp.* *Ichthyological Research* 47: 51–58.

J

- James A, Pitchford JW, Brindley J (2003) The relationship between plankton blooms, the hatching of fish larvae, and recruitment. *Ecological Modelling* 160(1–2): 77–90.
- Jenkins GP, King D (2006) Variation in larval growth can predict the recruitment of a temperate, seagrass-associated fish. *Oecologia* 147(4): 641-649.
- Jenkins AP, Jupiter SD, Qauqau I, Atherton J (2009) The importance of ecosystem-based management for conserving aquatic migratory pathways on tropical high islands: a

case study from Fiji. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 20(2): 224-238.

Jonsson B, Jonsson N (1993) Partial migration : niche shift versus sexual maturation in fishes. Rev. Reviews in Fish Biology and Fisheries 3: 348-365.

Jørgensen C, Dunlop ES, Frugård Opdal A, Fiksen Ø (2008) The evolution of spawning migrations: state dependence and fishing-inducing changes. Ecology 89: 3436-3448.

K

Kamler E (1992) Early life history of fish. An energetic approach. Chapman et Hall, London, 267 p.

Keith P (2003) Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. Journal of Fish Biology 63: 831-847.

Keith P, Vignieux E, Bosc P (1999) Atlas des poissons et crustacés d'eau douce de la Réunion. Patrimoines naturels. MNHN. Paris, 136 p.

Keith P, Galewski T, Cattaneo-Berrebi G, Hoareau T, Berrebi P (2005a) Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobioidi) and phylogeography of the genus *Sicyopterus* in the Indo-Pacific area inferred from mitochondrial cytochrome b gene. Molecular Phylogenetics and Evolution 37: 721-732.

Keith P, Hoareau T, Bosc P (2005b) A new species of freshwater goby (Pisces: Teleostei: Gobioidi) from Mayotte island (Comoros) and comments about the genus *Cotylopus* endemic to Indian Ocean. Journal of Natural History 39: 1395-1405.

Keith P, Marquet G, Bosc P, Valade P, Vigneux E (2006) Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce des Comores, Mascareignes et Seychelles. MNHN. Paris, 250 p.

Keith P, Hoareau TB, Lord C, Ah-Yane O, Gimonneau G, Robinet T, Valade P (2008) Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei : Gobiidae : Sicydiinae). Marine and Freshwater Research 59: 876-889.

Keith P, Lord C, Lorion J, Watanabe S, Tsukamoto K, Coulouret A, Dettai A (2011) Phylogeny and biogeography of *Sicydiinae* (Teleostei: Gobiidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. Marine Biology 158(2): 311-326.

Kingsolver JG, Pfennig DW, Servedio MR (2002) Migration, local adaptation and the evolution of plasticity. Trends in Ecology & Evolution 17(12): 540-541.

Kinzie III RA (1993) Reproductive biology of an endemic, amphidromous goby *Lentipes concolor* in Hawaiian streams. Environmental Biology of Fishes 37: 257-268.

Klibansky N, Juanes F (2008) Procedures for efficiently producing high-quality fecundity data on a small budget. Fisheries Research 89: 84-89.

Kondolf GM (2000) Assessing salmonid spawning gravel quality. Transactions of the American Fisheries Society 129: 262-281.

Kristiansen T, Drinkwater KF, Lough RG, Sundby S (2011) Recruitment Variability in North Atlantic Cod and Match-Mismatch Dynamics. PLoS ONE 6(3): e17456.

Kroon, FJ, De Graaf M, Liley NR (2000) Social organisation and competition for refuges and nest sites in *Coryphopterus nicholsii* (Gobiidae), a temperate protogynous reef fish. Environmental Biology of Fishes 57: 401-411.

- Kuroki M, Aoyama J, Miller MJ, Wouthuyzen S, Arai T, Tsukamoto K (2006) Contrasting patterns of growth and migration of tropical anguillid leptocephali in the western Pacific and Indonesian Seas. *Marine ecology. Progress series* 309: 233-246.
- Kuroki M, Kawai M, Jónsson B, Aoyama J, Miller MJ, Noakes DLG, Tsukamoto K (2008) Inshore migration and otolith microstructure/microchemistry of anguillid glass eels recruited to Iceland. *Environmental Biology of Fishes* 83(3): 309-325.

L

- Labonne J, Allouche S, Gaudin P (2003) Use of a generalized linear model to test habitat preferences: the example of *Zingel asper* an endemic endangered percid of the River Rhône. *Freshwater Biology* 48: 687-697.
- Labonne J, Augery M, Parade M, Brinkert S, Prevost P, Héland M, Beall E (2009) Female preference for male body size in brown trout, *Salmo trutta*: is big still fashionable? *Animal Behaviour* 77:129-137.
- Lamouroux N (1997) *Hydraulique statistique et prédiction de caractéristiques du peuplement piscicole: modèles pour l'écosystème fluvial*. Thèse de doctorat. Université Cl. Bernard - Lyon 1.
- Lamouroux N, Capra H, Pouilly M (1998) Predicting habitat suitability for fish : linking statistical hydraulic models with multivariate habitat models. *Regulated Rivers: Research and Management* 14: 1-11.
- Lamouroux N, Olivier JM, Persat H, Pouilly M, Souchon Y, Statzner B (1999) Predicting community characteristics from habitat conditions: fluvial fish and hydraulics. *Freshwater Biology* 42: 275-299.
- Lasker R (1985) An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Technical Report NMFS36.
- Lasne E, Laffaille P (2008) Analysis of distribution patterns of yellow European eels in the Loire catchment using logistic models based on presence-absence of different size-classes. *Ecology of Freshwater Fish* 17: 30-37.
- Laws EA, Falkowski PG, Smith Jr. WO, Ducklow H, McCarthy JJ (2000) Temperature effects on export production in the open ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 14(4): 1231-1246.
- Lecomte-Finiger R (1999) L'otolithe: La "boîte noire" des Téléostéens. *Annales de Biologie* 38: 107-122.
- Leggett WC, Deblois E (1994) Recruitment in marine fishes is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages. *Netherlands Journal of Sea Research* 32(2): 119-134.
- Lehtonen H, Lappalainen J, Kervinen J, Fontell E (2006) Spatial distribution of spawning sites of pikeperch [*Sander lucioperca* (L.)] in a highly eutrophic clay-turbid lake – implications for management. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 540-542.
- Leray M, Beldade R, Holbrook SJ, Schmitt RJ, Planes S, Bernardi G (2010) Allopatric divergence and speciation in coral reef fish: the three-spot *dascyllus*, *Dascyllus trimaculatus*, species complex. *Evolution* 64-5: 1218-1230.
- Lindstrom DP, Brown CL (1994) Early development and biology of the amphidromous Hawaiian stream goby *Lentipes concolor*. *Proceedings of the Fourth Indo-Pacific Fish*

- Conference, Systematics and Evolution of Indo-Pacific Fishes, Bangkok, Thailand, p. 397–409.
- Lindström K, St. Mary CM, Pampoulie C (2006) Sexual selection for male parental care in the sand goby, *Pomatoschistus minutes*. Behavioral Ecology and Sociobiology 60: 46–51.
- Lissaker M, Kvarnemo C (2006) Ventilation or nest defense – parental care trade-offs in a fish with male care. Behavioral Ecology and Sociobiology 60: 864–873.
- Lo-Yat A, Simpson SD, Meekan M, Lecchini D, Martinez E, Galzin R (2011), Extreme climatic events reduce ocean productivity and larval supply in a tropical reef ecosystem. Global Change Biology, 17: 1695–1702.
- Lord C (2009) Amphidromie, endémisme et dispersion: traits d’histoire de vie et histoire évolutive du genre *Sicyopterus* (Teleostei : Gobioidi : Sicydiinae). Thèse de doctorat. Museum National d’Histoire Naturelle, Paris, France.
- Lord C, Keith P (2006) Threatened fishes of the world: *Protogobius attiti* Watson & Pöllabauer 1998 (Rhyacichthyidae). Environmental Biology of Fishes 77: 101-102.
- Lord C, Keith P (2008) Threatened fishes of the world. *Sicyopterus sarasini* Weber & Beaufort, 1915 (Gobiidae). Environmental Biology of Fishes 83: 169-170.
- Lord C, Keith P (2009) Tropical freshwater gobies: Amphidromy as a life cycle. In The Biology of Gobies. Editors, RA Patzner, JL Van Tassell, M Kovacic, BG Kapoor. Science Publishers Inc, p. 243–277.
- Lord C, Brun C, Hautecoeur M, Keith P (2009) Insights on endemism: comparison of the duration of the marine larval phase estimated by otolith microstructural analysis of three amphidromous *Sicyopterus* species (Gobioidi: Sicydiinae) from Vanuatu and New Caledonia. Ecology of Freshwater Fish 19(1): 26–38.
- Lord C, Brun C, Hautecoeur M, Keith P (2010) Comparison of the duration of the marine larval phase estimated by otolith microstructural analysis of three amphidromous *Sicyopterus* species (Gobiidae: Sicydiinae) from Vanuatu and New Caledonia: insights on endemism. Ecology of freshwater fish 19: 26-38.
- Lord C, Tabouret H, Claverie F, Pécheyran C, Keith P (2011) Femtosecond laser ablation ICP-MS measurement of otolith Sr:Ca and Ba:Ca composition reveal differential use of freshwater habitats for three amphidromous *Sicyopterus* (Teleostei: Gobioidi: Sicydiinae) species. Journal of Fish Biology 79(5): 1304-21.
- Lord C, Morat F, Lecomte-Finiger R, Keith P (2012) Otolith shape analysis for three *Sicyopterus* (Teleostei: Gobioidi: Sicydiinae) species from New Caledonia and Vanuatu. Environmental Biology of Fishes 93(2): 209-222.
- Lord C, Lorion J, Dettai A, Watanabe S, Tsukamoto K, Cruaud C, Keith P (*in press*) Phylogeography of three amphidromous *Sicyopterus* species (Teleostei: Gobioidi: Sicydiinae): extensive genetic connectivity with breaks identified at biogeographical barriers. Marine ecology progress series.
- Louhi P, Maki-Petays A, Erkinaro J (2008) Spawning habitat of Atlantic salmon and brown trout: general criteria and intragravel factors. River Research and Applications 24: 330-339.
- Lowerre-Barbieri SK, Henderson N, Llopiz J, Walters S, Bickford J, Muller R (2009) Defining a spawning population (*Cynoscion nebulosus*) over temporal, spatial, and demographic scales. Marine Ecology Progress Series 394: 231–245.

- Lowerre-Barbieri CK, Ganas K, Saborido-Rey F, Murua H, Hunter JR (2011) Reproductive Timing in Marine Fishes: Variability, Temporal Scales, and Methods. *Marine and Coastal Fisheries* 3(1): 71-91.
- Lütolf M, Kienast F, Guisan A (2006) The ghost of past species occurrence: improving species distribution models for presence-only data. *Journal of applied ecology* 43: 802-815.

M

- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 224 p.
- Maeda K, Yamasaki N, Tachihara K (2007) Size and age at recruitment and spawning season of sleeper, genus *Eleotris* (Teleostei: Eleotridae). *Raffles Bulletin of Zoology Supplement* 14: 199-207.
- Manacop PR (1953) The life history and habits of the goby, *Sicyopterus extraneus Herre* (Anga) Gobiidae with an account of the goby fry fishery of Cagayan River, Oriental Misamis. *Philippine Journal of Fisheries* 2: 1-60.
- Malavoi JR (1989) Typology of flow features or morphodynamic units in high energy streams. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 315: 189-210.
- Malavoi JR, Souchon Y (2002) Description standardisée des principaux faciès d'écoulement observables en rivière : clé de détermination qualitative et mesures physiques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 365/366: 357-372.
- Manel S, Williams HC, Ormerod SJ. (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Applied Ecology* 38: 921-931.
- Martínez-capel F, García de jalón D, Werenitzky D, Baeza D, Rodilla-alamá M (2009) Microhabitat use by three endemic Iberian cyprinids in Mediterranean rivers (Tagus River Basin, Spain). *Fisheries Management and Ecology* 16: 52-60.
- Maruyama A, Rusuwa B, Yuma M (2003) Interpopulational egg-size variation of a landlocked *Rhinogobius* goby related to the risk of larval starvation. *Environmental Biology of Fishes* 67: 223-230.
- Mazzoldi C, Rasotto MB (2002) Alternative male mating tactics in *Gobius niger*. *Journal of Fish Biology* 61: 157-172.
- McCormick MI, Molony BW (1995) Influence of water temperature during the larval stage on size, age and body condition of a tropical reef fish at settlement. *Marine Ecology Progress Series* 118: 59-68.
- McDowall RM (1988) *Diadromy in fishes: migration between freshwater and marine environments*. Groom Helm, London, 308 p.
- McDowall RM (1992) Diadromy: origins and definitions of terminology. *Copeia* 1992(1): 248-251.
- McDowall RM (1995) Seasonal pulses in migrations of New Zealand diadromous fish and the potential impacts of river mouth closure. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 29: 517-526.
- McDowall RM (1996) Diadromy and the assembly and restoration of riverine fish communities: A downstream view. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences/Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques* 53(Suppl. 1): 219-236.

- McDowall RM (1997) The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in fish biology and fisheries* 7(4): 443-462.
- McDowall RM (1998) Fighting the flow: downstream-upstream linkages in the ecology of diadromous fish faunas in West Coast New Zealand rivers. *Freshwater Biology* 40(1): 111-122.
- McDowall RM (2004) Ancestry and amphidromy in island freshwater fish faunas. *Fish and Fisheries* 5(1): 75-85.
- McDowall RM (2007) On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and fisheries* 8: 1-13.
- McDowall RM (2008) Diadromy, history and ecology: a question of scale. *Hydrobiologia* 602: 5-14.
- McDowall RM (2009) Early hatch: a strategy for safe downstream larval transport in amphidromous gobies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 19(1): 1-8.
- McDowall RM (2010) Why be amphidromous: expatrial dispersal and the place of source and sink population dynamics? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 20(1): 87-100.
- McRae MG (2007) The Potential for Source-Sink Population Dynamics in Hawaii's Amphidromous Fishes. *In Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Editors NL Evenhuis & JM Fitzsimons. Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies 3: 87-98.
- Meekan MG, Carleton JH, McKinnon AD, Flynn K, Furnas M (2003) What determines the growth of tropical reef fish larvae in the plankton: food or temperature? *Marine Ecology Progress Series* 256: 193-204.
- Metcalfe J, Geoff A, McDowall R (2002). Migration. *In Handbook of Fish biology and fisheries*. Paul JB Hart and JD Reynolds. Vol. 1, p. 175-194.
- Meunier B, Yavno S, Ahmed S, Corkum LD (2009) First documentation of spawning and nest guarding in the laboratory by the invasive fish, the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research* 35: 608-612.
- Miller TJ, Crowder LB, Rice JA, Marschall EA (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes - toward a conceptual-framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45(9): 1657-479.
- Moir HJ, Gibbins CN, Soulsby C, Youngson AF (2005) PHABSIM modeling of atlantic salmon spawning habitat in an upland stream: testing the influence of habitat suitability indices on model output. *River Research and Applications* 21: 1021-1034.
- Morales-Nin B (2000) Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fisheries Research* 46(1): 53-67.
- Morat F, Betouille S, Robert M, Thailly AF, Biagianni-Risbourg S, Lecomte-Finiger R (2008) What can otolith examination tell us about the level of perturbations of Salmonid fish from the Kerguelen Islands? *Ecology of Freshwater Fish* 17:167-627.
- Moriyama A, Yanagisawa Y, Mizuno N, Omori R (1998) Starvation of drifting goby larvae due to retention of free embryos in upstream reaches. *Environmental Biology of Fishes* 52: 321-329.
- Munday PL, Jones GP, Pratchett MS, Williams AJ (2008) Climate change and the future for coral reef fishes. *Fish and Fisheries* 9: 261-285.

- Munday PL, Donelson JM, Dixson DL, Endo GGK (2009a) Effects of ocean acidification on the early life history of a tropical marine fish. *Proceeding of the royal society B* 276: 3275-3283.
- Munday PL, Leis JM, Lough JM, Paris CB, Kingsford MJ, Berumen ML, Lambrechts J (2009b) Climate change and coral reef connectivity. *Coral Reefs* 28(2): 379-395.
- Munday PL, Dixson DL, Donelson JM, Jones GP, Pratchett MS, Devitsina GV, Døving KB (2009c) Ocean acidification impairs olfactory discrimination and homing ability of a marine fish. *Proceeding of National Academy of Sciences of United State of America* 106(6): 1848-1852.
- Munday PL, Cheal AJ, Graham NAJ, Meekan M, Pratchett MS, Sheaves M, Sweatman H, Wilson SK (2009d) Tropical coastal fish. In: *Marine Climate Change Impacts and Adaptation Report Card for Australia 2009*. National Climate Change Adaptation Research Plans Publication 05/09 . National Climate Change Adaptation Research Plans.
- Munday PL, Hernaman V, Dixson DL, Thorrold SR (2011) Effect of ocean acidification on otolith development in larvae of a tropical marine fish. *Biogeosciences* 8: 1631-1641.
- Murphy CA, Cowan JH (2007) Production, Marine Larval Retention or Dispersal, and Recruitment of Amphidromous Hawaiian Gobioids: Issues and Implications. In *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Editors NL Evenhuis & JM Fitzsimons. Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies 3: 63-74.
- Murua H, Saborido-Rey F (2003) Female reproductive strategies of commercially important fish species in the North Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 33: 23-32.
- Murua H, Kraus G, Saborido-Rey F, Witthames PR, 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.
- Murua H, Lucio P, Santurtún M, Motos L (2006) Seasonal variation in egg production and batch fecundity of European hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology* 69(5): 1304–1316.
- Myers MJ (1949) Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia* 1949: 89-97.

N

- Nelva A, Persat H, Chessel D (1979) Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichtyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. *Les Comptes Rendus de l'Académie des sciences* 289: 1295-1298.
- Neuheimer AB, Taggart CT (2007) The growing degree-day and fish size-at-age: the overlooked metric. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64(2): 375-385.
- Neuheimer AB, Taggart CT, Frank KT (2008) Size-at-age in Haddock (*Melanogrammus aeglefinus*): application of the Growing Degree-Day (GDD) Metric. Resiliency of Gadid Stocks to Fishing and Climate Change Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-08-01: 111-124.
- NOAA Coral Reef Watch. 2000, updated twice-weekly. NOAA Coral Reef Watch 50-km Satellite Virtual Station Time Series Data for Reunion Island, Jan. 1, 2006-Dec. 31,

2008. Silver Spring, Maryland, USA: NOAA Coral Reef Watch. Data set accessed 2011-04-01 at <http://coralreefwatch.noaa.gov/satellite/vs/index.html>
- Noel F (1992) Etude du cycle de reproduction de l'espèce *Sicyopterus lagocephalus* à la Réunion. Rapport ARDA, 52 p.
- Nunes C, Silva A, Soares E, Gantias K (2011) The Use of Hepatic and Somatic Indices and Histological Information to Characterize the Reproductive Dynamics of Atlantic Sardine *Sardina pilchardus* from the Portuguese Coast. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* 3(1): 127-144.

O

- O'Connor MI, Bruno JF, Gaines SD, Halpern BS, Lester SE, Kinlan BP, Weiss JM (2007) Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceeding of National Academy of Sciences of United State of America* 104 (4) 1266-1271.
- Orians GH, Wittenberger JF (1991) Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist* 137: 529-549.

P

- Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ (2002) MANUAL OF FISH SCLEROCHRONOLOGY, Vol 1. Co-édition Ifremer-IRD, Brest, France, 463 p.
- Panfili J, Tomàs J, Morales-Nin B (2009) Tropical Fish Otoliths, In: *Information for Assessment, Management and Ecology, Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries*. Editors, Green BS, Mapstone BD, Carlos G, Begg GA. Springer Science, p. 212-249.
- Pankhurst NW, Munday PL (2011). Effects of climate change on fish reproduction and early life history stages. *Marine and Freshwater Research* 62: 1015–1026.
- Pannela G (1971) Fish otoliths : daily growth layers and periodical patterns. *Science* 173: 1124-1127.
- Parker K (1980) A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass. *Fishery Bulletin* 78: 541–544.
- Pearce JL, Boyce MS (2006) Modeling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology* 43: 405-412.
- Persat H, Copp GH, (1990) Electric fishing and point abundance sampling for the ichthyology of large rivers. *In Developments in Electric Fishing*, 1st edn. I. G. Cowx (Ed.). Kluwer, Amsterdam, p. 197–209.
- Pianka (ER) 1970. On *r*- and *K*-selection. *American Naturalist* 104: 592–597.
- Piersma T, Drent J (2003) Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 228-233.
- Pinheiro J, Bates B, DebRoy S, Sarkar D and the R Development Core Team (2012). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-104.
- Plaza G, Sakaji H, Honda H, Hirota Y, Nashida K (2007) Spawning pattern and type of fecundity in relation to ovarian allometry in the round herring *Etrumeus teres*. *Marine Biology* 152: 1051–1064.

- Pouilly M (1995) Relations entre l'habitat physique et les poissons des zones à Cyprinidés rhéophiles dans trois cours d'eau du bassin Rhodanien : vers une simulation de la capacité d'accueil pour les peuplements. Thèse de doctorat. université Cl. Bernard - Lyon 1.
- Popper AN, Ramcharitar J, Campana SE (2005) Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology. *Marine and Freshwater Research* 56: 497-504.

R

- R Development Core Team, 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Radtke RL, Kinzie III RA, Folsom SD (1988) Age at recruitment of Hawaiian freshwater gobies. *Environmental Biology of Fishes* 23(3): 205-213.
- Radtke RL, Kinzie III RA (1996) Evidence of a Marine Larval Stage in Endemic Hawaiian Stream Gobies from Isolated High-Elevation Locations. *Transactions of the American Fisheries Society* 125(4): 613-619
- Radtke RL, Kinzie III RA, Shafer DJ (2001) Temporal and spatial variation in length of larval life and size at settlement of the Hawaiian amphidromous goby *Lentipes concolor*. *Journal of Fish Biology* 59: 928-938.
- Randall CJ, Szmant AM (2009) Elevated Temperature Affects Development, Survivorship, and Settlement of the Elkhorn Coral, *Acropora palmata* (Lamarck 1816). *The Biological Bulletin* 217: 269-282.
- Rankin TL, Sponaugle S (2011) Temperature Influences Selective Mortality during the Early Life Stages of a Coral Reef Fish. *PLoS ONE* 6(5): e16814.
- Raventós N, Macpherson E (2005) Effect of pelagic larval growth and size at hatching on the post-settlement survivorship in two temperate labrid fishes of the genus *Symphodus*. *Marine Ecology Progress Series* 285: 205-211.
- Rebelo H, Jones G (2010) Ground validation of presence-only modelling with rare species: a case study on *barbastelles* *Barbastella barbastellus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Applied Ecology* 47(2): 410-420.
- Réveillac E, Feunteun E, Berrebi P, Gagnaire PA, Lecomte-Finiger R, Bosc P, Robinet T (2008) *Anguilla marmorata* larval migration plasticity as revealed by otolith microstructural analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65(10): 2127-2137.
- Reznick D, Bryant MJ, Bashey F (2002) r- and K-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. *Ecology* 83: 1509-1520.
- Richarson M, Valade P, Grondin H (2008) Synthèse du Réseau Piscicole de La Réunion en 2007. Rapport ARDA, DIREN, ONEMA, Région Réunion, Département de la Réunion, 186 p.
- Robert R (1986) Climat et hydrologie à la Réunion : étude typologique, étude régionale des pluies, de l'alimentation et de l'écoulement. France, 438 p.
- Robert R (1988) Géographie de l'eau à l'île de La Réunion : Essai de distribution régionale de l'alimentation et de l'écoulement. *Annales de Géographie* 97(539): 112-116.

- Robinet T, Réveillac E, Kuroki M, Aoyama J, Tsukamoto K, Rabenevanana MW, Valade P, Gagnaire P-A, Berrebi P, Feunteun E (2008) New clues for freshwater eels (*Anguilla spp.*) migration routes to eastern Madagascar and surrounding islands. *Marine Biology* 154: 453-463.
- Roff DA (1983) An allocation model of growth and reproduction in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40(9): 1395-1404.
- Roff DA (1992) The evolution of life histories. Theory and analysis. Chapman et al., London.
- Rolls RJ (2011) The role of life-history and location of barriers to migration in the spatial distribution and conservation of fish assemblages in a coastal river system. *Biological Conservation* 144(1): 339-349.
- Rouyer T, Otterseni G, Duranti JM, Hidalgo M, Hjermann D, Persson J, Stige LC, Stenseth NC (2011) Shifting dynamic forces in fish stock fluctuations triggered by age truncation? *Global Change Biology* 17(10): 3046-3057.
- Rouyer T, Sadykov A, Ohlberger J, Stenseth NC (2012) Does increasing mortality change the response of fish populations to environmental fluctuations? *Ecology Letters* 15(7): 658-665.

S

- Schoenfuss HL, Blob RW (2007) The importance of functional morphology for fishery conservation and management: applications to Hawaiian amphidromous fishes. *In* *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Editors, NL Evenhuis & JM Fitzsimons. Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies 3: 125-141.
- Scholten M (2003) Efficiency of point abundance sampling by electro-fishing modified for short fishes. *Journal of Applied Ichthyology* 19: 265-277.
- Searcy SP, Sponaugle S (2000) Variable larval growth in a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series* 206: 213-226.
- Secor DH, Henderson-Arzapalo A, Piccoli PM (1995) Can otolith microchemistry charts patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 192: 15-33.
- Secor DH, Rooker JR (2000) Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fisheries Research* 46: 359-371.
- Sempeski P, Gaudin P (1995) Habitat selection by grayling (*Thymallus thymallus*). I. Spawning habitats. *Journal of fish biology* 47: 256-265.
- Shelton AO, Mangel M (2011) Fluctuations of fish populations and the magnifying effects of fishing. *Proceeding of National Academy of Sciences of United State of America* 108(17): 7075-7080.
- Shen KN, Tzeng WN (2002) Formation of a metamorphosis check in otoliths of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus*. *Marine Ecology Progress Series* 228: 205-211.
- Shen KN, Tzeng WN (2008) Reproductive strategy and recruitment dynamics of amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* as revealed by otolith microstructure. *Journal of Fish Biology* 73: 2497-2512.
- Shima JS, Findlay AM (2002) Pelagic larval growth rate impacts benthic settlement and survival of a temperate reef fish. *Marine Ecology Progress Series* 235: 303-309.

- Shimizu A, Uchida K, Abe SI, Udagawa M, Sato T, Katsura K (2005) Evidence of multiple spawning in wild amphidromous type ayu. *Fisheries science* 71: 1379–1381.
- Shimizu A, Uchida K, Udagawa M, Ohkubo M, Ito H, Yamamoto S, Takasawa T (2008) Multiple spawning of amphidromous type ayu *Plecoglossus altivelis* in a large river, Mogami River System. *Fisheries science* 74: 1283–1289.
- Somarakis S, Ganias K, Tserpes G, Koutsikopoulos C (2004) Ovarian allometry and the use of the gonosomatic index: a case study in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus*. *Marine Biology* 146: 181–189.
- Souchon Y (2002) L'habitat des cours d'eau dans tous ses états. Mémoire HDR. Université Cl. Bernard - Lyon 1.
- Souchon Y, Trocherie F, Fragnoud E, Lacombe C (1989) Les modèles numériques des microhabitats des poissons: application et nouveaux développements. *Revue des Sciences de l'Eau* 2: 807-830.
- Sponaugle S, Pinkard DR (2004a) Impact of variable pelagic environments on natural larval growth and recruitment of the reef fish *Thalassoma bifasciatum*. *Journal of Fish Biology* 64(1): 34–54
- Sponaugle S, Pinkard D (2004b) Lunar cyclic population replenishment of a coral reef fish: shifting patterns following oceanic events. *Marine Ecology Progress Series* 267: 267-280.
- Sponaugle S, Grorud-Colvert K (2006) Environmental variability, early life-history traits, and survival of a new coral reef fish recruits. *Integrative and comparative biology* 46(5): 623-633
- Sponaugle S, Grorud-Colvert K, Pinkard D (2006) Temperature-mediated variation in early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma bifasciatum* in the Florida Keys. *Marine Ecology Progress Series* 308: 1-15.
- Stearns SC (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. 248 p.
- Stratoudakis Y, Bernal M, Ganias K, Uriarte A (2006) The daily egg production method: recent advances, current applications and future challenges. *Fish and Fisheries* 7(1): 35–57.
- Suk HY, Choe JC (2002) The presence of eggs in the nest and the female choice in common freshwater gobies (*Rhinogobius brunneus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 211–215.

T

- Tabouret H (2009) Recherche des marqueurs d'exposition aux contaminants et fréquentation des habitats chez l'anguille *Anguilla anguilla* de l'estuaire de l'Adour : de la réponse moléculaire à la microchimie de l'otolithe. Thèse de doctorat. Université de Pau et des Pays de l'Adour, Pau, France, 318 p.
- Taillebois L, Keith P, Valade P, Torres P, Baloché S, Dufour S, Rousseau K (2011) Involvement of thyroid hormones in the control of larval metamorphosis in *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobioidae) at the time of river recruitment. *General and Comparative Endocrinology* 173: 281–288.
- Taillebois L, Maeda K, Vigne S, Keith P (2012) Pelagic larval duration of three amphidromous Sicydiinae gobies (Teleostei: Gobioidae) including widespread and endemic species. *Ecology of Freshwater Fish (in press)*. doi: 10.1111/j.1600-0633.2012.00575.x

- Takahashi D (2008) Life-history variation in relation to nest size abundance in male of freshwater goby *Tridentiger brevispinis*. *Ecology of Freshwater Fish* 17: 71–77.
- Takahashi D, Yanagisawa Y (1999) Breeding ecology of an amphidromous goby of the genus *Rhinogobius*. *Ichthyological Research* 46: 185–191.
- Takahashi D, Kohda M, Yanagisawa Y (2001) Male–male competition for large nests as a determinant of male mating success in a Japanese stream goby, *Rhinogobius* sp. DA. *Ichthyological Research* 48: 91–95.
- Takahashi D, Kohda M (2002) Female Preference for Nest Size in the Stream Goby *Rhinogobius* sp. DA. *Zoological science* 19: 1241–1244.
- Takahashi D, Kohda M (2004) Courtship in fast water current by a male of stream goby (*Rhinogobius brunneus*) communicates the parental quality honestly. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55: 431–438.
- Takahashi D, Asada H, Takeyama T, Takahata M, Katoh R, Awata S, Kohda M (2004) Why egg-caring males of Isaza (*Gymnogobius isaza*, Gobiidae) refuse additional females: preliminary field observations. *Journal of Ethology* 22: 153–159.
- Tamada K (2005) Egg and clutch sizes of a goby *Rhinogobius giurinus* in the Aizu River, Kii Peninsula, Japan. *Ichthyological Research* 52: 392–395.
- Tamada K (2008) Estimate of mating pattern of a paternal nest brooder goby of *Rhinogobius*, using egg density in the nest. *Ichthyological Research* 55: 191–197.
- Tamada K (2009) Variations in clutch and egg sizes in the amphidromous goby *Rhinogobius* sp. CB along a river course and within a spawning season. *Ichthyological Research* 56(1): 69–75.
- Tamada K (2011) River bed features affect the riverine distribution of two amphidromous *Rhinogobius* species. *Ecology of Freshwater Fish* 20: 23–32.
- Tamada K, Iwata K (2005) Intra-specific variations of egg size, clutch size and larval survival related to maternal size in amphidromous *Rhinogobius* goby. *Environmental Biology of Fishes* 73: 379–389.
- Taylor RG, Grier HJ, Whittington JA (1998) Spawning rhythms of common snook in Florida. *Journal of Fish Biology* 53(3): 502–520.
- Teichert N, Richarson M, Valade P, Gaudin P (2012) Reproduction and marine life history of an endemic amphidromous gobiid fish of Reunion Island. *Aquatic Biology* 15: 225–236.
- Teletchea F, Fostier A, Le Bail P-Y, Jalabert B, Gardeur J-N, Fontaine P (2007) STOREFISH: a new database dedicated to the reproduction of temperate freshwater teleost fishes. *Cybium* 31: 237–245.
- Teletchea F, Fostier A, Kamler E, Gardeur JN, Le Bail PY, Jalabert B, Fontaine P (2009) Comparative analysis of reproductive traits in 65 freshwater fish species: application to the domestication of new fish species. *Reviews in fish biology and fisheries* 19(4): 403–430.
- Teletchea F, Fontaine P (2010) Comparison of early life-stage strategies in temperate freshwater fish species: trade-offs are directed towards first feeding of larvae in spring and early summer. *Journal of Fish Biology* 77(1): 257–278.
- Thorrold SR, Swearer SE (2009) Otolith Chemistry, *in* Information for Assessment, Management and Ecology, Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries. Eds: Green BS, Mapstone BD, Carlos G, Begg GA. Springer Science, p. 212–249.

- Todd ES (1975) Vertical movements and development of the prolarvae of the eleotrid fish *Dormitator latifrons*. *Copeia* 1975: 564–568
- Tracey SR, Lyle JM, Duhamel G (2006) Application of elliptical Fourier analysis of otolith from as a tool for stock identification. *Fisheries Research* 77:138-147.
- Tracey SR, Hartmann K, Hobday AJ (2012) The effect of dispersal and temperature on the early life history of a temperate marine fish. *Fisheries Oceanography* 21(5): 336–347.
- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. *In* Sexual selection and the descent of man (Ed. by Campbell, B. G.), Aldline, Chicago, p. 136-179.
- Trudgill DL, Honek A, Li D, Van Straalen NM (2005) Thermal time – concepts and utility. *Annals of Applied Biology* 146: 1–14.
- Tzeng WN (1996). Effects of salinity and ontogenic movements on strontium:calcium ratios in the otoliths of Japanese eel, *Anguilla japonica* Temmiinck and Schlegel. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 199: 111-122.
- Tzeng WN, Severin KP, Wickström H (1997) Use of otolith microchemistry to investigate the environmental history of the European eel *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* 149:73-81

V

- Valade P (2001) Etude de la biologie de la reproduction et des premiers stades larvaires du bouche-ronde (*Sicyopterus lagocephalus* et *Cotylopus acutipinnis*) à l'île de La Réunion, en vue de la conception d'aménagements et de mesures de gestion favorisant le franchissement des ouvrages de captage d'eau par les larves lors de la migration d'avalaison. Rapport ARDA – Département de La Réunion, Université de Montpellier II.
- Valade P, Lord C, Grondin H, Bosc P, Taillebois L, Iida M, Tsukamoto K, Keith P (2009) Early life history and description of larval stages of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Gobioidei: Sicydiinae). *Cybium* 33(4): 309–319.
- Van De Wolfshaar KE, Ruizeveld De Winter AC, Straatsma MW, Van Den Brink NGM, De Leeuw JJ (2010) Estimating spawning habitat availability in flooded areas of the river waal. the Netherlands. *River Research and Applications* 26(4): 487-498.
- Van Liefferinge C, Seeuws P, Meire P, Verheyen RF (2005) Microhabitat use and preferences of the endangered *Cottus gobio* in the River Voer, Belgium. *Journal of Fish Biology* 67: 897–909.
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern applied statistics with S*. Fourth edition, 495 p.
- Via S, Gomulkiewicz R, De Jong G, Scheiner SM, Schlichting CD, Van Tienderen PH (1995) Adaptive phenotypic plasticity : consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 212–217.
- Victor BC (1986) Delayed Metamorphosis with Reduced Larval Growth in a Coral Reef Fish (*Thalassoma bifasciatum*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1208-1213.
- Victor BC, Wellington GM (2000) Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 205: 241-248.
- Vigliola L, Meekan MG (2002) Size at hatching and planktonic growth determine post-settlement survivorship of a coral reef fish. *Oecologia* 31(1): 89-93.

- Vigliola L, Meekan MG (2009) The back-calculation of fish growth from otoliths. *In* Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology, Vol. 11. Editors, Green S, Mapstone BD, Carlos G, Begg GA. Springer Dordrecht, New York, p. 174-208.
- Vlach P, Dušek J, Švátora M, Moravec P (2005) Fish assemblage structure, habitat and microhabitat preference of five fish species in a small stream. *Folia Zoologica* 54(4): 421–431.
- Voegtle B, Larinier M, Bosc P (2002) Etude sur les capacités de franchissement des cabot bouche-rondes (*Sicyopterus lagocephalus*, Pallas, 1770) en vue de la conception dispositifs adaptés aux prises d'eau du transfert Salazie (île de la Réunion). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 364: 109–120.
- Von Bartheld CS (2002) Counting particles in tissue sections: Choices of methods and importance of calibration to minimize biases. *Histology and histopathology* 17: 639-648.

W

- Warner RR (1997) Evolutionary ecology: how to reconcile pelagic dispersal with local adaptation. *Coral Reefs* 16: 115–120.
- Wasson JG, Malavoi JR, Maridet L, Souchon Y, Paulin L (1998) Impacts écologiques de la chenalisation des rivières. CEMAGREF, France, 160 p.
- Watson RE, Marquet G, Pöllabauer C (2000) New Caledonia Fish Species of the genus *Sicyopterus* (Teleostei: Gobiodei: Sicydiinae). *Journal of Ichthyology and aquatic biology* 4: 5-34
- Watson RE (1995) Review of the freshwater goby genus *Cotylopus* (Pisces, Teleostei, Gobiidae, Sicydiinae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 6(1): 61-70.
- Wedell N, Gage MJG, Parker GA (2002) Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology & Evolution* 17 (7): 313–320.
- Whiteman EA, Côté IM (2004) Individual differences in microhabitat use in a Caribbean cleaning goby: a buffer effect in a marine species? *Journal of Animal Ecology* 73:831–840.
- West G (1990) Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 41(2): 199 – 222.
- Winemiller KO (1989) Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81: 225–241.
- Winemiller KO (1992) Life-History Strategies and the Effectiveness of Sexual Selection. *Oikos* 63(2): 318-327.
- Winemiller KO (1995) Fish ecology. *In* Encyclopedia of environmental biology. Vol. 2. Edited by WA Nierenberg. Academic Press, San Diego, p. 49–65.
- Winemiller KO (2005) Life history strategies, population regulation, and their implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62(4): 872–885.
- Winemiller KO, Rose KA (1992) Patterns of life-history diversification in north American fishes: implication for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196-2217.

- Wootton RJ, Fletcher DA (2009) Effect of spawning number and ration on reproductive performance of the batch-spawning three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Journal of Fish Biology* 75(3): 618–629.
- Wright PJ, Trippel EA (2009) Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: consequences for reproductive success. *Fish and Fisheries* 10(3): 283–304.
- Wright PJ, Gibb FM (2005) Selection for birth date in North Sea haddock and its relation to maternal age. *Journal of Animal Ecology* 74(2): 303–312.

Y

- Yamada T, Aokia I, Mitani I (1998) Spawning time, spawning frequency and fecundity of Japanese chub mackerel, *Scomber japonicus* in the waters around the Izu Islands, Japan. *Fisheries Research* 38(1): 83–89.
- Yamasaki N, Tachihara K (2006) Reproductive biology and morphology of eggs and larvae of *Stiphodon percnopterygionus* (Gobiidae: Sicydiinae) collected from Okinawa Island. *Ichthyological Research* 53: 13–18.
- Yamasaki N, Tachihara K (2007) Eggs and larvae of *Awaous melanocephalus* (Teleostei: Gobiidae). *Ichthyological Research* 54: 89–91.
- Yamasaki N, Kondo M, Maeda K, Tachihara K (2011) Reproductive biology of three amphidromous gobies, *Sicyopterus japonicus*, *Awaous melanocephalus*, *Stenogobius sp.*, on Okinawa Island. *Cybium* 35(4): 345–359.
- Yoneda M, Tokimura M, Fujita H, Takeshita N, Takeshita K, Matsuyama M, Matsuura S (1998) Reproductive cycle and sexual maturity of the anglerfish *Lophiomus setigerus* in the East China Sea with a note on specialized spermatogenesis. *Journal of Fish Biology* 53: 164–178.
- Yokoi K, Hosoya K (2005) Early development of the endangered freshwater goby, *Rhinogobius sp.* B1 (Gobiidae). *Ichthyological Research* 53: 160–165.
- Yuma M, Maruyama A, Rusuwa B (2000) Behavior and distribution of upstream migrating juvenile *Rhinogobius sp.* (the orange form). *Ichthyological Research* 47(4): 379–384.

Z

- Zaniewski AE, Lehmann A, McC Overton J (2002) Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modeling* 157: 261–280.

ANNEXES

ANNEXE A

Réductions de déviance associées aux variables environnementales pour les analyses GLMs des deux stades de développement de *Sicyopterus lagocephalus* (SIC) et *Cotylopus acutipinnis* (COA). Les variables testées sont : la rivière (effet aléatoire : r(rivière)), la présence de l'autre espèces/stade (a : adulte, j : juvéniles), la position de la station sur le gradient amont-aval (gradient), la vitesse du courant, la profondeur et la granulométrie dominante. Le test de déviance est réalisé en comparaison du modèle précédent. Le pourcentage de déviance expliqué par rapport au modèle complet (*) est précisé pour chaque variable.

	Facteur testé	AIC	Déviance	Chi ²	ddl	P-value	% Déviance expliquée
Adultes							
SIC	Modèle nul	1831.0	1829.1	-	-	-	19.5*
	r(rivière)	1653.3	1649.3	-	-	-	50.5
	Présence SICj	1610.3	1604.3	45.02	1	0.000	12.7
	Présence COAa	1591.0	1583.0	21.35	1	0.000	6.0
	Présence COAj	1592.9	1582.9	0.07	1	0.795	0.0
	Gradient	1590.6	1576.6	6.30	2	0.043	1.8
	Profondeur	1585.1	1565.1	11.463	3	0.009	3.2
	Vitesse	1564.7	1538.7	26.472	3	0.000	7.4
	Granulométrie	1555.5	1517.5	21.148	6	0.002	5.9
	Profondeur x Vitesse	1560.3	1504.3	13.252	9	0.152	3.7
	Profondeur x Granulométrie	1579.5	1487.5	16.811	18	0.536	4.7
	Vitesse x Granulométrie	1601.2	1473.2	14.269	18	0.711	4.0
Juvéniles							
SIC	Modèle nul	1448.0	1446.0	-	-	-	44.0*
	r(river)	1120.5	1116.5	-	-	-	51.8
	Présence SICa	1076.4	1070.4	46.082	1	0.000	7.2
	Présence COAa	1076.8	1068.8	1.581	1	0.209	0.2
	Présence COAj	971.44	961.4	107.37	1	0.000	16.9
	Gradient	910.02	896.0	65.425	2	0.000	10.3
	Profondeur	886.68	866.7	29.343	3	0.000	4.6
	Vitesse	889.95	864.0	2.7254	3	0.436	0.4
	Granulométrie	899.56	861.6	2.3948	6	0.880	0.4
	Profondeur x Vitesse	904.8	848.8	12.753	9	0.174	2.0
	Profondeur x Granulométrie	926.42	834.4	14.381	18	0.704	2.3
	Vitesse x Granulométrie	938.1	810.1	24.319	18	0.145	3.8
Adultes							
COA	Modèle nul	1228.0	1230.0	-	-	-	19.2*
	r(river)	1115.5	1111.5	-	-	-	50.2
	Présence COAj	1096	1090.0	21.495	1	0.000	9.1
	Présence SICa	1075.3	1067.3	22.683	1	0.000	9.6
	Présence SICj	1077.1	1067.1	0.2171	1	0.641	0.1
	Gradient	1076.9	1062.9	4.1934	2	0.123	1.8
	Profondeur	1066.4	1046.4	16.521	3	0.001	7.0
	Vitesse	1071.2	1045.3	1.1629	3	0.762	0.5
	Granulométrie	1074.5	1036.4	8.8041	6	0.185	3.7
	Profondeur x Vitesse	1082.1	1026.1	10.372	9	0.321	4.4
	Profondeur x Granulométrie	1102.1	1010.1	16	18	0.593	6.8
	Vitesse x Granulométrie	1121.9	993.9	16.172	18	0.581	6.8

(Suite du tableau)

Juvéniles

COA	Modèle nul	1225.0	1227.0	-	-	-	41.2*
	r(river)	1057	1053.0	-	-	-	34.4
	Présence COAa	1036.9	1030.9	22.148	1	0.000	4.4
	Présence SICa	1033.7	1025.7	5.184	1	0.023	1.0
	Présence SICj	922.29	912.3	113.42	1	0.000	22.4
	Gradient	836.98	823.0	89.316	2	0.000	17.7
	Profondeur	822.18	802.2	20.802	3	0.000	4.1
	Vitesse	821.26	795.3	6.916	3	<i>0.075</i>	1.4
	Granulométrie	818.54	780.5	14.723	6	0.023	2.9
	Profondeur x Vitesse	814.74	758.7	21.799	9	0.010	4.3
	Profondeur x Granulométrie	829.2	737.2	21.541	18	<i>0.253</i>	4.3
	Vitesse x Granulométrie	849.62	721.6	15.581	18	<i>0.622</i>	3.1

ANNEXE B

Tests de réduction de déviance résiduelle des analyses GLMs de l'étude de la sélection d'habitat de reproduction chez *Sicyopterus lagocephalus*. Le test de déviance pour une variable donnée est réalisé en comparaison du modèle précédent.

Variables	<i>ddl</i> résiduels	Déviance résiduelle	Réduction de déviance	<i>P</i> -value
A) Vitesse du courant				
Modèle nul	589	802.22	-	-
Rivière	588	801.86	0.37	0.545
Vitesse	584	757.40	44.46	<i>P</i> < 0.001
Vitesse x Rivière	580	748.10	9.30	0.054
B) Profondeur				
Modèle nul	589	802.22	-	-
Rivière	588	801.86	0.37	0.545
Profondeur	584	703.08	98.78	<i>P</i> < 0.001
Profondeur x Rivière	580	688.60	14.48	0.006
C) Composition du substrat				
Modèle nul	589	802.22	-	-
Rivière	588	801.86	0.37	0.545
Dominant	584	618.24	183.62	<i>P</i> < 0.001
Limon	583	611.20	7.04	0.008
Sable	581	472.60	138.60	<i>P</i> < 0.001
Gravier	579	451.46	21.15	<i>P</i> < 0.001
Rivière x Dominant	575	434.02	17.44	0.002
Rivière x Sable	573	407.38	26.64	<i>P</i> < 0.001
Rivière x Gravier	571	404.20	3.18	0.204
Dominant x Limon	567	404.04	0.17	0.997
Dominant x Sable	559	397.98	6.06	0.640
Dominant x Gravier	551	378.99	18.99	0.015
Limon x Gravier	549	373.01	5.98	0.050
Sand x Gravier	545	363.39	9.62	0.047
Limon x Sable	543	362.22	1.17	0.558
D) Mésohabitat				
Modèle nul	589	802.22	-	-
Rivière	588	801.86	0.37	0.545
Faciès	582	567.97	233.89	<i>P</i> < 0.001
Faciès x Rivière	576	508.18	59.78	<i>P</i> < 0.001

ANNEXE C

BILAN DES PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

- **Détail et état d'avancement des manuscrits**

ANNEXE D - Teichert N, Valade P, Lim P, Segura F, Dauba F, Labonne J, Richarson M. & Gaudin P. Habitat selection in *Sicyopterus lagocephalus* and *Cotylopus acutipinnis*, amphidromous Gobiidae of Reunion Island. (*Article soumis à Hydrobiologia le 11-04-2012*).

ANNEXE E - Teichert N, Valade P, Bosc P, Richarson M & Gaudin P. Spawning habitat selection of an Indo-Pacific amphidromous Gobiidae: *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) on Reunion Island. (*Article en préparation*).

ANNEXE F - Teichert N, Keith P, Valade P, Richarson M, Metzger M & Gaudin P. Breeding pattern and nest guarding in *Sicyopterus lagocephalus*, a widespread amphidromous Gobiidae. (*Article en préparation*).

ANNEXE G - Teichert N, Valade P, Grondin H, Trichet E, Sardenne F, Richarson M & Gaudin P. Marine life-history, environmental variations and recruitment competency in amphidromous Gobiidae: Case of *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1767). (*Article en préparation*).

ANNEXE H - Teichert N, Fostier A, Valade P, Bosc P & Gaudin P. Spawning pattern and female reproductive strategy of the widespread amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Gobiidae, Sicydiinae) in Reunion Island. (*Article en préparation*).

ANNEXE I - Teichert N, Valade P & Gaudin P. Freshwater survival and swimming abilities of free-embryos in of two amphidromous Gobies: *Sicyopterus lagocephalus* and *Cotylopus acutipinnis*. (*Article en préparation*).

- **Article publié**

ANNEXE J - Teichert N, Richarson M, Valade P, & Gaudin P (2012) Reproduction and marine life history of an endemic amphidromous gobiid fish of Reunion Island. *Aquatic Biology* 15: 225–236.

ANNEXE D

(Article soumis à *Hydrobiologia*)

Habitat selection in *Sicyopterus lagocephalus* and *Cotylopus acutipinnis*, amphidromous Gobiidae of Reunion Island

Short title: Habitat selection in amphidromous Gobiidae

Nils TEICHERT¹⁻²⁻⁴, Pierre VALADE⁵, Puy LIM³, Francis DAUBA³, Jacques
LABONNE²⁻⁴, Marine RICHARSON¹ & Philippe GAUDIN²⁻⁴

¹ ARDA, Z.I. Les Sables, BP 16, 97427 Etang Salé, La Réunion, France.

² Univ Pau & Pays Adour, UMR ECOBIOP, INRA/UPPA, UFR Côte Basque, Allée du parc
Montaury, 64600 Anglet, France.

³ INP-ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, BP 32607, 31326 Castanet-Tolosan Cedex,
France.

⁴ INRA, UMR ECOBIOP, INRA/UPPA, Pôle d'Hydrobiologie de l'INRA, Quartier Ibarron,
64310 St Pée sur Nivelle, France.

⁵ O.C.E.A. Consult', BP 22, Centre Régional d'Application Aquacole, 97427 Etang Salé,
La Réunion.

ABSTRACT

Freshwater populations of the Indo-pacific region are characterized by a large proportion of amphidromous species. In this paper, we analyze habitat selection for two amphidromous sympatric Gobiidae: *Sicyopterus lagocephalus* and *Cotylopus acutipinnis* in Reunion Island. A sampling method using Point Abundance Sampling (PAS) was conducted in 12 rivers. We used mixed logistic models in order to examine the presence probability of species according to the rivers, downstream-upstream gradient, microhabitat variables (depth, velocity and predominant substrata) and the presence of conspecifics and sympatric species. Presence probabilities were closely related to the river and we observed a positive attraction between identical developments stages of both species, which suggest that social interactions or similar preferences for unconsidered variables influenced their distribution. The presence probabilities of both species juveniles decreased from downstream to upstream. We showed that traditional microhabitat variables weakly explain the spatial distribution of both *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis*, in Reunion Island. We suggest that low habitat selection for these species is consistent to the amphidromous cycle, because of unpredictability of settlement river and extreme hydrological variations in tropical rivers. Other factors such as competition, food availability or spawning areas should be considered to better explain amphidromous distribution in the rivers.

Key words: *Sicyopterus lagocephalus*, *Cotylopus acutipinnis*, species distribution, river gradient, habitat, logistic model.

INTRODUCTION

Freshwater ecosystems of the Indo-Pacific islands are inhabited by fish communities adapted to the precarious hydrological conditions of their temporary and unstable environments (Keith, 2003). They can tolerate large salinity gradients which allow them to overcome salt barriers and colonise new watersheds (Lord, 2009). Some species have amphidromous life cycles (Myers, 1949): after spawning in freshwater and immediately after hatching, free embryos drift to the ocean where they grow for a few months. Post-larvae then return into the river in order to continue their growth and reproduce (Mc Dowall, 2007). Among these species, amphidromous gobies represent a significant share of the Indo-Pacific and Caribbean fish fauna (Keith, 2003). Since they are migratory species, ecological gradients of rivers have a crucial impact on their successful progress through their biological cycle (Fitzsimons et al., 2002). As a result, they may be affected strongly by habitat changes due to human impacts (March et al., 2003; Jenkins et al., 2009). River constructions such as weirs, dams, water supply facilities or pollution can disturb fauna and sediment transport. Habitat modifications may result in a loss of suitable habitat, contributing to decrease taxonomic richness and abundance. In addition, goby post-larvae are frequently subjected to massive fisheries at the river mouths by local populations (Delacroix & Champeau, 1992; Bell, 1999; Keith et al., 2006). This activity often occurs outside local regulations and may contribute to reducing fish populations. Given these potential threats, knowledge biology and ecology of amphidromous gobies is urgently needed for the purposes of conservation and management.

In Reunion Island, *Sicyopterus lagocephalus* and *Cotylopus acutipinnis* are two amphidromous Gobiidae, which dominate the freshwater fish assemblages. The first is widely distributed throughout the Indo-Pacific region, from Western Indian Ocean to Eastern Pacific (Keith et al., 2005). The second species is endemic to the Mascarene archipelago. Both species are found in all perennial rivers of the island and have a strong ability to colonize the upstream area of the catchments, thanks to a ventral sucker formed by fused pelvic fins (Balon & Burton, 1994; Voegtlé et al., 2002; Keith et al., 2008).

Characterisation of species habitat preferences is often used to better understand the population's distribution inside the rivers. The species habitat requirements are well known in many freshwater and anadromous species (see for example: Sempeski & Gaudin, 1995; Filipe et al., 2002; Labonne et al., 2003; Van Liefferinge et al., 2005; Hedger et al., 2005; Martinez-Capel et al., 2009; Ayllón et al., 2009) and may vary according to locations or development stages (Boyce et al., 2002). However, habitat selection of amphidromous species is poorly documented.

The objective of this study is to analyse the presence probabilities of *S. lagocephalus* (Pallas, 1770) and *C. acutipinnis* (Guichenot, 1863), at both juvenile and adult stage, according to multiple scale of explanatory variables. We used mixed logistic models in

order to examine the presence probability according to the rivers, downstream-upstream gradient, microhabitat variables (depth, velocity and predominant substrata) and the presence of conspecifics and sympatric species.

MATERIALS AND METHODS

Study sites and fish sampling

Reunion Island is a volcanic island located in the Mascarene archipelago in the southwest Indian Ocean. Rivers are torrential and only a small number of them are perennial (Keith et al., 2006). Low flow regimes are observed during most time of the year, punctuated by cyclonic flood episodes. 29 stations were selected on 12 perennial rivers in order to represent the diversity of geomorphic conditions (slope, altitude, and substratum) (Fig. 1). A sampling method using Point Abundance Sampling (PAS) was conducted during the low water period in August 1999 and completed in July-August 2000. A large number of sampling points randomly distributed on the watercourse were sampled by electrofishing (portable DEKA 3000, Germany), in order to take into account the diversity of available habitat (Persat & Copp, 1990). During fishing of each PAS, the anode was kept stationary. The surveyed area was considered equal for each PAS (electrical attraction field around the anode). A minimum 10-m distance between two PAS was maintained so as to minimise upstream fish disruption. A mean number of 48 PAS was prospected per station (30 to 102), for a total number of 1 275 PAS. Fish caught at each point were anesthetized with clove essential oil, identified (species level), measured (TL \pm 0.1 mm) and released after fishing was over. As this technique does not allow deep water exploration (> 1.5 m), a complementary sampling was carried out by snorkelling in deep pools (1.5 m to 4 m) in the Langevin River. The observer took care to prospect an area about 1 m². Observed fish were directly identified and their size was estimated visually. 117 observations were performed and considered as PAS in the general dataset. These PAS prospected visually could be a bit different from the ones prospected by electrofishing, but we considered this approximation as acceptable since our statistical analysis of the relationships between species and microhabitat was based on a presence/absence approach (see further). Juveniles were segregated from adults according to length (TL > or < 45 mm), since Delacroix (1987) has shown that first reproduction occurs at about 45 mm for *S. lagocephalus*. Given the lack of data on *C. acutipinnis* ecology and the species' similarity, the same size was chosen for this species.

Habitat description

Sea distance and altitude were determined for each of the 29 stations using a 1/25000 topographic map (Institut National Géographique, 4410 RT – 4406 RT). Then, stations were classified into three modalities according to their downstream-upstream gradient, based on altitude, slope and average water velocity (Keith et al., 2006, unpublished data ARDA): downstream stations (altitude <100 m, slope <10 %, velocity

0-30 cm.s⁻¹), middle-stream stations (altitude 100-300 m, slope <10 %, velocity 30-75 cm.s⁻¹) and upstream stations (altitude >300 m, slope >10 %, velocity >75 cm.s⁻¹).

After fishing, the physical habitat conditions of each PAS were described according to three microhabitat variables measured from the centre of the PAS. We measured depth (± 1 cm) and classified data into four modalities (<25, 25-50, 50-75 and >75 cm). We measured water velocity (± 1 cm.s⁻¹) at 0.2, 0.4 and 0.8 depth, and calculated the average value using the following formula (Malavoi, 1989): $V = (1/4 \times V_{0.2}) + (1/2 \times V_{0.4}) + (1/4 \times V_{0.8})$. Then values were classified into four modalities (<25, 25-50, 50-75 and >75 cm.s⁻¹). The substratum composition was established visually, as a ratio of the different substratum components. Eight classes were identified depending on their coarseness (Cailleux, 1954), as follows: silt (<0.05 mm), sand (0.05-2 mm), gravel (2-20 mm), small cobbles (20-100 mm), large cobbles (100-200 mm), small boulders (200-600 mm), large boulders (> 600 mm), flagstone (> 600 mm). The predominant substratum particle size was recorded. In the case of co-dominance, the smallest substratum particle size was arbitrarily considered dominant.

Statistical Analysis

We used mixed effects logistic models to analyse the relationship between species' presence at both developmental stages and environmental factors. Logistic mixed GLMs allowed analysing the relationship between a binary response variable (*presence/absence*) as a function of a set of explanatory variables (Dobson, 2001; Guisan et al., 2002; Ahmadi-Nedushan et al., 2006). The values of the response variable were transformed by a Logit link function, which can be written as a linear function of set predictors:

$$\text{Logit}(y) = X\beta + Zb + \varepsilon, \quad b \sim N(0, \sigma^2\Sigma), \quad \varepsilon \sim N(0, \sigma^2I),$$

where y is the dependent binary variable vector, X is the matrix of independent variables, β is the vector of fixed effect parameters that characterise the effect of the independent variables on the response, Z is the model matrix that characterises the random effect structure and b is the random effect vector associated. The random effects and the error term (ε) are assumed to follow a normal distribution with Σ being the precision matrix of the random effect relatively to the noise term ε .

The statistical R software was used to perform analysis (R Development Core Team, R 2010) and models were fitted using the package lme4 (Douglas & Deepayan, 2007). For each species, two models were built to highlight differences of habitat use according to the developmental stages (adult and juvenile). For each model, the fixed part was composed of a presence vector of the other stage (juvenile vs. adult; intraspecific interaction), presence vectors of both stages of the second studied species (interspecific interaction), the downstream-upstream gradient variable (downstream, middle-stream, upstream), and the microhabitat variables (depth, water velocity and dominant substrata). Only single interactions between microhabitat variables were tested in order

to facilitate interpretation and limit the number of cells in the analytic design; as interactions were always non-significant (except for one) they were not considered in models outcomes presented in the figures. A nested random effect structure, taking into account PSA inside a river, following a normal distribution, was considered for each river. We tested if each variable explained a significant amount of independent variation, based on the significant reduction of residual deviance compared to the previous model (Guisan et al., 2002). A non-random habitat use by species was highlighted by a significant effect of variable.

RESULTS

A total of 1 392 PAS were prospected in 1999 (n = 804) and 2000 (n = 588). Among the 29 sampled stations, 14 were located in downstream (724 PSA), 8 in middle-stream (377 PSA) and 7 in upstream (291 PSA). Distance to the sea was highly correlated with altitude (Pearson test, cor = 0.84, t = 59.8, d.f. = 1390, p-value < 0.001). A wide range of morphodynamic conditions were sampled (Table 1). Depths ranged from 3 to 450 cm (20-46 cm for 50% of the values) and water velocities ranged from 0 to 205 cm.s⁻¹ (5-48.5 cm.s⁻¹ for 50% of the values). For substratum composition, silt and sand modalities were seldom represented as dominant particle sizes; they were grouped into a single modality for analysis. The dominant substrate size modality was large boulders (26%) followed by large cobbles (23%) and small boulders (19%). Substrata smaller than gravel, which are characteristics of low velocities and high depths, were less represented (16%).

17 fish species were observed among which 12 are native to the Mascarene islands. They belonged to eight Teleostei families: Kuhliidae (1 species), Eleotridae (2 species), Mugilidae (2 species), Anguillidae (3 species) and Gobiidae (4 species). The five remaining species belonged to three exotic families: Salmonidae (1 species), Poeciliidae (2 species) and Cichlidae (2 species). Gobiidae were the most abundant and widely distributed throughout the island (Table 2). *S. lagocephalus* was the most represented species (0.69 prevalence) followed by *C. acutipinnis* (0.28 prevalence). The prevalence of all the other species was lower than 0.042 (for *Anguilla marmorata*). For *S. lagocephalus*, the prevalence of juveniles was lower than adults. Both species were frequently observed in sympatry. For *C. acutipinnis*, 86% of adults were observed in PSA where adults *S. lagocephalus* were present and 57% of juveniles in PSA where juveniles *S. lagocephalus* were present. This dominant sympatric situation suggested a close relationship in habitat use for both species.

Models results

The logistic GLM analysis showed that co-variables used (fixed and random effects) in the full models explained respectively 19.5% and 44.0% of the presence variations for adults and juveniles of *S. lagocephalus* and respectively 19.2% and 41.2% for *C.*

acutipinnis (Table 3). For all models, a significant amount of deviance was explained by the presence of another stage and/or species on the PSA. Presence of the same stage of the other species was especially significant for juveniles models (16.9 and 22.4% of the explained deviance, respectively for *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis*), suggesting a close relationship in habitat use and a positive attraction between species.

For both taxa, the main part of variability was explained by the random river effect (34.4% to 51.8% of the explained deviance, Table 3), highlighting high variations of presence probabilities among sampled rivers. For instance, in downstream areas, presence probabilities of *S. lagocephalus* juveniles were higher in south-eastern rivers of Reunion Island than others locations (Fig. 2), showing strong difference between localities (from 0.018 to 0.976 of presence probability in the same habitat conditions, respectively for Galets and Remparts rivers). Similarly, presence probabilities of *C. acutipinnis* juveniles were lower in the north-west part of the island. Adults of both species were less represented in downstream areas of Remparts and Ste Suzane rivers, whereas presence probabilities of *C. acutipinnis* were higher in Langevin and Pluie rivers. The presence probabilities of both species juveniles significantly decreased from downstream to upstream (Fig. 3), whereas adults were present throughout the rivers course (non-significant effect for *C. acutipinnis* and very low for *S. lagocephalus*, Table 3).

Microhabitat co-variables weakly explain the fish presence probabilities (Table 3); in absence of significant model deviance reduction, these variables were considered as randomly used by the taxon. For *S. lagocephalus* adults, the three microhabitat variables explained a significant amount of model deviance (range 3.2 - 7.4 % of the explained deviance). Basically, the presence probability of this taxon was closed to 0.9, but slightly decreased for flagstones and smallest particle sizes, low water velocities and deep waters (Fig. 4). The presence probability of *S. lagocephalus* juveniles was only influenced by water depth, showing avoidance of deep water modalities. Similarly, *C. acutipinnis* juveniles significantly avoided the water depth >75 cm, whereas its presence probabilities increased with dominant particle sizes. The presence of *C. acutipinnis* adults was poorly explained by microhabitat variables, only showing an avoidance of deep waters (7.0 % of the explained deviance).

DISCUSSION

Habitat preferences have been investigated at various scales in many freshwater (see for example: Semperki & Gaudin, 1995; Filipe et al., 2002; Labonne et al., 2003; Van Liefferinge et al., 2005; Martinez-Capel et al., 2009), marine (Stoner et al., 2001; Herler, 2007) and anadromous fishes (Hedger et al., 2005; Ayllón et al., 2009); however habitat selection of amphidromous species was poorly documented. In this study based on the analysis of a large number of PSA performed in various rivers of Reunion Island, we showed that the presence probabilities of both amphidromous gobies (*S. lagocephalus*

and *C. acutipinnis*) were poorly linked to microhabitat variables, but mainly vary according to the river and downstream-upstream gradient.

For both species, we showed that presence probabilities were strongly related to the sampled river. In amphidromous fishes, the juveniles colonize the catchments from downstream to upstream, after the recruitment of post-larvae in the river mouth (Fièvet et al., 2001; Keith, 2003; Bell, 2009). Recruitment processes are often variables, depending on the lunar month and localities (Bell et al., 1995; Keith, 2003; Bell, 2009; unpublished data, ARDA). Given our results, it could be possible that recruitment of both *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis* post-larvae was lower in north-west than in south-east coasts of the island during the sampled years. The rainfall repartition is unequal in Reunion, leading higher flow regimes in eastern rivers than western rivers (Keith et al., 2006). These differences possibly affect the potential attraction of rivers for marine post-larvae (Delacroix & Champeau, 1992).

Our results demonstrated that the presence probabilities of both species juveniles (< 45mm) decreased from downstream to upstream, especially for *C. acutipinnis*, but adults of both *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis* were present throughout the river course. In tropical island streams, the spatial repartition of species is significantly influenced by downstream-upstream gradient (Fièvet et al., 2001). Like other amphidromous Gobiidae, they easily colonise the whole watershed thanks to their pelvic sucker (Blob et al., 2006; Keith, 2003; Keith et al., 2008). After post-larvae metamorphosis, juveniles of both species adopt a benthic lifestyle and begin an upstream migration to the upper reaches of the river (Keith et al., 2008). Upstream migration is certainly a gradual process, which leads differences in size distribution of fish along the river course, as observed in others amphidromous species (Mc Dowall, 2008; Tamada, 2009; Yuma et al., 2000).

Individual interactions and social organization may also influence the populations' distribution (Yuma et al., 2000). We showed that presence probabilities were positively influenced by presence of other development stage in the areas, suggesting a positive attraction or/and similar habitat use. A positive influence was also highlighted between identical developments stages of both species. This observation suggests an inter-specific cohort functioning, especially for juveniles. At recruitment, post-larvae of both species swim in schools (massive aggregation in Reunion Island, Delacroix, 1987; Delacroix & Champeau, 1992) to limit the predation risks (Keith, 2003). Before adult territoriality appearance (Keith et al., 2008), the aggregative behavior could persist and explain juveniles attraction observed.

In this study, the microhabitat variables weakly explain presence probability of both *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis* in Reunion Island. Both species have a benthic lifestyle (Keith et al., 2006) and feed on perolithon (Bielsa et al., 2003), which could suggest a close relationship with substratum composition, as observed in other benthic species

(Carter et al., 2004; Vlach et al., 2005; Van Liefferinge et al., 2005). However, predominant substratum was only significant for both *S. lagocephalus* adults and *C. acutipinnis* juveniles, showing avoidance only of fine substrata. This substratum type may be unfavourable due to less perolithon productivity and absence of hiding places used to predators escaping (Keith, 2003). Deep waters were significantly avoided for all taxa, possibly due to less food availability of these areas and low water velocities. *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis* are particularly adapted to torrential flow conditions (Keith et al., 2008). Their tapered body shape and ventral sucker allows them to cling to the rocks and handily move in riffles or on steep slopes, whichever their body size (Blob et al., 2006). However velocity variable is not essential, as adults *C. acutipinnis* and both juvenile species seemed to randomly use it while *S. lagocephalus* adults only avoided low water velocity areas $< 25 \text{ cm.s}^{-1}$.

Overall, the microhabitat conditions are known to influence the fish distributions in the river (Filipe et al., 2002; Carter et al., 2004; Hedger et al., 2005; Vlach et al., 2005; Fore et al., 2007). The low selection observed in this study could result from presence/absence data design, which might only detect a part of the signal left by a possible habitat selection. However, the high variability of both recruitment and colonization process suggest that presence of species was mainly driven by large scale effects due to basins structure or dynamic processes. So, it seems not suitable to perform a density based protocol for these species in Reunion Island. Moreover, a low selection for insular stream microhabitat variables could be an advantage for amphidromous life-history. Larvae perform a marine pelagic dispersion stage, and then post-larvae recruit in river likely without homing to the natal stream (McDowall, 2010; Fièvet et al., 2000). This unpredictability of recruitment stream might limit the selectivity for habitat conditions. Also, tropical island river systems are subject to extreme climatic and hydrological variations (Keith, 2003; Keith et al., 2006), which lead natural disturbances of habitat. In this context, a habitat random use strategy might be advantaged. However, other biotic factors such as competition (Yuma et al., 2000), food availability (Keith et al., 2008; Bielsa et al., 2003; Keith, 2003), or habitat requirement for reproduction should be considered in future analysis in order to better explain the spatial distribution of these species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the personal of ARDA staff for helping: P. Bosc (director), H. Grondin, J.F. Ricou and Y. Zitte. We are grateful to AAPPMARE and Gilles SEGURA (INP-ENSAT) for helping field and electrofishing. We would like also to thank S. Descloux (EDF) for their helpful comments. This study was conducted with the financial support of Electricité De France (22-30 avenue de Wagram, 75382 Paris Cedex 8), La Région Réunion (Avenue René Cassin, BP 7190, 97719 Saint Denis cedex 9), the Réunion National Park (112 rue Sainte Marie, 97400 St Denis) and the European Union (European Social Fund).

REFERENCES

- Ahmadi-Nedushan, B., A. St-Hilaire, M. Berube, E. Robichaud, N. Thiemonge & B. Bobee, 2006. Review of statistical methods for the evaluation of aquatic habitat suitability for instream flow assessment. *River Research and Applications* 22: 503–522.
- Ayllón, D., A. Almodóvar, G.G. Nicola & B. Elvira, 2009. Interactive effects of cover and hydraulics on brown trout habitat selection patterns. *River Research and Applications* 25: 1051–1065.
- Balon, E.K. & M.N. Bruton, 1994. Fishes on the Tatinga river, Comoros, with comments on freshwater amphidromy in the goby *Sicyopterus lagocephalus*. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 5: 25–40.
- Bell, K.N.I., 1999. An overview of goby-fry fisheries. *Naga Manila* 22: 30–36.
- Bell, K.N.I., 2009. What Comes Down Must Go Up: The Migration Cycle of Juvenile-Return Anadromous Taxa. *American Fisheries Society Symposium* 69:321–341.
- Bell, K.N.I. & J.A. Brown, 1995. Active salinity choice and enhanced swimming endurance in 0 to 8-d-old larvae of diadromous gobies, including *Sicydium punctatum* (Pisces), in Dominica, West Indies. *Marine Biology* 121: 409–417.
- Bielsa, S., P. Francisco, & J.P. Parent, 2003. Seasonal changes of periphytic nutritive quality for *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas 1770) (Gobiidae) in three stream of Réunion Island. *Annales de Limnologie* 39: 115–127.
- Blob, R.W., R. Rai, M.L. Julius & H.L. Schoenfuss, 2006. Functional diversity in extreme environments: effects of locomotor style and substrate texture on the waterfall climbing performance of Hawaiian gobiid fishes. *Journal of Zoology* 268: 315–324.
- Boyce, M.S., P.R.Vernier, S.E. Nielsen & F.K.A. Schmiegelow, 2002. Evaluating resource selection function. *Ecological Modelling* 157: 281–300.
- Cailleux, A., 1954. Limites dimensionnelles des noms des fractions granulométriques. *Bulletin de la Société géologique de France* 4: 643–646.
- Carter, M.G., G.H. Copp & V. Szomlai, 2004. Seasonal abundance and microhabitat use of bullhead *Cottus gobio* and accompanying fish species in the River Avon (Hampshire), and implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14: 395–412.
- Douglas, B. & S. Deepayan, 2007. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes.
- Delacroix, P., 1987. Etude des « bichiques », juvéniles des *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) migrants des rivières de la Réunion (Océan Indien) : exploitation, répartition, biologie de la reproduction et de la croissance. Ph.D. Thesis. University of La Réunion, France. 144 p.
- Delacroix, P. & A. Champeau, 1992. Ponte en eau douce de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) poisson Gobiidae amphibionte des rivières de la Réunion. *Hydroécologie Appliquée* 4: 49–63.
- Dobson A.J., 2001. *An Introduction to Generalized Linear Models*. London. Second Edition. Chapman and Hall, London.
- Fièvet, E., S. Dolédec & P. Lim, 2001. Distribution of migratory fishes and shrimps along multivariate gradients in tropical island streams. *Journal of Fish Biology* 59: 390–402.
- Filipe, A.F., I.G. Cowx & M.J. Collares-Pereira, 2002. Spatial modeling of freshwater fish in semi-arid river systems: a tool for conservation. *River Research and Applications* 18: 123–136.

- Fitzsimons, J.M., J.E. Parham & R.T. Nishimoto, 2002. Similarities in behavioral ecology among amphidromous and catadromous fishes on the oceanic islands of Hawai'i and Guam. *Environmental Biology of Fishes* 65: 123–129.
- Fore, J.D., D.C. Dauwalter & W.L. Fisher, 2007. Microhabitat Use by Smallmouth Bass in an Ozark Stream. *Journal of Freshwater Ecology* 22(2): 189–199.
- Guisan, A., T.C. Edwards & T. Hastie, 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modeling* 157: 89–100.
- Hedger, R.D., J.J. Dodson, N.E. Bergeron & D.F. Caron, 2005. Habitat selection by juvenile Atlantic salmon: the interaction between physical habitat and abundance. *Journal of Fish Biology* 67: 1054–1071.
- Herler, J., 2007. Microhabitats and ecomorphology of coral- and coral rock-associated gobiid fish (Teleostei: Gobiidae) in the northern Red Sea. *Marine Ecology* 28: 82–94.
- Jenkins, A.P., S.D. Jupiter, I. Qauqau & J. Atherton, 2009. The importance of ecosystem-based management for conserving aquatic migratory pathways on tropical high islands: a case study from Fiji. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20(2): 224–238.
- Keith, P., 2003. Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *Journal of Fish Biology* 63: 831–847.
- Keith, P., T. Galewski, G. Cattaneo-Berrebi, T. Hoareau & P. Berrebi, 2005. Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* in the Indo-pacific area inferred from mitochondrial cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 721–732.
- Keith, P., G. Marquet, P. Valade, P. Bosc, & E. Vigneux, 2006. Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce des Comores, Mascareignes et Seychelles. Edition MNHN. Paris, 250 p.
- Keith, P., T.B. Hoareau, C. Lord, O. Ah-Yane, G. Gimonneau, T. Robinet & P. Valade, 2008. Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei : Gobiidae : Sicydiinae). *Marine and Freshwater Research* 59: 876–889.
- Labonne, J., S. Allouche & P. Gaudin, 2003. Use of a generalized linear model to test habitat preferences: the example of *Zingel asper*. an endemic endangered percid of the River Rhône. *Freshwater Biology* 48: 687–697.
- Lord, C., 2009. Amphidromie, endémisme et dispersion: traits d'histoire de vie et histoire évolutive du genre *Sicyopterus* (Teleostei : Gobioidi : Sicydiinae). Ph.D. Thesis. Museum national d'histoire naturelle. France, Paris. 238 p.
- Malavoi, J.R., 1989. Typology of flow features or morphodynamic units in high energy streams. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 315: 189–210.
- March, J.G., J.P. Benstead, C.M. Pringle & F.N. Scatena, 2003. Damming Tropical Island Streams: Problems, Solutions, and Alternatives. *BioScience* 53(11):1069–1078.
- Martínez-capel, F., D. García de jalón, D. Werenitzky, D. Baeza & M. Rodilla-alamá, 2009. Microhabitat use by three endemic Iberian cyprinids in Mediterranean rivers (Tagus River Basin, Spain). *Fisheries Management and Ecology* 16: 52–60.
- Mc Dowall, R.M., 2007. On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and fisheries* 8: 1–13.
- Mc Dowall, R.M., 2008. Diadromy, history and ecology: a question of scale. *Hydrobiologia* 602: 5–14.

- Mc Dowall, R.M., 2010. Why be amphidromous: expatrial dispersal and the place of source and sink population dynamics? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 20(1): 87–100.
- Myers, M.J., 1949. Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia* 1949: 89–97.
- Persat, H. & G. H. Copp, 1990. Electric fishing and point abundance sampling for the ichthyology of large rivers. In: *Developments in Electric Fishing*, 1st edn. I.G. Cowx (Ed.). Kluwer, Amsterdam, p. 197–209.
- R Development Core Team, 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Sempeski, P. & P. Gaudin, 1995. Habitat selection by grayling (*Thymallus thymallus*). I. Spawning habitats. *Journal of fish biology* 47: 256–265.
- Stoner, A.W., J.P. Manderson & J.P. Pessutti, 2001. Spatially explicit analysis of estuarine habitat for juvenile winter flounder: combining generalized additive models and geographic information systems. *Marine Ecology Progress Series* 213: 253–271.
- Tamada K., 2009. Variations in clutch and egg sizes in the amphidromous goby *Rhinogobius sp.* CB along a river course and within a spawning season. *Ichthyological Research* 56(1): 69–75.
- Van Liefferinge, C., P. Seeuws, P. Meire & R.F. Verheyen, 2005. Microhabitat use and preferences of the endangered *Cottus gobio* in the River Voer, Belgium. *Journal of Fish Biology* 67: 897–909.
- Vlach P., J. Dušek, M. Švátora & P. Moravec, 2005. Fish assemblage structure, habitat and microhabitat preference of five fish species in a small stream. *Folia Zoologica* 54(4): 421–431.
- Voegtlé, B., M. Larinier & P. Bosc, 2002. Experimental study of the climbing capabilities of the goby *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) for the design of upstream facilities at the Salazie diversion water intakes (Reunion Island). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 364: 109–120.
- Yuma M., A. Maruyama & B. Rusuwa, 2000. Behavior and distribution of upstream migrating juvenile *Rhinogobius sp.* (the orange form). *Ichthyological Research* 47(4): 379–384.

FIGURE LEGENDS

Figure 1: Geographical distribution of the 29 stations (grey circles) on 12 perennial rivers of Reunion Island, Mascarene archipelago.

Figure 2: Presence probabilities (models predictions) of *S. lagocephalus* (adults and juveniles) and *C. acutipinnis* (adults and juveniles) in downstream areas of the 12 sampled rivers in Reunion Island. Non-interested variables for this figure were fixed (see figure). Horizontal dotted bars represent the population predictions.

Figure 3: Populations presence probabilities (models predictions) of *S. lagocephalus* (adults and juveniles) and *C. acutipinnis* (adults and juveniles), according to the downstream-upstream gradient in Reunion Island. Non-interested variables for this figure were fixed (see figure). Significances of model deviance reduction were specified upon the bars.

Figure 4: Populations presence probabilities (models predictions) of *S. lagocephalus* (adults and juveniles) and *C. acutipinnis* (adults and juveniles), according to the microhabitat variables: a) predominant substrata, b) water velocity, c) water depth. Non-interested variables for this figure were fixed (see figure). Significances of model deviance reduction were specified for each variable.

TABLE LEGENDS

Table 1. Habitat description of the 12 perennial rivers sampled in 1999 and 2000, in Reunion Island. SE is the standard error for a 95% confidence interval.

Table 2. Prevalence of *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis* at different life stages observed during the PSA sampling on the 12 perennial rivers of Reunion Island.

Table 3. Summary of deviance reduction tests on random logistic GLM analysis for both development stages (adults and juveniles) of *S. lagocephalus* (SIC) and *C. acutipinnis* (COA). The tested explanatory variables were the rivers (the random effect: r(river)), the presence of others taxa (a: adults and j: juveniles), the downstream-upstream gradient (Gradient), velocity, depth and predominant substrata. The deviance score of each variable was calculated compared to the previous model. The percentages of explained deviance by the parameters, compared to the explained deviance of the full model (*), are specified. Values in bold are significant P-values.

Figure 1

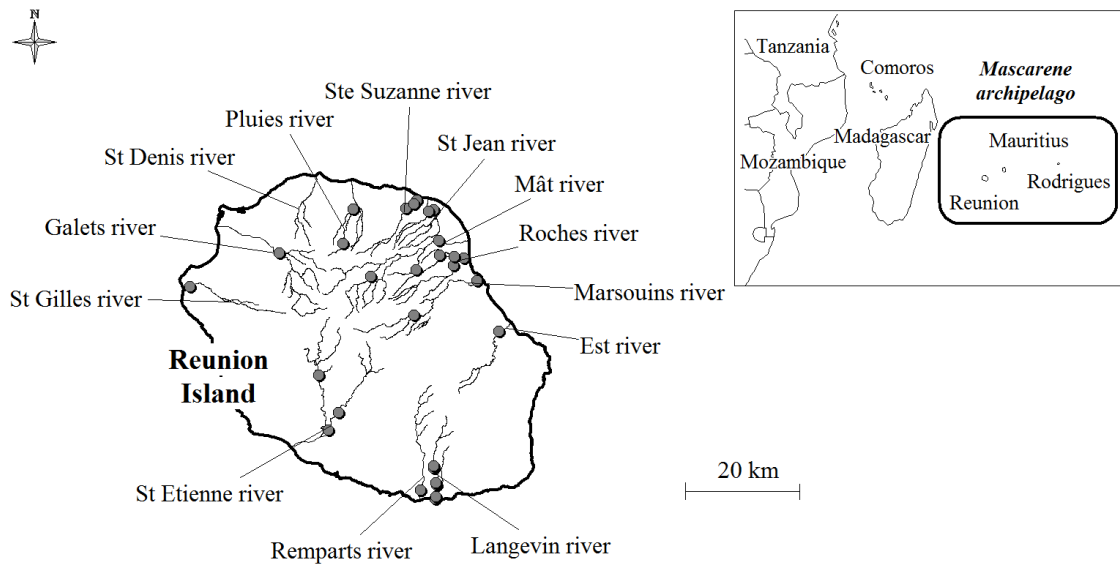
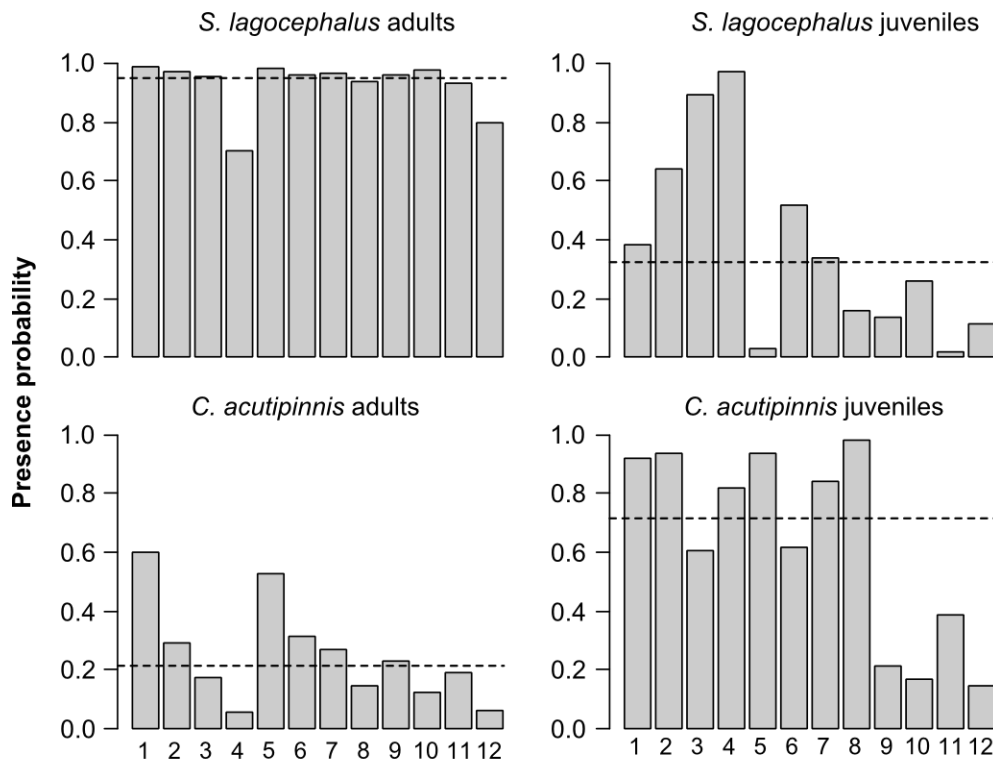
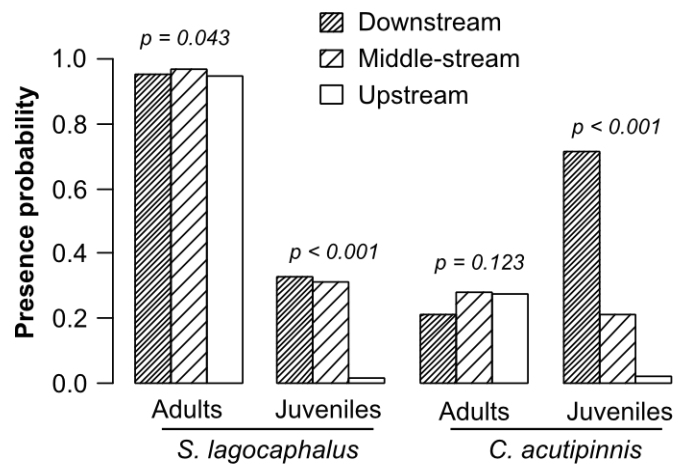


Figure 2



Legend :			Model fixed terms:
1 : Langevin	5 : Pluies	9 : St Gilles	Gradient = Downstream
2 : Marsouins	6 : Mat	10 : St Jean	Water depth = 25-50 cm
3 : Est	7 : Roches	11 : Galets	Water velocity = 25-50 cm.s ⁻¹
4 : Remparts	8 : St Etienne	12 : Ste Suzanne	Substratum = large cobble
			Others taxa = presence

Figure 3



Model fixed terms: Water depth = 25-50 cm
Water velocity = 25-50 cm.s⁻¹
Substratum = large cobble
Others taxa = presence

Figure 4

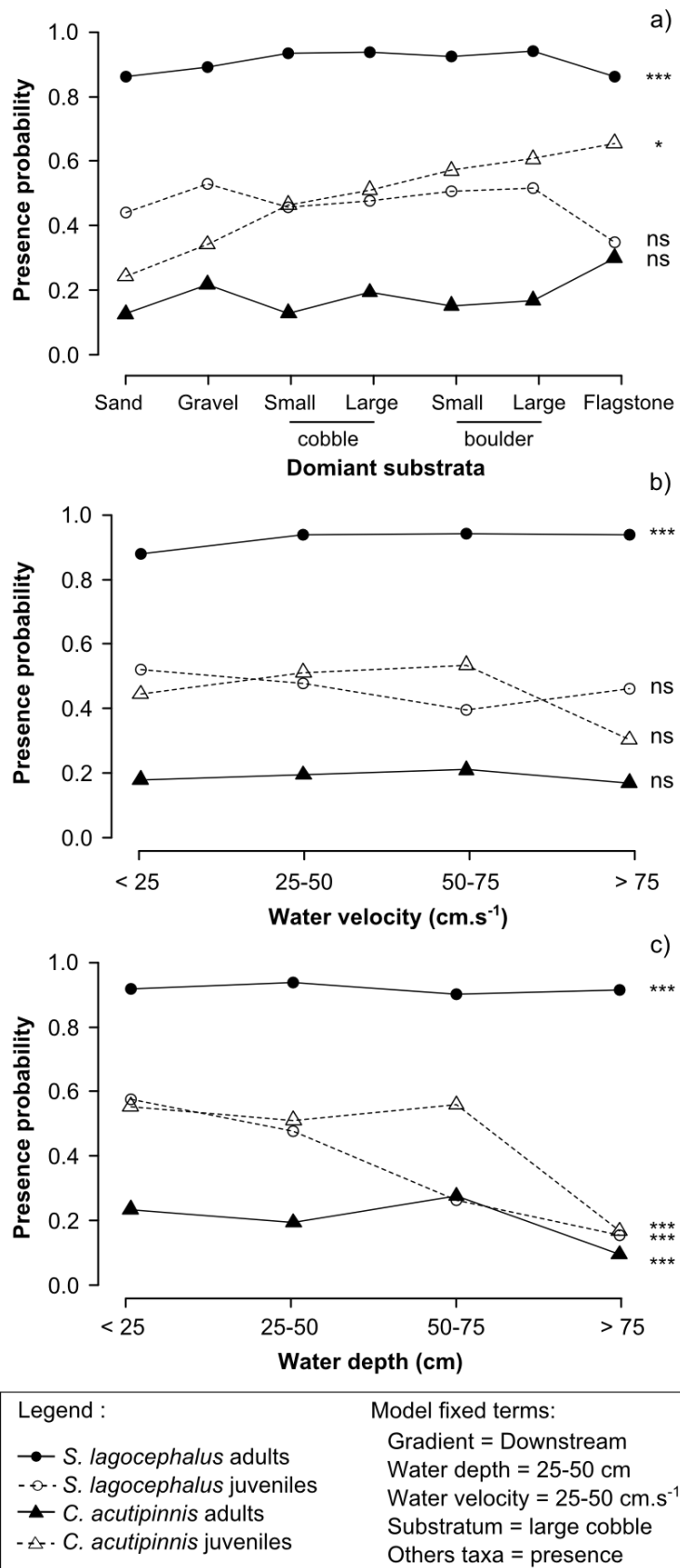


Table 1

	mean (\pm SE)	min	max	Quartile		
				25%	50%	75%
Altitude (m)	142 (\pm 8)	5	660	10	90	230
Sea distance (m)	6579 (\pm 311)	200	21800	2800	3600	11700
Depth (cm)	44.89 (\pm 2.74)	3	450	20	30	46
Velocity (cm.s ⁻¹)	31.15 (\pm 1.65)	0	205	5	22.3	48.5
Dominant substratum (<i>relative abundance</i>)	large boulders > large cobbles > small boulders > small cobbles > silt and sand > gravels > flagstones					

Table 2

PSA	<i>S. lagocephalus</i>		<i>C. acutipinnis</i>		Sympatric	
	Adults	Juveniles	Adults	Juveniles	Adults	Juveniles
Presence	882	298	224	223	192	127
Absence	510	1094	1168	1169	1200	1265
Total	1392	1392	1392	1392	1392	1392
Prevalence	0.63	0.21	0.16	0.16	0.14	0.09

Table 3

	Tested Factor	AIC	Deviance	Chi-2	d.f.	P-value	% explained deviance
Adults SIC	Null	1831.0	1829.1	-	-	-	19.5*
	r(river)	1653.3	1649.3	-	-	-	50.5
	Presence SICj	1610.3	1604.3	45.02	1	0.000	12.7
	Presence COAa	1591.0	1583.0	21.35	1	0.000	6.0
	Presence COAj	1592.9	1582.9	0.07	1	0.795	0.0
	Gradient	1590.6	1576.6	6.30	2	0.043	1.8
	Depth	1585.1	1565.1	11.463	3	0.009	3.2
	Velocity	1564.7	1538.7	26.472	3	0.000	7.4
	Substrata	1555.5	1517.5	21.148	6	0.002	5.9
	Depth x Velocity	1560.3	1504.3	13.252	9	0.152	3.7
	Depth x Substrata	1579.5	1487.5	16.811	18	0.536	4.7
	Velocity x Substrata	1601.2	1473.2	14.269	18	0.711	4.0
Juveniles SIC	Null	1448.0	1446.0	-	-	-	44.0*
	r(river)	1120.5	1116.5	-	-	-	51.8
	Presence SICa	1076.4	1070.4	46.082	1	0.000	7.2
	Presence COAa	1076.8	1068.8	1.581	1	0.209	0.2
	Presence COAj	971.44	961.4	107.37	1	0.000	16.9
	Gradient	910.02	896.0	65.425	2	0.000	10.3
	Depth	886.68	866.7	29.343	3	0.000	4.6
	Velocity	889.95	864.0	2.7254	3	0.436	0.4
	Substrata	899.56	861.6	2.3948	6	0.880	0.4
	Depth x Velocity	904.8	848.8	12.753	9	0.174	2.0
	Depth x Substrata	926.42	834.4	14.381	18	0.704	2.3
	Velocity x Substrata	938.1	810.1	24.319	18	0.145	3.8
Adults COA	Null	1228.0	1230.0	-	-	-	19.2*
	r(river)	1115.5	1111.5	-	-	-	50.2
	Presence COAj	1096	1090.0	21.495	1	0.000	9.1
	Presence SICa	1075.3	1067.3	22.683	1	0.000	9.6
	Presence SICj	1077.1	1067.1	0.2171	1	0.641	0.1
	Gradient	1076.9	1062.9	4.1934	2	0.123	1.8
	Depth	1066.4	1046.4	16.521	3	0.001	7.0
	Velocity	1071.2	1045.3	1.1629	3	0.762	0.5
	Substrata	1074.5	1036.4	8.8041	6	0.185	3.7
	Depth x Velocity	1082.1	1026.1	10.372	9	0.321	4.4
	Depth x Substrata	1102.1	1010.1	16	18	0.593	6.8
	Velocity x Substrata	1121.9	993.9	16.172	18	0.581	6.8
Juveniles COA	Null	1225.0	1227.0	-	-	-	41.2*
	r(river)	1057	1053.0	-	-	-	34.4
	Presence COAa	1036.9	1030.9	22.148	1	0.000	4.4
	Presence SICa	1033.7	1025.7	5.184	1	0.023	1.0
	Presence SICj	922.29	912.3	113.42	1	0.000	22.4
	Gradient	836.98	823.0	89.316	2	0.000	17.7
	Depth	822.18	802.2	20.802	3	0.000	4.1
	Velocity	821.26	795.3	6.916	3	0.075	1.4
	Substrata	818.54	780.5	14.723	6	0.023	2.9
	Depth x Velocity	814.74	758.7	21.799	9	0.010	4.3
	Depth x Substrata	829.2	737.2	21.541	18	0.253	4.3
	Velocity x Substrata	849.62	721.6	15.581	18	0.622	3.1

ANNEXE E

(Article en préparation)

Spawning habitat selection of an Indo-Pacific amphidromous Gobiidae: *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) on Reunion Island

Nils TEICHERT¹⁻²⁻³, Pierre VALADE⁴, Pierre BOSCH¹, Marine RICHARSON¹⁻⁵ &
Philippe GAUDIN²⁻³

¹ ARDA, Z.I. Les Sables, BP 16, 97427 Etang Salé, La Réunion.

² INRA, UMR ECOBIOP, Pôle d'Hydrobiologie INRA, 64310 Saint Pée sur Nivelles, France.

³ UPPA, UMR ECOBIOP, UFR de sciences et techniques, 64000 Anglet, France.

⁴ O.C.E.A. Consult', BP 22, Centre Régional d'Application Aquacole, 97 427 Etang Salé, La Réunion.

⁵ FDAAPPMA, 208, route de la Passerelle, 97 480 Saint-Joseph, La Réunion.

Corresponding author:

Email: teichert.arda@orange.fr

Tel: + 262.26.50.82

Fax: + 262.26.50.01

ABSTRACT

Freshwater populations of the Indo-pacific region are characterised by a large proportion of amphidromous species. We analyse spawning habitat selection for *Sicyopterus lagocephalus* (Gobiidae: Sicydiinae) within two rivers of Reunion Island. Reproduction traces were rare events, so a presence-only sampling procedure was performed to collect egg clutches and a random description of available habitat was conducted to generate pseudo-absence data. Logistic models showed a strong selection for microhabitat variables and mesohabitat units. *S. lagocephalus* selected areas where availability of potential nests was high (small cobble to small boulder) and where interstitial substratum allowed intragravel flow. Our results suggested that the availability of favorable substratum may be a limiting factor, which might induce occupancy of sub-optimal areas. Water depth and velocity less affected the choice of spawning area. Higher selection for shallow (< 60 cm) and lotic (> 30 cm.s⁻¹) geomorphic units, with an optimum for riffle and cascade suggested that mesohabitat could be a satisfactory approach to quickly assess the availability of *S. lagocephalus* spawning areas within a watercourse in expertise studies.

Key words: *Sicyopterus lagocephalus*, Reunion Island, amphidromous, spawning habitat, egg clutches distribution, presence-only, logistic model.

INTRODUCTION

Freshwater ecosystems of Indo-Pacific islands are characterised by precarious hydrological conditions creating temporary and unstable environments. Amphidromous gobies represent a significant part of fish abundance and diversity in these areas (Keith 2003, Lord 2009), thanks to a singular life cycle: adults spawn in rivers while, immediately after hatching, larvae drift to the sea where they have a first growth phase as pelagic larvae. Later, when reaching the post-larval stage, they recruit in river and complete their growth and maturation until reproduction (Mc Dowall 2007). Some species are able to colonise mid to upper reaches of rivers thanks to strong climbing capacities (Blob et al. 2005, Fièvet et al. 2001, Teichert et al. submitted). However, they are likely to be affected by habitat modifications due to human effects (March et al. 2003, Jenkins et al. 2009, Lord & Keith 2009) and post-larvae are often subjected to massive fisheries at the river mouths (Delacroix & Champeau 1992, Bell 1999, Keith et al. 2006). Given this anthropic context, it is important to develop management tool to evaluate the impact of habitat modification on natural populations (Filipe et al. 2002).

Habitat modeling is often used to predict species distribution, analyse species-environment relationships, develop management tools such as habitat suitability indexes or even evaluate the pertinence of conservation measures (Lamouroux *et al.* 1998, Labonne *et al.* 2003, Guisan *et al.* 2005, Ahmadi-Nedushan *et al.* 2006). Spawning habitat availability is a determining factor for populations' sustainability and reproductive success (Orians *et al.* 1991). Except for salmonids (see *e.g.* Semperki & Gaudin 1995, Geist et al. 1998, Moir et al. 2005, Louhi et al. 2008), few studies about freshwater fish spawning habitat have been published (see *e.g.* Lehtonen et al. 2006, Van De Wolfshaar et al. 2010), probably because of the difficulty obtaining reliable and measurable information in wild populations.

Reunion is a volcanic island located in the Mascarene Archipelago (southwest Indian Ocean). Freshwater fish assemblages are dominated by two amphidromous goby: *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas 1770), a widespread species from Western Indian Ocean to Eastern Pacific (Keith et al. 2005, Hoareau et al. 2007, Lord et al. 2010), and, in a lesser extent, *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot 1863), an endemic of the Mascarene Islands (Keith et al. 2005, 2006). Both species have similar lifestyle, feeding on micro-algae that cover the river substratum (Bielsa et al. 2003). Spawning season extend almost all year, with a short pause in reproduction activity during the cooler months (Teichert et al. in press, Teichert et al. in preparation). As many gobies, females lay a large number of small eggs onto the underside of pebbles and rocks (Delacroix & Champeau 1992, Teichert et al. submitted). The eggs hatch around 48h after fertilization, and then free embryos passively drift downstream to the sea (Valade et al. 2009). In a previous work, we showed relatively low selection by *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis* for growth habitat in Reunion Island, highlighting the interest to consider other factors or life-stage to better explain the spatial distribution of these species (Teichert et al. submitted).

The present study aims to highlight selection of *S. lagocephalus* for spawning habitat in two rivers of Reunion Island. Presence-only logistic regressions were used to test the effects of both microhabitat and mesohabitat conditions on egg clutches distributions.

MATERIALS ET METHODS

Study area and estimation of species density

Study occurred in Mât and Langevin rivers, located southwest and north of Reunion Island (Fig. 1). Low flow regimes are observed during most part of the year, except during punctual cyclonic floods episodes (Keith et al. 2006). Study area on Langevin River started 0.8 km from the mouth and spread over around 3.0 km (Fig. 1). Mât River was sampled on 5 stations (A, B, C, D, E) including a natural geomorphic succession (Malavoi 1989), respectively located 5.6, 7.7, 12.8, 20.2 and 22 km from the river mouth.

The egg clutches of *S. lagocephalus* form white or grey spots depending on the maturation stage (Ellien et al. in press). *C. acutipinnis* lays a similar type of clutches which could not be differentiated from others in the field, since requiring genetic analyses, and thus clutches destruction. As *C. acutipinnis* is an endemic species, and since its density is usually much lower than that of *S. lagocephalus* (Teichert et al. submitted), we chose to quantify the bias induced by the non-identification of egg clutches' species. We analyzed the densities of both species in the studied areas, using data from the Ichthyological Monitoring Network of Reunion Island (online data ARDA¹⁸). Sampling of this network is performed on two stations of each studied river: LANG 1 and LANG 2 located at 0.1 and 2.1 km from the Langevin River mouth, MAT 1 and MAT 2 located at 7.7 and 15.4 km from the Mât River mouth (Fig. 1). Fish are caught using "ambiance" electrofishing, a sampling technique which takes into account the site's habitat heterogeneity (about 200m² sampled per station, densities expressed in number of individuals per 100 m²). To consider only the sexually mature population, the densities of adults were calculated based on a total length threshold of 45-mm (Delacroix 1987).

Habitat description

Microhabitat description was based on geomorphic characteristics of 1m² quadrats placed onto the river bottom. Three physical habitat variables were recorded. Depth was measured at the quadrat center (± 1 cm) and values classified into five modalities (<20, 20-40, 40-60, 60-80 and >80 cm). Water velocity was measured (± 1 cm.s⁻¹) using an electromagnetic flowmeter (FLO-MATE 2000, Cometec) at 20%, 40% and 80% depth. An average value was computed using the following formula (Malavoi 1989):

$$V = (1/4 \times V_{0.2}) + (1/2 \times V_{0.4}) + (1/4 \times V_{0.8})$$

¹⁸ Reunion Association of Development of Aquaculture (ARDA). <http://www.arda.fr>

Values were classified into five modalities (<20, 20-40, 40-60, 60-80 and >80 cm.s⁻¹). Substratum composition was established visually. Eight classes were identified depending on substratum coarseness (Cailleux 1954): Si - silt (<0.05 mm), Sa - sand (0.05-2 mm), G - gravel (2-20 mm), SC - small cobble (20-100 mm), LC - large cobble (100-200 mm), SB - small boulder (200-600 mm), LB - large boulder (> 600 mm), F - flagstone (> 600 mm). The representativeness of each class, expressed as percentage of covering, was estimated for each quadrat. Since goby mates must bury under a nest support to lay an egg clutch (Teichert et al. submitted), particle sizes were divided in two coarseness categories for statistical analysis: i) coarse particles (>20 mm), which could serve as nest support for clutches, and ii) fine particles (<20 mm), constituting the matrix around the coarse particles. In the former, only the dominant substratum particle size was retained. In co-dominance cases, the smallest substratum particle size was arbitrary considered dominant. In the latter, sand and gravel were ranged in three abundance classes (absence, ≤25 % and >25 % of the total substratum composition) and silt in two classes (absence / presence). Finally, the particle size of the nest support used for each egg clutch was recorded.

Mesohabitat conditions were characterised using the geomorphic units defined by Malavoi & Souchon (2002) and based on identification of streams portions with both structural and functional uniformity in terms of water velocity, depth, substratum particle size, slope of the riverbed, water line and cross sections. In the present study we only recorded the 7 following units: “pool”, “shoal”, “run”, “riffle”, “cascade”, “rapids” and “lotic channel”.

Sampling procedure

Observation of an egg clutch is a rare event. A sampling procedure which would consist in searching egg clutches within a randomly positioned quadrat in the river would require expensive time. We chose to perform a presence-only study that allowed a two-step sampling routine: i) description of spawning habitat, and ii) description of available habitat in the river.

The first step was performed in March 2000 and dedicated to the collection of egg clutches in both rivers. Spawning places were identified by a presence-only stratified sampling procedure. Stones were randomly turned over in a given geomorphic unit, by a minimum of two prospectors. If one egg clutch was found during the first 15 minutes of search, the whole area of geomorphic unit was prospected; otherwise it was abandoned for a next unit. When an egg clutch was found, it was positioned at the center of a quadrat in order to describe the microhabitat conditions. The advantage of this procedure was to sample all the units and quickly get positive outcomes. However, it did not allow deep water exploration (>1.2 m) because of the difficulty and security requirements needed for snorkelling exploration. Complementary samplings were randomly performed in the deep pools of each river (1.5 m to 4 m). They confirmed the absence of egg clutches in these places and were not included in habitat analysis.

The second step was performed in February 2010, only in order to assess the habitat availability on each river, on the whole study zone in Langevin River and on stations *B*, *C* and *D* in Mât River. A random sampling procedure was performed to take into account the habitat spatial heterogeneity and the representativeness of each geomorphic unit. Descriptions were made toward upstream and were based on a single quadrat description per river section (transect). Distance between each transect was randomly set between 1 to 25 meters. The position of the quadrat on the transect was randomly decided among 5 modalities: right edge, right side, river center, left side, and left edge. This procedure was repeated until around 3 000 m of linear river on Langevin. In Mât River, 1 000 m on station *B* and 400 m on both stations *C* and *D* were prospected. For each quadrat, microhabitat was described and mesohabitat unit was recorded.

Statistical analysis

The statistical R software was used to perform analysis (R Development Core Team, R 2010). We used a Wilcoxon rank sum test to compare availability of water depths and velocities between Langevin and Mât Rivers. Differences of substratum composition between both sampled rivers were tested using a *Chi*-square distribution test. In order to test selection for nest support size, we compared distribution of particle size used for spawning with the mean percentage of covering of potential nest support within the rivers (pseudo-absence quadrats) and around the egg clutches (positive quadrats), using a *Chi*-square distribution test. A significant difference among distributions denoted non-random choice for particle size of spawning nest.

We used logistic Generalized Linear Model (GLM) to analyze the relationships between presence/absence of egg clutches and explanatory environmental factors describing the quality of the habitat (Guisan et al. 2002, Ahmadi-Nedushan et al. 2006). The values of the response variable were transformed by a Logit link function which can be written as a linear function of a set of predictors:

$$g(x) = \log (p_i / 1 - p_i) = \beta_0 + \sum \beta_j x_{ji}$$

where p_i is the probability of presence,

$g(x)$ is the linear predictor,

x_j are the j explanatory variables,

β_0 is a constant and β_j are selection coefficients.

Fitting logistic models requires positive outcomes but also negative ones. In our study, available habitat data samplings in 2010 were used to generate pseudo-absence data (Pearce & Boyce 2006). This means that they were assumed to represent true absence ($p = 0$), whereas data collected in 2000 represented the habitat used for spawning ($p = 1$). To this extent, developed models were presence/availability models (Boyce et al. 2002). Presence of egg clutches was the binary dependant variable. Four

models were built, depending on set of explanatory factors describing the habitat conditions. Water depth, water velocity and mesohabitat explanatory variables were tested separately, only with river as explanatory co-variable. Substratum composition model was more complex because we simultaneously tested the following explanatory variables: dominant coarse particle, sand, gravel, presence of silt and river. Only single interactions between explanatory variables were tested to facilitate interpretation and limit the number of cells in the analytic design. We tested if each variable explained a significant amount of independent variation ($P < 0.05$), based on the significant reduction of residual deviance compared to the previous model (Guisan et al. 2002). A non-random habitat use by species was highlighted by a significant effect of variable. If significant interactions were highlighted, habitat choice would result from a synergistic effect of explanatory variables.

The logistic regression produced a habitat probabilistic index (HPI) representing the probability of observing an egg clutch under given the explanatory variables (Ahmadi-Nedushan et al. 2006). The models predictions and their standard errors were obtained by transforming the linear predictors by the inverse of the link function. Since occurrence probabilities were artificially induced by the number of pseudo-absences integrated in the model (Pearce & Boyce 2006), we chose to adjust the maximums values of each river at 1 to facilitate interpretation and comparison of habitat preferences. So, HPI values close to 1 denoted greatest preferences, whereas values close to 0 suggested avoidance.

RESULTS

S. lagocephalus was preponderant in both studied rivers. In 2000 (year of egg clutches collection), the ratio of *S. lagocephalus* / *C. acutipinnis* was around 23.7 in Langevin River (132/2 and 460/22 ind.100m⁻², respectively for LANG 1 and LANG 2) and 15.5 in Mât River (158/10 and 50/4 ind.100m⁻², respectively for MAT 1 and MAT 2) which suggested that about 1.8 to 7.2% of egg clutches found in this study might belong to *C. acutipinnis*. As a consequence, we considered that the study reflected *S. lagocephalus* habitat selection for reproduction. This observation is discussed further and taken into account in results interpretation.

Habitat description

During the habitat availability sampling session (year 2010), 205 quadrats were described in Langevin River and 147 quadrats in Mât River (on stations *B*: $n = 70$, *C*: $n = 27$, *D*: $n = 50$). Sampled depths were not significantly different between rivers ($W = 15141$, $P = 0.40$) and ranged between 1 to 120 cm (Table 1). Water velocities were significantly higher in Mât River (range: 2-435 cm.s⁻¹) than in Langevin River (range: 0-322 cm.s⁻¹; $W = 9978$, $P < 0.001$). For both rivers, flagstone and large cobble were the main substratum components (Table 1), but the distribution of dominant coarse particles was significantly different between rivers ($X^2 = 37.44$, d.f. = 4, $P < 0.001$). General distribution of particles sizes was more homogeneous in Mât River, whereas it

was biased for large substrata in Langevin River. Silt was only noticed in Langevin River. Distribution of both sand and gravel particles size modalities was significantly different from one river to the other (Sand: $X^2 = 9.71$, d.f. = 2, $P = 0.007$; Gravel: $X^2 = 29.88$, df = 2, $P < 0.001$). Areas with sand and gravel were more often found in Mât River than in Langevin River.

Nest support selection

In the egg clutches sampling session (year 2000), 247 clutches were found (Langevin river: n = 148 and Mât river: n = 99). They were only found under large cobbles (59 %), small boulders (32 %) and small cobbles (9 %). In Langevin River, fish more frequently used small boulders and less frequently small cobbles than in Mât River ($X^2 = 18.02$, d.f. = 2, $P < 0.001$). For both rivers, the distributions of nest support sizes used by fishes were significantly different from the available proportion of substratum in rivers and around the egg clutches (Table 2), reflecting a selection for large nest supports.

Microhabitat selection

The GLMs logistic analysis, which showed strong significant effect for all tested habitat variables, reflected strong preferences for spawning habitat (Table 3). River single effect was not significant for all models. Water velocity model explained 6.7 % of egg clutches distribution (Table 3-A). The preferences for this variable were similar in both rivers: the HPI values increased with water velocity until an optimum at 60-80 cm.s⁻¹ (Fig. 2-a). Water depth model explained 14.2 % of egg clutches distribution. The interaction between river and depth showed different preference between rivers (Table 3-B). For Mât River, the presence probability increased with depth, until an optimum for 40-60 cm and then drastically decreased for 60-80 cm. For Langevin River, the HPI values reached an optimum for <40 cm modalities and then decreased for deeper areas (Fig. 2-b).

Substratum composition model explained 54.8 % of egg clutches distribution, showing a strong selection for these variables (Table 3-C). Two factors mainly influenced the egg clutches distribution: the dominant coarse particles explained 41.7 % of model deviance and the abundance of sand explained 31.5 %. Overall, the HPI values decreased while the dominant substratum modalities increased (Fig. 3). The significant interaction between this variable and river showed that preferences for medium particle size (large cobble - small boulder) were higher for Mât River than Langevin River. Sand effect was significant, showing a strong selection for areas where sand was <25 %, whereas areas where sand was absent or >25 % were avoided for reproduction. This selection was accentuated in Mât River, where presence probabilities of egg clutches were nil in absence of sand, contrary to Langevin River (interaction "sand and river", Fig. 3-ab). In the latter, egg clutches were found under aggregates of small or large cobbles inserted between boulders. Presence of gravel on the area also positively influenced the presence of egg clutches (Table 3-C). The interaction between gravel and dominant

particle size modalities reflected higher HPI value for large boulder and flagstone in gravel presence. The interaction between sand and gravel showed a positive synergistic effect of both factors on the spawning area selection (Fig. 3-ab). Conversely, presence of silt on the area significantly decreased the HPI values for spawning. Interaction effect between river and presence of silt was not tested due to the absence of silt in Mât River.

Mesohabitat selection

Mesohabitat model explained 36.7 % of egg clutches distribution (Table 3-D). Selection for geomorphic units was strong and reflected that such parameter could be used to evaluate habitat suitability for *S. lagocephalus* spawning areas. HPI values were higher for shallow (<60 cm) and lotic (> 30cm.s⁻¹) geomorphic units, such as shoal, run, riffle, and cascade (Malavoi & Souchon 2002). Optimums were observed for riffle and cascade, whereas deep geomorphic units were avoided (Fig. 4). Rapids and lotic channels were also avoided, probably because of the high rate of flagstones usually found in them. The significant interaction between mesohabitat modalities and rivers reflected that HPIs of both cascade and run were higher in Mât River than Langevin River.

DISCUSSION

Methodological aspects

Spawning habitats are often indirectly characterised by areas where larvae or juveniles are observed (Van Wolfshaar et al. 2010). This method is overall approximate and inadequate in the case of amphidromous species, because larvae drift to sea immediately after hatching (Valade et al. 2009). Field observation methods of reproductive behaviour (Lehtonen et al. 2006) are very difficult to perform for the species studied here, mainly because they bury under stones for spawning. Finally, egg clutches research was the best method to perform an accurate description of physical habitat characteristics around the nests. However, the short duration of egg incubation reduces the chances of finding egg clutches, which highlight the interest of an adapted sampling procedure. Presence-only analysis is commonly used in studies which presents gaps, like radio-tracking, re-use of historical data, or biased ecological data (Pearce & Boyce 2006, Lutolf et al. 2006, Rebelo & Jones 2010). This approach also allows to enhance the sampling procedures efficiency when positive events are rare (Engler et al. 2004, Rebelo & Jones 2010). The presence-only sampling procedure used in this study reduced the sampling effort and increased the number of egg clutch observations by focusing solely on them during the first step. Presence-only sampling thus requires generating pseudo-absence data to complement positive data (Zaniewski et al. 2002, Pearce & Boyce 2006, Lutolf et al. 2006). In the present study, we assumed that the proportion of available habitat was comparable in both rivers between 2000 and 2010. This assumption is likely because of the absence of main disruptions during this period (*i.e.* dam building or riverbed change).

The egg clutches sampled in this study could have been laid by both *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis*, which display similar benthic lifestyles and close preferences for growth habitat (Teichert *et al. submitted*). We suppose that preferences for spawning habitat are probably close too, but reproduction biology of *C. acutipinnis* is still poorly known. The specific determination of egg clutches is only possible with a genetic analysis, which would have imply an unacceptable number of clutches destructions and a strong perturbation of too many spawning areas in the studied rivers. Because *S. lagocephalus* accounted for 98 to 92 % in our samplings, we assumed that habitat selection highlighted in this study is acceptable for this species; so we considered that clutches presence of *C. acutipinnis* was negligible, even if their habitat preference later proves slightly different.

Microhabitat selection

We showed a non-random use of available habitat for *S. lagocephalus* reproduction in Reunion Island. The observed selection is related to ecological requirements and behavioural reproduction habits for this species. Males of *S. lagocephalus* establish a territory and build nests under the stones (Teichert *et al. submitted*), as observed in other gobiids (Fitzsimons *et al.* 1993, Fitzsimons & Nishimoto 1995, Yamasaki & Tachihara 2006). In the stream goby (*Rhinogobius sp.*), the choice of nest support often results from male-male competition (Takahashi *et al.* 2001) and may influence reproductive success, because females choose larger nests (Takahashi & Kohda 2002). This can be the same in *S. lagocephalus* since we showed that large cobbles and small boulders are preferred to small cobbles to build a spawning nest.

Morphodynamic conditions around the spawning nest also played a significant role in habitat choice. Water depth, velocity and substratum particle size are usually considered the most essential microhabitat variables to describe the spawning site selection (Louhi *et al.* 2008, Van de Wolfshaar *et al.* 2010). Usually, substratum composition strongly influences fish distribution (Kondolf & Wolman 1993, Carter *et al.* 2004, Hedger *et al.* 2005). For *S. lagocephalus*, it was predictable to observe a strong selection, because of their benthic spawning behaviour. The microhabitat analysis showed that selected areas for reproduction were characterised by small cobble to small boulder as dominant particles, with traces of sand and gravel. This observation suggested a positive selection for sites where fish could find a lot of potential nest supports, and the avoidance of flagstones areas with no favorable particle size to lay. We showed a strong preference of the fish for presence of < 25% sand and gravel on the spawning area, which may reflect that fine particles sizes are essential for males to dig under the stone for nests building (Keith 2003, Teichert *et al. submitted*). Fine particles could also play a fundamental role for egg survival (Louhi *et al.* 2008). Sand and gravel allow intragravel flow and high water oxygen concentration, whereas silt reduces gravel permeability and egg oxygenation by clogging (Kondolf 2000). This can explain the avoidance of silt-covered substrata on *S. lagocephalus* spawning areas.

Species habitat selection can vary spatially depending on the spectrum of habitats available in a river (Boyce et al. 2002). In Langevin River, *S. lagocephalus* densities were higher and availability of both sand and gravel were lower than in Mât River, which might have induced switches in habitat preferences. Absence of sand and gravel on the spawning area was not completely avoided in Langevin River, because egg clutches were found in clusters of small / large cobbles without fine substratum. Males of *S. lagocephalus* often exhibit parental care and nest guarding behaviour (Teichert et al. submitted). It can be expected that a nest built within an aggregate of cobbles is more susceptible to predation and sneaking than another one directly built on the river bottom, because of more openness to guard. This suggests that fish might use less favourable conditions due to the limited spawning habitat availability.

Water velocity and depth appeared secondary to explain spawning habitat distribution of *S. lagocephalus*. Egg clutches were preferentially found in lotics areas (60-80 cm.s⁻¹), which may contribute to a better egg oxygenation (Kondolf 2000) and optimize chances for newly hatched larvae to drift to sea (Iguchi & Mizuno 1999, Valade et al. 2009). Moreover, Takahashi and Kohda (2001) demonstrated that females of *Rhinogobius brunneus* favoured males that courted in the faster flows, since it displayed a good indication of male condition and parental care abilities. Water velocities in the spawning areas might thus influence the reproductive success due to male mating success and eggs survival. Selection for water depth modalities was strong for <60 cm areas, especially in Langevin river (optimum for <40 cm). Deep waters were maybe avoided because of low water velocities and accumulation of silt and sediments. Overall, morphodynamic conditions of one given area are strongly linked, which allows defining homogeneous geomorphic units.

Mesohabitat selection

Habitat quality and availability are a determining factor for sustainability of populations and reproductive success (Orians et al. 1991). Mesohabitat scale approach is frequently used in aquatic management because it allows a quick river assessment based on a visual decision key (Malavoi & Souchon 2002). It connects geomorphology and ecological preferences, so it can be used to describe fish habitat or to define sampling units (Hauer et al. 2009). We showed that *S. lagocephalus* selected spawning areas located into shoals, runs, riffles and cascades. These units were characterised by high water velocities (>30 cm.s⁻¹), low water depths (<30 cm) and high oxygenation due to flow turbulences and intragravel water circulation (Kondolf 2000). Pools and high flow geomorphic units were avoided, probably because of the absence of sand and gravel in faster flows. Mesohabitat could be a preliminary approach to quickly assess a river's availability of spawning areas for expertise studies. However, it would be preferable to couple this method with simple observations of both coarse and fine substratum particles sizes.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the staff of ARDA for their help: P. Bosc (director) and H. Grondin (technician). The present study was conducted with the financial support of Electricité De France (22-30 avenue de Wagram, 75382 Paris Cedex 8), Office de l'Eau Réunion (49 rue Mazagran, 97 400 Saint Denis), Région Réunion (Avenue René Cassin, BP 7190, 97719 Saint Denis cedex 9), Parc National de La Réunion (112 rue Sainte Marie, 97400 St Denis) and the European Union (European Social Fund).

REFERENCES

- Ahmadi-Nedushan, B., St-Hilaire, A., Berube, M., Robichaud, E., Thiemonge, N. & Bobee, B. 2006. Review of statistical methods for the evaluation of aquatic habitat suitability for instream flow assessment. *River Research and Applications* 22: 503-523.
- Balon, E.K. & Bruton, M.N. 1994. Fishes on the Tatinga river, Comoros, with comments on freshwater amphidromy in the goby *Sicyopterus lagocephalus*. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 5: 25-40.
- Bell, K.N.I 1999. An overview of goby-fry fisheries. *Naga Manila* 22: 30-36.
- Bell, K.N.I 2009. What Comes Down Must Go Up : The Migration Cycle of Juvenile-Return Anadromous Taxa. *American Fisheries Society Symposium* 69: 321-341.
- Blob, R.W., Rai, R., Julius, M.L. & Schoenfuss, H.L. 2005. Functional diversity in extreme environments: effects of locomotor style and substrate texture on the waterfall climbing performance of Hawaiian gobiid fishes. *Journal of Zoology* 268: 315-324.
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E. & Schmiegelow, F.K.A. 2002. Evaluating resource selection function. *Ecological Modelling* 157: 281-300.
- Cailleux, A. 1954. Limites dimensionnelles des noms des fractions granulométriques. *Bulletin de la Société géologique de France* 4: 643-646.
- Carter, M.G., Copp, G.H. & Szomlai, V. 2004. Seasonal abundance and microhabitat use of bullhead *Cottus gobio* and accompanying fish species in the River Avon (Hampshire), and implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14: 395-412.
- Daoulas, C., Economou, A.N., Psarras, T., Barbieri-Tseliki, R. 1993. Reproductive strategies and early development of three freshwater gobies. *Journal of fish biology* 42: 749-776.
- Delacroix, P. & Champeau, A. 1992. Ponte en eau douce de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) poisson Gobiidae amphibionte des rivières de la Réunion. *Hydroécologie Appliquée* 4: 49-63.
- Dodson, J.J., Laroche, J., Lecomte, F. 2009. Contrasting Evolutionary Pathways of Anadromy in Euteleostean Fishes. *American Fisheries Society Symposium* 69: 63-77.
- Engler, R., Guisan, A., Rechsteiner, L. 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* 41: 263-274.
- Filipe, A.F., Cowx, I.G. & Collares-Pereira, M.J. 2002. Spatial modeling of freshwater fish in semi-arid river systems : a tool for conservation. *River Research and Applications* 18: 123-136.

Fitzsimons, M., Nishimoto, R.T., Yuen A.R. 1993. Courtship and territorial behavior in the native Hawaiian stream goby. *Sicyopterus stimpsoni*. Ichthyological Exploration of Freshwaters 4(1): 1-10.

Fitzsimons, M. & Nishimoto, R.T. 1995. Use of fish behavior in assessing the effects of Hurricane Iniki on the Hawaiian island of Kaua'i. Environmental Biology of fishes 43: 39-50.

Fitzsimons, J.M., Parham, J.E. & Nishimoto, R.T. 2002. Similarities in behavioral ecology among amphidromous and catadromous fishes on the oceanic islands of Hawaii and Guam. Environmental Biology of Fishes 65: 123-129.

Gayraud, S., Hérouin, E. & Philippe, M. 2002. Le colmatage minéral du lit des cours d'eau : revue bibliographique des mécanismes et des conséquences sur les habitats et les peuplements de macroinvertébrés. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 365/366: 339-355.

Geist, D.R. & Dauble, D.D. 1998. Redd Site Selection and Spawning Habitat Use by Fall Chinook Salmon: The Importance of Geomorphic Features in Large Rivers. Environmental Management 22(5): 655-669.

Gross, M.R., Coleman, R.M., Mc Dowall R.M. 1988. Aquatic Productivity and the Evolution of Diadromous Fish Migration. Science 239: 4845.

Guisan, A., Edwards, T.C. & Hastie, T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. Ecological Modeling 157: 89-100.

Guisan, A. & Wilfried, T. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters 8: 993- 1009.

Hauer, C., Mandlbürger, G., Habersack, H. 2009. Hydraulically related hydro-morphological units: description based on a new conceptual mesohabitat evaluation model (MEM) using Lidar data as geometric input. River Research and Applications 25: 29-47.

Hedger, R.D., Dodson, J.J., Bergeron, N.E. & Caron, D.F. 2005. Habitat selection by juvenile Atlantic salmon: the interaction between physical habitat and abundance. Journal of Fish Biology 67: 1054-1071.

Hoareau, T., Lecomte-Finiger, R., Grondin, H.P., Conand, C., Berrebi, P. 2007. Oceanic larval life of La Réunion "bichiques" amphidromous gobiid post-larvae. Marine Ecology Progress Series 333: 303-308.

Hosmer, W.D. & Lemeshow, S. 2000. Applied logistic regression. Second edition, John Wiley and Sons.

Iguchi, K., Mizuno, N. 1999. Early starvation limits survival in amphidromous fishes. Journal of Fish Biology 54: 705-712.

Jenkins, A.P., Jupiter, S.D., Qauqau, I. & Atherton, J. 2009. The importance of ecosystem-based management for conserving aquatic migratory pathways on tropical high islands: a case study from Fiji. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 20(2): 224-238.

Keith, P. 2003. Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. Journal of Fish Biology 63: 831-847.

Keith, P., Galewski, T., Cattaneo-Berrebi, G., Hoareau, T. & Berrebi, P. 2005. Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* in the Indo-pacific area inferred from mitochondrial cytochrome b gene. Molecular Phylogenetics and Evolution 37: 721-732.

Keith, P., Marquet, G., Valade, P., Bosc, P. & Vigneux, E. 2006. Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce des Comores, Mascareignes et Seychelles. Edition MNHN. Paris, 250 pp.

- Keith, P., Hoareau, T.B., Lord, C., Ah-Yane, O., Gimonneau, G., Robinet, T. & Valade, P. 2008. Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei : Gobiidae : Sicydiinae). *Marine and Freshwater Research* 59: 876–889.
- Kondolf G.M. 2000. Assessing salmonid spawning gravel quality. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 262–281.
- Kondolf, G.M. & Wolman, M.G. 1993. The sizes of salmonid spawning gravels. *Water Resources Research* 29: 2275–2285.
- Labonne, J., Allouche, S., Gaudin, P. 2003. Use of a generalized linear model to test habitat preferences: the example of *Zingel asper*. an endemic endangered percid of the River Rhône. *Freshwater Biology* 48: 687–697.
- Lamouroux, N., Capra, H. & Pouilly, M. 1998. Predicting habitat suitability for fish : linking statistical hydraulic models with multivariate habitat models. *Regulated Rivers: Research and Management* 14: 1-11.
- Lehtonen, H., Lappalainen, J., Kervinen, J., Fontell, E. 2006. Spatial distribution of spawning sites of pikeperch [*Sander lucioperca* (L.)] in a highly eutrophic clay-turbid lake – implications for management. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 540–542.
- Lord, C. 2009. Amphidromie, endémisme et dispersion: traits d’histoire de vie et histoire évolutive du genre *Sicyopterus* (Teleostei : Gobioidi : Sicydiinae). Ph.D. Thesis. Museum national d’histoire naturelle. France, Paris. 238 pp.
- Lord, C. & Keith, P. 2008. Threatened fishes of the world. *Sicyopterus sarasini* Weber & Beaufort. 1998 (Gobiidae). *Environmental Biology of Fishes* 83: 169-170.
- Louhi, P., Maki-Petays, A., Erkinaro, J. 2008. Spawning habitat of Atlantic salmon and brown trout : general criteria and intragravel factors. *River Research and Applications* 24: 330-339.
- Lütolf, M., Kienast, F., Guisan, A. 2006. The ghost of past species occurrence: improving species distribution models for presence-only data. *Journal of applied ecology* 43: 802-815.
- Malavoi, J.R. 1989. Typology of flow features or morphodynamic units in high energy streams. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 315: 189–210.
- Malavoi, J.R. & Souchon, Y. 2002. Description standardisée des principaux faciès d’écoulement observables en rivière : clé de détermination qualitative et mesures physiques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 365/366: 357-372.
- March, J.G. Benstead, J.P. Pringle, C.M. & Scatena, F.N. 2003. Damming Tropical Island Streams: Problems, Solutions, and Alternatives. *BioScience* 53(11):1069-1078.
- Mc Dowall, R.M. 1988. Diadromy in fishes: migration between freshwater and marine environments. *Groom Helm*. London 308 p.
- Mc Dowall, R.M. 2007. On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and fisheries* 8: 1-13.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. 1989. *Generalized Linear Models*. London, Chapman and Hall.
- Moir, H.J., Gibbins, C.N., Soulsby, C., Youngson, A.F. 2005. PHABSIM modeling of atlantic salmon spawning habitat in an upland stream: testing the influence of habitat suitability indices on model output. *River Research and Applications* 21: 1021–1034.
- Myers, M.J. 1949. Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia* 1949: 89-97.
- Orians, G.H. & Wittenberger, J.F. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist* 137: 529-549.

- Pearce, J.L. & Boyce, M.S. 2006. Modeling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology* 43: 405-412.
- R Development Core Team. R; 2005. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>.
- Rebelo, H. & Jones, G. 2010. Ground validation of presence-only modelling with rare species: a case study on barbastelles *Barbastella barbastellus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Applied Ecology* 47(2): 410-420.
- Ryan, P.A. 1991. The success of the Gobiidae in tropical Pacific insular stream. *New Zealand Journal of Zoology* 18: 25-30.
- Sempeski, P. & Gaudin, P. 1995 - Habitat selection by grayling (*Thymallus thymallus*). I. Spawning habitats. *Journal of fish biology* 47 : 256-265.
- Stoner, A.W., Manderson, J.P., Pessutti, J.P. 2001. Spatially explicit analysis of estuarine habitat for juvenile winter flounder: combining generalized additive models and geographic information systems. *Marine Ecology Progress Series* 213: 253-271.
- Valade, P., Lord, C., Grondin, H., Bosc, P., Taillebois, L., Iida, M., Tsukamoto, K., Keith, P. 2010. Early life history and description of larval stages of an amphidromous goby. *Sicyopterus lagocephalus* (Gobioidei: Sicydiinae). *Cybiurn* 33(4): 309-319.
- Van De Wolfshaar, K.E., Ruizeveld De Winter, A.C., Straatsma, M.W., Van Den Brink, N.G.M., De Leeuw, J.J. 2010. Estimating spawning habitat availability in flooded areas of the river waal. the Netherlands. *River Research and Applications* 26(4): 487-498.
- Voegtli, B., Larinier, M. & Bosc, P. 2002. Experimental study of the climbing capabilities of the goby *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) for the design of upstream facilities at the Salazie diversion water intakes (Reunion Island). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 364: 109-120.
- Yamasaki, N. & Tachihara, K. 2006. Reproductive biology and morphology of eggs and larvae of *Stiphodon percnopterygionus* (Gobiidae: Sicydiinae) collected from Okinawa Island. *Ichthyological Research* 53: 13-18.
- Yamasaki, N. & Tachihara, K. 2007. Eggs and larvae of *Awaous melanocephalus* (Teleostei: Gobiidae). *Ichthyological Research* 54: 89-91.
- Zaniewski, A.E., Lehmann, A., McC Overton, J. 2002. Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modeling* 157: 261-280.

FIGURE LEGENDS

Figure 1: Geographical distribution of sampling sites of *Sicyopterus lagocephalus* egg clutches along the both Langevin and Mât Rivers of Reunion Island, Mascarene archipelago (filled circles and area). Fishing sites from the Ichthyological Monitoring Network of Reunion Island (<http://www.arda.fr/>) are also presented (filled stars).

Figure 2: Spawning habitat probabilistic index (HPI) of *Sicyopterus lagocephalus* predicted from GLM logistic models, according to microhabitat variables in the Reunion Island: a) water velocity, b) water depth in Mât River (empty circles) and Langevin River (filled circles). Maximums values were adjusted at 1 for each river. Vertical bars represent standard errors of the predictions.

Figure 3: Spawning habitat probabilistic index (HPI) of *Sicyopterus lagocephalus* predicted from GLM logistic analysis, according to substratum composition on Mât River (a) and Langevin River (b). Probabilities were estimated for areas with presence (<25 % of covering) of both sand and gravel (filled circles) and without fine particle size (empty circles). For all, presence of silt = 0. Maximums values were adjusted at 1 for each river. Vertical bars represent standard errors of the predictions. SC - small cobble, LC - large cobble, SB - small boulder, LB - large boulder, F - flagstone.

Figure 4: Spawning habitat probabilistic index (HPI) of *Sicyopterus lagocephalus* predicted from GLM logistic analysis, according to geomorphic units on both Mât River (empty circles) and Langevin River (filled circles). Maximums values were adjusted at 1 for each river. Vertical bars represent standard errors of the predictions.

TABLE LEGENDS

Table 1: Description of available microhabitat on Mât and Langevin Rivers, sampled in 2010. Means are presented with their 95% confidence interval (C.I.). Substratum composition modalities are into ascending order. (*) Relative prevalence of modalities in parentheses.

Table 2: Frequency of nest support used for *Sicyopterus lagocephalus* spawning in both Langevin and Mât Rivers and mean relative proportion of covering of each potential support around the nest (positive quadrat, $p = 1$) and in the rivers ($p = 0$). *Chi-square* tests compare distributions of nest support availabilities with distributions nest support used for spawn. Values in bold are significant *P*-values.

Table 3: Summary of residual deviance reduction tests on logistic GLM analyses for the spawning habitat conditions of *Sicyopterus lagocephalus* in Reunion Island. The deviance score of each variable was calculated compared to the previous model. Values in bold are significant *P*-values.

Figure 1

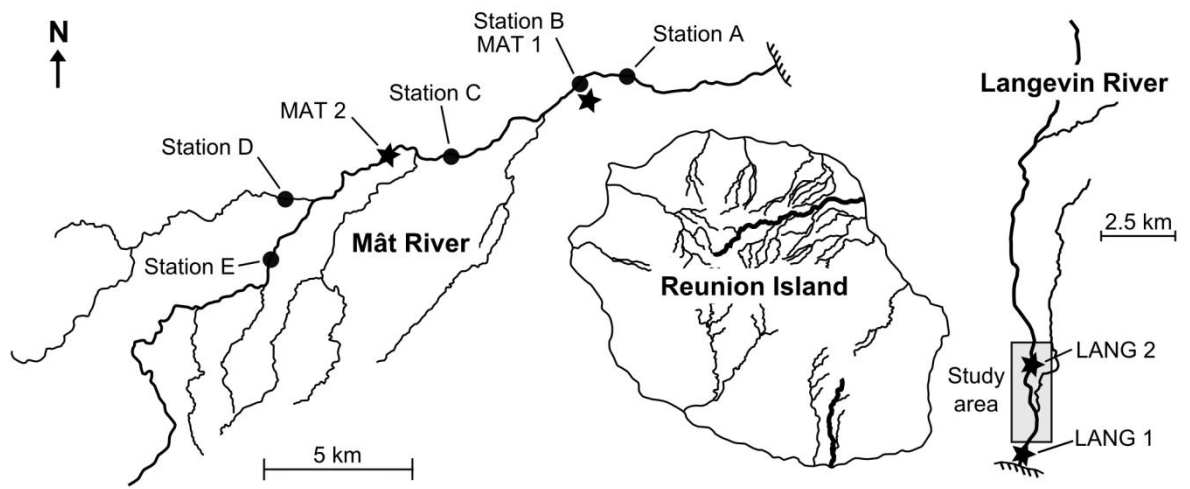


Figure 2

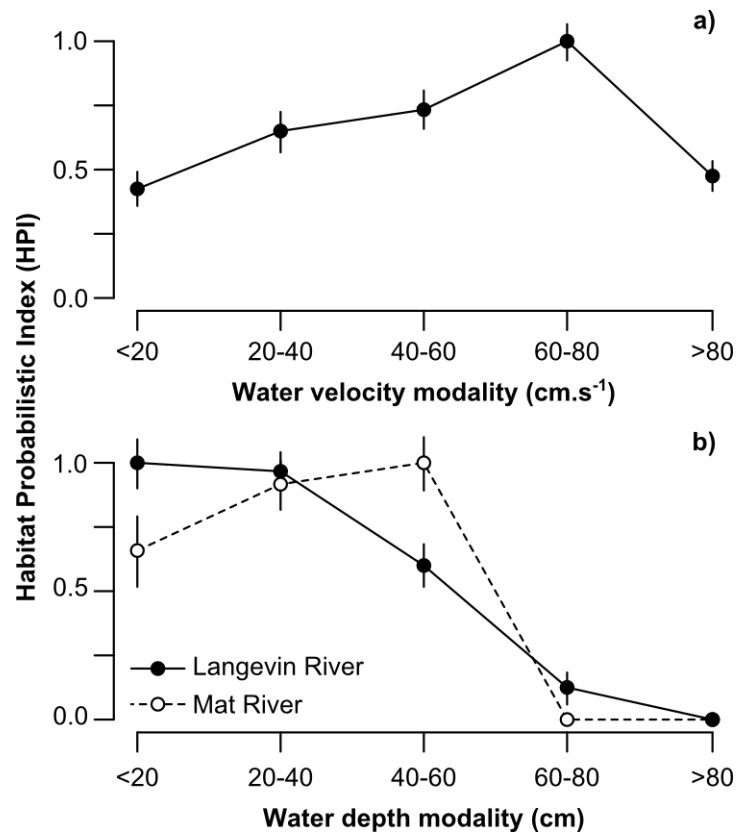


Figure 3

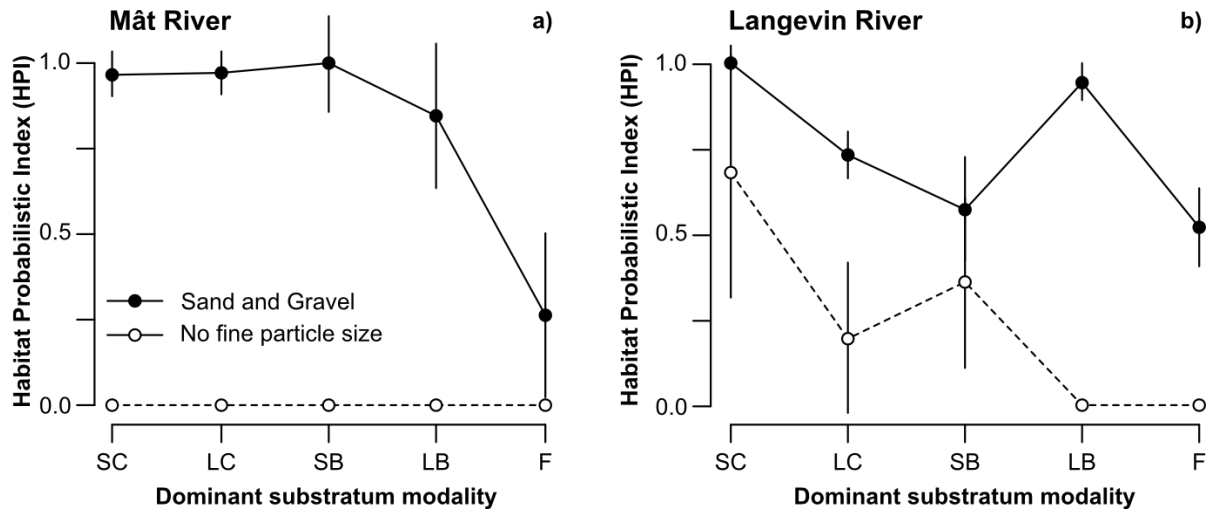


Figure 4

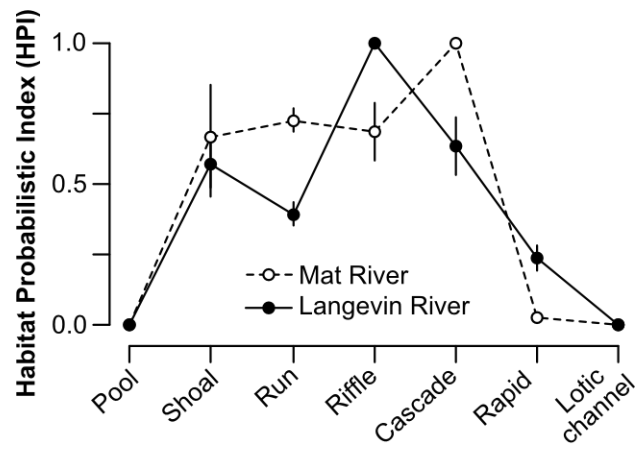


Table 1

Habitat variable	Mât River		Langevin River	
	Mean (C.I.)	Range	Mean (C.I.)	Range
Water depth (cm)	47 (\pm 4.61)	1-120	48 (\pm 3.52)	6-120
Water velocity (cm.s ⁻¹)	76 (\pm 8.89)	2-435	52 (\pm 6.47)	0-322
Dominant coarse particle size (*)	LC (0.30) - F (0.24) - SC (0.24) - LB (0.13) - SB (0.09)		F (0.53) - LC (0.19) - LB (0.10) - SB (0.10) - SC (0.08)	
Silt (*)	Absence (1) - Presence (0)		Absence (0.92) - Presence (0.08)	
Sand (*)	Absence (0.61) - <25% (0.29) - >25% (0.10)		Absence (0.77) - <25% (0.17) - >25% (0.06)	
Gravel (*)	<25% (0.58) - Absence (0.21) - >25% (0.21)		Absence (0.48) - <25% (0.45) - >25% (0.07)	

Table 2

		Nest support			Chi-square Test		
		Small cobble	Large cobble	Small boulder	χ^2	d.f.	P-value
Langevin River	<i>use</i>	0.04	0.55	0.41	-	-	-
	<i>available p = 0</i>	0.33	0.43	0.24	60.0	2	<i>p < 0.001</i>
	<i>available p = 1</i>	0.53	0.32	0.15	160.8	2	<i>p < 0.001</i>
Mât River	<i>use</i>	0.16	0.64	0.20	-	-	-
	<i>available p = 0</i>	0.42	0.42	0.16	28.5	2	<i>p < 0.001</i>
	<i>available p = 1</i>	0.44	0.41	0.15	31.4	2	<i>p < 0.001</i>

Table 3

Term	<i>df.</i> -residual	Residual deviance	Reduction deviance	<i>P</i> -value
A) Water velocity				
Null model	589	802.22	-	-
River	588	801.86	0.37	0.545
Modality	584	757.40	44.46	<i>P</i> < 0.001
Modality x River	580	748.10	9.30	0.054
B) Water depth				
Null model	589	802.22	-	-
River	588	801.86	0.37	0.545
Modality	584	703.08	98.78	<i>P</i> < 0.001
Modality x River	580	688.60	14.48	0.006
Substratum				
C) composition				
Null model	589	802.22	-	-
River	588	801.86	0.37	0.545
Dominant	584	618.24	183.62	<i>P</i> < 0.001
Silt	583	611.20	7.04	0.008
Sand	581	472.60	138.60	<i>P</i> < 0.001
Gravel	579	451.46	21.15	<i>P</i> < 0.001
River x Dominant	575	434.02	17.44	0.002
River x Sand	573	407.38	26.64	<i>P</i> < 0.001
River x Gravel	571	404.20	3.18	0.204
Dominant x Silt	567	404.04	0.17	0.997
Dominant x Sand	559	397.98	6.06	0.640
Dominant x Gravel	551	378.99	18.99	0.015
Silt x Gravel	549	373.01	5.98	0.050
Sand x Gravel	545	363.39	9.62	0.047
Silt x Sand	543	362.22	1.17	0.558
D) Morphodynamic units				
Null model	589	802.22	-	-
River	588	801.86	0.37	0.545
Modality	582	567.97	233.89	<i>P</i> < 0.001
Modality x River	576	508.18	59.78	<i>P</i> < 0.001

ANNEXE F

(Article en préparation)

Breeding pattern and nest guarding in *Sicyopterus lagocephalus*, a widespread amphidromous Gobiidae

Short title: Breeding pattern of *Sicyopterus lagocephalus*

Nils TEICHERT ¹⁻²⁻³, Philippe KEITH ⁴, Pierre VALADE ⁵, Marine RICHARSON ¹,
Matthieu METZGER ¹⁻⁶⁻⁷, Philippe GAUDIN ²⁻³

¹ Reunion Association of Development of Aquaculture (ARDA), ZI les Sables, BP 16, 97427 Etang Salé, La Réunion.

² Univ Pau & Pays Adour, UMR ECOBIOP, INRA/UPPA, UFR Côte Basque, Allée du parc Montaury, 64 600 Anglet, France.

³ INRA, UMR ECOBIOP, INRA/UPPA, Pôle d'Hydrobiologie de l'INRA, Quartier Ibarron, 64 310 St Pée sur Nivelle, France.

⁴ MNHN, Département des Milieux et Peuplements Aquatiques, UMR BOREA 7208, 57 rue Cuvier, CP026, 75231 Paris, cedex 05, France.

⁵ O.C.E.A. Consult', BP 22, Centre Régional d'Application Aquacole, 97 427 Etang Salé, La Réunion.

⁶ Université de Lorraine, UFR SciFA, Campus Bridoux, 57070 Metz, France.

⁷ AQUAGO, 270 Rue Thomas Edison, 34400 Lunel, France.

ABSTRACT

Amphidromous gobies are usually nest spawners. Females lay a large number of small eggs under stones or onto plant stems, leaves or roots while males care for the clutch until hatching. For some goby species, sexual preferences are well documented; however, the mate choice in the Sicydiinae subfamily is still poorly known. This study investigates the breeding pattern and paternal investment of *Sicyopterus lagocephalus* in a stream of Reunion Island. Field sampling and observations were performed to examine the relationship between the number of eggs in the nest, the size of the nest support, the nest guard's body size and the guarding probability. Our observations showed that males accepted a single female spawning in the nest and cared for the eggs until hatching. The probability for a nest to be guarded increased with the number of eggs within the nest, suggesting that paternal investment depends on a trade off between reproductive value of the current reproduction and future nesting events. We showed that large nest supports were occupied by large males, whereas smaller males were found under smaller cobbles, probably because of male-male competition for available nest supports. Our results suggest that the male's choice relies upon a similarity to the female size, while the female's choice was based on both body and nest supports sizes.

Keywords: *Sicyopterus lagocephalus*, Gobiidae, mating system, nest size, guarding behavior.

INTRODUCTION

Fishes usually choose among multiple partners to mate. The sexual selection theory expects that individuals preferentially mate with partners enhancing their reproductive success (Anderson 1994). In most fishes, the choice of mate is usually performed by females (Anderson 1994). However, male choice could increase in cases of female-biased sex ratios or costly paternal care (Trivers 1972; Clutton-Brock 2007).

Freshwater gobies often are nest spawners (Manacop 1953, Daoulas et al. 1993; Fitzsimons et al. 1993; Keith 2003; Yamasaki & Tachihara 2006; Tamada 2008). Males delimit a territory and build a nest on or under various supporting structures, such as rocks, pebbles or onto submerged plants (Manacop 1953, Daoulas et al. 1993; Fitzsimons et al. 1993; Takahadhi & Koha 2002; Keith 2003). After egg deposition, the male generally leads the female outside and takes care of the eggs until hatching (Takahashi & Yanagisawa 1999; Valade et al. 2009). In few species, the female also guards the nest and shows a territorial behaviour around the nest (Ha & Kinzie 1996). Parental care enhances the survivorship of progeny, mainly thanks to nest defense against intruders and a better egg oxygenation through fanning (Lissaker & Kvarnemo 2006; Meunier et al. 2009). Furthermore, it has been shown that uncared for egg clutches are more likely to clogging and fungi development (Daoulas et al. 1993; Ito & Yanagisawa 2000).

Several studies have shown that females preferentially mate with larger males, which are more likely to defend large nests (Ito & Yanagisawa 2000; Takahashi et al. 2001; Takahashi & Kohda 2002). In several goby species, the male is able to simultaneously handle several females laying eggs in one nest (Takahashi & Yanagisawa 1999; Tamada 2008; Olsson et al. 2009). In this case, the females often prefer to lay in large nests where other females already have spawned (Mazzoldi & Rasotto 2002; Takahadhi & Koha 2002), since nest cover behaviour can be considered as an honest signal of male condition and parental care abilities (Lindström et al. 2006; Olsson et al. 2009). In limited mating conditions, the males may discriminate females by preferentially choosing large ones, considering their higher body size-related fecundity (Côte & Hunte 1989; Ito & Yanagisawa 2000).

Even if mating systems and sexual preferences begin to be well known in some gobies, the mate choice of the Sicydiinae sub-family remains poorly documented (Keith 2003; Iida et al. 2011, Yamasaki et al. 2011). *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas 1767) is an amphidromous goby widely distributed throughout the Indo-Pacific region, from Western Indian Ocean to Eastern Pacific (Keith et al. 2005; Berrebi et al. 2006; Lord et al. 2010; Lord et al. in press). In Reunion island (southwest Indian Ocean), this goby dominate the fish assemblages and is subjected to a heavy fishing pressure (Delacroix & Champeau 1992, Bell 1999). It has a benthic lifestyle, feeding on micro-algae that cover the river substratum (Bielsa et al. 2003). Spawning season extend almost all year, with a short pause in reproduction activity during the cooler months (Delacroix 1987, Teichert

et al. *in preparation*), as observed in other *Sicyopterus* in Philippines (Manacop 1953). Females lay a large number of small eggs onto the underside of pebbles and rocks (Delacroix & Champeau 1992) and males possibly take care of the clutches, as has been observed in other gobies (Fitzsimons et al. 1993; Bell 1994; Takahashi & Yanagisawa 2000; Keith 2003). The fecundity is related to the female size and supposed linked to the clutch size (Delacroix 1987), as observed in *Sicyopterus japonicus* (Iida et al. 2011, Yamasaki et al. 2011). The eggs hatch around 48h after fertilisation; free embryos passively drift downstream to the sea immediately after hatching (Valade et al. 2009).

Mating system and sexual selection are known to influence the fish spatial distribution and demographic process (Takahashi 2008; Tamada 2011), highlighting a high interest for species management and conservation. Our study aims to investigate the breeding pattern and possible nest guarding of *Sicyopterus lagocephalus* (Gobiidae, Sicydiinae), in Reunion Island. Our analyses were based on field-search for egg clutches, associated with a description of clutch size, nest support size and nest guarding.

MATERIAL AND METHODS

Fish sampling

The study occurred in Langevin River, located southwest of Reunion (river mouth coordinates: 23.13' S, 38.64' E). In February 2007, three sites located throughout the river (Table 1 and Fig. 1) were sampled a week after the egg clutches collection (see below) to describe fish assemblage. Fishes were caught using electrofishing (portable DEKA 3000, Germany) on about 30 m² per station. Species levels were noted, and then individuals were released in the river.

Search for clutches and nest description

The egg clutches of *S. lagocephalus* form white (recently laid) or grey (advanced ripening: larvae can be seen inside the egg) spots depending to the maturation stage and can easily be recognised (Delacroix & Champeau 1992, Ellien et al. 2011). Clutches were searched in February 2007 and January 2010 in random locations from 800 to 3 300 m from the river mouth (Fig. 1). The search was conducted by two snorkelers in water 0.1 to 1.2 m deep. The random sample procedure used an observation quadrat (1m²) placed on the river bottom. The longitudinal distance between each quadrat was randomly determined and ranged from 1 to 25 m. The transversal position of the quadrat was randomly determined among 5 modalities : 1 - right edge, 2 - right side, 3 - river center, 4 - left side, 5 - left edge). In each quadrat, all the pebbles and rocks were delicately turned, one after another, to find the egg clutches laid onto their underside. The large boulders (> 600 mm) were too large to be upturned. To check whether the nest was guarded, first the snorkelers carefully watched whether there was a goby under the upturned stone, then they checked whether there was an egg clutch. When a clutch was found, the absence or presence of goby was recorded and three features were noted:

species (*S. lagocephalus* / *C. acutipinnis* / unidentified), sex (male / female / unidentified) and body size (< 50 mm / 50-80 mm / > 80 mm / unidentified). The fish size was visually estimated, after a previous training with an underwater ruler. Small body size (< 50 mm) corresponded to newly matured fishes (Delacroix 1987); the 50-80 mm represented the main part of the population; and > 80 mm were the largest gobies within the stream. Later on, the clutch and its support were moved on the river bank. The clutch was photographed adjacent to a scale (1 cm) and the development stage was recorded (white or grey). The size of the nest support was recorded according to four classes (Cailleux 1954: small cobble (20-100 mm), large cobble (100-200 mm), small boulder (200-600 mm) and large boulder (> 600 mm). Finally, the nest was carefully replaced onto the river bottom.

Clutch surface and egg number

To investigate the number of eggs in a clutch, a complementary sample of 48 white clutches (newly laid eggs) was collected without any description of nest parameters, in March 2008. The clutches were photographed and both nest supports and clutches were transferred in buckets filled with river water for transportation to the laboratory. Each clutch surface was measured ($\pm 0.01 \text{ cm}^2$) using the ImageJ software, after picture scaling. A gravimetric method was used to estimate the number of eggs. Each clutch was carefully separated from its support and two sub-samples of about 900-1000 eggs were removed. The eggs from both sub-samples were manually segregated in a Petri dish and photographed under a binocular microscope. The number of eggs was counted for each of them, using the image processing software. Then, the samples were placed in a stove (60 °C, 24 h), then a desiccator (24 h), before precision weighing ($\pm 10^{-5} \text{ g}$). The number of eggs per clutch was calculated as follows:

$$N = (n_1 + n_2) / (w_1 + w_2) \times (W_t),$$

where N is the number of eggs per clutch, n_1 and n_2 the number of eggs in each sub-sample, w_1 and w_2 the weights of each sub-sample and W_t the total clutch weight.

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using the open source R software. A linear regression was performed to investigate the relationship between surface of clutch and number of eggs, using the clutches collected in March 2008. This linear relation was used afterwards to estimate the number of eggs for every other clutch (Takahashi 2008). A Fisher's exact test was used to compare the distributions of guarded and non-guarded nests according to the size of the nest supports, in order to verify the effect of the clutch support size on the guarding behaviour or the possibility of a bias in observing guarding individuals depending on the nest's size.

We used a logistic regression to investigate the relationship between the number of eggs in the nest and the probability that the nest was guarded. Significance of test was based on deviance reduction compared to the null model (*Chi-square* test). Differences

in distributions of clutches' development stage (white - grey) between guarded and unguarded nests were tested using Fisher's exact test. An exact binomial test was used to compare the distribution of clutches' development stages among the nests guarded by *S. lagocephalus*. Rejecting the null hypothesis would indicate that both egg development stages were not equally guarded.

The studied parameters were non-normally distributed, and the number of samples between the analyzed groups was not equal, hence we performed non-parametric statistic tests. Differences in number of eggs in the nests according to nest support size classes (small cobble - large cobble - small boulder - large boulder) were analyzed using a Kruskal-Wallis rank sum test. Differences in number of eggs between unguarded and *S. lagocephalus*-guarded nests were tested for each nest support size class using a Wilcoxon rank sum test. A Kruskal-Wallis rank sum test was performed to compare the number of eggs in the nests among size classes of nest-guarding *S. lagocephalus*. Differences in distributions of nest support sizes between size classes of nest-guarding *S. lagocephalus* were tested using Fisher's exact test.

RESULTS

495 fishes were caught in the three stations sampled for study of fish assemblage. All fishes, except two *C. acutipinnis* caught in the station 3, were *S. lagocephalus*. *Cotylopus acutipinnis* is a sympatric endemic species, common in some rivers of Reunion Island but scarce in Langevin River (in this study: 0.4% for the three sampled stations and 1.2% for station 3). This amphidromous goby lay similar type of clutches that cannot be differentiated from those of *S. lagocephalus* in the field (requiring a genetic analysis).

The number of eggs estimated in the 48 clutches sampled in March 2008 ranged from 9 109 to 85 718 eggs with an average number of 35 710. We found a linear relationship between the clutch surface and the number of eggs ($N_{\text{eggs}} = 3\,238 \times S_{\text{clutch}} + 376.91$, $n = 48$, $R^2 = 0.85$, $P < 0.001$). This relationship explained 85% of total variability, showing that the clutch surface was a good proxy of the number of eggs and, to a larger extent, of the female size (Delacroix & Champeau 1992). We used this relationship to estimate the number of eggs of each clutch observed in February 2007 and January 2010.

In February 2007 and January 2010, a total of 170 nests with egg clutches were found. As the clutches formed regular, circular spots with homogeneous egg development stages, we considered that one nest contained a single female's clutch, as observed for another Sicydiinae (Kinzie 1993, Yamasaki et al. 2011). It ranged from 5 424 to 112 000 with an average number of 28 629. There was no significant difference in the frequency of observation of guarding gobies according to the nest support size (Fisher's Exact Test, $P = 0.567$), showing that identification of guards by snorkelers was

not affected by this parameter. The presence of a goby was recorded under 61 nest supports (Fig. 2). Among them, *Sicyopterus lagocephalus* males were the most commonly observed ($n = 51$), while 6 nests were occupied by both genders, two by sex unidentified individuals and two by *C. acutipinnis* (one male and one sex unidentified individual).

For further data analysis, we did not consider these two nests occupied by *C. acutipinnis* in all analysis (59 guarded nests and 168 eggs clutches). As a consequence, it is possible that a few of the 109 not guarded eggs clutches might belong to *C. acutipinnis*. For the analysis of guarded nests, we considered only the male body size when both genders were present and we assumed that the 6 gender-unidentified individuals were males. Finally, all analysis considering the number of eggs was calculated for only 167 eggs clutches because of one that was damaged in the field.

The probability of finding a guarded nest significantly increased with the number of eggs in the nest (logistic regression, $n = 167$, null dev. = 216.92, reduction dev. = 7.24, $P = 0.007$). Only 16% of the nests with small eggs clutches ($< 15\,000$ eggs) were found with a guarding goby, whereas over 50% nests containing a large number of eggs ($> 45\,000$ eggs) were guarded (Fig. 3). The ratios of egg development stages (white or grey) were not significantly different between guarded and unguarded nests (Fisher's Exact Test, $n = 168$, $P = 0.237$). Similarly, the number of newly laid clutches did not differ from the number of grey clutches among the nests guarded by *S. lagocephalus* (Exact binomial test, $n = 59$, $n_1 = 25$, $P = 0.297$).

Only two clutches were found under large boulders. They were excluded from the current analysis because this low number might have resulted from the low occurrence of large supports (> 600 mm) that were possible to upturn. As a result, the following analysis used 165 clutches. The number of eggs in the nest significantly increased with the size of the nest support, for all data (Kruskal-Wallis test, $n = 165$, $K = 14.60$, d.f. = 2, $P > 0.001$) and unguarded nests (Fig. 4) (Kruskal-Wallis test, $n = 107$, $K = 10.18$, d.f. = 2, $P = 0.006$). Considering that the bigger is the female, the bigger is the eggs clutch, this result shows that large females tend to lay their eggs on larger supports than small females. For the nests where *S. lagocephalus* were observed, this relationship was also highlighted but not significant (Kruskal-Wallis test, $n = 58$, $K = 4.14$, d.f. = 2, $P = 0.125$). The number of eggs under both small cobbles and boulders was not significantly different between unguarded nests and *S. lagocephalus*-guarded nests (Fig. 4) (Wilcoxon rank sum test, $W = 263$, $P = 0.174$ and $W = 214$, $P = 0.557$, respectively for small cobbles and small boulders), whereas the number of eggs under large cobbles was greater for guarded than unguarded nests (Wilcoxon rank sum test, $W = 979$, $P = 0.016$). This difference probably resulted from the low probability of guarded nests for small clutches.

Among the guarded nests, the number of eggs increased with the guard's body size (Fig. 5) (Kruskal-Wallis test, $n = 59$, $K = 7.35$, d.f. = 2, $P = 0.025$), suggesting that a selection based on size similarity may occur for mating. The size distribution of the nest

supports significantly differed among the body size classes of male guards (Fig. 6) (Fisher's Exact test, $n = 59$, $P = 0.004$). The largest gobies used larger nest sizes than small ones.

DISCUSSION

Methodological viewpoint

The morphological identification of clutch-laying species is impossible in the field, and requires genetic analyses, which would imply destroying an unacceptable number of egg clutches. We considered that observation of individuals under the nest was a good indicator of species identification, as suggested by Yamasaki et al. (2011). The dominant species in the Langevin River is *S. lagocephalus*, as we caught over 99% individuals of this species by electrofishing. Moreover, a large majority of guarded nests were occupied by *S. lagocephalus* males. However, the observation of two *C. acutipinnis* nests from 61 suggested that some clutches of this species may have been included in the non-identified nests data set (109 nests). But, considering the low numbers of *C. acutipinnis* nests identified and its very low density, we considered that the possible presence of clutches of this species was negligible.

Spawning pattern

Amphidromous gobies show various patterns of reproduction; some are semelparous, some annual spawners, and some repetitive spawners (Daoulas et al. 1993; Ha & Kinzie 1996; Keith 2003; Tamada & Iwata 2005; Shimizu et al. 2008). For *S. lagocephalus*, Lord et al. (2011) showed an adult up-and-down migration which can occur several times during the fish's life cycle and which is probably linked to reproduction purposes. In several goby species, a nest may simultaneously contain more than one female's egg mass (Daoulas et al. 1993; Ito & Yanagisawa 2000; Takahashi & Kohda 2002; Tamada 2008), suggesting that polygamy is a common mating pattern (Keith 2003). However, among Sicydiines, Kinzie (1993) showed that *Lentipes concolor* (Gill 1860) was not polygamous; our own observations seem to confirm this for *S. lagocephalus*, as has been suggested by Delacroix (1987). This species' egg clutches form regular and uniform egg masses with homogeneous egg development stages, whereas various egg stages are observed in nests with multiple female spawns (Daoulas et al. 1993). Moreover, the range of numbers of eggs found in nests was realistic according to the batch fecundity of females (Delacroix & Champeau 1992, Teichert et al. *in preparation*) which would be consistent with a single spawning event per nest. *Sicyopterus lagocephalus* has an extended breeding period and females probably lay eggs several times throughout the season (Teichert et al. *in preparation*), as observed among other tropical gobies (Manacop 1953, Daoulas et al. 1993; Kinzie 1993; Ha & Kinzie 1996; Tamada 2008). The studied species is probably not exclusive but sequential monogamous, the male mating with one female at a time.

Nests guarding

In the present study, no nest was observed with a lone female, suggesting that they did not take part to parental care, while males seemed to guard the clutch after egg deposition, as observed in other gobies (Daoulas et al. 1993; Lindstrom & brown 1994; Takahashi & Kohda 2002; Keith 2003). We did not find any significant difference between the number of newly laid clutches and advanced ones between guarded and unguarded nests, which confirms the assumption that eggs are guarded until hatching (Valade et al. 2009). This result also showed that the maturation stage of the eggs – freshly laid or advanced – did not influence the guarding behaviour of male gobies. However, a large number of nests were found without any guard. We showed that the probability to find a nest guard was positively correlated to the number of eggs, suggesting that male investment for both care and defense of its nest was different according to the number of eggs contained in the nest. Absence of males in the nests could result from unguarded nest since egg fertilization or from escaped goby prior to or because of observation. In the first case, it is possible that males which mated with small females did not care for the clutch in order to enhance their chances to find other females and increase their reproductive success. For instance, the male of the amphidromous species *Awaous guamensis* (Valenciennes 1837) do not take care of clutches in order to improve their chances of multiple spawning events (Ha & Kinzie 1996). On the other hand, the snorkelers might have scared and led the male guards to flee, suggesting a lesser defense investment for small egg clutches. In the goby *Rhinogobius brunneus* (Temminck & Schlegel 1845), the parental investment of male increased with the brood size, because of a greater reproductive success associated with the large clutches (Suk & Choe 2002). For most species, the male investment in parental care probably depends on a trade off between reproductive value of the current reproduction and their expectation for future nesting events (Gross 2005).

Mating system and sexual preferences

In gobies, the spawning site is often chosen by the male which builds the nest and displays courtship to females (Daoulas et al. 1993; Fitzsimons et al. 1993; Ito & Yanagisawa 2000; Mazzoldi & Rasotto 2002; Takahashi & Kohda 2002; Keith 2003; Takahashi et al. 2004, Yamasaki et al. 2011). The selection of spawning sites and nest building is closely linked to the reproductive success of males because it strongly influences female preferences (Takahashi & Kohda 2002; Tamada 2011). Several studies have shown that goby females prefer larger males and/or larger nest sizes when laying their eggs (Ito & Yanagisawa 2000; Takahashi et al. 2001; Takahashi & Kohda 2002; Tamada 2011). In addition, displayed courtship and velocity conditions where it occurs are also used by females as honest indicators of parental quality (Takahashi & Kohda 2004). During the reproductive period of *Sicyopterus stimpsoni* (Gill 1860), the male exhibits a distinctive blue coloration, as observed in *S. lagocephalus*, and spends most time occupying elevated “perches” close to the nest (Fitzsimons et al. 1993). In *S. lagocephalus* we showed that larger males preferentially selected boulders or large

cobbles as nest supports, whereas smaller ones were found under cobbles. This pattern of nest distribution could result from male-male competition for nest sites (Takahashi et al. 2001; Takahashi 2008). Male gobies are mainly territorial and the success of agonistic behavior is often correlated to the body size (Fitzsimons et al. 1993; Kroon et al. 2000; Takahashi et al. 2001). Similarly, the coloration intensity of the *S. stimpsoni* male is a main factor of hierarchical dominance and is likely to influence the male attractiveness for spawning (Fitzsimons et al. 1993; Keith 2003). It can be expected that large males have greater abilities to defend large nests, which are better perches to display a courtship and might increase their reproductive success (Fitzsimons et al. 1993; Mazzoldi & Rasotto 2002; Takahashi & Kohda 2002; Takahashi 2008).

In *S. lagocephalus*, the number of eggs in the nest was significantly correlated with both nest size and body size of the nest-guarding male, highlighting the interest of large nest supports for male reproductive success (Takahashi & Kohda 2002). Nest size preference explains the strong selection for substratum composition observed in the choice of spawning sites (Teichert et al. *submitted*). As nests contain the clutch of a single female, and since fecundity is correlated with the female size (Delacroix & Champeau 1992, Teichert et al. *in preparation*), the number of eggs in the nest may be considered as a proxy of the female size. This observation reflected that large females preferentially select large both males and nests, as verified in others gobies (Fitzsimons et al. 1993; Takahashi & Kohda 2001), and also suggests a selection by males based on the female size or an avoidance of larger males by small females (Labonne et al. 2009). Male mate choice for similar-sized females has already been reported in *Rhinogobius sp.* and plays an important role in the formation of mating pairs (Ito & Yanagisawa 2000; Tamada 2011). The mating pattern probably results from a compromise between success of mating due to female choice and the male preference for large females exhibiting high batch fecundity (Delacroix & Champeau 1992). The sequential monogamous reproductive strategy of *S. lagocephalus* may improve the male selectivity for female due to single clutch guarding. The guarding behaviour is costly because often associated with a restricted (Takahashi & Yanagisawa 1999) or non-feeding period (Daoulas et al. 1993). We could expect that large males more frequently refuse to mate with small females than males of species simultaneously guarding the eggs of multiple females. As observed in this study, acceptance of small females' eggs has often been associated with less parental care from the male. We showed that the number of eggs under large cobbles was significantly lower for unguarded than *S. lagocephalus*-guarded nests, suggesting that medium size males might accept to mate with smaller females but probably do not attend the clutch.

To conclude, this study was a first approach of sexual selection for *S. lagocephalus*, which could lead future research based on experimental conditions. Field observations were a both simple and satisfactory method to access the main traits of mating, and results may be considered as references without potential bias of a laboratory approach. Our main results suggest a male-male competition for nests site, followed by female choice for nest size and male choice for female size. The male investment to attend and

defend the nest seemed influenced by the number of eggs laid in the nest. The small number of *C. acutipinnis* in the field suggested a trivial influence in our analyses; however, highlighted the interest of laboratory experiments for sexual selection investigations of this endemic species.

ACKNOWLEDGMENTS

We are thankful to the ARDA staff for their help and commitment: P. Bosc (director) and H. Grondin (Technician). The present study was conducted with the financial support of Electricité De France (22-30 avenue de Wagram, 75382 Paris Cedex 8), Office de l'Eau Réunion (49 rue Mazagan, 97 400 Saint Denis), Région Réunion (Avenue René Cassin, BP 7190, 97719 Saint Denis cedex 9), Parc national de La Réunion (112 rue Sainte Marie, 97400 St Denis) and the European Union (European Social Fund).

REFERENCES

- Anderson, M.B. 1994. Sexual Selection. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Balon, E.K. & Bruton, M.N. 1994. Fishes on the Tatinga river, Comoros, with comments on freshwater amphidromy in the goby *Sicyopterus lagocephalus*. Ichthyological Exploration of Freshwaters 5: 25–40.
- Bell, K.N.I. 1994. Life cycle, early life history, fisheries and recruitment dynamics of Diadromous gobies of Dominica, W.I., emphasising *Sicydium punctatum* Perugia. PhD thesis, Biology Department, Memorial University of Newfoundland St. John's, Canada, 275 p.
- Bielsa, S., Francisco, P., Mastrorillo, S. & Parent, J.P. 2003. Seasonal changes of periphytic nutritive quality for *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) (gobiidae) in three streams of Reunion Island. International Journal of Limnology 39(2): 115–127.
- Cailleux, A. 1954. Limites dimensionnelles des noms des fractions granulométriques. Bulletin de la Société géologique de France 4: 643–646.
- Clutton-Brock, T. 2007. Sexual Selection in Males and Females. Science 318: 1882.
- Côte, I.M. & Hunte, W. 1989. Male and female mate choice in the redlip blenny: why bigger is better. Animal Behaviour 38(1): 78–88.
- Daoulas, C.H., Economou, A. N., Psarras, Th & Barbieri-Tseliki, R. 1993. Reproductive strategies and early development of three freshwater gobies. Journal of Fish Biology 42: 749–776.
- Delacroix, P. 1987. Etude des bichiques, juvéniles de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas), poisson Gobiidae, migrateur des rivières de La Réunion (Océan Indien): exploitation, répartition, biologie de la reproduction et de la croissance. PhD Thesis, University of La Réunion.
- Delacroix, P. & Champeau, A. 1992. Ponte en eau douce de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) poisson Gobiidae amphibionte des rivières de la Réunion. Hydroécologie Appliquée 4: 49–63.
- Ellien, C., Valade, P., Bosmans, J., Taillebois, L., Teichert, N., & Keith, P. 2011. Influence of a salinity gradient on the acquisition of marine characters for *Sicyopterus lagocephalus* larvae. Cybium 35 (4): 381-390).

Fitzsimons, J.M., Nishimoto, R.T. & Yuen, A.R. 1993. Courtship and behavior in the native Hawaiian stream goby, *Sicyopterus stimpsoni*. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 4: 1–10.

Gkenas, C., Malavasi, S., Georgalas, V., Leonardos I.D. & Torricelli P. 2010. The reproductive behavior of *Economidichthys pygmaeus*: secondary loss of sound production within the sand goby group? *Environmental Biology of Fish* 87: 299–307.

Gross, M.R. 2005. The evolution of parental care. *The quarterly review of biology* 80(1): 37–45.

Ha, P. & Kinzie, R.A.III. 1996. Reproductive biology of *Awaous guamensis*, an amphidromous Hawaiian goby. *Environmental Biology of Fishes* 48: 383–396.

Iida, M., Watanabe, S. & Tsukamoto, K. 2011 Reproductive biology of an amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* (Gobiidae: Sicydiinae). *Cybium* 35(4): 329–336.

Ito, S. & Yanagisawa, Y. 2000. Mate choice and cannibalism in a natural population of a stream goby, *Rhinogobius* sp. *Ichthyological Research* 47: 51–58.

Keith, P. 2003. Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *Journal of Fish Biology* 63: 831–847.

Keith, P., Galewski, T., Cattaneo-Berrebi, G., Hoareau, T. & Berrebi, P. 2005. Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobioidi) and phylogeography of the genus *Sicyopterus* in the Indo-Pacific area inferred from mitochondrial cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 721–732.

Kinzie, R.A.III. 1993. Reproductive biology of an endemic, amphidromous goby *Lentipes concolor* in Hawaiian streams. *Environmental Biology of Fishes* 37: 257–268.

Kroon, F.J., De Graaf, M. & Liley, N.R. 2000. Social organisation and competition for refuges and nest sites in *Coryphopterus nicholsii* (Gobiidae), a temperate protogynous reef fish. *Environmental Biology of Fishes* 57: 401–411.

Labonne, J., Augery, M., Parade, M., Brinkert, S., Prevost, P., Héland, M., & Beall, E. 2009. Female preference for male body size in brown trout, *Salmo trutta*: is big still fashionable? *Animal Behaviour* 77:129–137.

Lindstrom, D.P. & Brown, C.L. 1994. Early development and biology of the amphidromous Hawaiian stream goby *Lentipes concolor*. In *Systematics and Evolution of Indo-Pacific Fishes*. Proceedings of the Fourth Indo-Pacific Fish Conference, pp. 397–409. Bangkok, Thailand: Faculty of Fisheries

Lindström, K., St. Mary, C.M. & Pampoulie, C. 2006. Sexual selection for male parental care in the sand goby, *Pomatoschistus minutes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 46–51.

Lissaker, M. & Kvarnemo, C. 2006. Ventilation or nest defense – parental care trade-offs in a fish with male care. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 864–873.

Lord, C., Brun, C., Hautecoeur M. & Keith P. 2010. Comparison of the duration of the marine larval phase estimated by otolith microstructural analysis of three amphidromous *Sicyopterus* species (Gobiidae: Sicydiinae) from Vanuatu and New Caledonia: insights on endemism. *Ecology of freshwater fish* 19: 26–38.

Lord, C., Tabouret, H., Claverie, F., Pécheyran, C. & Keith, P. 2011. Otolith Sr:Ca and Ba:Ca ratios as revealed by femtosecond laser ablation ICP-MS to examine migration patterns of three amphidromous *Sicyopterus* (Gobioidi: Sicydiinae) species: evidence of flexible adult behaviour. *Journal of fish biology* 79(5):1304–1321.

Lord, C., Lorion, J., Dettai, A., Watanabe, S., Tsukamoto, K., Cruaud, C. & Keith, P. Phylogeography of three amphidromous *Sicyopterus* species (Teleostei: Gobioidi:

Sicydiinae): extensive genetic connectivity with breaks identified at biogeographical barriers. Marine ecology progress series (*accepted*).

Manacop, P.R. 1953. The life history and habits of the goby, *Sicyopterus extraneus* Herre (Anga) Gobiidae with an account of the goby fry fishery of Cagayan River, Oriental Misamis. Philippine Journal of Fisheries 2:1-60.

Mazzoldi, C. & Rasotto, M.B. 2002. Alternative male mating tactics in *Gobius niger*. Journal of Fish Biology 61: 157–172.

Meunier, B., Yavno, S., Ahmed, S. & Corkum, L.D. 2009. First documentation of spawning and nest guarding in the laboratory by the invasive fish, the round goby (*Neogobius melanostomus*). Journal of Great Lakes Research 35: 608–612.

Olsson, K.H., Kvarnemo, C. & Svensson, O. 2009. Relative costs of courtship behaviours in nest-building sand gobies. Animal Behaviour 77: 541–546.

Shimizu, A., Uchida, K., Udagawa, M., Ohkubo, M., Ito, H., Yamamoto, S. & Takasawa, T. 2008. Multiple spawning of amphidromous type ayu *Plecoglossus altivelis* in a large river, Mogami River System. Fisheries science 74: 1283–1289.

Suk, H.Y. & Choe J.C. 2002. The presence of eggs in the nest and the female choice in common freshwater gobies (*Rhinogobius brunneus*). Behavioral Ecology and Sociobiology 52: 211–215.

Takahashi, D. 2008. Life-history variation in relation to nest size abundance in male of freshwater goby *Tridentiger brevispinis*. Ecology of Freshwater Fish 17: 71–77.

Takahashi, D. & Yanagisawa, Y. 1999. Breeding ecology of an amphidromous goby of the genus *Rhinogobius*. Ichthyological Research 46: 185–191.

Takahashi, D., Kohda, M. & Yanagisawa, Y. 2001. Male–male competition for large nests as a determinant of male mating success in a Japanese stream goby, *Rhinogobius* sp. DA. Ichthyological Research 48: 91–95.

Takahashi, D. & Kohda M. 2002. Female Preference for Nest Size in the Stream Goby *Rhinogobius* sp. DA. Zoological science 19: 1241–1244.

Takahashi, D. & Kohda M. 2004. Courtship in fast water current by a male of stream goby (*Rhinogobius brunneus*) communicates the parental quality honestly. Behavioral Ecology and Sociobiology 55: 431–438.

Takahashi, D., Asada, H., Takeyama, T., Takahata, M., Katoh, R., Awata, S. & Kohda, M. 2004. Why egg-caring males of Isaza (*Gymnogobius isaza*, Gobiidae) refuse additional females: preliminary field observations. Journal of Ethology 22: 153–159.

Tamada, K. 2008. Estimate of mating pattern of a paternal nest brooder goby of *Rhinogobius*, using egg density in the nest. Ichthyological Research 55: 191–197.

Tamada, K. 2011. River bed features affect the riverine distribution of two amphidromous *Rhinogobius* species. Ecology of Freshwater Fish 20: 23–32.

Tamada, K. & Iwata, K. 2005. Intra-specific variations of egg size, clutch size and larval survival related to maternal size in amphidromous *Rhinogobius* goby. Environmental Biology of Fishes 73: 379–389.

Teichert, N., Valade, P., Richarson, M. & Gaudin, P. (*submitted*). Spawning habitat selection of an Indo-Pacific amphidromous Gobiidae: *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) on Reunion Island.

Teichert, N., Fostier, A., Valade, P., & Gaudin, P. (*in preparation*). Spawning pattern and reproductive strategy of female of the widespread amphidromous goby: *Sicyopterus lagocephalus* (Gobiidae, Sicydiinae)

Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Sexual selection and the descent of man (Ed. by Campbell, B. G.), Aldline, Chicago, pp. 136-179.

Valade, P., Lord, C., Grondin, H., Bosc, P., Taillebois, L., Iida, M., Tsukamoto, K. & Keith, P. 2009. Early life history and description of larval stages of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Gobioidei: Sicydiinae). *Cybium* 33(4): 309–319

Yamasaki, N. & Tachihara, K. 2006. Reproductive biology and morphology of eggs and larvae of *Stiphodon percnopterygionus* (Gobiidae: Sicydiinae) collected from Okinawa Island. *Ichthyological Research* 53: 13–18.

Yamasaki, N., Kondo, M., Maeda, K. & Tachihara, K. 2011. Reproductive biology of three amphidromous gobies, *Sicyopterus japonicus*, *Awaous melanocephalus*, *Stenogobius* sp., on Okinawa Island. *Cybium* 35(4): 345–359.

FIGURE LEGENDS

Figure 1: Localization of study area of *Sicyopterus lagocephalus* egg clutches and distribution of the 3 fishing stations (filled circles) in Langevin River of Reunion Island, Mascarene archipelago.

Figure 2: Summary of observations design of nest-guarding investigation for *S. lagocephalus* in February 2007 and January 2010 on Langevin River. n = number of observations.

Figure 3: Frequency of observation of *S. lagocephalus* guarded nests according to the number of eggs in the nests observed in February 2007 and January 2010 in Langevin River. n = sample size.

Figure 4: Average number of eggs in the nest according to the size of the nest support from *Sicyopterus lagocephalus* clutches observed in February 2007 and January 2010 in Langevin River, using all data (black squares), unguarded nests (open triangles), and guarded nests (open diamonds). The bars represent the confidence interval at 95%. Significant differences between unguarded and *S. lagocephalus* guarded nests were presented. n = sample size.

Figure 5: Average number of eggs in the nest according to the body size of the nest guard for *S. lagocephalus* from clutches observed in February 2007 and January 2010 in Langevin River. The bars represent the confidence interval at 95%. Test significance is shown. n = sample size.

Figure 6: Distributions of nest support sizes for *S. lagocephalus* clutches observed in February 2007 and January 2010 in Langevin River, according to the size of nest guard. Test significance is shown. n = sample size.

TABLE LEGEND

Table 1: Number of gobies caught in the three stations located throughout Langevin River in February 2007, using electrofishing. The sampled surface (m²) and the distance from the sea (DFS, m) of the stations are shown.

Figure 1

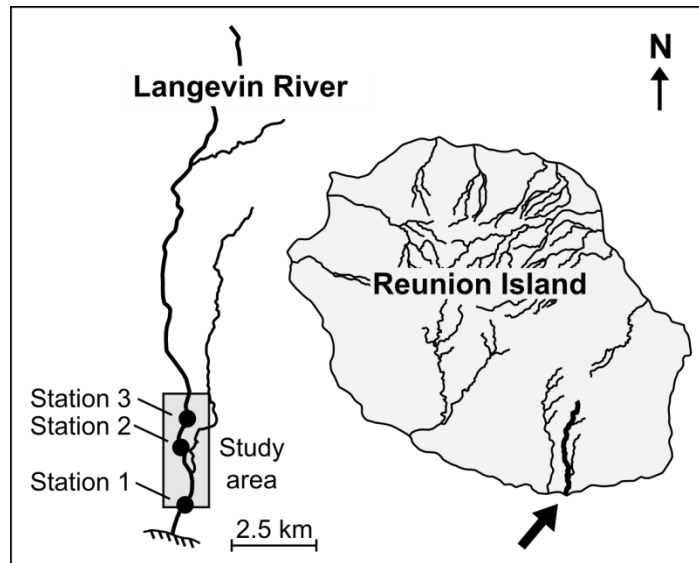


Figure 2

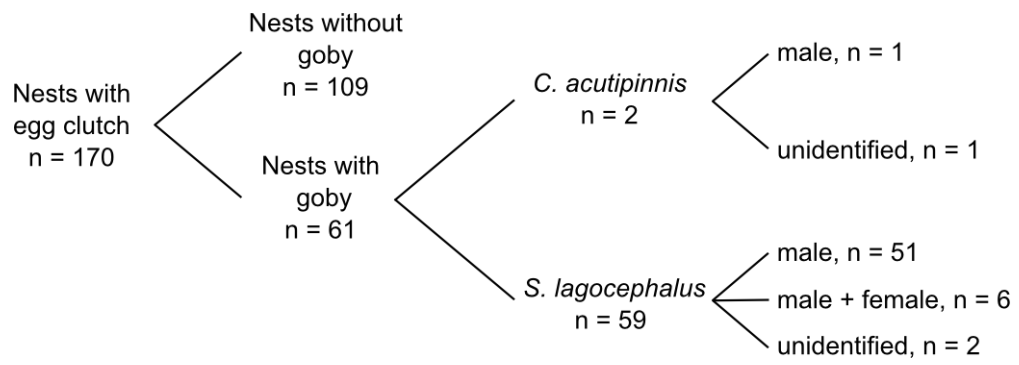


Figure 3

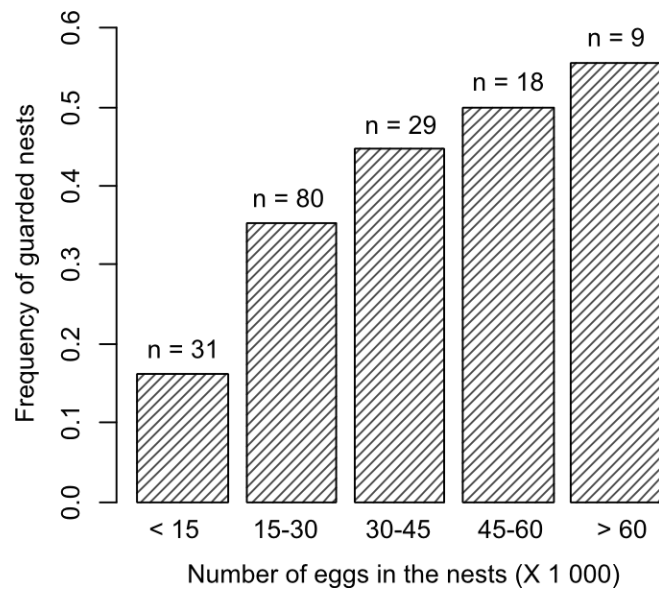


Figure 4

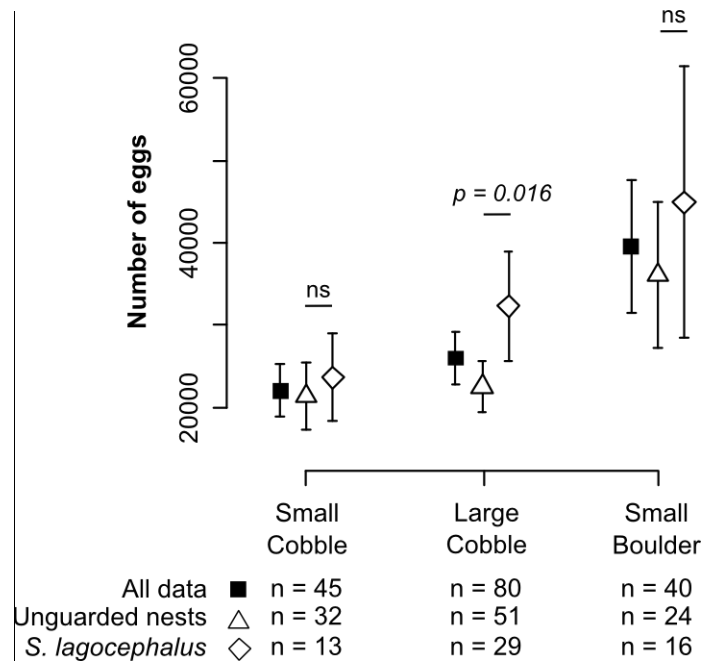


Figure 5

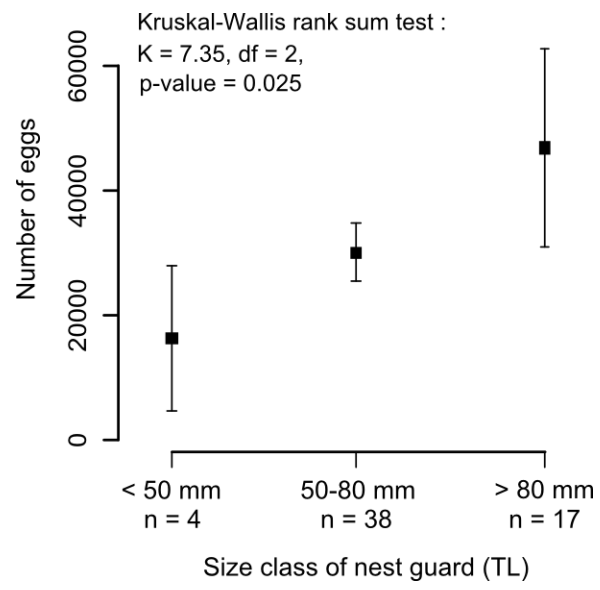


Figure 6

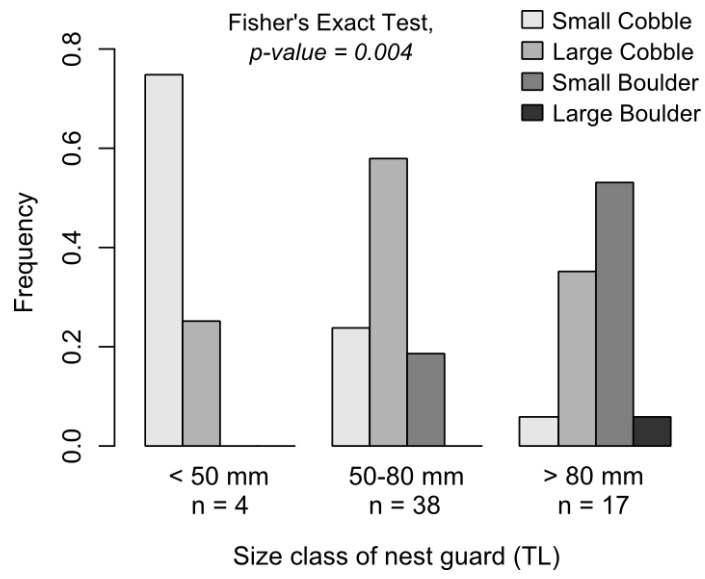


Table 1

Site	Area (m ²)	DFS (m)	Number of fish	
			<i>S. lagocephalus</i>	<i>C. acutipinnis</i>
Station 1	65.34	810	199	0
Station 2	33.81	2080	124	0
Station 3	72.26	2670	172	2

ANNEXE G

(Article en préparation)

Marine life-history, environmental variations and recruitment competency in amphidromous Gobiidae: Case of *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1767)

TEICHERT N.^{1-2-3*}, VALADE P.¹⁻⁴, GRONDIN H.¹, TRICHET E.¹⁻⁵, SARDENNE F.¹⁻⁶ & GAUDIN P.²⁻³

¹ ARDA, ZI les Sables, BP 16, 97 427 Etang Salé, La Réunion.

² Univ Pau & Pays Adour, UMR ECOBIOP, INRA/UPPA, UFR Côte Basque, Allée du parc Montaury, 64 600 Anglet, France.

³ INRA, UMR ECOBIOP, INRA/UPPA, Pôle d'Hydrobiologie de l'INRA, Quartier Ibarron, 64 310 St Pée sur Nivelle, France.

⁴ O.C.E.A. Consult', BP 22, Centre Régional d'Application Aquacole, 97 427 Etang Salé, La Réunion.

⁵ Univ de la Réunion, Master BEST Biodiversité Ecosystèmes Tropicaux (Ecomar – UMR C53 PVBMT), 15 av. René Cassin, 97 715 Saint Denis messag cedex 9, La Réunion.

⁶ IUEM- UBO, Technopole Brest-Iroise, rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France.

ABSTRACT

Freshwater populations of the Indo-pacific region are characterized by a large proportion of amphidromous species, exhibiting a long marine pelagic phase. Post-larvae of an amphidromous Gobiidae, *Sicyopterus lagocephalus*, were collected from November 2006 to March 2009 in one river of Reunion Island (Mascarene archipelago: 19°21'S, 55°63'E). The relationship between larval life history traits and oceanic environmental conditions was analysed thanks to the chronological properties of otoliths. The Pelagic Larval Duration (PLD, Mean: 180 ± 2 days, Range: 96-293 days), the size-at-recruitment (Mean: 32.8 ± 0.1 mm, Range: 26.5-37 mm) and the larval growth rate varied seasonally. Larvae living in high sea water temperatures exhibited a more rapid growth, shorter PLDs and smaller sizes-at-recruitment than those living in cool water temperatures. The chlorophyll a concentration did not influence the larval growth rate at the study scale. We suggest that the timing of competency acquisition to recruit was mainly influenced by oceanic conditions, through the larval growth rate. A minimum condition might be required to successful metamorphosis. The high plasticity of larval traits might contribute to explain the wide geographic distribution of *S. lagocephalus*, through aptitudes to respond to seasonal variations and heterogeneous oceanic environment.

Key words: amphidromous fishes, recruitment competency, otolith microstructure, pelagic larval duration, larval growth, marine conditions.

* Email : teichert.arda@orange.fr

INTRODUCTION

Amphidromous Gobiidae represent a significant share of the diversity of Indo-Pacific freshwater ecosystems thanks to singular life cycles, requiring a migration between freshwater and saltwater (Myers 1949, Keith 2003, McDowall 2007). This life-history strategy is adapted to colonization of distant insular streams and extreme hydrological variation characteristics of tropical and subtropical islands (Keith 2003, McDowall 2007, 2008, Lord et al. *accepted*). The adults grow and spawn in freshwater. Immediately after hatching, free embryos passively drift downstream to the sea (Bell & Brown 1995, Iguchi & Mizuno 1999, Bell 2007, Valade et al. 2009). After a few months as pelagic larvae (Radtke et al. 1988, Hoareau et al. 2007a, Lord et al. 2009), individuals return to freshwater at a post-larval stage and then experience a true metamorphosis into juveniles (Keith et al. 2008, Taillebois et al. 2011).

The dispersive phase of amphidromous larvae is overall longer than those of marine demersal species (Brothers et al. 1983, Radtke et al. 2001, Keith 2003, Hoareau 2005). The Pelagic Larval Duration (PLD) is often considered as a proxy of dispersal potential: shorter PLD would suggest limited dispersion capacities and a restricted geographic distribution range (Hoareau et al. 2007a, Lord et al. 2009, Lord et al. *accepted*) while long PLD contribute to a lack of genetic structure among populations (Berrebi et al. 2005, Hoareau et al. 2007b, Lord 2009). PLD variations are often considered as resulting from a delayed metamorphosis allowing the larvae to find an appropriate stream or favorable climatic conditions to recruit (Victor 1986, Radtke et al. 1988, Hoareau et al. 2007a, Keith et al. 2008, Lord et al. *accepted*). However, dispersal processes can also result from complex interactions between biological traits of the species and environmental marine conditions (oceanic currents, temperature, food availability, wind, rainfall...). In marine fish, such an influence of pelagic conditions on growth rate, PLD and size-at-recruitment has been demonstrated for both temperate (Raventos & Macpherson 2005, Fontes et al. 2010) and tropical waters (McCormick & Molony 1995, Searcy & Sponaugle 2000, Bergenius et al. 2005, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006). Variability of larval history traits might induce selective mortality at the pelagic larvae stage (Bergenius et al. 2002, Bergenius et al. 2005, Fontes et al. 2010), but also influence survival of juveniles and successful of settlement (Shima & Findlay 2002, Vigliola & Meekan 2002, Hoey & McCormick 2004, Raventos & Macpherson 2005, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006, Rankin & Sponaugle 2011). In amphidromous species, several studies have shown local and seasonal variations of marine growth, PLD and sizes-at-recruitment (Bell et al. 1995, Radtke et al. 2001, Maeda et al. 2007, Teichert et al., *in press*), suggesting strong influences of oceanic conditions on the acquisition of recruitment competency. In *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot, 1863), an endemic amphidromous species of Reunion Island, high sea water temperature induced fast-growth, short PLDs and small sizes-at-recruitment (Teichert et al., *in press*). The widespread *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1767) has both very long and plastic PLD (Lord et al. *accepted*), ranging from 160 to 266 days in Reunion (Hoareau et al. 2007a), whereas it is only 131 ± 3.4 in Pacific areas (Lord et al. 2009).

River physical deterioration and water pollution may contribute to weaken amphidromous Gobiidae populations (Lord & Keith, 2008, Jenkins et al. 2010). In addition, Gobiidae post-larvae are frequently subjected to massive fisheries at the river mouths by local populations (Delacroix & Champeau 1992, Bell 1999, Keith et al. 2006). This activity is often led outside local regulations and may contribute to weaken fish populations. The understanding of the mechanisms permitting the acquisition of larvae recruitment competency is fundamental to comprehend their biogeography, populations' dynamics and to develop appropriate management methods and models. The purpose of this study is to understand these mechanisms in *Sicyopterus lagocephalus*, an amphidromous Gobiidae (Sicydiinae) inhabiting on Reunion Island. We used otolith analysis to describe the relationships between PLD, size-at-recruitment, growth patterns and marine environmental conditions, over three consecutive years in Reunion Island.

MATERIAL AND METHODS

Geographical context and studied species

Reunion Island (55°3'E, 21°5'S) is located in the southwest Indian Ocean in the Mascarene Archipelago. The island is characterised by a wet tropical climate with oceanic influences. Austral winter is a cool, dry season which runs from May to October; austral summer is hot and humid and runs from November to April. Fish communities are mainly composed of diadromous species (Keith et al. 2006). *Sicyopterus lagocephalus* is an amphidromous Gobiidae widely distributed throughout the Indo-Pacific region, from Western Indian Ocean to Eastern Pacific (Keith et al. 2005). It is a benthic herbivorous, feeding micro-algae that covers the rock and pebbles. Spawning occurs in freshwater and extends from January to June (Ellien et al. *in press*), but is longer downstream than upstream thanks to higher water temperature (*unpublished results, ARDA*). Females spawn between 10 000 and 100 000 eggs on the underside of pebbles and boulders (Teichert et al. *submitted*). The eggs hatch around 48 hours after fertilization (Delacroix & Champeau 1992), then free embryos immediately drift to the sea (Valade et al. 2009) and larvae perform a marine pelagic phase. Individuals return to freshwater at a post-larval stage and then experience a metamorphosis into juveniles (Taillebois et al. 2011) and acquire a benthic lifestyle (Keith et al. 2008). As for many marine and amphidromous species, the recruitment phases appear to be linked with the lunar cycle, with abundance peaks between the waning half moon and the new moon (Bell et al. 1995, Keith 2003, Shen & Tzeng 2008, Bell 2009).

Sampling

Sampling was performed at the mouth of the St-Etienne River, a perennial river located in the west of Reunion (St-Etienne River mouth: 21°18S, 55°24'E). Between November 2006 and March 2009, post-larvae were caught one in every two new-moon-

day (except two gaps, Fig. 1a). All post-larvae were caught just upstream the limit of salt water, using an electrofishing method (DEKA 3000). The 50-square-meter sampling area was divided into 5 hydromorphic units, which we defined as presenting both structural and functional uniformity regarding water velocity, depth and substratum composition (Pouilly 1994, Malavoi & Souchon 2002). The captured post-larvae were anaesthetised with eugenol (oil of cloves) prior to fixation in 95% alcohol for specific identification under a binocular microscope. For each sampling date, 30 post-larvae of *S. lagocephalus* were randomly selected for otoliths analysis. They were measured ($TL \pm 0.5$ mm) and the pair of Sagitta otoliths was extracted under a binocular microscope and cleaned in alcohol 90° so as to remove their thin covering membrane.

Otoliths analysis

Otolith increment analysis could be used to measure the PLD and daily growth of post-larvae because the daily deposition of increments in *S. lagocephalus* otoliths has been validated by Hoareau et al. (2007a) and Lord et al. (2009) demonstrated that the width of each increment is an index of somatic growth and metabolic activity. Direct reading was performed, because post-larval *S. lagocephalus* otoliths are translucent and do not require any sanding or sectioning to clear the growth increments up. We assumed that the number of increments was the same within each otolith of a pair, hence only one otolith (randomly left or right) per fish was analysed. Otoliths were placed in a drop of immersion oil, observed through transmitted light microscopy (Olympus CX41, X400), and photographed with a microscope camera (Olympus C-5060). Analysis of the photographs was performed with the ImageJ 1.42 software (National Institute of Health, USA). We counted growth increments to calculate the age of each post-larva and its hatching-day, assuming that the closest increment to the primordium (which we refer to as the first increment) was formed during hatching. The measurements were performed from photograph by a single reader along the longest axis starting from the first increment outwards to the edge of the otolith. The distance between every 10 successive increments was measured ($\mu\text{m} \pm 0.01 \mu\text{m}$) to estimate the average daily growth rate (increment widths, $\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$) and the otolith radius-at-age ($\mu\text{m} \pm 0.01 \mu\text{m}$).

Environmental data

Sea Surface Temperature (SST) data were obtained from an analysis of NOAA satellite images (<http://coralreefwatch.noaa.gov>). The SST product is a twice-weekly composite at one-half degree resolution (approximately 50 kilometers) from nighttime-only data (NOAA Coral Reef Watch 2000), recorded on the Reunion station, France (21°5'S, 55°E). The ocean chlorophyll a concentrations were obtained from spectroradiometer MODIS (<http://modis.gsfc.nasa.gov>) aboard the Aqua (EOS PM) satellites, available online (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>). The products were 8-day composites, expressed in milligrams of chlorophyll a per cubic meter ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) on one area located in 54°E-56°E, 22°S-20°S. Due to the lack of knowledge on the fish behavioural habits at sea and their vertical distribution in the water column, we

assumed that the large scale of both surface temperature and chlorophyll a concentrations was a satisfactory first approach of the relationship between larval traits and environmental conditions. For each post-larva, an average chlorophyll a concentration and an average SST were calculated for all ages, by 10-days steps.

Statistical analysis

Statistical analyses were performed with open source R software (R Development Core Team, 2010). Size-at-recruitment, PLD and otolith radius-at-age means were given with confidence intervals (C.I.). The critical level of probability significance was $p = 0.05$ for all analyses. The relationship between PLD and size-at-recruitment was analyzed using linear regression (F -test). Differences of PLD and size-at-recruitment between hatching years (2006 - 2007 - 2008) and hatching months (January to December) were tested using 2-way ANOVAs. Then, we performed post-hoc Student-Newman-Keuls tests (SNK test) for pairwise comparisons. Prior to these analyses, PLDs values were square-transformed ($\sqrt{x + 0.5}$) in order to fit the required assumption of normality and homogeneity of variances for ANOVA analyses. The homogeneity of variance was tested using a Bartlett's test (Bartlett 1937).

A repeated-measures MANOVA was used to test the influence of hatching year (2006 - 2007 -2008) and PLD pattern depending on the hatching month (short PLD - long PLD) on otolith increment widths for each 10-day period from hatching to 80 days. After 80 days, some post-larvae had already recruited and the number of individuals decreased. Wilks Lambda statistics were used for the tests. Subsequent to MANOVA, univariate F -tests were conducted in order to ascertain the significant 10-day period for each tested factor on otolith increment widths.

In order to examine the relationship between otolith growth, PLD, SST and chlorophyll a concentration, the post-larvae were reorganized by spawning cohorts depending on their hatching month. In one spawning cohort (March 2006), only one post-larva was found, it was pooled with the succeeding month. Among spawning cohorts, an average otolith increment width, PLD, SST and chlorophyll a concentration were calculated for each 10-day period from hatching to 80 days. This procedure allowed reducing individuals' responses to environmental variables (Bergenius et al. 2005, Sponaugle et al. 2006). The relationships between PLD and otolith increment widths were analyzed using a Pearson correlation test, for all ages between 0-80 days. We used multiple regressions to test the influence of environmental variables on PLD and otolith increment widths. For each 10-day period, an exhaustive search for the best subsets of SST and chlorophyll a for predicting otolith growth and PLD was performed based on a selection for maximum of adjusted coefficient of multiple determination (R^2_{adj}). F -tests were conducted to test the significance of selected variables compared to the null model. In the case of both variables retained, a partial correlation test was performed; otherwise a bivariate correlation test was utilized.

RESULTS

From November 2006 to March 2009, 396 otoliths of post-larvae of *S. lagocephalus* were analyzed from 14 samples. 30 post-larvae per sampling dates were examined, except four dates due to sample availability (Fig. 1a).

Variation of PLD and size-at-recruitment among recruitment cohorts

The investigation of post-larvae and otoliths showed a strong variation of PLD and size-at-recruitment. The average PLD was 180 ± 2 days (range: 96-293 days) for an average Total Length (LT) of 32.8 ± 0.1 mm (range: 26.5-37 mm). Overall, younger and smaller post-larvae were observed at the summer end (March-May), and then PLD and size-at-recruitment increased until March of the next year (Fig. 1b). The post-larvae who had longer PLD were significantly larger at recruitment ($LT = 2.575 + 5.846 \times \log(\text{PLD})$, $R^2 = 0.575$, $n = 396$, $p < 0.001$; Fig. 2) and recruited in late middle summer (January-March). In March of the three studied years and January 2009, two distinct patterns of larval life history were observed simultaneously at recruitment, which included both youngest and oldest post-larva.

Variability of PLD and size-at-recruitment depending on the hatching month

For *S. lagocephalus*, the back-calculation of hatching days of the post-larvae showed that spawning happened throughout the year. All post-larvae sampled were born between March 2006 and December 2008 (2006: $n = 97$, 2007: $n = 142$, 2008: $n = 157$). Significant variations of average PLD (2-way ANOVA, $n = 396$, $F_{(11, 362)} = 57.01$, $p < 0.001$) and size-at-recruitment (2-way ANOVA, $n = 396$, $F_{(11, 362)} = 31.47$, $p < 0.001$) were observed among hatching months. Post-larvae hatched in the middle winter had the longest PLD and the largest size-at-recruitment, then, these parameters significantly decreased until a minimum for the first half of summer (Fig. 3). Post-larvae that hatched in 2006 were significantly larger (2-way ANOVA, $n = 396$, $F_{(2, 362)} = 6.81$, $p < 0.001$) and older (2-way ANOVA, $n = 396$, $F_{(2, 362)} = 9.61$, $p < 0.001$) than those hatched during the other years (SNK post-hoc test, $2006 > 2007 = 2008$). This observation might result from a lack of post-larvae hatched in January-February 2006, because of sampling design. Significant effect of interaction between month and year denoted annual differences of size-at-recruitment (2-way ANOVA, $n = 396$, $F_{(20, 362)} = 1.84$, $p = 0.015$) and PLD (2-way ANOVA, $n = 396$, $F_{(20, 362)} = 3.62$, $p < 0.001$) for larvae hatched from January to April.

Marine Growth

The growth rate of *S. lagocephalus* otolith was not linear as observed for *Cotylopus acutipinnis* (Teichert et al. *in press*) and for pelagic coral reefs (Bergenius et al. 2002, Vigliola & Meekan 2002). It increased rapidly during the first thirty days, gradually decreased to 140 days, and became then almost constant until recruitment (Fig. 4a).

We choose to compare two groups on the basis of hatching month and characteristics-at-recruitment (short PLD vs. long PLD). The first grouped larvae

hatched from April to September (mean PLD: 203 ± 1.95 d; mean LT: 33.6 ± 0.08 mm) and the second grouped larvae hatched during the other months (mean PLD: 148 ± 2.16 d; mean LT: 31.6 ± 0.12 mm). At the same age, average otoliths increment widths of short PLD were significantly higher than long PLD, and vice versa after 150 days (Fig. 4a). Inter-annual differences of otolith growth rate were also observed and might be due to variations of environmental conditions (Table 1). Analysis of spawning cohorts showed that the average PLD was negatively correlated with the average otolith increment widths between 0-80 days, until a maximum for 70-80 days (Pearson correlation test, $n = 33$, $R = -0.42$ to -0.87 , $p < 0.001$, except for 20-30 days). This means that larvae which had a fast marine growth recruited at a younger age than those which had a slow growth (Fig. 4b).

Environmental conditions

The variations of SST along the year formed a sine curve, where smallest values were observed in August (around 23.5°C) and highest in February (around 28°C). From January 2006 to December 2009, the monthly average concentrations of Chlorophyll a were negatively correlated with the average SST (Pearson correlation test, $n = 48$, $R = -0.67$, $p < 0.001$); Chlorophyll a concentrations were low from October to April (around 0.05 - 0.07 mg.m^3), and then increased until a maximum in July (around 0.10 mg.m^3). Analysis of spawning cohorts showed that the growth rate of otoliths was positively correlated with the SST for all ages between 10-80 days, whereas it was negatively correlated with chlorophyll a concentrations for a few ages (Table 2). This suggested that larval growth increased in warm water, especially at 70-80 days (Fig. 5a). The significant negative correlation observed between chlorophyll a and otolith growth at 60-80 days explained much less variations than SST at the same age, suggesting a lesser influence of chlorophyll a. Moreover, this variable could be a confounding factor due to the negative relationship with SST. The PLD was negatively correlated with SST for all ages between 20-80 days (Fig. 5b), whereas it was positively correlated with chlorophyll a concentration until 60 days. The goodness of fit of models increased with age (R^2_{adj}), which suggested a closer relationship between PLD and SST than with chlorophyll a concentration. Here too, the significant effect of chlorophyll a observed at the beginning of pelagic life might be artificially induced by correspondence between high concentration peaks and hatching dates of long PLDs.

DISCUSSION

Marine larval growth

Environmental oceanic conditions vary seasonally and influence the marine larval life history of post-larvae (Bell et al. 1995, Searcy & Sponaugle 2000, Bergenius et al. 2002, Bergenius et al. 2005, Shen & Tzeng 2008, Sponaugle 2010, Teichert et al. *in press*). Several factors are susceptible to produce growth variations, such as

temperature, food availability (Searcy & Sponaugle 2000, Meekan et al. 2003, Rankin & Sponaugle 2011), solar radiation, rainfall, wind (Bergenius et al. 2005) or salinity (Bergenius et al. 2002). Correlation intensities between these environmental variables and larval growth may vary over time and among localities (Bergenius et al. 2005). In the present study, the back-calculation of hatching dates from *S. lagocephalus* otoliths demonstrated that the post-larvae hatched every month of the year. As a consequence, the pelagic larvae encountered variables marine environmental conditions depending on spawning cohorts.

In amphidromous species, effect of seasonal variation on early life history was highlighted several times, showing short PLDs during the warm season (Radtke et al. 2001), correlated with fast growth rate (Bell et al. 1995, Maeda et al. 2007, Teichert et al. *in press*). High water temperature is known to increase the metabolic rate and growth rates of marine larvae (McCormick & Molony 1995, Meekan et al. 2003, Green & Fisher 2004, Jenkins & King 2006, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006, Sponaugle et al. 2006, Rankin & Sponaugle 2011). Its effect is susceptible to vary according to larvae development stage and local conditions (Searcy & Sponaugle 2000, Sponaugle et al. 2006). However, warm temperatures can cause a rapid depletion of chlorophyll concentration in oceans (Laws et al. 2000, Meekan et al. 2003), which might influence the larval growth patterns (Searcy & Sponaugle 2000). In *S. lagocephalus*, we showed that SST was a determinant factor to explain the larval growth rate and PLD, especially between 20-80 days. The larvae living in high sea water temperature exhibited faster growth, shorter PLDs and smaller sizes-at-recruitment than those which lived in cool water temperatures. Our results suggest that the diminution of food availability, which was observed in summer period, did not influence the growth rate of *S. lagocephalus* post-larvae. Indeed, the high-growth periods of larvae coincided with low levels of chlorophyll a into the sea, which is often correlated with primary production and zooplankton abundance (Fernández-Álamo & Färber-Lorda 2006). So, like in *Pomacentrus coelestis* (Jordan & Starks, 1901), the water temperature explained more the growth variation than chlorophyll a and zooplankton abundances (Meekan et al. 2003). However, our analysis did not allowed to test individual variations of growth rate, which might be influenced by differences of food abundance in localized patches (Searcy & Sponaugle 2000, Sponaugle et al. 2006, Rankin & Sponaugle 2011). For instance, the food concentration can also decrease with the onshore-offshore gradient, due to enrichment of nutrients in nearshore waters (Hamner & Hauri 1981). So, in *Thalassoma bifasciatum* (Bloch, 1791), nearshore larvae have relatively faster growth rate than offshore larvae (Hamilton 2008). Several other studies suggest that local currents and swimming behaviors might contribute to retain larvae nearshore, in high productive water (Cowen et al. 2000, 2002, Murphy & Cowan 2007). Unfortunately, *S. lagocephalus* larvae distribution and behavioural habits during the marine phase are still unknown and should be investigated in future studies.

Early life history and recruitment competency

For several *Sicyopterus* genus species, it has been suggested that the recruitment competency was size dependent (Shen & Tzeng 2008, Lord et al. 2009). In the present study, we found a positive relationship between PLD and size-at-recruitment according to the hatching month: the youngest and smallest post-larvae hatched in November-January and recruited in March-May; the oldest and largest hatched in June-August and recruited in January-March. This result shows that recruitment competency is in fact independent of size and age, like it has been shown in other amphidromous species (Bell et al. 1995, Radtke et al. 2001, Maeda et al. 2007, Teichert et al. *in press*).

The strong variability of PLD within amphidromous species is often considered as an adaptation to find an appropriate stream and favorable climatic conditions to recruit (Radtke et al. 1988, Hoareau et al. 2007a, Maeda et al. 2007, Murphy & Cowan 2007, Keith et al. 2008, Lord et al. *accepted*), thanks to an ability to delay metamorphosis (Victor 1986). Overall, studies related to life-history of coral reefs larvae highlight a close relationship between PLD, marine growth and sizes-at-recruitment (Searcy & Sponaugle 2000, Shima & Findlay 2002, Sponaugle & Pinkard 2004, Bergenius et al. 2005, Grorud-Colvert & Sponaugle 2006). In amphidromous species, reduced PLDs are often correlated with fast growth rate within (Bell et al. 1995, Maeda et al. 2007, Teichert et al. *in press*, the present study) and between species (Lord et al. 2009), suggesting that PLD and competency to recruit are strongly influenced by the larval growth history. Searcy and Sponaugle (2000) proposed that competency to settle in *Thalassoma bifasciatum*, a marine fish, need to reach a minimum condition level, because of energetic cost of metamorphosis (Sponaugle & Grorud-Colvert 2006). For this species, fast-growth larvae show a better condition and higher lipid reserve at recruitment than slow-growth larvae (Searcy & Sponaugle 2000, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006, Hamilton 2008). Therefore, slow-growth larvae are larger at recruitment because they may need longer duration in pelagic environment to acquire the necessary condition for recruitment. In amphidromous species, condition-at-recruitment of post-larvae was poorly explored, except for *Sicyopterus japonicus* (Tanaka, 1909), showing higher condition factor for small larvae (Iida et al. 2008). Given our results, it might be envisaged that *S. lagocephalus* need a minimum development and/or condition level to acquire the recruitment competency, which is reached earlier for fast-growth larvae. Then, the annual variations in PLD among cohorts might not result from delayed metamorphosis to find favorable stream or hydrological conditions, but likely result from environmental pelagic conditions, via the larval growth.

Marine larval plasticity

The pelagic phase of amphidromous larvae plays a fundamental role in ecological functioning of populations because allowing gene flow between fragmented streams of insular areas and (re-)colonization of new habitats (Keith 2003, Berrebi et al. 2005, McDowall 2007, Lord 2009). In Sicydiinae, the strong diversification (Keith et al. 2005,

2011) and the high level of endemism (Lord 2009) are often attributed to variations in dispersal possibilities of the post-larvae. The changes of ecological barriers over the time (i.e. oceanic currents, sea levels...) largely contributed to explain this phenomenon (Lord et al. 2009, Keith et al. 2011, Lord et al. *accepted*). We suggest that PLD plasticity might induce intermittent connectivity between isolated localities, according to variations of oceanic conditions (i.e. water temperature). Pleistocene glacial-interglacial events induced cyclic modifications of water temperature (Herbert et al. 2010), currents (Gourlan et al. 2008) and sea level (Voris 2000), which might contribute to explain fluctuation in dispersal capacities at the origin of high endemism level and successive islands colonization (Keith et al. 2005, Lord et al. *accepted*). At a lower temporal scale, larval trait plasticity is susceptible to affect the dispersal potential of larvae, depending on local and seasonal conditions (Sponaugle et al. 2006). In a regional context, it is likely that dispersion capacities, and so ecological connectivity among populations, are lower in warm seasons because of reduced PLDs. We suggest that long distances gene flows among distant and isolated islands' populations of *S. lagocephalus*, from the Mascarenes to the Comoros (Hoareau 2005) or between isolated islands of West Pacific (Lord et al. *accepted*), result from slow-growth larvae which encountered cool water.

The role of PLD related to the geographic distributions range of amphidromous species was discussed in several studies, showing overall wider distribution for long PLD (Keith et al. 2005, 2011, Hoareau et al. 2007a, Mc Dowall 2008, Lord et al. 2009, Lord et al. *accepted*). *Sicyopterus lagocephalus* is the widest distribution of amphidromous species (Keith et al. 2005, 2011) and exhibit one of the longest PLDs, with a strong plasticity (range: 93-296 days). These characteristics constitute a selective advantage (Searcy & Sponaugle 2000) that probably explains the large distribution of the species throughout the whole Indo-Pacific region (Keith et al. 2005, Lord et al. *accepted*). The abilities to colonize large geographic ranges likely require long PLD (proxy of dispersal potential), but also require high phenotypic plasticity to respond to oceanic variations encountered in the different localities (i.e. oceanic currents, water temperatures, prey availability, freshwater habitat fragmentation...). However, generalist strategy may appear less adapted at smallest scales. *Sicyopterus lagocephalus* shows shorter PLDs and faster larval growth in West Pacific areas than in Reunion Island (Lord et al. 2009), suggesting a possible local selection for these early life-history traits. A genetic structure was highlighted between populations of West Indian Ocean and Pacific Ocean (Lord 2009, Lord et al. *accepted*). In the case of restricted gene flow populations, local adaptations may emerge (Bay et al. 2006, Leray et al. 2010) related to environmental conditions (Warner 1997).

The large variability of size and age-at-recruitment may support selective differences for settlement abilities between post-larvae, as observed in reef species (Shima & Findlay 2002, Vigliola & Meekan 2002, Hoey & McCormick 2004, Raventos & Macpherson 2005, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006, Gagliano & McCormick 2007). For *S. lagocephalus*, competition for available habitat and the energetic cost of metamorphosis might be pressures which induced selective mortality at settlement

depending on the pelagic life history (Sponaugle 2010, Teichert et al. *in press*). A trade-off between physiological requiring, pelagic mortality, ability to settlement and availability of freshwater habitat might lead adaptation to local conditions. Future research should focus on the possibility of selective mortality according to the larval patterns during the pelagic phase and at settlement in Reunion Island.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are thankful to the personal of ARDA for helping: P. Bosc (director). Sample collection was conducted in the framework of "Observatory of migration diadromous species in Reunion Island", directed by ARDA. This study was conducted with the financial support of Electricité De France (22-30 avenue de Wagram, 75382 Paris Cedex 8), Office de l'eau Réunion (49 rue Mazagran, 97 400 SAINT DENIS), Région Réunion (Avenue René Cassin, BP 7190, 97719 Saint Denis cedex 9), Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (2 rue Juliette Dodu, 97706 Saint Denis Messag Cedex 9), Réunion National Park (112 rue Sainte Marie, 97400 St Denis) and the European Union (FEDER and European Social Fund).

REFERENCES

- Bartlett MS (1937) Properties of sufficiency and statistical tests. *Proceedings of the Royal Society of London Series A* 160:268–282
- Bay LK, Buechler K, Gagliano M, Caley MJ (2006) Intraspecific variation in the pelagic larval duration of tropical reef fishes. *J Fish Biol* 68:1206–1214
- Bell KNI (1999) An overview of goby-fry fisheries. *Naga Manila* 22:30–36
- Bell KNI (2007) Opportunities in stream drift: methods, goby larval types, temporal cycles, *in situ* mortality estimation, and conservation explanations. *Bish Mus Bull Cult Env Stud* 3:35–61
- Bell KNI (2009) What Comes Down Must Go Up: The Migration Cycle of Juvenile-Return Anadromous Taxa. *Am Fish Soc Symp* 69:321–341
- Bell KNI, Brown JA (1995) Active salinity choice and enhanced swimming endurance in 0 to 8-d-old larvae of diadromous gobies, including *Sicydium punctatum* (Pisces), in Dominica, West Indies. *Mar Biol* 121:409–417
- Bell KNI, Pepin P, Brown JA (1995) Seasonal, inversecycling of length and age-at-recruitment in the diadromous gobies *Sicydium punctatum* and *Sicydium antillarum* in Dominica, West-Indies. *Can J Fish Aquat Sci* 52:1535–1545
- Bergenius MAJ, Meekan MG, Robertson DR, McCormick MI (2002) Larval growth predicts the recruitment success of a coral reef fish. *Oecologia* 131:521–525
- Bergenius MAJ, McCormick MI, Meekan MG, Robertson DR (2005) Environmental influences on larval duration, growth and magnitude of settlement of a coral reef fish. *Mar Biol* 147:291–300
- Berrebi P, Cattaneo-Berrebi G, Valade P, Ricou JF, Hoareau T (2005). Genetic homogeneity in eight freshwater populations of *Sicyopterus lagocephalus*, an amphidromous gobiid of La Réunion Island. *Mar biol* 148:179–188

- Brothers ES, Williams D, Sale PF (1983) Length of larval life in twelve families of fish at "One Tree Lagoon", Great Barrier Reef, Australia. *Mar Biol* 76:319–324
- Cowen EK, Lwiza KM, Sponaugle S, Paris CB, Olson DB (2000) Connectivity of Marine Populations: Open or Closed? *Science* 545:857–859
- Cowen RK, Paris CB, Olson DB, Fortuna JL (2002). The Role of Long Distance Dispersal Versus Local Retention in Replenishing Marine Populations. *Gulf and Caribbean Research* 14(2):129–138
- Delacroix P, Champeau A (1992) Ponte en eau douce de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) poisson Gobiidae amphibionte des rivières de la Réunion. *Hydroécol. Appl.* 4:49–63
- Ellien C, Valade P, Bosmans J, Taillebois L, Teichert N, Keith P (*in press*) Influence of a salinity gradient on the acquisition of marine characters for *Sicyopterus lagocephalus* larvae. *Cybium* (*in press*)
- Fernández-Álamo MA, Färber-Lorda J (2006) Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog Oceanogr* 69:318–359
- Fontes J, Santos RS, Afonso P, Caselle JE (2010) Larval growth, size, stage duration and recruitment success of a temperate reef fish. *J Sea Res* 65(1):1–7
- Gagliano M, McCormick MI (2007) Compensating in the wild: is flexible growth the key to early juvenile survival? *Oikos* 116:111–120
- Gourlan AT, Meynadier L, Allègre CJ (2008) Tectonically driven changes in the Indian Ocean circulation over the last 25 Ma: Neodymium isotope evidence. *Earth Planet Sci Lett* 267:353–364
- Green BS, Fisher R (2004) Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae. *J Exp Mar Biol Ecol* 299:115–132
- Grorud-Colvert K, Sponaugle S (2006) Influence of condition on behavior and survival potential of a newly settled coral reef fish. *Mar Ecol Progr Ser* 327:279–288
- Hamilton SL (2008) Larval history influences post-metamorphic condition in a coral-reef fish. *Oecologia* 158:449–461
- Hamner WM, Hauri IR (1981) Effects of island mass: water flow and plankton pattern around a reef in the Great Barrier Reef lagoon, Australia. *Limnol Oceanogr* 26:1084–1102
- Herbert TD, Cleaveland Peterson L, Lawrence KT, Liu Z (2010) Tropical Ocean Temperatures Over the Past 3.5 Million Years. *Science* 328:1530
- Hoareau T (2005) Dynamique structurale des populations de bichiques (*Sicyopterus lagocephalus*), Gobiidae amphidromes des rivières de La Réunion. *PhD Thesis, University of La Réunion, France*
- Hoareau T, Lecomte-Finiger R, Grondin HP, Conand C, Berrebi P (2007a) Oceanic larval life of La Réunion "bichiques", amphidromous gobiid post-larvae. *Mar Ecol Progr Ser* 333:303–308
- Hoareau T, Bosc P, Valada P, Berrebi P (2007b) Gene flow and genetic structure of *Sicyopterus lagocephalus* in the south-western Indian Ocean, assessed by intron-length polymorphism. *J Exp Mar Biol Ecol* 349:223–234
- Hoey AS, McCormick MI (2004) Selective predation for low body condition at the larval-juvenile transition of a coral reef fish. *Oecologia* 139:23–29
- Iguchi K, Mizuno N (1999) Early starvation limits survival in amphidromous fishes. *J Fish Biol* 54:705–712
- Iida M, Watanabe S, Shinoda A, Katsumi T (2008) Recruitment of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* to the estuary of the Ota River, Wakayama, Japan. *Environ Biol Fish* 83:331–341

- Jenkins AP, Jupiter SD, Qauqau I & Atherton J (2010) The importance of ecosystem-based management for conserving aquatic migratory pathways on tropical high islands: a case study from Fiji. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst* 20(2):224–238
- Jenkins GP, King D (2006) Variation in larval growth can predict the recruitment of a temperate, seagrass-associated fish. *Oecologia* 147:641–649
- Keith P (2003) Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *J Fish Biol* 63:831–847
- Keith P, Galewski T, Cattaneo-Berrebi G, Hoareau T, Berrebi P (2005) Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobioidae) and phylogeography of the genus *Sicyopterus* in the Indo-Pacific area inferred from mitochondrial cytochrome b gene. *Mol Phylogenet Evol* 37:721–732
- Keith P, Marquet G, Valade P, Bosc P, Vigneux E (2006) Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce des Comores, Mascareignes et Seychelles. MNHN Paris, France
- Keith P, Hoareau TB, Lord C, Ah-Yane O, Gimonneau G, Robinet T, Valade P (2008) Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei: Gobiidae: Sicydiinae). *Mar Freshw Res* 59(10):876–889
- Keith P, Lord C, Lorion J, Watanabe S, Tsukamoto K, Couloux A, Dettai A (2011). Phylogeny and biogeography of Sicydiinae (Teleostei: Gobiidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. *Mar Biol* 158:311–326
- Laws EA, Falkowski PG, Smith WO, Ducklow H, McCarthy JJ (2000) Temperature effects on export production in the open ocean. *Global Biogeochem Cy* 14(4):1231–1246
- Leray M, Beldade R, Holbrook SJ, Schmitt RJ, Planes S, Bernardi G (2010) Allopatric divergence and speciation in coral reef fish: the three-spot dascyllus, *Dascyllus trimaculatus*, species complex. *Evolution* 64–5:1218–1230
- Lord C (2009) Amphidromie, endémisme et dispersion: traits d'histoire de vie et histoire évolutive du genre *Sicyopterus* (Teleostei : Gobioidae : Sicydiinae). PhD thesis, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris. France
- Lord C, Brun C, Hautecoeur M, Keith P (2009) Insights on endemism: comparison of the duration of the marine larval phase estimated by otolith microstructural analysis of three amphidromous *Sicyopterus* species (Gobioidae: Sicydiinae) from Vanuatu and New Caledonia. *Ecol Freshw Fish* 19(1):26–38
- Lord C & Keith P (2008) Threatened fishes of the world: *Sicyopterus sarasini* Weber & de Beaufort, 1915 (Gobiidae). *Environ Biol Fish* 83:169–170
- Lord C, Lorion J, Dettai A, Watanabe S, Tsukamoto K, Cruaud C, Keith P. (*accepted*) Phylogeography of three amphidromous *Sicyopterus* species (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae): extensive genetic connectivity with breaks identified at biogeographical barriers. *Mar Ecol Prog Ser* *accepted*
- Maeda K, Yamasaki N, Tachihara K (2007) Size and age at recruitment and spawning season of sleeper, genus *Eleotris* (Teleostei : Eleotridae) on Okinawa island, southern Japan. *Raffles bull zool* 14:199–207
- Malavoi JR & Souchon Y (2002) Description standardisée des principaux faciès d'écoulement observables en rivière : clé de détermination qualitative et mesures physiques. *B Fr Peche Piscic* 365/366: 357-372
- McCormick MI, Molony BW (1995) Influence of water temperature during the larval stage on size, age and body condition of a tropical reef fish at settlement. *Mar Ecol Prog Ser* 118:59–68
- McDowall RM (2007) On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish Fish* 8:1–13

McDowall RM (2008) Diadromy, history and ecology: a question of scale. *Hydrobiologia* 602:5–14

Meekan MG, Carleton JH, McKinnon AD, Flynn K, Furnas M (2003) What determines the growth of tropical reef fish larvae in the plankton: food or temperature? *Mar Ecol Prog Ser* 256:193–204

Murphy CA, Cowan JH (2007) Production, Marine Larval Retention or Dispersal, and Recruitment of Amphidromous Hawaiian Gobioids: Issues and Implications. *Bish Mus Bull Cult Envir Stud* 3:63–74

Myers MJ (1949) Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia* 1949:89–97

NOAA Coral Reef Watch. 2000, updated twice-weekly. *NOAA Coral Reef Watch 50-km Satellite Virtual Station Time Series Data for Reunion Island*, Jan. 1, 2006-Dec. 31, 2008. Silver Spring, Maryland, USA: NOAA Coral Reef Watch. Data set accessed 2011-04-01 at <http://coralreefwatch.noaa.gov/satellite/vs/index.html>

Pouilly M (1994) Relations entre l'habitat physique et les poisons des zones à Cyprinidés rhéophiles dans trois cours d'eau du Bassin Rhodanien : vers une simulation de la capacité d'accueil pour les peuplements. PhD Thesis, University Claude Bernard – Lyon 1, France

R Development Core Team, 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Radtke RL, Kinzie RA, Folsom SD (1988) Age at recruitment of Hawaiian freshwater gobies. *Environ Biol Fish* 23(3):205–213

Radtke RL, Kinzie III, Shafer DJ (2001) Temporal and spatial variation in length of larval life and size at settlement of the Hawaiian amphidromous goby *Lentipes concolor*. *J Fish Biol* 59:928–938

Rankin TL, Sponaugle S (2011) Temperature Influences Selective Mortality during the Early Life Stages of a Coral Reef Fish. *PLoS ONE* 6(5): e16814, doi:10.1371/journal.pone.0016814

Raventos N, MacPherson E (2005) Effect of pelagic larval growth and size-at-settlement survivorship in two temperate labrid fish of the genus *Symphodus*. *Mar Ecol Prog Ser* 285:205–211

Searcy SP, Sponaugle (2000) Variable growth in a coral reef fish. *Mar Ecol Prog Ser* 206:213–226

Shen, KN, Tzeng WN (2008) Reproductive strategy and recruitment dynamics of amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* as revealed by otolith microstructure. *J Fish Biol* 73:2497–2512

Shima JS, Findlay A (2002) Pelagic larval growth rate impacts benthic settlement and survival of a temperate reef fish. *Mar Ecol Prog Ser* 235:303–309

Sponaugle S (2010) Otolith microstructure reveals ecological and oceanographic processes important to ecosystem-based management. *Environ Biol Fish* 89(3-4):221–238

Sponaugle S, Pinkard D (2004) Impact of variable pelagic environments on natural larval growth and recruitment of the reef fish *Thalassoma bifasciatum*. *J Fish Biol* 64:34–54

Sponaugle S, Grorud-Colvert K (2006) Environmental variability, early life-history traits, and survival of a new coral reef fish recruits. *Integrative and comparative biology* 46(5):623–633

Sponaugle S, Grorud-Colvert K, Pinkard D (2006) Temperature mediated variation in early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma bifasciatum* in the Florida Keys. *Mar Ecol Prog Ser* 308:1–15

Taillebois L, Keith P, Valade P, Torres P, Baloché S, Dufoura S, Rousseau K (2011) Involvement of thyroid hormones in the control of larval metamorphosis in *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobioidae) at the time of river recruitment. *Gen Comp Endocrinol* 173(2):281–288

Teichert N, Valade P, Richarson M & Gaudin P (*in press*) Timing of reproduction and marine life history of an endemic amphidromous species of Reunion Island: *Cotylopus acutipinnis* (Gobiidae: Sicydiinae). *Aquatic Biology, in press*.

Teichert N, Keith P, Valade P, Richarson M, Metzger M & Gaudin, P (*submitted*). Breeding pattern and paternal investment of two amphidromous Gobiidae of Reunion Island.

Valade P, Lord C, Grondin H, Bosc P, Taillebois L, Iida M, Tsukamoto K, Keith P (2009) Early life history and description of larval stages of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Gobioidae: Sicydiinae). *Cybiium* 33(4):309–319

Victor BC (1986) Delayed metamorphosis with reduced larval growth in a coral reef fish (*Thalassoma bifasciatum*). *Can J Fish Aquat Sci* 43(6):1208–1213

Vigliola L, Meekan MG (2002) Size at hatching and planktonic growth determines post-settlement survivorship of a coral reef fish. *Oecologia* 131:89–93

Voris HK, (2000) Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations. *J Biogeogr* 27:1153–1167

Warner RR (1997) Evolutionary ecology: how to reconcile pelagic dispersal with local adaptation. *Coral Reefs* 16:S115–S120

FIGURE LEGENDS

Figure 1 - *Sicyopterus lagocephalus*. a) Sampling design of post-larvae performed at the mouth of the St-Etienne River from November 2006 to March 2009. The number of individuals used for otolith analysis is specified. b) Distributions of Pelagic Larval Duration (day) and size-at-recruitment (mm) of post-larvae according sampling moons on St-Etienne River from November 2006 to March 2009.

Figure 2 - *Sicyopterus lagocephalus*. Relationship between Pelagic Larval Duration ($\log(d)$) and size-at-recruitment (mm) of post-larvae collected on St-Etienne River from November 2006 to March 2009. Sample size, $n = 396$.

Figure 3 - *Sicyopterus lagocephalus*. Mean Pelagic Larval Duration (day \pm 95%) and mean size-at-recruitment (mm \pm 95%) according to month of birth of post-larvae collected on St-Etienne River from November 2006 to March 2009. Letters are the results of post-hoc Student-Newman-Keuls tests for pairwise comparisons. The sample size is specified (n) by hatching years and bars represent the confidence interval at 95%.

Figure 4 - *Sicyopterus lagocephalus*. a) Comparison of otoliths increment ($\mu\text{m.d}^{-1}$) calculated on 10 days during the marine phase between post-larvae hatched from October to March (short PLD) and post-larvae hatched from April to September (long PLD). The sample size for each birth group is specified over the abscise axis and bars represent the confidence interval at 95%. b) Box showing the correlation between average Pelagic Larval Duration (d) and average otolith growth ($\mu\text{m.d}^{-1}$) of spawning cohorts at 70-80 days. Sample size, $n = 33$.

Figure 5 - *Sicyopterus lagocephalus*. a) Partial correlation plot between average otolith growth ($\mu\text{m.d}^{-1}$) and average Sea Surface Temperature ($^{\circ}\text{C}$) of spawning cohorts at 70-80 days, corrected for the effect of chlorophyll a concentration (mg.m^{-3}). b) Correlation plot between average Pelagic Larval Duration (d) and average Sea Surface Temperature ($^{\circ}\text{C}$) of spawning cohorts at 70-80 days. Sample size, $n = 33$.

TABLE LEGENDS

Table 1 - *Sicyopterus lagocephalus*. Summary of repeated measures MANOVA testing the influence of birth year (2006 – 2007 - 2008) and birth group (short PLD – long PLD) according to the otolith increment ($\mu\text{m.d}^{-1}$) from hatch to 80 days. b) Summary of F -tests results on the otolith increment ($\mu\text{m.d}^{-1}$) at ages between 0-80 days after hatching. Only p -values are shown. Significant values ($p < 0.05$) are presented in bold.

Table 2 - *Sicyopterus lagocephalus*. Results of best subsets of multiple linear regressions comparing chlorophyll a concentration (mg.m^{-3}) and Sea Surface Temperature ($^{\circ}\text{C}$) with otolith growth ($\mu\text{m.d}^{-1}$) and Pelagic Larval Duration (d), at all ages between 0-80 days. R^2_{adj} is the adjusted coefficient of multiple determination and P (F -test) is the significance of p -values for selected variables compared to the null model.

For each independent variables a partial or bivariate coefficient of correlation is specified (R) and its significance too (P (t -test)). Sample size for each analysis, $n = 33$.

Figure 1

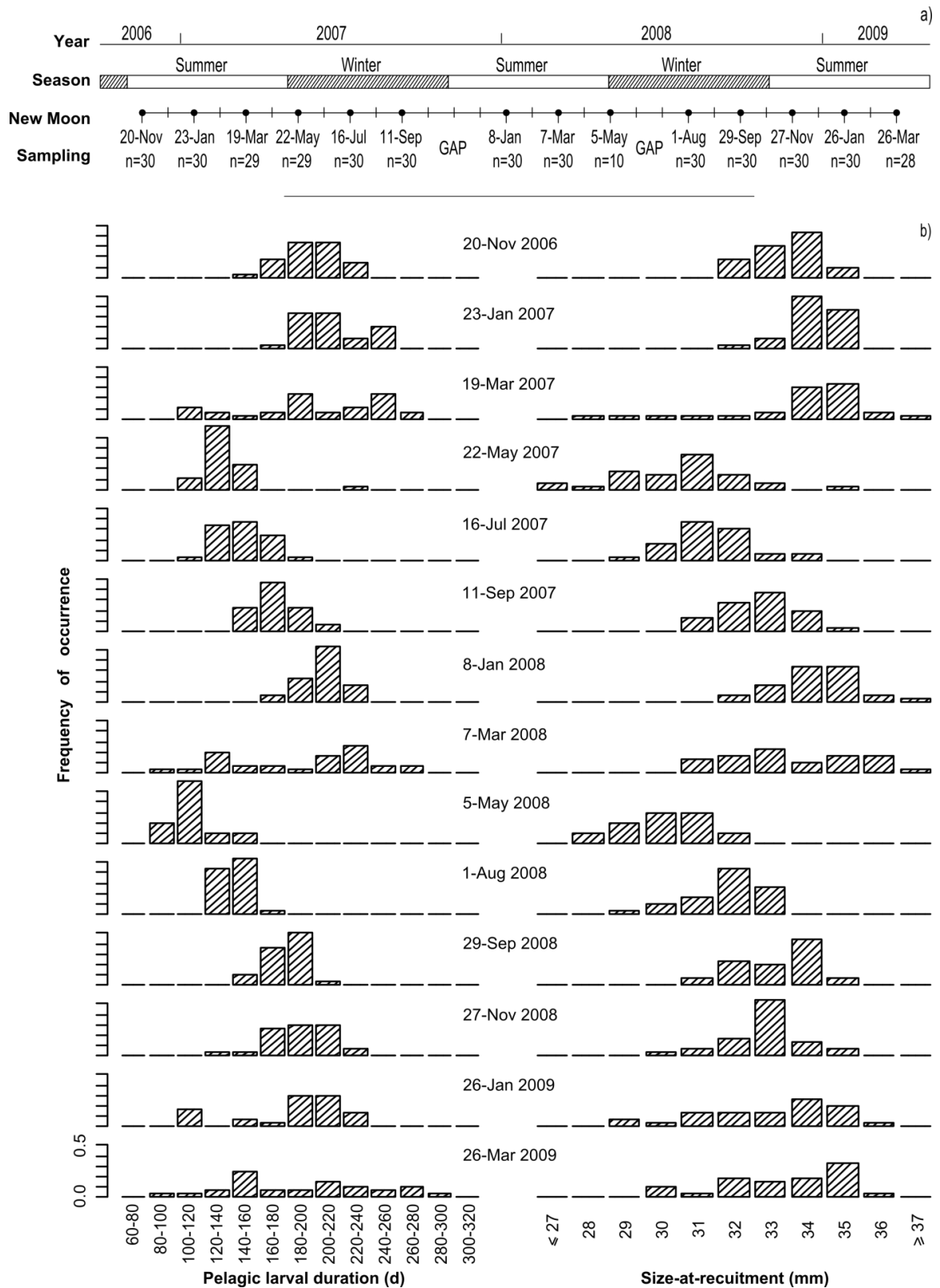


Figure 2

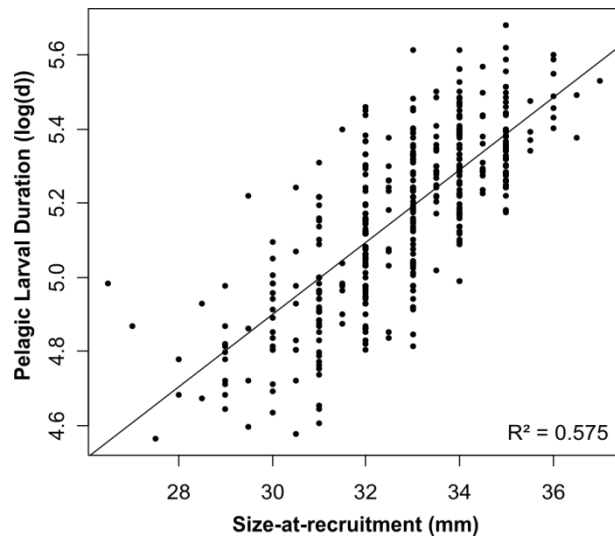


Figure 3

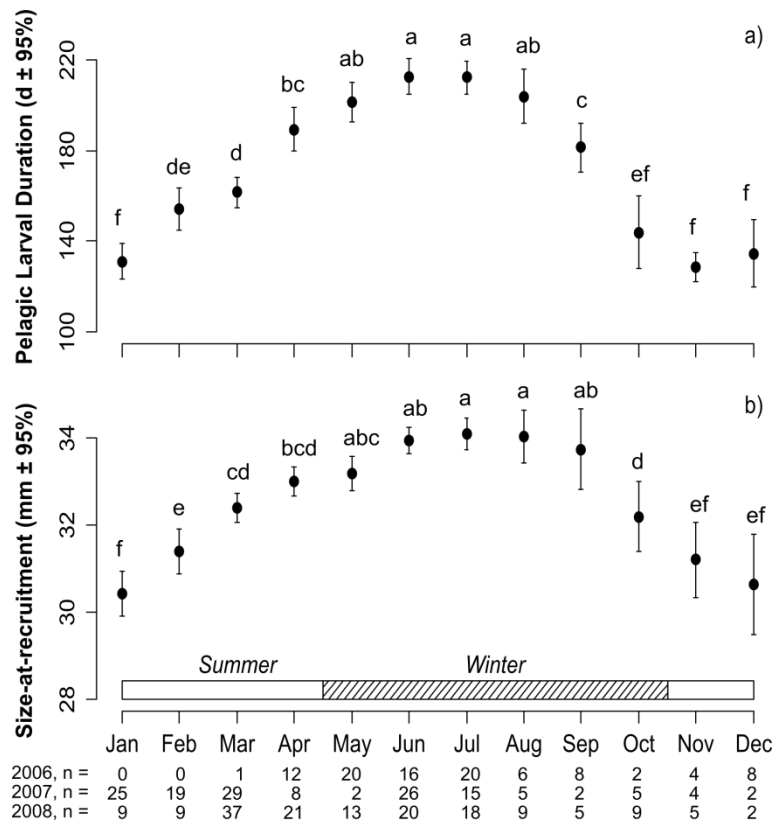


Figure 4

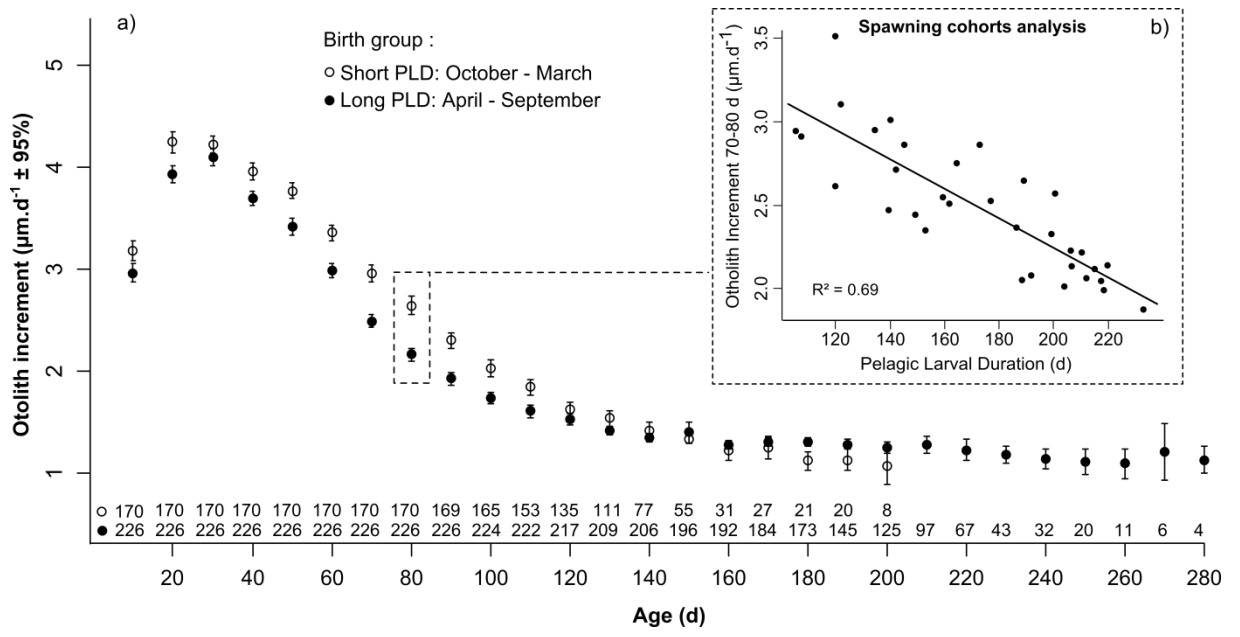


Figure 5

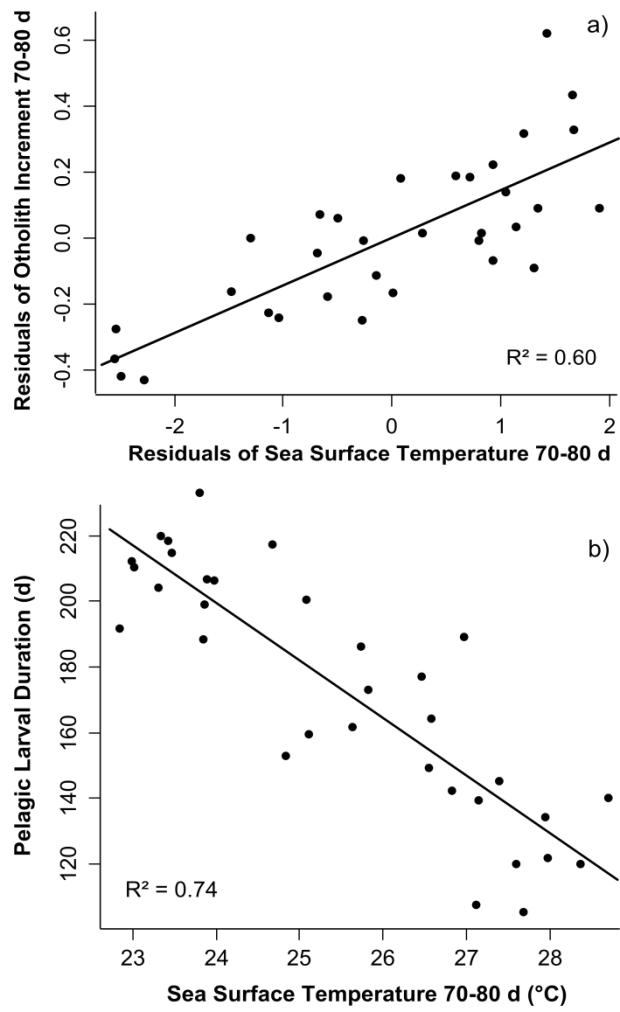


Table 1

A)

Factor	Wilks λ	F	Effect d.f.	Error d.f.	p-value
year	0.88379	3.0503	16	766	< 0.001
group	0.70071	20.4483	8	383	< 0.001
year x group	0.89901	2.6176	16	766	< 0.001

B)

Day after hatching	Factor		
	year	group	year x group
0-10 d	0.002	< 0.001	0.632
10-20 d	0.060	< 0.001	0.034
20-30 d	0.027	0.006	0.809
30-40 d	0.128	< 0.001	0.879
40-50 d	0.789	< 0.001	0.163
50-60 d	0.206	< 0.001	0.015
60-70 d	0.034	< 0.001	< 0.001
70-80 d	< 0.001	< 0.001	0.004

Table 2

Variables	Age (day)	R ² <i>adj</i>	P (F-test)	SST		Chl <i>a</i>	
				R	P (t-test)	R	P (t-test)
Otolith increment ($\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$)	0-10	0.09	0.049	-	-	-0.34	0.049
	10-20	0.29	0.001	0.56	0.001	-	-
	20-30	0.22	0.009	0.52	0.001	0.34	ns
	30-40	0.22	0.003	0.50	0.003	-	-
	40-50	0.32	0.000	0.59	0.000	-	-
	50-60	0.50	0.000	0.51	0.001	-0.29	ns
	60-70	0.73	0.000	0.71	0.000	-0.37	0.027
	70-80	0.83	0.000	0.77	0.000	-0.48	0.003
Pelagic Larval Duration (days)	0-10	0.55	0.000	-	-	0.75	0.000
	10-20	0.64	0.000	-0.25	ns	0.71	0.000
	20-30	0.69	0.000	-0.46	0.005	0.66	0.000
	30-40	0.74	0.000	-0.59	0.000	0.61	0.000
	40-50	0.77	0.000	-0.70	0.000	0.54	0.000
	50-60	0.75	0.000	-0.75	0.000	0.36	0.036
	60-70	0.74	0.000	-0.76	0.000	0.23	ns
	70-80	0.74	0.000	-0.87	0.000	-	-

ANNEXE H

(Article en préparation)

Spawning pattern and female reproductive strategy of the widespread amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Gobiidae, Sicydiinae) in Reunion Island

TEICHERT N.¹⁻²⁻³, VALADE P.¹⁻⁴, FOSTIER A.⁵, BOSCH P.¹ & GAUDIN P.²⁻³

¹ ARDA (Association Réunionnaise de Développement de l'Aquaculture), ZI les Sables, BP 16, 97 427 Etang Salé, La Réunion

² Univ Pau & Pays Adour, UMR ECOBIOP, INRA/UPPA, UFR Côte Basque, Allée du parc Montaury, 64 600 Anglet, France

³ INRA, UMR ECOBIOP, INRA/UPPA, Pôle d'Hydrobiologie de l'INRA, Quartier Ibarron, 64 310 St Pée sur Nivelle, France

⁴ O.C.E.A. Consult' (Organisme Consultant en Environnement Aquatique), BP 22, Centre Régional d'Application Aquacole, 97 427 Etang Salé, La Réunion

⁵ INRA, UR1037 LPGP Fish Physiology and Genomics, Campus de Beaulieu, F35000 Rennes, France

ABSTRACT

Amphidromous gobies of the Indo-Pacific region are subjected to a heavy fishing pressure at the river mouths. Knowledge of their reproductive biology is urgently needed for the purposes of conservation and fishery management. The spawning pattern and reproductive strategy of females of the widespread amphidromous red-tailed goby, *Sicyopterus lagocephalus*, were investigated in relation to ovarian growth, and both spatial and temporal seasonality, in two rivers of Reunion Island (Mascarene Archipelago, SW Indian Ocean). Histological observations and oocyte-size frequency distributions revealed a group-synchronous ovarian development organization, since a distinctive hiatus segregated a synchronous batch of larger oocytes (vitellogenic stages) from a population of smaller oocytes (primary growth and cortical alveoli stages). Females laid the entire clutch in a unique event, and then another batch of oocytes was recruited in early vitellogenic stage, suggesting a *de novo* vitellogenesis. Several evidences showed that the annual fecundity was indeterminate and that females could be able to lay a clutch every 2 months throughout the reproductive season. Environmental factors and females condition level did not seem affect the great batch fecundity (14 304 to 232 475 eggs depending on female size). Ovarian growth was isometric in all oocyte development stages showing that gonadosomatic index (GSI) was a good proxy of reproductive condition. The main *S. lagocephalus* reproductive period happened from February to May in the whole river, but was strongly plastic according to localities and environmental cues. We propose that reproduction activity was mainly restricted by water temperatures in upstream areas, whereas it was essentially influenced by female physiologic conditions and food availability in downstream areas. Demographic variations of spawning population were observed caused by the length-

structure of populations along the river, but all mature females spawned independently from their size throughout the reproductive season. We suggest that the strong phenotypic plasticity of *S. lagocephalus* reproductive traits according to environmental cues might lead divergent female reproductive tactics throughout the river course.

Key words: *Sicyopterus lagocephalus*, Amphidromous, Ovarian growth, Histological classification, Batch fecundity, Reproductive season, Spatio-temporal variations, Spawning population

INTRODUCTION

Fish reproductive strategies are diverse and include multiple life history traits, such as sexuality, mating system, sexual preferences, parental care, fecundity, spawning patterns and others (Balon 1984, Murua & Saborido-Rey 2003). According to the life history theory, the species reproductive traits shaped by natural selection tend to optimize the reproductive success of individuals depending on/according to the environmental conditions encountered by populations (Stearns 1992). It is assumed that female reproductive traits essentially limit the egg production, which could explain the focus on this gender for the purpose of fishery management (Murua et al. 2003, Murua & Saborido-Rey 2003). Female ovarian organization and fecundity knowledge are essential components to determine the spawning strategy of individual fish species and afterward evaluate the reproductive potential (Murua et al. 2003), adding demographic process (Marshall et al. 2003, Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011).

Fishes are semelparous or iteroparous depending on their breeding opportunities (Murua & Saborido-Rey 2003). Semelparous species spawn once and die, showing a synchronous development and ovulation of all oocytes present in the ovaries. Iteroparous refers to species with multiple breeding seasons, which may display a group-synchronous or asynchronous ovarian organization. In multiple spawners with group-synchronous ovaries, a least two populations of oocytes can be recognized simultaneously with a distinct hiatus separating the yolked oocytes stock from the reservoir of unyolked oocytes (Hunter et al. 1992, Murua & Saborido-Rey 2003). This ovarian organization is often exhibited by species with determinate fecundity for which the number of eggs release during the reproductive season is fixed prior the onset of spawning. Conversely, females with indeterminate fecundity suppose that unyolked oocytes from the standing stock can continue to be matured and spawned during the spawning season, mainly depending on individual physiologic conditions and environmental cues (Alonso-Fernández et al. 2008, Gordo et al. 2008, Wootton & Fletcher 2009). These species often show an asynchronous ovarian organization with oocytes of all stage present without dominant population in ovaries and a generalized incidence of atresia at the end of the spawning season (Hunter et al. 1992, Murua & Saborido-Rey 2003). The spawning pattern refers to the rhythm that oocytes are

ovulated. Total spawner defines the species where the entire clutch of yolked oocytes are ovulated and laid in a unique event, while in batch spawner the eggs are recruited and ovulated in several batch throughout the spawning season (Murua & Saborido-Rey 2003). A good knowledge of the reproductive traits, based on ovarian development and spawning pattern is required for correct fecundity estimation (Murua et al. 2003), and to define the spawning population (Lowerre-Barbieri et al. 2009).

Demographic traits, such as size-at-first maturity, spawning frequency, or spawning population structure strongly affect the population dynamics and are essential component to evaluate the spawning stock biomass (Lowerre-Barbieri et al. 2011). Temporal and spatial factors are susceptible to influence the reproductive activity depending on local environmental conditions, notably the spawning population's structure or the duration of the spawning season (Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011). Traditional methods to describe reproductive cycle of fishes are based on histological observations or gonadal maturation indexes (Brown-Peterson et al. 2007, Lowerre-Barbieri et al. 2011, Nunes et al 2011). The gonadosomatic index (GSI) is commonly used because of both rapidity and simplicity. However, this method requires a preliminary validation due to fish size-dependence and changes in ovarian allometry depending on the species (Somarakis et al. 2004, Plaza et al. 2007).

Amphidromous gobies have complex life cycle particularly common among freshwater fishes of Indo-Pacific region (Mc Dowall 1997, 2007, Keith 2003): spawning and hatching happen in freshwater, free embryos drift to the ocean where they grow for a few months, and then post-larvae return into the river and experience a metamorphosis into juveniles (Keith et al. 2008, Taillebois et al. 2011). Goby post-larvae are often subjected to a heavy fishing pressure at the river mouths (Bell 1999), contributing to affect the stability of fish communities (Bell 1999, Lord & Keith 2008, Jenkins et al. 2010). Given these potential threats, knowledge reproductive biology of amphidromous gobies is urgently needed for the purposes of conservation and fishery management.

Sicyopterus lagocephalus (Pallas 1767) is the most widespread amphidromous goby. Its post-larvae, called "bichiques" in Reunion Island, represent a major economic activity for many local fishermen (Delacroix 1987, Delacroix & Champeau 1992). It is widely distributed throughout the Indo-Pacific region, from Western Indian Ocean to Eastern Pacific (Berrebi et al. 2005; Lord et al. 2009; Lord et al. in press). It inhabits the oligotrophic streams where it feed on micro-algae that cover the river substratum (Bielsa et al. 2003). Spawning season is extent throughout most of the year (Teichert et al. submitted) and females lay a large number of small eggs onto the underside of pebbles and rocks (Delacroix 1987, Ellien et al. 2011, Teichert et al. submitted). Reproductive biology of this species remains fragmented and poorly documented (Delacroix 1987, Bielsa et al. 2003, Keith 2003, Teichert et al. submitted), especially concerning ovarian growth, spawning pattern or type of fecundity.

The purpose of this study was to provide an exhaustive framework of knowledge about spawning pattern and reproductive strategy of females of *Sicyopterus lagocephalus*. Fecundity, size-at-first-maturation, ovarian organization, and development index were examined, based on histological observations of females collected in Reunion Island. Then, the temporal and spatial variability of reproductive activity and spawning population were investigated based on gonadosomatic index (GSI) after a validation process.

MATERIALS AND METHODS

Sample collection and biological parameters

The sampling strategy was based on two different sets of results coming from two different field campaigns in two rivers of Reunion Island (Fig.1). We sampled the Marsouins River in 2011-2012 to examine length-at-maturity, fecundity, and the relationship between oocytes growth-patterns and gonadal maturation index, based on histological observations. We sampled different sites of the Langevin River in 1999-2000, throughout the upstream-downstream gradient, to analyze both spatial and temporal variations of reproductive activity, based on ovaries development index.

In Marsouins River, fishes were collected every month between January 2011 and February 2012, on a middle-stream zone (Station A) located at 2 220 m from the river mouth (Fig. 1). A minimum of 50 Point Abundance Sampling (PAS, around 1m²) randomly distributed was performed by electrofishing (portable IG200/2D, HANS GRASSL GmbH, Germany), in order to take into account the diversity of available habitat (Persat & Copp 1990). After fishing, a length-stratified sampling procedure was performed to collect 30 matures-females (all-sizes available, > 45 mm; Delacroix 1987) and around 10 non-mature females (< 45mm). Sampling took place in the morning (7:30-10:00 am), and fishes were kept alive till their euthanasia 3-6 hours after fishing with a lethal dose of eugenol (clove oil), then dissections in laboratory. In April 2011, fishes were anesthetized with eugenol and euthanized immediately after sampling before prior to fixation in 4% formaldehyde. In January 2012, a complementary fishing was performed upstream (Station B) (Fig. 1) to collect around 30 mature females for fecundity estimation (see below). In Langevin River, fishes were sampled bi-monthly by electrofishing (Portable DEKA 3000, Germany) between January 1999 and February 2000, on 4 stations located throughout the upstream-downstream gradient (Fig. 1). Fishing was performed until around 30 mature females (> 45 mm) were caught per stations. Fishes were kept alive till the day after fishing for anesthesia, euthanasia and dissection.

For each fish, total length (TL \pm 1mm), wet total body weight (BW \pm 1mg), wet ovary weight (OW \pm 1mg) and wet liver weight (LW \pm 1mg) were recorded. Condition factors

were calculated as follow: $K = BW \cdot TL^{-3}$. Gonadosomatic and hepatosomatic indices were calculated as the ratio of gonad (OW) and liver (LW) weight to body weight (BW), respectively according to the following formula: $index = (W \cdot BW^{-1}) \times 100$, where index = gonadosomatic index (GSI) or hepatosomatic index (HSI) and W = weight of the respective variable, (i.e. OW and LW). Histological observation of ovary tissues and fecundity estimations were only performed from the fishes sampled in the Marsouins River.

Histological classification of females

Ovarian tissues were fixed in Dietrich solution (95% ethanol 30 mL, formalin 10 mL, glacial acetic acid 2 mL, distilled water 58 mL) during 7-days minimum, then embedded in paraffin, sectioned to 7 μ m thickness, and stained with Hematoxylin and Eosin Y, following standard histological procedures. Histological sections were photographed under microscope (X 100) at random positions. In a first step, sections from six parts (right and left lobes, anterior, middle and posterior) of 20 fishes were examined to differentiate the maturation stage according to the position in the ovary. Subsequently, since no difference was found in maturation stage among ovary positions, only sections of the middle part of the ovaries (randomly left or right) were used for histological examination. Four development stages of oocytes were identified (Brown-Peterson et al. 2007): primary growth (PG, chromatin nucleolar and perinucleolar stages), cortical alveoli (CA, cortical alveoli in the periphery of the cytoplasm), early-vitellogenic (EVO, yolk is incorporated to form small yolk globules within the peripheral ooplasm) and vitellogenic (LVO, yolk globules and droplets increase in number and size and fill the entire ooplasm). Other ovarian structures, such as postovulatory follicles (POF) and atresia oocytes were recorded. Histological classification of the ovaries was performed according to the maturation stage of the most advanced batch of oocytes, the presence of POF or others post-spawning evidences (Ganias et al. 2004, Alonso-Fernández et al. 2008, Brown-Peterson et al. 2011). Six reproductive phases of females were identified, according to Brown-Peterson et al. (2007) classification revised: immature, developing, spawning capable, post-spent, regressing and regenerating (Fig. 2). Ovaries of females at post-larvae stage (Keith et al. 2008) were directly observed under microscope for sex checking, and were classified as immature.

Pattern of oocyte development

The oocytes size measurements were performed on the photographs of histological section, using the ImageJ 1.42 software (National Institute of Health, USA). In order to test the homogeneity of oocyte sizes between the six positions in the ovaries of 20 fishes (see above), a random sample of 30 most advanced oocytes per positions was measured (Feret's diameter, $\pm 0.1 \mu$ m). Since 2-way ANOVA showed no significant differences between lobes ($F_{(1, 3594)} = 0.383$, $P = 0.53$), positions ($F_{(2, 3594)} = 0.034$, $P = 0.96$) and interaction ($F_{(2, 3594)} = 0.169$, $P = 0.84$), measurements were performed on middle-parts sections of the ovaries. The Feret's diameters of all oocytes with a visible-nucleus

contained within a quadrat (500 x 500 μm) randomly placed on micrograph were measured ($\pm 0.1 \mu\text{m}$). This process was repeated until reaching a minimum of 30 oocytes measured per fish. When a quadrat was initiated, it was necessarily finished to respect the relative occurrence of oocyte sizes. The relative size frequency distributions of oocytes were examined by 25- μm intervals classes, and calculated according to the following equation: $\text{Freq}_i = N_i / N_{\text{tot}}$, where Freq_i = relative oocyte-size occurrence of the class i , N_{tot} = total number of oocytes ($N_{\text{tot}} = \sum N_i$), and N_i = corrected-number of oocytes of the class i . The number of oocytes (N) was corrected to account for the overcount due to the presence of split particles in multiple sections (Abercrombie 1946, Von Bartheld 2002, Kopiejewska & Kozlowski 2007), as follows: $N_i = n_i \cdot \text{Th} / (\text{Th} + D_i)$, where N = corrected-number of oocytes of the class i , Th = section thickness, D = arithmetic mean of 30 nucleus diameters of oocytes of the class i , and n = number of cross-sections of oocytes of the class i . The correction factor was related to the nucleus sizes because measured-oocytes were sampled according to their nucleus position within the quadrat.

GSI and ovarian allometry

We examined whether GSI was independent on somatic weight. The traditional assumption for a valid GSI is that the slope from the relationship, $\log(\text{BW}) = \log(a) + b \log(\text{OW})$, is not significantly different from unity in the different maturity stages (Somarakis et al. 2004). Individuals were ranged by 75 μm -intervals of the average diameters of the 5 largest oocytes (i.e., <75, 75-150, 150-225, >225 μm), which were considered as proxy of oocytes development stages (West 1990, Plaza et al. 2007). Then, t-tests were used to test for isometry ($b = 1$) and ANCOVA to test for homogeneity of slopes among oocyte-size classes (Somarakis et al. 2004, Plaza et al. 2007). The relationship between the log-transformed GSI and average diameters of the 5 largest oocytes in the ovaries was examined using linear regression (F -test). For these analyses, females with ovary weight < 0.01g were excluded due to imprecision of measurements.

Reproductive activity and spawning population

The reproductive activity was examined only on mature females/the examination of reproductive activity was only based on/, because of post-larvae recruit in the streams throughout the year (Teichert et al. submitted(b)) leading variations of juvenile density not related to reproductive cycle (Delacroix 1987). Nonparametric Kruskal-Wallis tests (KW) were used to analyze the GSI, HSI and K values as function of the fishing dates. Mean GSI values from Langevin River were compared according to the stations and the sampling dates, and their possible interaction using Generalized Linear Model (GLM) analysis. Pearson correlation tests were used to examine the relationships between the mean GSI per date and HSI, and water temperatures during the year.

The spawning population was often considered as females in spawning capable and spawning (included post-spent) stages, based on ovaries observations (Lowerre-Barbieri et al. 2009, Brown-Peterson et al. 2007). Since histological examination of

ovaries was not performed for Langevin River females, the spawning population was defined based on GSI threshold corresponding to the 95% quantile of GSI values at developing stage from Marsouins data. This method expected to exclude all reproductive stages except spawning capable females (post-spent females were also excluded, but had low representativeness in the population). To test the hypothesis of ripening synchronism in population according to the stations, the sampling dates and the total length, we modeled the probability of female being in spawning capable population using GLM with a logit-link function (Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011). Spawning capable females were categorized as 1, whereas others females were categorized as 0. A significant effect of the explanatory variable “station”, “date” or “length” reflects influences on the proportion of female in the spawning population. The temporal variations between locations in the stream were analyzed throughout the interaction between the variables “date and station”. An effect of the interaction between the variable “length” and variables “station” or “date” denotes differences of spawning membership probability according to the female size in space or time.

Length at first reproduction

Females were considered immature when only primary growth oocytes were present in ovaries and there was no evidence of prior spawning activity (Fig. 2), whereas others females were considered mature. A logistic GLM was used to definite female maturity as function of the total length (Alonso-Fernández et al. 2008, Lowerre-Barbieri et al. 2011) and reproductive period (main spawning period vs. beginning and non-reproductive). Length-at-maturity was considered as the length at which 50% of females were mature (Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011).

Batch fecundity estimation

Batch fecundity measurements were estimated by a gravimetric method (Murua et al. 2003) based on females with GSI > 7%, since at this development stage the spawning batch is clearly segregated from the smaller oocytes (see results). Fixed-ovaries used for counting were weight (± 0.01 mg) and three 3-5 mg subsamples (± 0.01 mg) were randomly removed from the right or left lobes. Subsamples were placed in a Petri dish with distilled water, and then oocytes were manually segregated and photographed under binocular microscope with an attached camera. A semi-automated particle counting procedure was used to estimate the number of oocytes, based on a standard binary-image-analysis (Klibansky & Juanes 2008, Ganas et al. 2010, 2011). A size-threshold was applied to exclude the non-spawning batch oocytes from counting, corresponding to critical size at which a gap between the advanced batch and the smaller oocytes was clearly evident (Ganas et al. 2010). The automatic counting procedure was completed by visual check of micrographs to detect potential mistakes. For each female, the coefficient of variation (CV) was calculated. ANCOVAs models were used to test for the relationship between the batch fecundity, the sampled station (middle-stream / upstream), and both body weights (BW) or total length (TL, log-

transformed). The relative number of maturing oocytes per g of body weight was compared between the first and the second middle-parts of the spawning season, using an ANOVA. As fishes sampled in April were fixed in formaldehyde, they were excluded from weight based analyses, due to non-comparable sales.

RESULTS

In Marsouins River, a total of 557 *S. lagocephalus* females were collected between January 2011 and January 2012 (from 36 to 48 fishes per month), among which 390 mature females and 75 post-larvae. A complementary sampling upstream allowed to collect 33 matures females for fecundity estimation (January 2012). In Langevin River, a total of 3 367 matures females (TL > 45mm) were sampled between January 1999 and February 2000 in four stations (respectively 888, 864, 868 and 747 fishes for the station 1 to 4) and ranged from 19 to 66 fishes per site and sampling date.

Ovarian allometry

The weight of the ovary was significantly related to the body weight ($F_{(1, 363)} = 1695.35, P < 0.001$) with high coefficient of determination (r^2) in all advanced-oocyte-size classes (Table 1, $n = 371$ – ovaries weighing < 0.01g excluded). The intercepts were significantly different among oocyte-size classes ($F_{(3, 363)} = 835.48, P < 0.001$). The slopes b were homogeneous for all-classes ($F_{(3, 363)} = 0.35, P > 0.05$) and did not differ significantly from unity (Table 1, all $P < 0.05$), showing an isometric relationship between BW and OW. The log-IGS was strongly related to the mean diameter of the 5 largest oocytes measured ($F_{(1, 369)} = 3245.6, P < 0.001$), reflecting that the GSI was a great proxy of oocytes development stage in the *S. lagocephalus* ovaries (Fig. 3).

Pattern of oocyte development

The primary-growth oocytes were observed in all ovaries examined and their diameters ranged from 11 to 69 μm (Fig. 4) (random sample, $n = 150$). The diameters of cortical alveolar oocytes ranged from 49 to 122 μm ($n = 150$) and were also presented in all ovaries, excepted in immature females. Early vitellogenic oocytes (diameters ranged from 78 to 182 μm , $n = 150$) were presented in all ovaries, excepted in both immature and regenerating females, whereas vitellogenic oocytes (diameters ranged from 119 to 325 μm , $n = 150$) were observed only in spawning capable and several regressing females. Early vitellogenic oocytes were detected in 60% of post-spawning females, which suggest successive oocyte maturations during the reproductive season.

The frequency distributions of oocytes size according to GSI revealed that *S. lagocephalus* exhibit a group-synchronous ovarian development organization (female number = 482 – post-larvae excluded). Two cohorts of oocytes were distinguished in the maturing ovaries: a synchronous population of larger oocytes and a population of smaller oocytes from which the maturing-batch was recruited (Fig. 4). Oocyte

recruitment for a new batch was initiated at cortical alveolar stage, corresponding to oocyte sizes $> 75\mu\text{m}$ and $\text{GSI} > 1$. From oocyte sizes $> 125\mu\text{m}$ ($\text{GSI} > 4$), the oocyte size-frequency distribution was interrupted by a distinct hiatus, which clearly separated the batch of growing oocyte from the other ones. As ovaries ripening progress the size of yolked oocytes increased (i.e. vitellogenic oocytes), whereas the smaller oocytes temporally remained in both primary growth and cortical alveolar stages ($< 100\ \mu\text{m}$). Among the most developed ovaries ($\text{GSI} > 14$), the relative frequencies of oocytes in both cortical alveolar and early vitellogenic stages (i.e. $75\text{-}125\ \mu\text{m}$) seemed to be increased, suggesting that a new batch-recruitment process was initiated (Fig. 4). Hydrated stage oocytes were never observed among females sampled in the Marsouins River, except for a few late hydrated oocytes in some post-spent ovaries. Females seemed to lay the entire clutch of developed oocytes only once, since no advanced yolked oocytes remained in post-spent ovaries (Fig. 2-d). The incidence of atresia in ovaries was low throughout the reproductive season, and then increased at the end of the season.

Length at first maturation

All *S. lagocephalus* females sampled in the Marsouins River ($n = 557$) were used to estimate the length-at-maturity. It was strongly dependent on the fish total length (Table 2); nevertheless it varied significantly between the reproductive periods (Jan.-June vs. July-Dec.) (Table 2). The 0.5 probability of female maturity was reached at 45 mm during the main spawning period (see below), whereas it was larger (52 mm) for the others months corresponding to the beginning and non-spawning season (Fig. 5).

Fecundity

The batch fecundity, based on $\text{GSI} > 7\%$ and size-threshold $> 150\mu\text{m}$, was estimated for 111 females of *S. lagocephalus* in the Marsouins River (middle-stream: $n = 78$, upstream $n = 33$) and ranged from 14 304 to 232 475 eggs. The average coefficient of variation between the subsamples was 0.047 (ranged from 0.006 to 0.122). The fecundity was strongly related to both total length ($n = 111$, $F_{(1, 107)} = 1998.91$, $P < 0.001$) and body weight ($n = 99$, $F_{(1, 95)} = 2088.45$, $P < 0.001$ – April excluded) of females (Fig. 6), and was not significantly different among stations ($F_{(1, 107\ \text{or}\ 95)}$ ranged from 0.01 to 2.73, all $P > 0.05$ for station and interaction effects). The relative number of maturing oocytes per g of body weight (13509 ± 434 oocytes) was not significantly different between the first (Oct., Nov., Dec., Jan., Feb., $n = 57$) and the second (Mar., Apr., May, Jun., Jul., $n = 42$) middle-parts of the spawning season ($F_{(1, 97)} = 2.20$, $P = 0.14$ – April excluded).

Seasonal variation of reproductive activity

In Marsouins River, the reproductive activity was examined on mature females ($n = 390$). The GSI fluctuated monthly (KW test, $df = 11$, $K = 146.2$, $P < 0.001$ – April excluded) with higher values observed between February and May (Fig. 7-a), which corresponded to the period where more than 55% of mature females were spawning capable (Fig. 7-c). Previous spawning evidences (POFs) were observed in about 8% of

mature females between December and July, except in January 2011 when ovaries were mainly still developing. The proportion of females in both regressing and regenerating stages increased from the end of the spawning season in June, and was associated with a decreasing GSI. During August and September, the median GSI values remained low ($GSI < 1$) and the mature females were reproductively inactive (except a few females in vitellogenic phases). From October-November, the GSI values increased again showing that ovaries were entered into the developing stage (Fig. 7-a,c). The monthly mean GSI was positively correlated with the average water-temperature (Fig. 7-a), especially with the mean temperature of the previous month/past one-month ($r = 0.95$, $df = 9$, $t = 9.51$, $P < 0.001$). Both condition factor K and HSI also varied significantly throughout the sampling period (Fig. 7-b) (KW tests, $df = 11$, $K = 56.8$ and 183.7 , all $P < 0.001$) with relatively similar patterns ($r = 0.82$, $df = 10$, $t = 4.62$, $P < 0.001$). The monthly average HSI was negatively correlated with the mean GSI ($r = -0.88$, $df = 10$, $t = -6.02$, $P < 0.001$). The highest values were observed at the end of the non-reproductive period ($HIS > 5$ and $K > 1$), then decreased during the spawning season until a minimum in March ($HIS < 2$ and $K < 1$). After the end of the main spawning activity, the HSI and K values increased again progressively, during austral winter.

Spatial variation of reproductive activity

In Langevin River, the GSI also fluctuated significantly throughout the year (Table 3), highlighting a slow-reproductive period during austral winter. The significant difference of GSI values among stations and the interaction between station and date (Table 3) suggested that both initiation and duration of the spawning activity differed between the sampled stations. Ovarian ripening began in January-February in females living in river upstream, and they stopped to reproduce in May (Fig. 8-a), whereas the reproductive season was extended from December to June in the middle-stream stations (Fig. 8-b,c), similarly to the Marsouins site. Females living close to the river-mouth (Station 4) had an extended reproductive season and displayed high GSI values throughout the year, with a small decrease between July and September corresponding to the coldest water temperatures (Fig. 8-d). In upstream area (Station 1), the 15-days mean water-temperatures prior to the samplings were strongly correlated with the average log-GSI ($r = 0.82$, $df = 25$, $t = 7.13$, $P < 0.001$), showing close relationship between ovarian ripening and temperature. However, no such a significant relationship could be detected in downstream (Station 4) ($r = 0.10$, $df = 25$, $t = 0.54$, $P = 0.59$), suggesting that the warm temperatures observed in this area were poorly restrictive for reproduction (Fig. 8-d). As observed in Marsouins River, the condition factor (K) varied monthly for all stations (KW tests, $df = 26$, K ranged from 332.1 to 522.7 , all $P < 0.001$): the smallest values were observed between April and June, increasing progressively during austral winter to reach a maximum just before the spawning season (Fig. 8-e). After a rapid decrease in March for all stations, the mean K -values increased faster in the station close to the river mouth, nevertheless higher values were observed in upstream areas.

Spawning population

In Langevin River, the spawning population was defined based on a GSI threshold of 5. That threshold was fixed according to the 95% quantile of GSI values distribution of females at developing stage in Marsouins sampling (n = 113). Applying the GSI = 5 threshold to the Marsouins data showed that 94% of females was well classified according to the spawning capable stage.

In Langevin River, the logistic GLM analysis showed that membership probabilities to the spawning population were significantly affected by both station and date (Table 4) reflecting the temporal variations of reproductive activity between sites (interaction, Station x Date). In downstream areas, the spawning probability fluctuated throughout the year, whereas upstream the probabilities remained high during the short and intensive windows of spawning (Fig. 9-a). Significant effects of female length and its interaction with station explained very low part of data variability (1.8% of the explained deviance, Table 4), and suggested decreasing probabilities for large females in the downstream station. Absence of significant effects of both “Date x Length” interaction and of the triple interaction demonstrated that probability a female belonged to the spawning part of the population was independent of its size, whatever the period of the year. However, the structure-size of populations varied significantly among stations showing larger female sizes from the river mouth to upstream (KW test, df = 3, $K = 1237.1$, $P < 0.001$). Therefore, the size-structure of spawning population in the whole river (stations independent) was affected by the disparities of reproductive season durations. The non-reproductive phase highlighted in middle and upstream areas induced a lack of large female in the total spawning population between June and December (Fig. 9-b).

DISCUSSION

Female reproductive strategy

Based on histological examination of gonads, several evidences showed that *Sicyopterus lagocephalus* has a group-synchronous ovarian organization (Hunter et al. 1992, Murua & Saborido-Rey 2003). Oocytes size-frequency distributions revealed a distinct gap between the less developed oocytes and the advanced yolk oocytes, which correspond to a clutch in mature females. Moreover, the isometric pattern of ovarian growth supports the observations of group-synchronous oocyte development (Somarakis et al. 2004). This type of organization is commonly associated with an annual determinate fecundity (Hunter et al. 1992, Murua & Saborido-Rey 2003, Murua et al. 2003, Brown-Peterson et al. 2011). However, several studies contrast the relevance of this criterion (Plaza et al. 2007, Ganiyas et al. 2004), as it seemed the case for *S. lagocephalus*, for which multiple evidences suggested an indeterminate fecundity. The latter had a protracted reproductive season, with a generalized prevalence of atresia and

resorption of mature oocytes at the end of the spawning season (June-July), which is usually observed in fishes with non-fixed fecundity (Hunter et al. 1992, Murua & Saborido-Rey 2003). The number of vitellogenic oocytes into the ovaries of females with GSI > 7 remained constant from the beginning to the end of the spawning season, whereas it should decrease in case of determinate fecundity because no new yolked oocytes are recruited to replace those that have been spawned (Gordo et al. 2008, Alonso-Fernández et al. 2008). Among the most mature ovaries, early vitellogenic oocytes could be distinguish from the standing stock of less developed oocytes, suggesting a *de novo* vitellogenesis. In addition, early vitellogenic oocytes were observed in 60 % of ovaries of post-spent females, while standing stock was composed of primary growth and few cortical alveolar stages in spawning capable females. Such observations support the assumption that successive batches were ripened during the spawning season, and so that *S. lagocephalus* was a multiple spawner with a group-synchronous ovarian organization and indeterminate fecundity.

Females with hydrated oocytes were never observed in our samples, possibly because finale maturation takes a few hours in warmwater (Ganias et al. 2011, Brown-Peterson et al. 2011, Lowerre-Barbieri et al. 2011). Since sampling were performed in the morning, it was possible that *S. lagocephalus* females spawn in a relatively limited diel period and likely during the evening or night, as has been already demonstrated in several fishes (e.g. Taylor et al. 1998, Yamada et al. 1998, Ganias et al. 2003, Lowerre-Barbieri et al. 2011). In *S. lagocephalus*, the entire clutch of yolked oocytes is ovulated and laid in a unique event, since no late vitellogenic or hydrated oocytes remained in post-spent ovaries. The prevalence of atresia was very low; so, we suggest that the number of advanced yolk oocytes in ovaries was comparable to the number of eggs actually spent by females. Like other amphidromous Sicydiinae (Keith 2003, Yamasaki & Tachihara 2006, Iida et al. 2011), *S. lagocephalus* produced a great number of small eggs per batch, from 14 304 to 232 475 small oocytes depending on female size. The relative batch fecundity remained constant throughout the spawning season and between sites, suggesting that environmental factors and females' condition level did not affect the number of ripened eggs, as has been reported in other fishes (Yamada et al. 1998, Murua et al. 2006, Wootton & Fletcher 2009). Fishes with indeterminate fecundity repeatedly recruit oocytes from the reserve stock increasing their ability to spawn over a protracted season (Ganias et al. 2003, Lowerre-Barbieri et al. 2011). As the first signs of *S. lagocephalus* ovarian growth appeared in October after the non-reproductive season, and since first post-spent females were observed in December, we can expect that the spawning interval between recruitment of oocyte-batch and spawning was around 2 months. This observation suggests that females could be able to lay a clutch every two months throughout the reproductive season; however the spawning frequency is susceptible to vary according to environmental cue and over the spawning period (Bapary et al. 2009, Wootton & Fletcher 2009, Bapary & Takemura 2010, Lowerre-Barbieri et al. 2011).

Seasonal and spatial variations of reproduction

We validated that GSI was a good indicator of *S. lagocephalus* spawning activity, because of isometric ovarian growth and advanced oocyte diameters were linearly related to the gonadosomatic index (Somarakis et al. 2004, Nunes et al 2011). Analyses of this index highlighted that *S. lagocephalus* reproductive period was highly plastic according to the environmental conditions and localities. The main reproductive season occurred from February to May in the whole river, while it started earlier and ended later from downstream to upstream.

Photoperiod and temperature are potent environmental factors regulating the reproductive cycle of temperate fish and tropical fishes (Lowerre-Barbieri et al. 2011, Bapary et al. 2009, 2010, 2012). In *S. lagocephalus*, the mean GSI was positively correlated with the water temperature and females remained reproductively inactive below 18.5-19.0°C, which can explain the extended non-spawning period in upstream areas. Conversely, the reproductive activity seemed weakly affected by higher water temperature in downstream areas, in which females could spawn throughout the year. Given these observations, we may suggest that water temperature has a major role in determining the initiation and the duration of the spawning season (Bapary et al. 2009, Lowerre-Barbieri et al. 2011). The lipid reserves and fish body condition might also affect the gonad maturation of females and the spawning seasonality (Nunes et al 2011, Bapary et al. 2012). The fishes liver is known as the site of vitellogenin synthesis (precursor of yolk), suggesting a close relationship between liver weight and ovaries weight (Yoneda et al. 1998, Nunes et al 2011). In *S. lagocephalus*, we showed that the GSI annual fluctuations were inversely linked to those of both HSI and condition factor K. During the spawning season, the stored energy from the liver decreased probably caused by a mobilization of lipid reserves for gonadal development, allowing a rapid accumulation of yolk (Bielsa et al. 2003, Murua et al. 2006, Alonso-Fernández et al. 2008, Nunes et al 2011, Bapary et al. 2012). As observed in other amphidromous gobies (Tamada 2008), Bielsa et al. (2003) have shown that *S. lagocephalus* lipid reserves and female body condition were overall higher in upstream areas and during the dry season (May to November), which correspond to the highest nutritive values of periphyton. It could therefore be possible that factors regulating the reproductive process diverge throughout the river gradient, based on the availability of suitable conditions (Brown-Peterson et al. 2011). In upstream areas, we can expect that the reproductive season was mainly restricted by water temperatures, whereas in downstream areas the reproduction activity was essentially influenced by others factors, such as physiologic conditions (Bapary et al. 2012), food availability (Bielsa et al. 2003, Plaza et al. 2007, Bapary et al. 2012) or competition for available habitat (Teichert et al. submitted(bc)).

Spawning population

Sexual maturity and demographic differences in spawning periods are crucial components of population dynamics (Lowerre-Barbieri et al. 2011). During all the year,

S. lagocephalus post-larvae recruit in the rivers at various age and size depending on the marine environmental conditions (Teichert et al. submitted(b)). Although, Delacroix (1987) reported that morphological dimorphism appeared from 42 mm, we showed that the size-at-first maturation was larger (from 45 to 52 mm) and varied significantly along the year. Individuals entering just before the inactive season continued their growth but likely did not directly mature due to cool water temperature. Therefore the larger length-at-first maturation observed after the non-reproductive season might result from absence of appropriate environmental cues (Lowerre-Barbieri et al. 2011). In upstream areas, the initiation of gonadal development was strongly synchronized and the proportion of spawning females remained high during the reproductive season. This proportion was more fluctuant in downstream areas, suggesting that all females did not spawn synchronously (Lowerre-Barbieri et al. 2011). In *S. lagocephalus*, the probability of being in spawning population was not affected by female size throughout the year, contrary to has been observed in marine fishes (Lowerre-Barbieri et al. 2009, 2011). Even if all mature females are able to ripe eggs within suitable ranges in environmental conditions, the reproduction access might be limited by sexual selection behaviors, such as competition or male choice based on female size (Teichert et al. submitted(a)).

Demographic variations of spawning population were observed throughout the year, caused by the length-structure differences of populations along the river course. During the cooler months, only the small females inhabiting lower reaches were spawning capable in the rivers, since the *S. lagocephalus* range of size increased from downstream to upstream (Delacroix 1987), similarly to other amphidromous gobies (Tamada 2008, 2011). The demographic repartition of population along the downstream-upstream gradient might results from a tradeoff between the potential number of spawning events during the reproductive season, and somatic growth, food availability, and competition. The strong phenotypic plasticity of *S. lagocephalus* reproductive traits according to environmental cues might lead divergent female reproductive tactics throughout the streams. Futures studies should focus on the densities and demographic process (e.g. age and growth), which could influence the population structures within rivers, and so affect the spawning stocks.

ACKNOWLEDGMENTS

We are thankful to the ARDA staff for their help and commitment: P. Bosc (director), H. Grondin (Technician), M. Richarson (Hydrology Engineer). The present study was conducted with the financial support of Electricité De France (22-30 avenue de Wagram, 75382 Paris Cedex 8), Office de l'Eau Réunion (49 rue Mazagran, 97 400 Saint Denis), Région Réunion (Avenue René Cassin, BP 7190, 97719 Saint Denis cedex 9), Parc national de La Réunion (112 rue Sainte Marie, 97400 St Denis) and the European Union (European Social Fund).

REFERENCES

- Abercrombie M (1946) Estimation of nuclear populations from microtome sections. *Anatomical Record* 94: 239-247
- Alonso-Fernández A, Domínguez-Petit R, Bao M, Rivas C, Saborido-Rey F (2008) Spawning pattern and reproductive strategy of female pouting *Trisopterus luscus* (Gadidae) on the Galician shelf of north-western Spain. *Aquatic Living Resources* 21: 383-393
- Balon EK (1984) Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. In *Fish Reproduction: strategies and tactics*. G.W. Potts and R.J. Wootton (eds.). Academic Press. New York. p. 35-53
- Bapary MAJ, Fainuulelei P, Takemura A (2009) Environmental control of gonadal development in the tropical damselfish *Chrysiptera cyanea*. *Marine Biology Research* 5: 462-469
- Bapary MAJ, Takemura A (2010) Effect of temperature and photoperiod on the reproductive condition and performance of a tropical damselfish *Chrysiptera cyanea* during different phases of the reproductive season. *Fisheries Science* 76: 769-776
- Bapary MAJ, Amin MdN, Takeuchi Y, Takemura A (2012) The stimulatory effects of long wavelengths of light on the ovarian development in the tropical damselfish, *Chrysiptera cyanea*. *Aquaculture* 314(1-4): 188-192
- Bell KNI (1999) An overview of goby-fry fisheries Naga Manila 22: 30-36
- Berrebi P, Cattaneo-Berrebi G, Valade P, Ricou JF, Hoareau T (2005) Genetic homogeneity in eight freshwater populations of *Sicyopterus lagocephalus*, an amphidromous gobiid of La Réunion Island. *Marine Biology* 148(1): 179-188
- Bielsa S, Francisco P, Mastrorillo S, Parent JP (2003) Seasonal changes of periphytic nutritive quality for *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) (gobiidae) in three streams of Reunion Island. *International Journal of Limnology* 39(2): 115-127
- Brown-Peterson NJ, Wyanski DM, Saborido-Rey F, Macewicz BJ, Lowerre-Barbieri SK (2011) A Standardized Terminology for Describing Reproductive Development in Fishes, Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science 3(1): 52-70
- Brown-Peterson NJ, Lowerre-Barbieri SK, Macewicz BJ, Saborido-Rey F, Tomkiewicz J, Wyanski DM (2007) An improved and simplified terminology for reproductive classification in fishes. Available at: <http://hdl.handle.net/10261/11844>
- Delacroix P (1987) Étude des «Bichiques», juvéniles de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas), poisson gobiidae migrateur des rivières de la Réunion (Océan Indien) : Exploitation, répartition, biologie de la reproduction et de la croissance. PhD Thesis, University of La Réunion, France
- Delacroix P, Champeau A (1992) Ponte en eau douce de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) poisson Gobiidae amphibionte des rivières de la Réunion. *Hydroécologie Appliquée* 4: 49-63
- Ellien C, Valade P, Bosmans J, Taillebois L, Teichert N, Keith P (2011) Influence of a salinity gradient on the acquisition of marine characters for *Sicyopterus lagocephalus* larvae. *Cybiurn* 35(4): 381-390
- Ganias K, Somarakis S, Machias A, Theodorou AJ (2003) Evaluation of spawning frequency in a Mediterranean sardine population (*Sardina pilchardus sardina*). *Marine Biology* 142(6): 1169-1179

- Ganias K, Somarakis S, Machias A, Theodorou A (2004) Pattern of oocyte development and batch fecundity in the Mediterranean sardine. *Fisheries Research* 67(1): 13-23
- Ganias K, Rakka M, Vavalidis T, Nunes C (2010) Measuring batch fecundity using automated particle counting. *Fisheries Research* 106: 570-574
- Ganias K, Nunes C, Vavalidis T, Rakka M, Stratoudakis Y (2011) Estimating Oocyte Growth Rate and Its Potential Relationship to Spawning Frequency in Teleosts with Indeterminate Fecundity, *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* 3(1): 119-126
- Gordo LS, Costa A, Abaunza P, Lucio P, Eltink ATGW, Figueiredo I (2008) Determinate versus indeterminate fecundity in horse mackerel. *Fisheries Research* 89(2): 181-185
- Hunter JR, Maciewick BJ, Lo NCH, Kimbrell CA (1992) Fecundity, spawning and maturity of female Doer Sole, *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fishery Bulletin U.S.* 90: 101-128
- Iida M, Watanabe S, Tsukamoto K (2011) Reproductive biology of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* (Gobiidae: Sicydiinae). *Cybium* 35(4): 329-336
- Jenkins AP, Jupiter SD, Qauqau I, Atherton J (2010) The importance of ecosystem-based management for conserving aquatic migratory pathways on tropical high islands: a case study from Fiji. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20(2): 224-238
- Keith P (2003) Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *Journal of Fish Biology* 63: 831-847
- Keith P, Hoareau TB, Lord C, Ah-Yane O, Gimonneau G, Robinet T, Valade P (2008) Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei: Gobiidae: Sicydiinae). *Marine and Freshwater Research* 59(10): 876-889
- Klibansky N, Juanes F (2008) Procedures for efficiently producing high-quality fecundity data on a small budget. *Fisheries Research* 89: 84-89
- Kopiejewska W, Kozłowski J (2007) Development structure of ovaries in female white bream, *Abramis bjoerkna* from Lake Kortowskie in North-Eastern Poland. *Folia Zoologica* 56(1): 90-96
- Lord C & Keith P (2008) Threatened fishes of the world: *Sicyopterus sarasini* Weber & de Beaufort, 1915 (Gobiidae). *Environmental Biology of Fishes* 83: 169-170
- Lord C, Brun C, Hauteceur M, Keith P (2009) Insights on endemism: comparison of the duration of the marine larval phase estimated by otolith microstructural analysis of three amphidromous *Sicyopterus* species (Gobioidei: Sicydiinae) from Vanuatu and New Caledonia. *Ecol of Fresh Fish* 19(1): 26-38
- Lord C, Lorion J, Dettai A, Watanabe S, Tsukamoto K, Cruaud C, Keith P. (in press) Phylogeography of three amphidromous *Sicyopterus* species (Teleostei: Gobioidei: Sicydiinae): extensive genetic connectivity with breaks identified at biogeographical barriers. *Mar Ecol Prog Ser* in press
- Lowerre-Barbieri SK, Henderson N, Llopiz J, Walters S, Bickford J, Muller R (2009) Defining a spawning population (*Cynoscion nebulosus*) over temporal, spatial, and demographic scales. *Marine Ecology Progress Series* 394:231-245

Lowerre-Barbieri CK, Ganas K, Saborido-Rey F, Murua H, Hunter JR (2011) Reproductive Timing in Marine Fishes: Variability, Temporal Scales, and Methods. *Marine and Coastal Fisheries* 3(1): 71-91

McDowall RM (1997) The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7: 443-462

McDowall RM (2007) On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and Fisheries* 8:1-13

Marshall CT, O'Brien L, Tomkiewicz J, Marteinsdottir G, Morgan M.J, Saborido-Rey F, Koster FW, Blanchard JL, Secor DH, Graus G, Wright PJ, Mukhina NV, Bjornsson H (2003) Developing alternative indices of reproductive potential for use in fisheries management: case studies for stocks spanning an information gradient. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science* 33: 161-190

Murua H, Kraus G, Saborido-Rey F, Witthames PR, 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

Murua H, Saborido-Rey F (2003) Female reproductive strategies of commercially important fish species in the North Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 33: 23-32

Murua H, Lucio P, Santurtún M, Motos L (2006) Seasonal variation in egg production and batch fecundity of European hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology* 69: 1304-1316

Nunes C, Silva A, Soares E, Ganas K (2011) The Use of Hepatic and Somatic Indices and Histological Information to Characterize the Reproductive Dynamics of Atlantic Sardine *Sardina pilchardus* from the Portuguese Coast, *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* 3(1): 127-144

Persat H, Copp GH (1990) Electric fishing and point abundance sampling for the ichthyology of large rivers. In: *Developments in Electric Fishing*, 1st edn. I.G. Cowx (Ed.). Kluwer, Amsterdam, p. 197-209

Plaza G, Sakaji H, Honda H, Hirota Y, Nashida K (2007) Spawning pattern and type of fecundity in relation to ovarian allometry in the round herring *Etrumeus teres*. *Marine Biology* 152: 1051-1064

Somarakis S, Ganas K, Tserpes G, Koutsikopoulos C (2004) Ovarian allometry and the use of the gonosomatic index: a case study in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus*. *Marine Biology* 146: 181-189

Stearns S C (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press. New York.

Taillebois L, Keith P, Valade P, Torres P, Baloché S, Dufoura S, Rousseau K (2011) Involvement of thyroid hormones in the control of larval metamorphosis in *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobioidae) at the time of river recruitment. *General and Comparative Endocrinology* 173(2): 281-288

Tamada K (2008) Estimate of mating pattern of a paternal nest brooder goby of *Rhinogobius*, using egg density in the nest. *Ichthyological Research* 55: 191-197

Tamada K (2011) River bed features affect the riverine distribution of two amphidromous *Rhinogobius* species. *Ecology of Freshwater Fish* 20: 23-32

Taylor RG, Grier HJ, Whittington JA (1998) Spawning rhythms of common snook in Florida. *Journal of Fish Biology* 53: 502-520

Teichert N, Keith P, Valade P, Richardson M, Metzger M, Gaudin P (submitted(a)). Breeding pattern and nest guarding in *Sicyopterus lagocephalus*, a widespread amphidromous Gobiidae.

Teichert N, Valade P, Grondin H, Trichet E, Sardenne F, Gaudin P (submitted(b)) Marine life-history, environmental variations and recruitment competency in amphidromous Gobiidae: Case of *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1767).

Teichert N, Valade P, Richarson M, Gaudin P (submitted(c)) Spawning habitat selection of an Indo-Pacific amphidromous Gobiidae: *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) on Reunion Island

Von Bartheld CS (2002) Counting particles in tissue sections: Choices of methods and importance of calibration to minimize biases. *Histology and histopathology* 17: 639-648

West G (1990) Methods of Assessing Ovarian development in Fishes: a Review. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 41(2): 199-222

Wootton RJ, Fletcher DA (2009) Effect of spawning number and ration on reproductive performance of the batch-spawning three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Journal of Fish Biology* 75: 618-629

Yamada T, Aoki I, Mitani I (1998) Spawning time, spawning frequency and fecundity of Japanese chub mackerel, *Scomber japonicus* in the waters around the Izu Islands, Japan. *Fisheries Research* 38(1): 83-89

Yamasaki N, Tachihara K (2006) Reproductive biology and morphology of eggs and larvae of *Stiphodon percnopterygionus* (Gobiidae: Sicydiinae) collected from Okinawa Island. *Ichthyological Research* 53: 13-18

Yoneda M, Tokimura M, Fujita H, Takeshita N, Takeshita K, Matsuyama M, Matsuura S (1998) Reproductive cycle and sexual maturity of the anglerfish *Lophiomus setigerus* in the East China Sea with a note on specialized spermatogenesis. *Journal of Fish Biology* 53: 164-178

FIGURE LEGENDS

Figure 1: Map of Reunion Island located Southwest Indian Ocean and geographical distribution of sampling sites of *Sicyopterus lagocephalus* along the both Langevin and Marsouins Rivers.

Figure 2: Histological reproductive classification of *Sicyopterus lagocephalus* females based on microscopic inspection of gonadal tissues: a) developing, b) spawning capable, c) post-spent, d) regressing, and e) regenerating.

Figure 3: Linear relationship between the Gonadosomatic index (GSI log-transformed) and the mean diameter of the 5 largest oocytes (μm) in the ovaries of *Sicyopterus lagocephalus* collected in the Marsouins River ($n = 371$ – ovaries weighing $< 0.01\text{g}$ excluded).

Figure 4: Oocytes size frequency distribution (25- μm intervals) in ovaries according to the classes of Gonadosomatic index (GSI) by 1-steps, from *Sicyopterus lagocephalus* collected in the Marsouins River (female number = 482). Were only plotted the size-classes with frequencies > 0.01 . Boxplots present the median, the lower and upper quartile, and the minimum and maximum values of oocyte diameter (μm) related to the four development stages of oocytes ($n = 150$, for each stage).

Figure 5: Probability of mature female according to the total length (TL, mm) of *Sicyopterus lagocephalus*, sampled in Marsouins River ($n = 557$), based on logistic regression for both periods: January to June (full line) and July to December (dotted line).

Figure 6: *Sicyopterus lagocephalus* batch fecundity (BF, x1000 eggs) related to a) the total length (LT, mm) and b) the body weight (BW, g), from fishes sampled in both middle-stream (circle) and upstream (triangle) of the Marsouins River between January 2011 and January 2012.

Figure 7: Seasonal fluctuations of both reproductive and condition variables of *Sicyopterus lagocephalus* mature females collected in the Marsouins River between January 2011 and January 2012. a) Boxplot of gonadosomatic index (GSI) values and mean variations of water-temperature ($^{\circ}\text{C}$) related to the month. b) Mean variations of both hepatosomatic index (HIS) and condition factor (K) related to the month. Confidence interval of the mean is represented by vertical bars. c) Monthly proportion of mature female according to the reproductive phase, based on microscopic observations of ovaries: developing, spawning capable, post-spent, regressing, and regenerating.

Figure 8: Seasonal fluctuations of the gonadosomatic index (GSI) values of *Sicyopterus lagocephalus* mature females collected in the a) station 1, b) station 2, c) station 3, and d) station 4 of the Langevin River between January 1999 and February 2000. Average 15-days water-temperatures prior to the sampling were plotted for the Station 1 and Station 4 (open circle and dashed line). e) Inter-date variations of average

condition factor (K) related to the four stations of the Langevin River. Confidence interval of the mean is represented by vertical bars.

Figure 9: a) Logistic GLM predictions for the estimated spawning population fraction according to the fishing dates of *Sicyopterus lagocephalus* females in Langevin River between January 1999 and February 2000. b) Boxplots of the total length (TL, mm) of female spawning population of *Sicyopterus lagocephalus*.

TABLE LEGENDS

Table 1: Summary of allometric relationships [$\log(BW) = \log(a) + b \log(OW)$] between ovary weight (OW) and body weight (BW) for each size-class of the 5 largest oocytes in the ovaries, from *Sicyopterus lagocephalus* collected in Marsouins River (n = 371 – ovaries weighing < 0.01g excluded). Probabilities and *t* statistics for the hypothesis of isometry were reported. N = sample size.

Table 2: Results of length-at-maturity analysis for *Sicyopterus lagocephalus* females, based on logistic GLM with total length (TL) and reproductive periods (Jan.-June and July-Dec.) as explanatory variables. X^2 probabilities were calculated compared to the previous model. Values in bold are significant *P*-values.

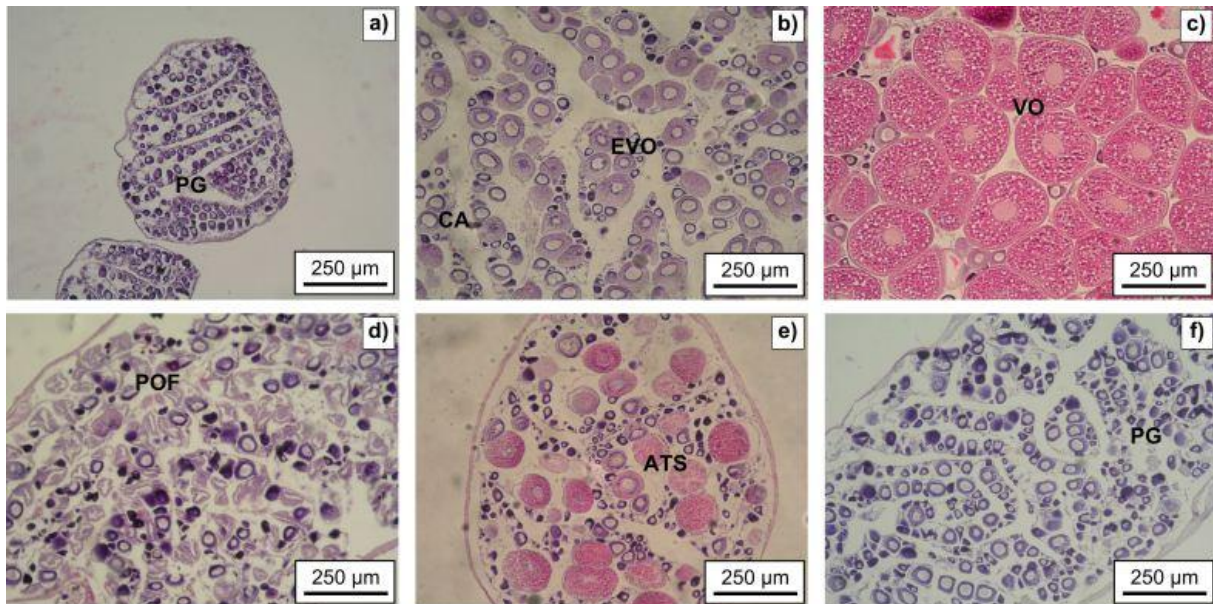
Table 3: Summary of deviance reduction tests on GLM analysis examining the effect of the date and the station on gonadosomatic index (GSI) of *Sicyopterus lagocephalus* collected in Langevin River. X^2 probabilities were calculated compared to the previous model. Values in bold are significant *P*-values.

Table 4: Summary of deviance reduction tests on logistic GLM analysis with spawning level (spawning or non-spawning, based on $GSI > 5$) of *Sicyopterus lagocephalus* female as dependent variable, and station, date and total length as explanatory variables. X^2 probabilities were calculated compared to the previous model. The proportion of explained deviance (ED) was specified. Values in bold are significant *P*-values.

Figure 1



Figure 2



PG : Primary growth oocyte, **CA** : Cortical alveolar oocyte, **EVO** : Early vitellogenic oocyte, **VO** : Vitellogenic oocyte, **POF** : Post-ovulatory follicles, **ATS**: Atresia stages

Reproductive status	Histological features	Picture
Immature <i>Never spawned</i>	Primary growth oocytes only, including chromatin nucleolus stage (small cells with large nucleus), and initial perinucleolar stage (larger oocytes). No evidence of prior spawning (no atresia). Well-organized gonad.	a)
Developing <i>Gonads beginning to develop, will no spawn soon</i>	Following oocytes stages may be present in gonad : primary growth, cortical alveolar, and/or early vitellogenic. No evidence of POFs.	b)
Spawning Capable <i>Fish will spawn in this cycle</i>	Vitellogenic oocytes present. Some atresia may be present. Mid and late vitellogenic oocytes prevalent without evidence of previous spawning. Less-developed oocytes often present.	c)
Post-spent <i>Recent spawning</i>	Late hydrated oocytes or post-ovulatory follicles present. Less developed oocytes often present.	d)
Regressing <i>Cessation of spawning</i>	Atresia present (any stage). Vitellogenic oocytes undergoing alpha or beta atresia comon. Less developed oocytes often present.	e)
Regenerating <i>Sexually mature, reproductively inactive</i>	Primary growth oocytes present, including chromatin nucleolar and perinucleolar stage. Some cortical alveolar may be present. Muscle bundles, enlarged blood vessels, thick ovarian wall and/or gamma, delta atresia may be present.	f)

Figure 3

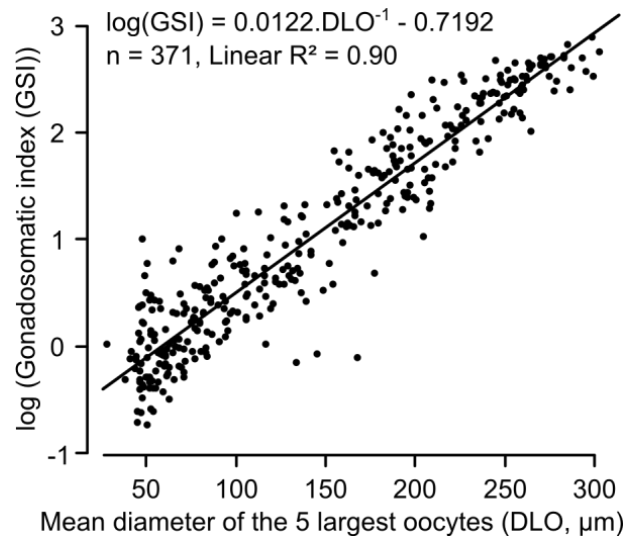


Figure 4

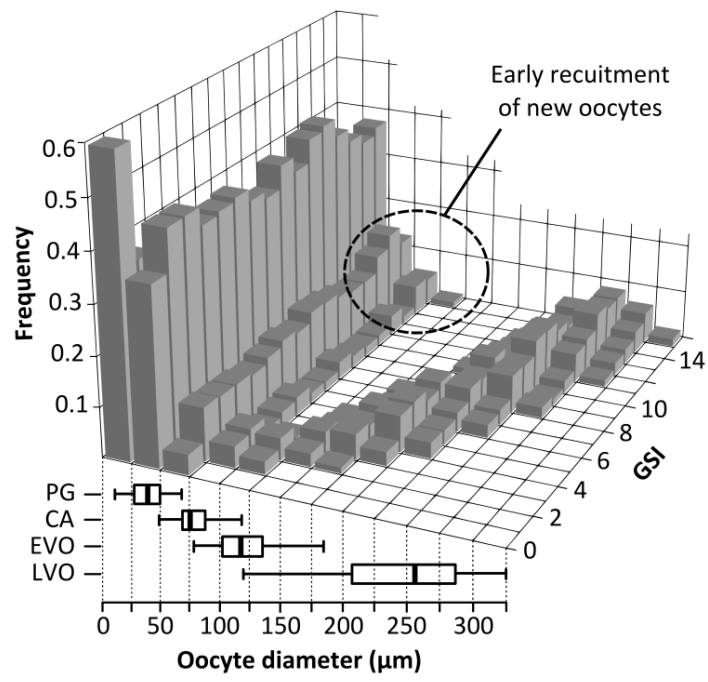


Figure 5

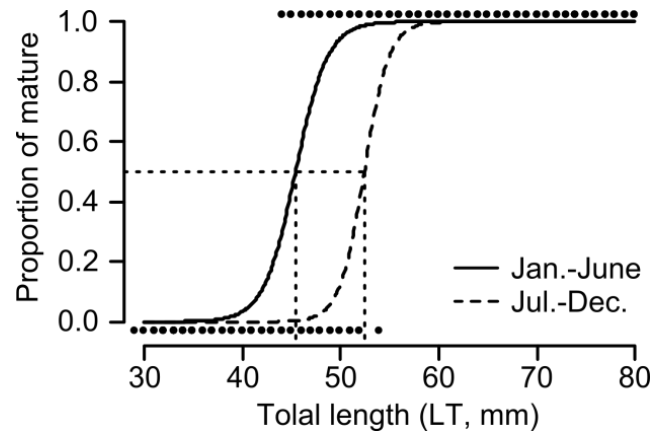


Figure 6

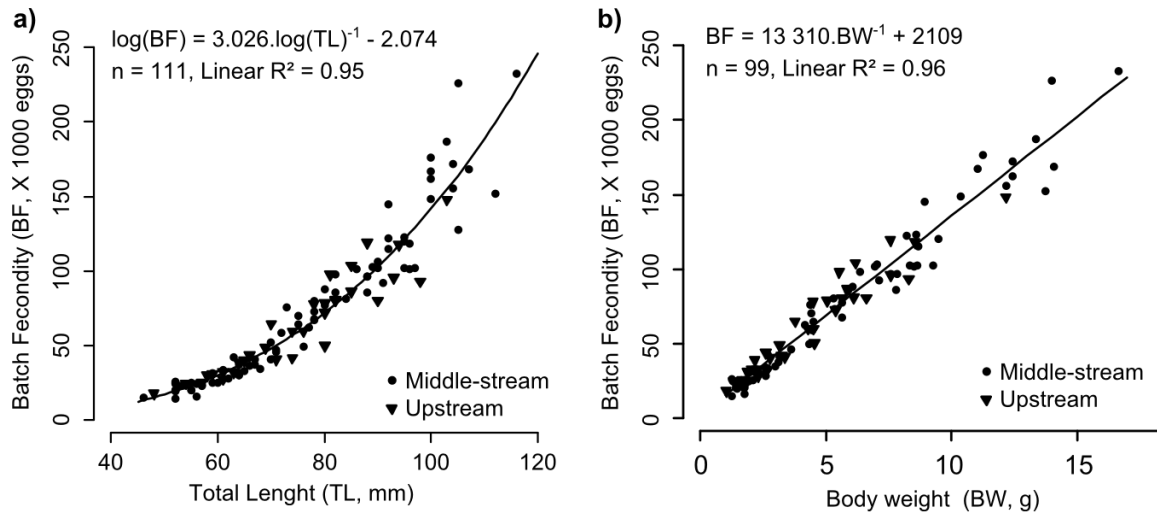


Figure 7

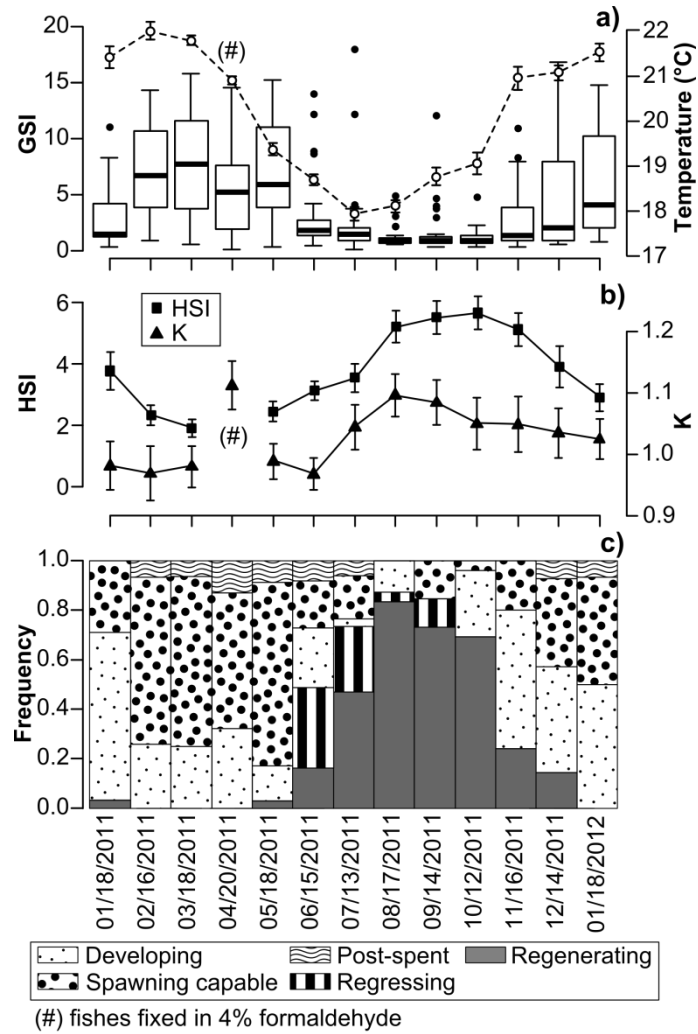


Figure 8

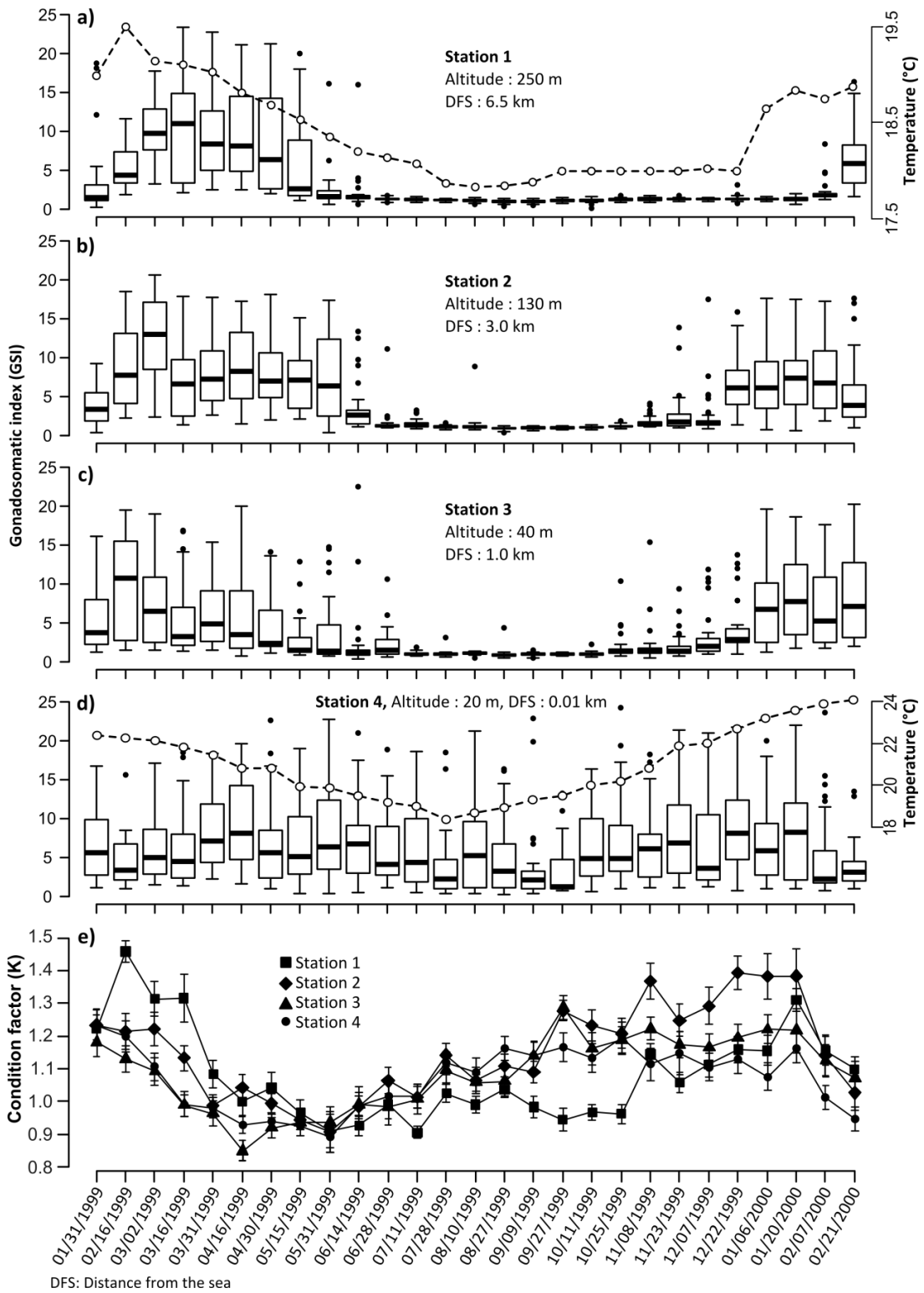


Figure 9

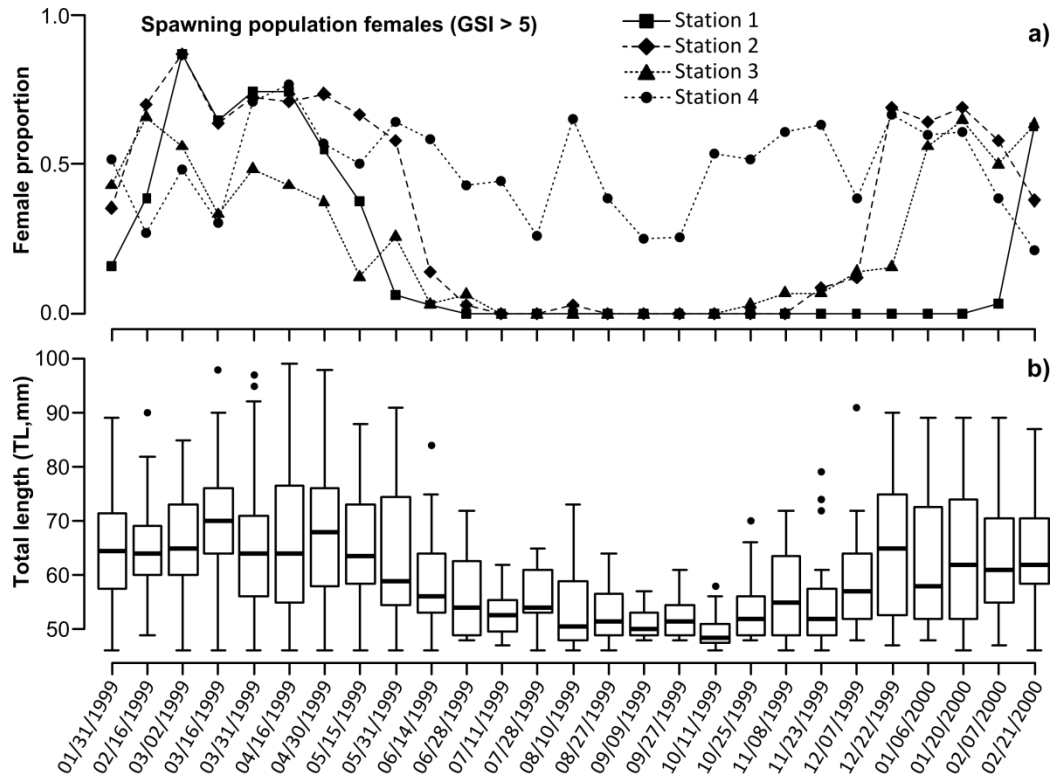


Table 1

Oocyte-size classes (μm)	<i>Log (a)</i>	<i>b</i>	<i>N</i>	<i>r</i>²	<i>t</i>	<i>P</i>
< 75	-4.65	1.00	98	0.78	0.07	0.95
75-150	-4.06	1.00	102	0.85	0.08	0.94
150-225	-2.92	0.94	98	0.76	1.07	0.29
> 225	-2.14	0.98	73	0.92	0.45	0.65

Table 2

Factor	Residual deviance	df-residual	$P(X^2)$
Null	680.33	556	-
LT	134.02	555	< 0.001
Period	77.11	554	< 0.001
LT x Period	76.55	553	0.46

Table 3

Factor	df-residual	Residual deviance	$P(X^2)$
Null	3366	77511	-
Date	3340	60633	< 0.001
Station	3337	56494	< 0.001
Date x Station	3259	46102	< 0.001

Table 4

Factor	df-residual	Residual deviance	$P(X^2)$	ED
Null	3366	4158.1	-	-
Station	3363	3957.3	< 0.001	11.9
Date	3337	3206.3	< 0.001	44.6
Length	3336	3189.2	< 0.001	1.0
Station x Date	3258	2597.8	< 0.001	35.2
Station x Length	3255	2584.5	0.004	0.8
Date x Length	3229	2554.9	0.287	1.8
Triple interaction	3181	2475.7	0.441	4.7

ANNEXE I

(Article en préparation)

Freshwater survival and swimming abilities of free-embryos of two amphidromous Gobies: *Sicyopterus lagocephalus* and *Cotylopus acutipinnis*

TEICHERT N.¹⁻²⁻³, VALADE P.⁴ & GAUDIN P.²⁻³

¹ ARDA, ZI les Sables, BP 16, 97 427 Etang Salé, La Réunion.

² Univ Pau & Pays Adour, UMR ECOBIOP, INRA/UPPA, UFR Côte Basque, Allée du parc Montaury, 64 600 Anglet, France.

³ INRA, UMR ECOBIOP, INRA/UPPA, Pôle d'Hydrobiologie de l'INRA, Quartier Ibarron, 64 310 St Pée sur Nivelle, France.

⁴ O.C.E.A. Consult', BP 22, Centre Régional d'Application Aquacole, 97 427 Etang Salé, La Réunion.

ABSTRACT

Freshwater populations of the Indo-pacific region are characterized by a large proportion of amphidromous species. Spawning happens in freshwater and free-embryos drift downstream to the sea, immediately after hatching. This drift of newly-hatched embryos from the spawning area to the ocean is supposed to cause high mortality due to predation, limited life duration in freshwater and development constraints. In freshwater experimental conditions, we studied morphological traits and both swimming and survival abilities of two amphidromous Gobiidae free-embryos (*Sicyopterus lagocephalus* and *Cotylopus acutipinnis*) inhabiting in Reunion island. We confirmed the conclusions of previous works showing that Sicydiinae free-embryos have limited life duration and a slowed ontogeny in freshwater. Free-embryos died before complete yolk exhaustion, and average egg sizes were not correlated with the survival duration, suggesting that maternal investment in egg size did not influence the survival in freshwater. We observed that both swimming and survival capacities of *C. acutipinnis* (endemic species) were shorter than *S. lagocephalus* (widespread species), suggesting a possible adaptation according to the local hydrographic context. Mortality of free-embryos probably resulted from an inadaptation to freshwater conditions. This trait should be considered in amphidromous management; especially because anthropic disturbances of the stream-ocean corridor could affect the chances of upstream-hatched embryos to reach the ocean.

Key-words: Amphidromy, Sicydiinae, downstream migration, survival, egg size, swimming behavior, larval morphology.

INTRODUCTION

Diadromous life histories are particularly common among Indo-Pacific freshwater fish communities thanks to singular life cycles, which are defined by a migration of fishes between freshwater and the sea (Myers 1949, Keith 2003, McDowall 2007). Amphidromous Gobiidae represents a significant part of the insular streams' diversity (Keith 2003, Keith et al. 2007, Lord 2009). Adults spawn in rivers while, immediately after hatching, larvae drift to sea without feeding (Bell & Brown 1995, Bell 2007, Valade et al. 2010), where they have a first growth phase as pelagic larvae (Radtke et al. 1988, Hoareau et al. 2007, Lord et al. 2009, Teichert et al. in press). Later, when reaching the post-larval stage, they recruit in river and complete their growth and maturation until reproduction (Mc Dowall 2007, Keith et al. 2008).

In fishes, the reproduction allocation is often subject to a strong tradeoff between number and size of eggs, depending on reproductive strategies and environmental conditions (Pianka 1970, Reznick et al. 2002). Females of amphidromous gobies usually spawn a large number of small eggs (Kinzie 1993, Keith 2003, Yamasaki & Tachihara 2007, Teichert et al. submitted), offsetting the high larval mortality due to predation, starvation during the drift or random oceanic dispersion (Mc Dowall 2008, Bell 2009). Immediately after hatching, free-embryos have to reach the sea to feed and continue their development (McDowall 1992), before depletion of their endogenous reserves (Moriyama et al. 1998); otherwise they attain an irreversible starvation stage (Kamler 1992, Iguchi & Mizuno 1999). Bell (2009) showed that the free-embryos survival of *Sicydium punctatum* (Perugia, 1896) strongly decreases with the distance from the river mouth. The downstream migration duration, from the spawning area to river mouth, could influence mortality rate and lead a selective pressure on free-embryos (Bell & Brown 1995, Iguchi & Mizuno 1999, McRae 2007).

In *Rhinogobius* species, the size of egg is influenced by female length, temperature and distance to the sea (Tamada & Iwata 2005, Tamada 2005, 2008). Large females living upstream produce larger eggs than small downstream females (Tamada & Iwata 2005, Tamada 2005, 2008), which reduce the starvation risks during the longer drift duration of free-embryos (Moriyama et al. 1998, Iguchi & Mizuno 1999, McDowall 2008). In these species, the freshwater-mortality happens after complete exhaustion of endogenous reserves (Moriyama et al. 1998, Maruyama et al. 2003), whereas in other amphidromous gobies free-embryos die before yolk resorption, probably due to factors related to development (Bell & Brown 1995, Bell 2009).

River physical deterioration and water pollution may contribute to weaken amphidromous Gobiidae populations (Lord & Keith 2008, Jenkins et al. 2010). Anthropogenic constructions and migration obstacles disturb free movements of migratory species (March et al. 2003, Jenkins et al. 2009, Valade et al. 2010) and could isolate upstream-populations from the sea (Bell 2009). In addition, Gobiidae post-larvae are frequently subjected to massive fisheries at the river mouths by local populations (Delacroix &

Champeau 1992, Bell 1999, Keith et al. 2006). Given these pressures, it is crucial to improve knowledge on survival of free embryos during the downstream migration for management applications.

Sicyopterus lagocephalus (Pallas, 1767) and *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot, 1863) are two amphidromous Gobiidae inhabiting in La Reunion, a volcanic island located in the southwest Indian Ocean. The first species is widely distributed throughout the Indo-Pacific region, from Western Indian Ocean to Eastern Pacific (Berrebi et al. 2006, Lord et al. 2010, Lord et al. in press), whereas the second is endemic to the Mascarene Islands (Keith et al. 2005, 2006). In *S. lagocephalus*, previous studies showed that free-embryos have a limited life-duration in freshwater depending on water temperature (Valade et al. 2010). Free-embryos remain suspended in the water column by performing a vertical swim, according to a "swim-up/sink-down" movement: after-swim vertically upward, they allow themselves to fall passively to get back to swimming after a few moments (Kinzie 1993, Valade et al. 2010). In freshwater, their mouth is closed and no fins appear, then the larval development and pigmentation continues after a brackish stimulus (Valade et al. 2010, Ellien et al. in press). No studies have been performed on both reproduction and larval development of *Cotylopus acutipinnis*, showing a lack of knowledge for this endemic species.

In this study, we examined the causes of free-embryos mortality in freshwater for both *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis* in experimental conditions. Firstly, we analyzed the relationship between the freshwater survival and egg sizes of *S. lagocephalus*, to test the effect of endogenous reserves availability on survival abilities. Then, we clarified the swimming duration and survival in freshwater of both species, based on Weibull survival model.

MATERIALS AND METHODS

Sampling method

The study occurred in Langevin River, located southwest of the island. In February 2009, eggs clutches were searched by snorkeling on a station located at 2 km from the river mouth (21.22' S, 55.38' E). Since egg clutches are laid onto the underside of pebbles and rocks, we delicately turned them upside down, one after the other, to find the egg masses (Ellien et al. in press, Teichert et al submitted). The egg clutches form white (recently laid) or grey spots (advanced ripening: larvae can be seen inside the egg) depending on the maturation stage and can easily be recognized (Teichert et al. submitted). A total of 9 white clutches were collected and immediately transferred in buckets filled with river water (temperature controlled from 18 to 20 °C) for transportation to the laboratory.

Experimental study of activity and survival

The manipulations were performed using treated tap water, adding chlorine (45mg/L), and sodium thiosulfate (45mg/L). Then, water was oxygenated for 12 hours before use. The experimental conditions were controlled with temperature stabilized at 21 ± 0.5 °C and continuous lighting (for checking of survival and behavior). For each clutch, 500-1000 eggs were sampled out of each clutch and placed in a continuously oxygenated beaker (500 ml). When the firsts newly-hatched embryos were observed, the unhatched eggs were transferred into a new beaker to define the hatching-time ($t=0$). 2 hours later, two replicas of 25-50 newly hatched free-embryos were sampled and placed in experimental beakers (200 ml). Activity and mortality of embryos were checked every 6 hours. The number of non-swimming (immobile on the beaker-bottom) and dead (non-responsive to paintbrush stimulation) free-embryos were counted. Dead embryos were preserved in 4% formalin. After each checking, 1/10th of the water volume was renewed with oxygenated water.

Measurements and species determination

60 eggs were sampled out of each clutch, mechanically segregated, and photographed under binocular microscope. Egg sizes (area, mm²) were measured, using the ImageJ 1.42 software (National Institute of Health, 121 USA). Dead free-embryos sampled during the “activity/mortality” experiment were also photographed under binocular microscope after a minimum of one fixation-month. Lateral body and vesicle surface were measured (area, mm²), using imagery software.

As identification of clutch-laying species (*S. lagocephalus* or *C. acutipinnis*) is impossible without genetic analyses, embryos were sampled out of each clutch and preserved in alcohol for species level determination. DNA was extracted with Chelex / PK, then PCR (x2 tests) was carried for the specific microsatellite loci SIC122 (Hoareau et al. 2009). The results were revealed after PCR products migration on denaturing acrylamide gel (*Sicyopterus lagocephalus*: 194 to 242pb; *Cotylopus acutipinnis*: 166pb).

Statistical analysis

Statistical analyses were performed with open source R software (R Development Core Team. R, 2005). Differences of average both egg sizes and survival duration among clutches or species level were tested using an ANOVA. In *S. lagocephalus*, the relationship between the average survival duration and egg size was examined using a Pearson correlation test. A 2-way ANCOVA was used to test the relationship between the lateral surfaces of death embryos over the time and the species level.

The survival and swimming probability of free embryos were modeled using a Weibull survival mixed model uncensored (Venables & Ripley 2002). The Weibull distribution models the increase or decrease risk over the time (Ducrocq 1997), reflecting that the probability of mortality or non-swimming increases with the time spent in freshwater. Survival models are characterized by two basic functions:

i) the survival function $S(t)$ reflects the probability for each individual to survive or swim at least until time t given its risk function. According to the Weibull model it can be written: $S(t) = 1 - F(t) = \exp\{- (\lambda t)^\rho\}$, where $F(t) = P(T \leq t)$ is the lifetime distribution function (T) of individuals and λ and ρ are the Weibull distribution parameters.

ii) the hazard function that represents the instantaneous rate of mortality or non-swimming, according to the Weibull model. It can be written as the following equation: $\lambda_0(t) = \lambda \rho (\lambda t)^{\rho-1}$, where parameters λ and ρ reflect the scale and form of the function of baseline hazard.

The parametric model used was constructed as follows: $\lambda_{ij}(t) = \lambda_0(t) \cdot \exp\{\beta_j \cdot X_j + s_i$. Replica}, $s_i \sim N(0, \sigma^2_s)$, where $\lambda_0(t)$ is the baseline hazard function, β_j is a vector of parameters associated with the X_j variable, and s_i is a random parameter reflecting the mean deviation for the replica i . The random effect associated with the replica allowed to take into account the fact that each replica has its own dynamics due to experimental conditions. Differences of survival or swimming dynamics between clutches or species were tested using a Wald test.

RESULTS

A total of 9 clutches were studied. The genetic analyses revealed that 8 were *S. lagocephalus* and only one was *C. acutipinnis*. In *S. lagocephalus*, the first eggs hatched after mean 46.5 ± 1.4 hours succeeding the field sampling and eggs of *C. acutipinnis* hatched after 38 hours. The egg sizes of *S. lagocephalus* (range: 0.121 - 0.204 mm², mean: 0.167 ± 0.001 mm²) were significantly larger than *C. acutipinnis* (range: 0.118 - 0.173 mm², mean 0.136 ± 0.002 mm²) (ANOVA, $F_{(1,539)} = 324.58$, p-value < 0.001). The average size of eggs was significantly different among *S. lagocephalus* clutches (ANOVA, $F_{(1,479)} = 63.83$, p-value < 0.001).

Swimming behavior and survival

Survival analyses were performed on 2-replicas per clutch, except two *S. lagocephalus* (total number of embryos = 729, range from 24 to 56 per replica). The average survival of *S. lagocephalus* ranged from 113 ± 2.2 to 162 ± 9 hours (Fig. 1), and was significantly longer than *C. acutipinnis* (mean: 87.1 ± 3.1 hours) (ANOVA, $F_{(1,727)} = 170.20$, p-value < 0.001). In *S. lagocephalus*, the average survival in freshwater was not significantly correlated with the average size of eggs (Pearson correlation test, $n = 8$, $r = -0.23$, p-value = 0.58). Significant differences of average survival were observed between 4 clutch-replicas (ANOVA, p-value < 0.05; Figure 1), justifying the random effect utilization for survival models.

Weibull model showed that the *S. lagocephalus* expectancy for both swimming behavior (107 hours) and survival (144 hours) was significantly longer than *C.*

acutipinnis (73 and 91 hours, respectively for swimming and survival) (Wald test, p-value < 0.001). In *S. lagocephalus*, no significant clutch effect on swimming or survival dynamics was observed (Wald test, p > 0.05), except for one clutch (Wald test, p-value = 0.02). For this species, the survival probability in freshwater was higher during the first hundred hours, and then drops rapidly after this threshold (Figure 2-a). Swimming probabilities decreased before survival, free-embryos reach 0.75 of swimming probability at 71 hours, 0.5 at 94 hours and 0.25 at 115 hours spent in freshwater (Figure 2-b). In *C. acutipinnis*, the 0.5 swimming probability was reached after only 65 hours spent in freshwater.

Morphologic observations

In freshwater, both mouth and anus of newly-hatched gobies remain non-developed (Bell 1994, Yamasaki & Tachihara 2006, 2007). During this study, we observed a gastrointestinal tract development, but both mouth and anus were closed whatever the time spent in freshwater. For *S. lagocephalus*, eyes gradually became pigmented; the first pigmentation signs appeared after around 48h, then 50% of embryos were lens-pigmented and pigments began to appear on retina at 115 hours. This corresponds to the L1c stages observed by Valade et al. (2010) after 20-40 h in saltwater, but without eye migration in antero-lateral position and formed-mouth.

A total of 403 *S. lagocephalus* and 58 *C. acutipinnis* dead free-embryos sampled during experiments were observed under binocular microscope. We added to the analyses a sample of newly-hatch (t=0) free-embryos of *C. acutipinnis* (n=14) and *S. lagocephalus* (n=8). In both species, the lateral surface of dead embryos significantly increased over time (2-way ANCOVA, $F_{(1,479)} = 560.15$, p < 0.001), but faster for *C. acutipinnis* (2-way ANCOVA, Species X time, $F_{(1,479)} = 23.40$, p < 0.001) (Figure 3-a). Yolk sizes were not observed from post-hatching to 50 hours, due to sampling design (no dead embryos collected during this period). The *S. lagocephalus* vesicles sizes decreased slightly over the time until a threshold (≈ 140 hours) from which decreasing was faster (Figure 3-b). Vesicles sizes of *C. acutipinnis* follow the same pattern but the inflection point happened earlier (≈ 75 hours). The yolk sacs of dead free-embryos were never completely resorbed.

DISCUSSION

Maternal investment in egg sizes

Amphidromous species often produce a great number of small eggs, especially in Sicydiinae sub-family (Keith 2003, McDowall 2008, Teichert et al. submitted), which restrict yolk supply in the eggs, reduce the mixed feeding period (endogenous and exogenous energy acquisition) and limit the survival duration from hatching to the first exogenous feeding (Balon 1986, 1999). In *Rhinogobius* species, the survival duration in freshwater is positively correlated with the endogenous reserve availabilities

(Maruyama et al. 2003) and egg sizes (Tamada & Iwata 2005). In *S. lagocephalus*, we showed that the average sizes of egg were not significantly correlated with the survival duration in freshwater. Furthermore, the freshwater survival was not directly affected by yolk supplies, because mortality happened before complete exhaustion of endogenous reserves (Valade et al. 2010, present study). This characteristic has been observed for other Sicydiinae as *Sicydium punctatum* (Bell & Brown 1995) or *Sicyopterus japonicus* (Iida et al. 2010), suggesting that maternal investment in egg size did not influence the survival in freshwater. This observation highlights differences in allocation strategies between Sicydiinae sub-family and *Rhinogobius* genus.

As we observed in *S. lagocephalus*, the incubation duration of Sicydiinae eggs is always inferior to 50 hours post-fertilization (Bell 1994, Keith 2003), implying that embryo development continues after hatching (McDowall 2008, Valade et al. 2010, Ellien et al. in press). This early hatch strategy provides an advantage to limit the endogenous reserves allocated to each egg, thanks to a reduction of the interval between spawning and first food ingestion (McDowall 2008). In contrast, newly-hatched larvae of *Rhinogobius* species have formed-eyes and their digestive system is functional after the 4-8 days of egg-incubation (Yokoi & Hosoya 2005). So, larvae are capable to feed although they use their endogenous reserves because of low food availability in freshwater (Iguchi & Mizuno 1999). These divergent development traits between taxa could explain the variations of maternal allocation in egg sizes. Sicydiinae species might produce a very great number of small eggs (≤ 0.5 mm) because of reduced duration between spawning and first exogenous ingestion, whereas *Rhinogobius* species produce fewer large eggs (0.57 - 1.19 mm³, Yokoi & Hosoya 2005), enhancing the individual survival during the extend freshwater phase. Nevertheless, in both *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis*, we observe a yolk reduction in freshwater likely due to basal metabolism requirement and swimming behavior (Kamler 1992). The yolk reserves variations when the embryos reach the sea and the differences of *S. lagocephalus* egg sizes among clutches could play a role for the success of pelagic larvae transformation (Keith et al. 2008) or during the marine pelagic phase (Raventos & Macpherson 2005).

Limited life duration in freshwater

This study support the observations of previous works, showing that *S. lagocephalus* free embryos have limited life duration in freshwater and larvae development require a marine or brackish transition (Valade et al. 2010, Ellien et al. in press), as observed in other Sicydiinae (Bell & Brown 1995, Iida et al. 2010). Valade et al. (2010) showed that *S. lagocephalus* newly-hatched embryos transferred in 26°C seawater are capable to intake exogenous food at 55 hours. In both *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis*, we observed that lens and retina begin to pigment in freshwater, whereas opening of both mouth and anus was impossible, suggesting that ontogeny in freshwater was slow but not completely blocked. Newly-hatched embryos have very limited osmoregulation capacities due to absence of renal function, mouth and bladder (McDowall 2008, Todd

1975). This could explain the swelling of yolks and embryos in freshwater. Drift to the sea at an early-ontogeny stage could result from a physiological imperative attributable to an inability of osmoregulation in freshwater (McDowall 2008), corresponding to a short period during which exchanges with water are reduced. We showed that *S. lagocephalus* yolk depletion increased after 140 hours may be due to a metabolism acceleration of free-embryos, coinciding with the mortality peak. We could suppose that mortality occur prior total vesicle absorption because development progression increase the inadequacy of embryos to freshwater conditions (Lindstrom & Brown 1994, Bell & Brown 1995, Yokoi & Hosoya 2005, Valade et al. 2010, Iida et al. 2010).

Only one *C. acutipinnis* clutch was found, because of reduce density of this endemic species in the studied river (Teichert et al. submitted). However, we observed that *C. acutipinnis* both swimming and survival capacities were shorter than *S. lagocephalus*, suggesting differences between endemic and widespread species. Small egg sizes and short freshwater durations appear well adapted to small streams of Mascarene archipelago (Keith et al. 2005), whereas extended survival abilities of *S. lagocephalus* would suggest an advantage to drift successfully in the longer rivers of its wide geographic repartition (Keith et al. 2005, 2006). This trend would suggest that free-embryos are subjected to selective pressure (i.e. drift duration, catchment length...), shaping the freshwater survival capacities among populations (or species) according to the local hydrographic context.

Swimming, survival and stream continuity

In freshwater, *S. lagocephalus* free-embryos remain suspended in the water column by performing a vertical swim (Valade et al. 2010, Elien et al. in press) hastening the downstream transport by the current (McDowall 2008, Valade et al. 2010). In both *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis*, we showed that swimming probabilities decreased before the first mortalities. So, we suggest that swimming capacities reflected a good physiologic condition of free-embryos, whereas non-swimming behavior reflected that larvae were no more able to reach the sea. In the short and high-flows streams of Mascarenes Islands, Valade et al. (2010) note that free-embryos are able to drift to the ocean in less than 24h, which is enough according to the swimming capacities of both *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis*. However, temperature increase influences both metabolism and development, affecting survival (Valade et al. 2010). We could expect that survival capacities of free-embryos in freshwater were reduced in summer due to high water temperatures, especially downstream areas. Moreover, in Reunion Island, the water basins are subject to anthropic disturbances (e.g. hydraulic structures, dam, pumping stations, canalization...), leading reduction flow, connectivity disruptions and diminution of perennial rivers (Keith et al. 2006, Valade et al. 2010). These streams flows alterations could affect the chances of upstream-hatched embryos to reach the ocean (Valade et al. 2010, McRae 2007). Artificial barriers built along to the stream-ocean corridor generate local currents and retention basins, which could trap the free-embryos (Moriyama et al. 1998) and could cause premature-death due to high water

temperature (Valade et al. 2010). Rivers structure modifications and drift duration increased is expected to stronger affect the endemic species, due to lesser swimming and survival capacities than *S. lagocephalus*.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are thankful to the personal of ARDA for helping: P. Bosc (director), H. Grondin and M. Richarson. We are grateful to BERREBI Patrick (CNRS, UMR 5554) for genetic analyses. The present study was conducted with the financial support of Electricité De France (22-30 avenue de Wagram, 75382 Paris Cedex 8), Office de l'Eau Réunion (49 rue Mazagran, 97 400 Saint Denis), Région Réunion (Avenue René Cassin, BP 7190, 97719 Saint Denis cedex 9), Parc national de La Réunion (112 rue Sainte Marie, 97400 St Denis) and the European Union (European Social Fund).

REFERENCES

- BALON E.K., 1986. Types of feeding in the ontogeny of fishes and life history model. *Environ. Biol. Fish*, 16(1-3): 11-24.
- BALON E.K., 1999. Alternative ways to become a juvenile or definitive phenotype (and some persisting linguistic offenses). *Environ. Biol. Fish*, 56(1-2): 17-38.
- BELL K.N.I., 1994. Life cycle, early life history, fisheries and recruitment dynamics of diadromous gobies of Dominica, W.I., emphasising *Sicydium punctatum* Perugia. *Biology Department, Memorial University of Newfoundland*. 275 p.
- BELL K.N.I., 1999. An overview of goby-fry fisheries. *Naga Manila*, 22: 30-36.
- BELL, K.N.I., 2009. What Comes Down Must Go Up: The Migration Cycle of Juvenile-Return Anadromous Taxa. *American Fisheries Society Symposium*, 69: 321-341.
- BELL K.N.I. and BROWN J.A., 1995. Active salinity choice and enhanced swimming endurance in 0 to 8-d-old larvae of diadromous gobies, including *Sicydium punctatum* (Pisces), in Dominica, West Indies. *Marine biology*, 121: 409-417.
- DELACROIX P. and CHAMPEAU A., 1992. Ponte en eau douce de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) poisson Gobiidae amphibionte des rivières de la Réunion. *Hydroécologie Appliquée*, 4: 49-63.
- DODSON, J.J., LAROCHE J. and LECOMTE F., 2009. Contrasting Evolutionary Pathways of Anadromy in Euteleostean Fishes. *American Fisheries Society Symposium*, 69: 63-77.
- DUCROCQ V., 1997. Survival analysis, a statistical tool for longevity data. 48th Annual Meeting of the European Association for Animal Production. Vienna, Austria, 14 p.
- FITZSIMONS J.M. and McRAE M.G., 2007. Behavioral Ecology of Indigenous Stream Fishes in Hawai'i. *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries. Edited by N.L. Evenhuis 11 & J.M. Fitzsimons. Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies 3: 11-21.*
- HOAREAU T., 2005. Dynamique structurale des populations de « bichiques » (*Sicyopterus lagocephalus*), Gobiidés amphidromes des rivières de La Réunion. *PhD thesis. Université de La Réunion*, 284 p.

HOAREAU T., BARBISAN F., BUBOIS S., ZANE L. and BERREBI P., 2009. Polymorphic microsatellite loci in the widespread amphidromous goby *Sicyopterus lagocephalus* and cross-genus amplification among Sicydiinae. *Molecular Ecology Resources*, 9: 607-609.

HOAREAU T., LECOMTE-FINIGER R., GRONDIN H.P., CONAND C. and BERREBI P. 2007. Oceanic larval life of La Réunion "bichiques", amphidromous gobiid post-larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 333: 303-308.

HUTCHINGS J.A., 2002. Life Histories of fish. In *Handbook of fish biology and fisheries*. Hart P.J.B. et Reynolds J.D. Vol 2: 149-167.

IGUCHI K. and MIZUNO N., 1999. Early starvation limits survival in amphidromous fishes. *Journal of Fish Biology*, 54: 705-712.

IIDA M., WATANABE S., YAMADA Y., LORD C., KEITH P. and TSUKAMOTO K., 2010. Survival and behavioral characteristics of amphidromous goby larvae of *Sicyopterus japonicus* (Tanaka, 1909) during their downstream migration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 383: 17-22.

JENKINS A.P., JUPITER S.D., QAUQAU I. and ATHERTON J., 2009. The importance of ecosystem-based management for conserving aquatic migratory pathways on tropical high islands: a case study from Fiji. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst*, 20(2): 224-238.

KAMLER E., 1992. Early life history of fish. An energetic approach. *Chapman et Hall. London*. 267 p.

KEITH P., 2003. Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *Journal of Fish Biology*, 63: 831-847.

KEITH P., GALEWSKI T., CATTANEO-BERREBI G., HOAREAU T. and BERREBI P., 2005a. Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobioidae) and phylogeography of the genus *Sicyopterus* in the Indo-Pacific area inferred from mitochondrial cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 721-732.

KEITH P., HOAREAU T. and BOSC P., 2005b. The genus *Cotylopus* (Teleostei: Gobioidae) endemic to the rivers of islands of the Indian Ocean with description of a new species from Mayotte (Comoros). *Journal of Natural History*, 39(17): 1395-1406.

KEITH P., MARQUET G., VALADE P., BOSC P. and VIGNEUX E. 2006. Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce des Comores, Mascareignes et Seychelles. *MNHN. Paris*, 250 p.

KEITH P., MARQUET G. and WATSON R.E., 2007. - *Stiphodon kalfatak*, a new species of freshwater goby from Vanuatu (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae). *Cybio*, 31(1): 33-37.

KEITH P., HOAREAU T.B., LORD C., AH-YANE O., GIMONNEAU G., ROBINET T. and VALADE P., 2008. Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei : Gobiidae : Sicydiinae). *Marine and Freshwater Research*, 59(10): 876-889.

KINZIE III R.A., 1993. - Reproductive biology of an endemic, amphidromous goby *Lentipes concolor* in Hawaiian streams. *Environ. Biol. Fish.*, 37: 257-268.

LINDSTROM D.P. and BROWN C.L., 1994. - Early development and biology of the amphidromous Hawaiian stream goby *Lentipes concolor*. In *Systematics and Evolution of Indo-Pacific Fishes. Proceedings of the Fourth Indo-Pacific Fish Conference*, pp. 397-409. Bangkok, Thailand: Faculty of Fisheries.

LORD C., 2009. Amphidromie, endémisme et dispersion: traits d'histoire de vie et histoire évolutive du genre *Sicyopterus* (Teleostei : Gobioidae : Sicydiinae). *PhD, Museum national d'histoire naturelle, Paris*. 238 p.

- LORD C., BRUN C., HAUTECOEUR M. and KEITH P., 2009. Insights on endemism: comparison of the duration of the marine larval phase estimated by otolith microstructural analysis of three amphidromous Sicyopterus species (Gobioidei: Sicydiinae) from Vanuatu and New Caledonia. *Ecology of Freshwater Fish*, 19(1): 26-38.
- KINGSOLVER J.G., PFENNIG D.W. and SERVEDIO M.R., 2002. Migration, local adaptation and the evolution of plasticity. *Trends Ecol. Evol.*, 17(12): 540-541.
- MARCH J.G., BENSTEAD J.P., PRINGLE C.M. and SCATENA F.N., 2003. Damming Tropical Island Streams: Problems, Solutions, and Alternatives. *BioScience* 53(11):1069-1078.
- MARUYAMA A., RUSUWA B., and YUMA M., 2003. Interpopulational egg-size variation of a landlocked *Rhinogobius* goby related to the risk of larval starvation. *Environ. Biol. Fish.*, 67: 223-230.
- Mc DOWALL R.M., 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7: 443-462.
- Mc DOWALL R.M., 1988. Diadromy in fishes: migration between freshwater and marine environments. *Groom Helm, London*. 308 p.
- Mc DOWALL R.M., 1992. Diadromy: origins and definitions of terminology. *Copeia*, 1992(1): 248-251.
- Mc DOWALL R.M., 1995. Seasonal pulses in migrations of New Zealand diadromous fish and the potential impacts of river mouth closure. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 29: 517-526.
- Mc DOWALL R.M., 1996. Diadromy and the assembly and restoration of riverine fish communities: a downstream view. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53(1): 219-236.
- Mc DOWALL R.M., 2004. Ancestry and amphidromy in island freshwater faunas. *Fish and fisheries*, 5: 75-85.
- Mc DOWALL R.M., 2007. On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and fisheries*, 8: 1-13.
- Mc DOWALL R.M., 2008a. Diadromy, history and ecology: a question of scale. *Hydrobiologia*, 602: 5-14.
- Mc DOWALL R.M., 2008b. Early hatch: a strategy for safe downstream larval transport in amphidromous gobies. *Rev. Fish Biol. Fisheries*, 19(1): 1-8.
- Mc RAE M.G., 2007. The Potential for Source-Sink Population Dynamics in Hawaii's Amphidromous Fishes. *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Edited by N.L. Evenhuis & J.M. Fitzsimons. *Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies* 3: 87-98.
- MORIYAMA A., YANAGISAWA Y., MIZUNO N., and OMORI R., 1998. Starvation of drifting goby larvae due to retention of free embryos in upstream reaches. *Environ. Biol. Fish.*, 52: 321-329.
- NELSON S.G., PARHAM J.E., TIBATT S R.B., CAMACHO F.A., LEBERER T. and SMITH B.D., 1997. Distribution and microhabitats of the amphidromous gobies in streams of Micronesia. *Micronesica*, 30: 83-91.
- PIANKA E. R., 1970. On r and K selection. *American Naturalist*, 104: 592-597.
- REZNICK D., BRYANT M.J. and BASHEY F., 2002. r- and K- selection revisited : the role of population regulation in life-history evolution. *Ecology*, 83(6): 1509-1520.
- TAMADA K., 2005. Egg and clutch sizes of a goby *Rhinogobius giurinus* in the Aizu River, Kii Peninsula, Japan. *Ichthyol. Res.*, 52: 392-395.

TAMADA K., 2008. Variations in clutch and egg sizes in the amphidromous goby *Rhinogobius* sp. CB along a river course and within a spawning season. *The Ichthyological Society of Japan. Ichthyol. Res.*, 56(1): 69-75.

TAMADA K. and IWATA K., 2005. Intra-specific variations of egg size, clutch size and larval survival related to maternal size in amphidromous *Rhinogobius* goby. *Environmental Biology of Fishes*, 73: 379–389.

TODD E.S., 1975. Vertical movements and development of the prolarve of the eliotrid fish, *Dormitator latifrons*. *Copeia*, 1975: 564-568.

VALADE P., LORD C., GRONDIN H., BOSCH P., TAILLEBOIS L., IIDA M., TSUKAMOTO K. and KEITH P., 2009. Early life history and description of larval stages of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Gobioidae: Sicydiinae). *Cybium*, 33(4): 309-319.

VENABLES W.N. and RIPLEY B.D., 2002. Modern applied statistics with S. *Fourth edition*. 495 p.

YAMASAKI N. and TACHIHARA K., 2006. Reproductive biology and morphology of eggs and larvae of *Stiphodon percnopterygionus* (Gobiidae: Sicydiinae) collected from Okinawa Island. *Ichthyol. Res.*, 53: 13–18.

YAMASAKI N. and TACHIHARA K., 2007. Eggs and larvae of *Awaous melanocephalus* (Teleostei: Gobiidae). *Ichthyol. Res.*, 54: 89–91.

YOKOI K. and HOSOYA K., 2005. Early development of the endangered freshwater goby, *Rhinogobius* sp. BI (Gobiidae). *Ichthyol. Res.*, 53 : 160–165.

FIGURE LEGENDS

Figure 1: Average survival of free-embryos in freshwater according to the average egg sizes of both *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis*. Bars represent the 95% standard error for each replica. (*) significant differences between replicas (ANOVA, $P < 0.05$).

Figure 2: Weibull models predictions for a) survival and b) swimming probabilities of free-embryos according to the time spent in freshwater from 8 clutches of *S. lagocephalus* and 1 clutch of *C. acutipinnis*. Survival model parameters: $\rho = 4.93$, $\lambda = 0.25$, $\beta = -0.37, -0.03, -0.02, -0.02, -0.02, 0.06, 0.13, 0.16, 0.22$; and swimming model parameters: $\rho = 4.65$, $\lambda = 0.35$, $\beta = -0.28, -0.06, -0.03, -0.01, 0.02, 0.07, 0.11, 0.11, 0.26$ (from left to right lines).

Figure 3: Lateral surfaces (a) and yolk sizes (b) of death free-embryos according to the time spent in freshwater (Age of free embryos) for *S. lagocephalus* (●) and *C. acutipinnis* (+). The curves show smoothed profiles.

Figure 1

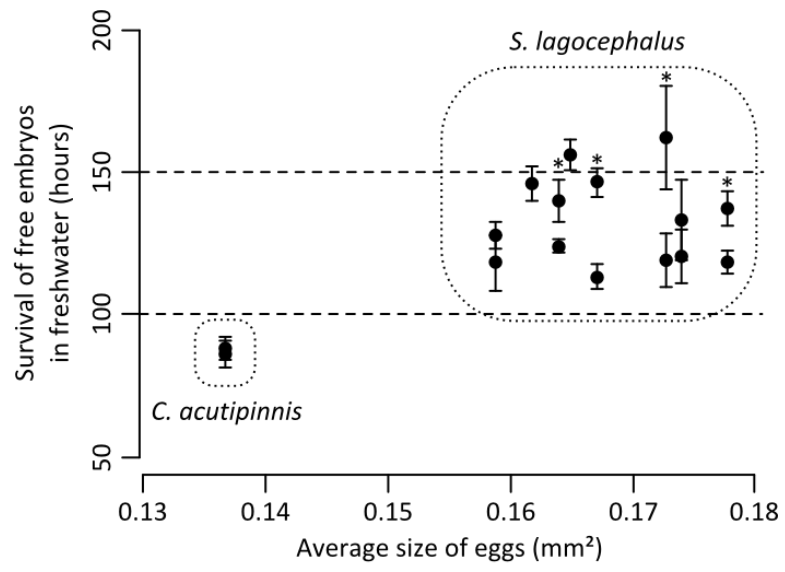


Figure 2

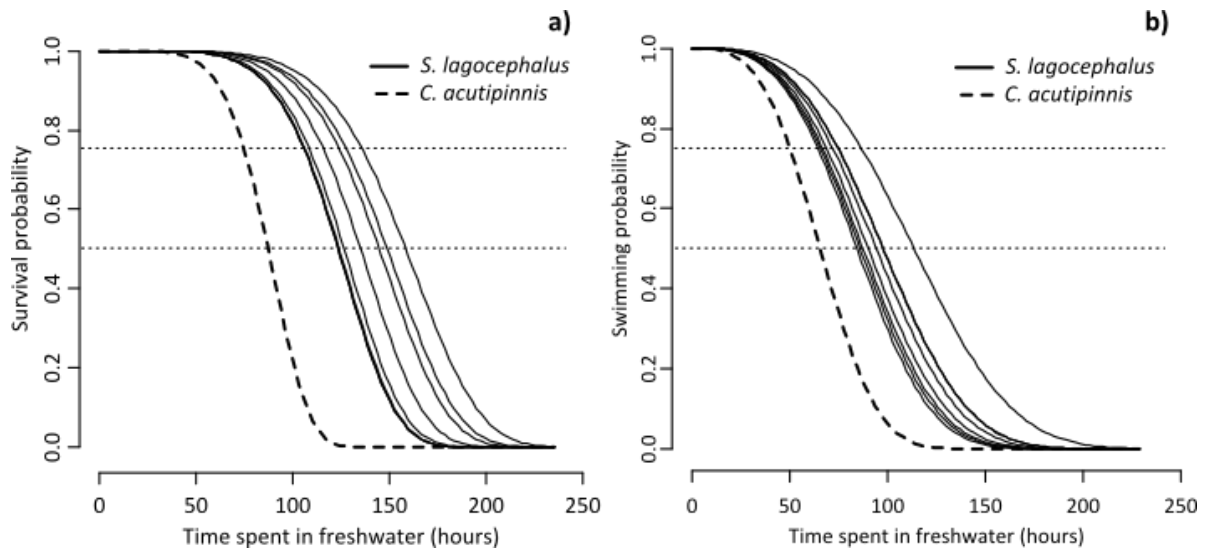
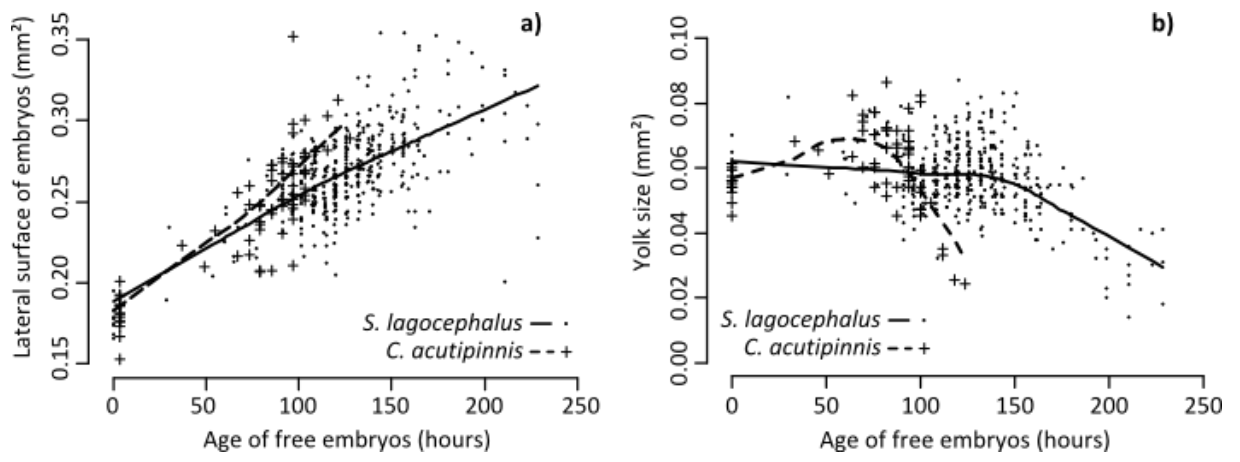


Figure 3



ANNEXE J

(*Aquatic Biology*, Vol. 15: 225–236, 2012)

Reproduction and marine life history of an endemic amphidromous gobiid fish of Reunion Island

Short title: Marine life history of *Cotylopus acutipinnis*

Nils Teichert^{1,2,3}, Marine Richarson¹, Pierre Valade⁴, Philippe Gaudin^{2,3}

¹ARDA (Association Réunionnaise de Développement de l'Aquaculture), ZI les Sables, BP 16, 97427 Etang Salé, La Réunion

²INRA, UMR ECOBIOP, Pôle d'Hydrobiologie INRA, 64310 Saint Pée sur Nivelles, France

³UPPA, UMR ECOBIOP, UFR de sciences et techniques, 64000 Anglet, France

⁴O.C.E.A. Consult', BP 22, Centre Régional d'Application Aquacole, 97 427 Etang Salé, La Réunion

ABSTRACT

Among amphidromous species, life-history traits of pelagic larvae show high variability between and within species and populations, due to the spatial and temporal variability of the marine environment. Temperature, food availability and seasonal conditions affect survival and larval growth. Among species with an extensive reproduction period, the pelagic conditions encountered by larvae vary according to the hatching date and induce variability in the post-larval and recruitment traits. Post-larvae of the amphidromous goby *Cotylopus acutipinnis* were collected every new moon between February 2008 and December 2009 at the mouth of a river on Reunion (Mascarene Archipelago, SW Indian Ocean). The relationship between pelagic larval duration (PLD), growth and marine temperature conditions was analysed using the chronological properties of otoliths. *C. acutipinnis* PLD (mean \pm CI: 108.2 \pm 1.2 d; range: 66 to 164 d) and size-at-recruitment (mean \pm CI: 20.5 \pm 0.1 mm; range: 17 to 23 mm) varied widely depending on the time of year. Back-calculation of hatching dates showed an extensive spawning season between November and July, which included 2 spawning peaks during the early austral summer and early winter. Summer spawning and high seawater temperature induced faster growth, shorter PLDs and smaller size-at-recruitment compared to early winter reproduction. The significant morphological changes that were demonstrated among amphidromous recruits might influence post-recruitment survival and juvenile settlement in freshwater. Selective mortality may occur according to early life-history traits such as growth patterns, size-at-recruitment and post-larval condition, and should be considered in population management.

Key words: *Cotylopus acutipinnis* • Amphidromy • Otolith microstructure • Hatching date • Pelagic larval duration • Growth • Seasonal conditions • Sea surface temperature

Reproduction and marine life history of an endemic amphidromous gobiid fish of Reunion Island

Nils Teichert^{1,2,3,*}, Marine Richarson¹, Pierre Valade⁴, Philippe Gaudin^{2,3}

¹ARDA, Association Réunionnaise de Développement de l'Aquaculture, Les Sables, BP 16, 97427 Etang Salé, La Réunion

²INRA, Institut National de la Recherche Agronomique, UMR 1224 ECOBIOP, Ecologie Comportementale et Biologie des Populations de Poissons, Pôle d'Hydrobiologie de l'INRA, Quartier Ibarron, 64 310 St Pée sur Nivelle, France

³Univ Pau & Pays Adour, UMR 1224 ECOBIOP, Ecologie Comportementale et Biologie des Populations de Poissons, UFR Côte Basque, Allée du parc Montaury, 64 600 Anglet, France

⁴OCEA Consult' - Organisme Consultant en Environnement Aquatique, BP 22, Centre Régional d'Application Aquacole, 97 427 Etang Salé, La Réunion

ABSTRACT: Among amphidromous species, life-history traits of pelagic larvae show high variability between and within species and populations, due to the spatial and temporal variability of the marine environment. Temperature, food availability and seasonal conditions affect survival and larval growth. Among species with an extensive reproduction period, the pelagic conditions encountered by larvae vary according to the hatching date and induce variability in the post-larval and recruitment traits. Post-larvae of the amphidromous goby *Cotylopus acutipinnis* were collected every new moon between February 2008 and December 2009 at the mouth of a river on Reunion (Mascarene Archipelago, SW Indian Ocean). The relationship between pelagic larval duration (PLD), growth and marine temperature conditions was analysed using the chronological properties of otoliths. *C. acutipinnis* PLD (mean \pm CI: 108.2 \pm 1.2 d; range: 66 to 164 d) and size-at-recruitment (mean \pm CI: 20.5 \pm 0.1 mm; range: 17 to 23 mm) varied widely depending on the time of year. Back-calculation of hatching dates showed an extensive spawning season between November and July, which included 2 spawning peaks during the early austral summer and early winter. Summer spawning and high seawater temperature induced faster growth, shorter PLDs and smaller size-at-recruitment compared to early winter reproduction. The significant morphological changes that were demonstrated among amphidromous recruits might influence post-recruitment survival and juvenile settlement in freshwater. Selective mortality may occur according to early life-history traits such as growth patterns, size-at-recruitment and post-larval condition, and should be considered in population management.

KEY WORDS: *Cotylopus acutipinnis* · Amphidromy · Otolith microstructure · Hatching date · Pelagic larval duration · Growth · Seasonal conditions · Sea surface temperature

—Resale or republication not permitted without written consent of the publisher—

INTRODUCTION

Amphidromous life cycles are particularly widespread among freshwater populations of fishes and macro-invertebrates of the Indo-Pacific region (McDowall 1988, 1997, 2007, Keith et al. 2006). Like many marine fishes, amphidromous species have complex life cycles characterised by a pelagic marine growth phase (McDowall 1997, Leis 2002, Hoareau

2005). Spawning and hatching happen in freshwater, and larvae passively drift downstream to the sea immediately after hatching (Bell & Brown 1995, Iguchi & Mizuno 1999, Bell 2007, Valade et al. 2009). After 2 to 8 mo as pelagic larvae (Radtke et al. 1988, Hoareau et al. 2007, Lord et al. 2010), individuals return to freshwater at a post-larval stage and then experience a true metamorphosis into juveniles (Keith et al. 2008, Taillebois et al. 2011).

*Email: teichert.arda@orange.fr

The pelagic phase plays a fundamental role for amphidromous populations, as it allows larval dispersion and gene flow between fragmented freshwater settlement sites (Berrebi et al. 2005, Keith et al. 2005). Otolithometry (and, to a lesser extent, sclerochronology) is often used to characterise early life history traits of pelagic larvae (Sponaugle 2010). Among marine fishes, the influence of pelagic conditions on growth and size-at-recruitment has been demonstrated in both temperate (Raventos & Macpherson 2005, Fontes et al. 2011) and tropical waters (McCormick & Molony 1995, Searcy & Sponaugle 2000, Bergenius et al. 2005, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006). Among amphidromous species, on the other hand, patterns of marine growth are less known (Shen & Tzeng 2008, Lord et al. 2010). Their pelagic larval duration (PLD) is longer than that of most marine demersal species (Brothers et al. 1983, Radtke et al. 2001, Hoareau et al. 2007, Lord et al. 2010), and a significant PLD and size-at-recruitment variability has been observed between and within species and, at a larger scale, populations (Bell et al. 1995, Radtke et al. 2001, Hoareau et al. 2007, Maeda & Yamasaki 2007, Shen & Tzeng 2008, Lord et al. 2010).

The larval phase is considered the most critical period in the life cycle because of high mortality rates (Anderson 1988, Bell 2007, 2009). Environmental conditions have an important influence on larval fish development, mortality (Cushin 1975) and post-settlement survival (Shima & Findlay 2002, Hoey & McCormick 2004, Grorud-Colvert & Sponaugle 2006, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006, Hamilton 2008). Temperature, food availability and seasonal conditions are often found to influence life history traits and affect recruitment patterns and juvenile mortality (Meekan et al. 2003, Green & Fisher 2004, Sponaugle & Pinkard 2004, Sponaugle et al. 2006), explaining the fluctuations in abundance observed in freshwater populations. Understanding these mechanisms and their effects is fundamental when developing management tools, particularly in the case of amphidromous gobies; their post-larvae are indeed subjected to a heavy fishing pressure at the river mouths (Bell 1999). Such an approach is of utmost importance in Reunion, where traditional 'bichiques' fisheries represent a major economic activity for many local fishermen (Delacroix 1987, Delacroix & Champagne 1992). Fishing pressure affects the stability of fish communities, while heightened mortality of immature fish

may result in stock depletion (Bell 1999, Keith et al. 2006, Lord & Keith 2008, Jenkins et al. 2010).

This study aims to characterise the seasonal variations over 2 consecutive years in pelagic life traits and recruitment of *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot, 1863), an amphidromous goby endemic to the Mascarene islands (Keith et al. 2005, 2006). Post-larval otolith analysis was performed in order to identify the relationships between PLD, size-at-recruitment and marine environmental conditions. A back-calculation of hatching dates was used to (1) identify spawning periods and (2) analyse the influence of the spawning season on marine larval growth.

MATERIALS AND METHODS

Geographical and biological overview

Reunion is located in the south-west Indian Ocean, in the western part of the Mascarene Archipelago (Fig. 1). The island is characterised by a wet tropical climate with oceanic influences. Austral winter is a cool, dry season which runs from May to October; austral summer is hot and humid and runs from November to April. Freshwater fish communities of Reunion are mainly composed of diadromous species (Keith et al. 2006). *Cotylopus acutipinnis* freshwater habitat consists of oligotrophic streams, where individuals feed on benthic algae. Adult sizes range from 4 to 13 cm. This species has been poorly studied (Keith et al. 2005, Hoareau et al. 2007) compared to the widely distributed sympatric species *Sicyopterus lagocephalus* (Delacroix 1987, Hoareau 2005, Keith et al. 2008, Valade et al. 2009). *Cotylopus acutipinnis* PLDs range from 78 to 150 d (Hoareau et al. 2007). Very little is known however about its abundance and life history variability at recruitment. As for many marine and amphidromous species, the recruitment phases appear to be linked with the lunar cycle,

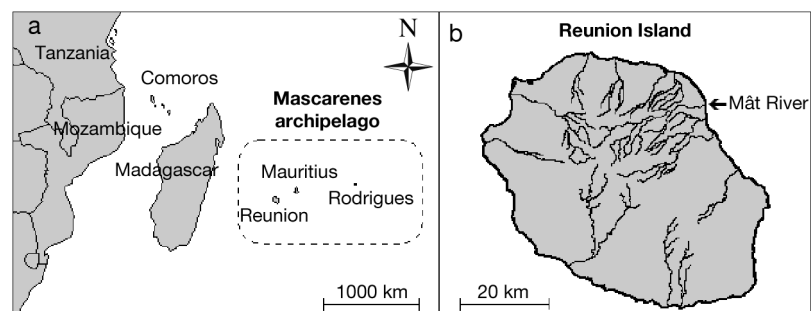


Fig. 1. (a) Reunion Island within the Mascarene Archipelago (south-west Indian Ocean). (b) Sampling site location at the Mât River mouth

with abundance peaks between the waning half-moon and the new moon (Bell et al. 1995, Keith 2003, Shen & Tzeng 2008, Bell 2009).

In this study, the terms 'larval stage' refer to individuals from hatching to recruitment and 'post-larval stage' to individuals at their entrance into freshwater. However, it has to be pointed out that, while allowing clarity, both definitions lack accuracy since post-larval metamorphosis actually starts before the individuals return to freshwater (Keith et al. 2008, Taillebois et al. 2011).

Sampling

Samples were collected at the mouth of the Mât River, a perennial stream located on the north-eastern side of Reunion (Fig. 1). Sampling was done every new-moon day from February 2008 to December 2009. All post-larvae were caught at the river mouth, just upstream of the salt water limit, using an electrofishing method (DEKA 3000). The 50 m² sampling area was divided into 5 hydromorphic units, which we defined as presenting both structural and functional uniformity (Pouilly 1994, Malavoi & Souchon 2002), in particular with regard to water velocity, depth and substratum composition.

The captured post-larvae were anaesthetised with eugenol (clove oil) prior to fixation in 95 % alcohol for specific identification under a binocular microscope. Densities at recruitment were estimated as the number of *Cotylopus acutipinnis* post-larvae over the sampled area (ind. m⁻²). For both years, the monthly recruitment rate was defined as the density at new moon divided by the total density of recruits during the year.

Otolith analysis

We randomly selected 30 post-larvae of *Cotylopus acutipinnis* from 11 samples, from April 2008 to December 2009 (1 in every 2 sampling dates). The total length (TL ± 1 mm) of each post-larva was measured. Both sagittal otoliths were extracted under a binocular microscope (Olympus SZ61, X10) and cleaned in 90 % alcohol to remove their thin covering membrane. Since post-larval *C. acutipinnis* otoliths appear translucent, they did not require any sanding or sectioning in the present study to reveal the growth increments. We assumed that the number of increments was the same within each otolith of a pair, hence only 1 otolith (randomly left or right) per fish was analysed. Otoliths were placed in a drop of immersion oil, observed

through a transmitted light microscope (Olympus CX41, X400) and photographed with a microscope camera (Olympus C-5060). Analysis of the photographs was performed with the ImageJ 1.42 software (National Institute of Health, USA).

As in other Sicydiinae (Hoareau et al. 2007, Shen & Tzeng 2008, Lord et al. 2010), we found a significant linear relationship between otolith size and post-larval size-at-recruitment ($TL = 9.8642 + 0.0423 \times \text{radius}$, $n = 308$, $R^2 = 0.512$, $p < 0.001$). The width of a growth increment on an otolith was therefore considered an index of somatic growth and metabolic activity (Campana & Thorrold 2001). In Sicydiinae post-larvae, otoliths grow in a pattern of successive dark (D-zone) and clear areas (L-zone) on a daily basis (Hoareau et al. 2007, Lord et al. 2010). We counted these growth increments to estimate the age of each post-larva and its hatching day, assuming that the closest increment to the primordium (which we refer to as the first increment) was formed during hatching. The measurements were made from photographs by a single reader along the longest axis starting from the first increment outwards to the edge of the otolith. The distance between every 10 successive increments was measured ($\mu\text{m} \pm 0.01 \mu\text{m}$) to estimate the average daily growth rate (increment widths, $\mu\text{m d}^{-1}$) and the otolith radius-at-age ($\mu\text{m} \pm 0.01 \mu\text{m}$).

To calculate a spawning activity index, post-larvae were grouped according to both their hatching month and sub-sampling date. A monthly hatching ratio was calculated afterwards for each sub-sampling date, then multiplied by the matching densities at recruitment so as to include an abundance coefficient. Finally, for both years, the monthly reproductive index was defined as the number of larvae hatched per month divided by the total number of larvae hatched during that year. This index was calculated according to the abundance of *Cotylopus acutipinnis* observed on the sampling dates, assuming a constant larvae survival rate from hatching to recruitment.

Temperature data

Sea surface temperature (SST) data were obtained from an analysis of NOAA satellite images (<http://coralreefwatch.noaa.gov>). The SST product is a twice-weekly composite at 0.5 degree resolution (~50 km) from nighttime-only data (NOAA Coral Reef Watch 2000). Due to the lack of knowledge of fish behavioural habits at sea and their vertical distribution in the water column, we assumed that the surface temperature was a satisfactory factor for a first approach to the

relationship between larval traits and environmental conditions. Two average SST ($^{\circ}\text{C}$) per post-larva were calculated on the Reunion station, France ($21^{\circ} 5' \text{ S}$, 55° E), corresponding to their total pelagic larval period and their first 60 d after hatching.

Statistical analysis

Statistical analysis was performed with open source R software (R Development Core Team 2010). Size-at-recruitment, PLD and otolith radius-at-age means are given with confidence intervals (CI). Age and otolith size measurements were log-transformed to better meet the assumption of normality required for ANOVA and multivariate analysis of covariance (MANCOVA). The critical level of significance was $\alpha = 0.05$ for all analyses. The relationship between PLD and size-at-recruitment was analysed using linear regression (F -test). ANOVAs with fixed factors were used to test the sampling date effect ($n = 11$) on size-at-recruitment and PLD. Differences in PLD and size-at-recruitment between hatching years (2008 and 2009) and hatching season (summer and winter) were tested using 2-way ANOVAs. The relationships between the otolith radius-at-age (proxy of growth), PLD and abundance at recruitment were examined using Pearson's correlation tests (r) for all ages considered separately.

A repeated-measures MANCOVA was used to test the influence of hatching year (2008 and 2009), hatching season (summer and winter) and average 0 to 60 d temperature (SST) on otolith radius for each 10 d period from hatching to 60 d. This interval was chosen because it met the requirement of equality in the number of individuals for each age group. After 60 d, some post-larvae had already recruited and the number of individuals had decreased. Wilks' lambda statistics were used for the tests. Subsequent to MANCOVA, univariate F -tests were conducted in order to ascertain the significant 10 d period for each tested factor on otolith radius. To examine the relationships between PLD, size-at-recruitment and average temperature during the pelagic phase, we performed Pearson's correlation tests (r).

RESULTS

During this study, 4699 *Cotylopus acutipinnis* post-larvae were caught (2410 in February to December 2008 and 2289 in January to December 2009). A total of 308 otoliths were analysed from April 2008 to

December 2009 samples (30 post-larvae per sub-sampling date, except on 2 dates: August 2008, $n = 28$; December 2008, $n = 10$).

Variability of PLD and size at recruitment

The PLD determined from the otolith analysis was 108.2 ± 1.2 d (range: 66 to 164 d), resulting in a TL of 20.5 ± 0.1 mm (range: 17 to 23 mm). Significant variations in average PLD (ANOVA, $n = 308$, $F_{10,297} = 60.3$, $p < 0.001$) and TL (ANOVA, $n = 308$, $F_{10,297} = 25.71$, $p < 0.001$) were observed among sampling

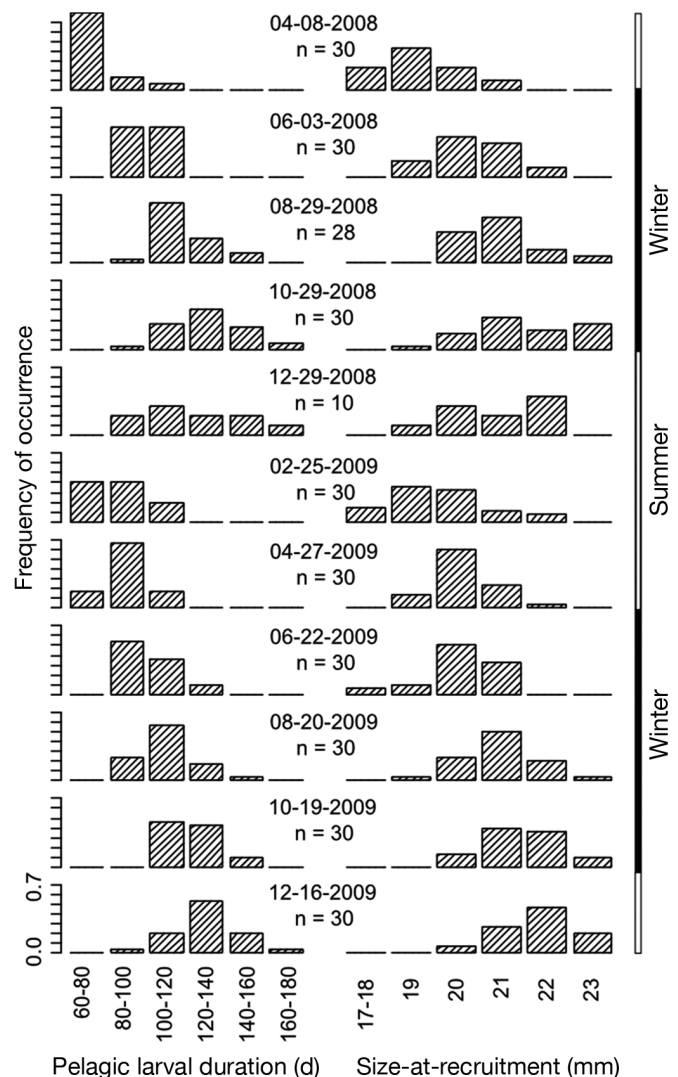


Fig. 2. *Cotylopus acutipinnis*. Pelagic larval duration and size-at-recruitment distributions of the post-larvae collected at the Mât River mouth, according to sampling date, from April 2008 to December 2009. Dates are given as mm-dd-yyyy, $n =$ sample size

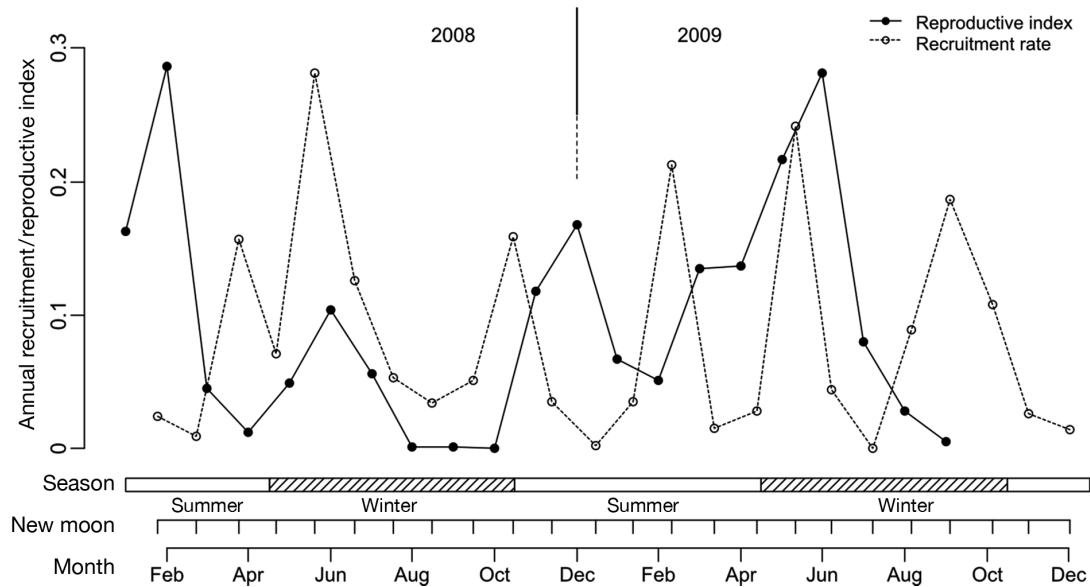


Fig. 3. *Cotylopus acutipinnis*. Recruitment and annual reproductive indexes calculated from post-larvae collected at the Mât River mouth in 2008 to 2009. The reproductive rate was determined on a monthly basis using back-calculation of hatching dates. The observed abundance ratio on the sampling date was used to correct it

dates (Fig. 2). Smaller individuals were observed in April 2008 (19.1 ± 0.2 mm) and February 2009 (19.3 ± 0.2 mm) and these had shorter PLDs (79 ± 2 and 87 ± 3 d, respectively, for April and February). The biggest individuals were observed in October 2008 (21.4 ± 0.2 mm) and December 2009 (21.8 ± 0.2 mm) and these had longer PLDs (133 ± 3 and 130 ± 3 d, respectively, for October and December). Post-larvae which spent more time at sea (longer PLD) were larger at recruitment ($TL = -0.094 + 4.429 \times \log(PLD)$, $R^2 = 0.55$, $p < 0.001$) and recruited in late winter or early summer (October and December).

Abundance at recruitment and spawning season

Abundance at recruitment varied widely throughout the year (Fig. 3). Two prominent abundance periods could be identified in February to June (late summer to early winter) and September to October (late winter). Hatching date back-calculation from otolith analysis was used to estimate the monthly reproductive index. The annual reproductive activity was bimodal, showing 2 spawning peaks (Fig. 3). The first one took place during the first half of summer (November to February) and the second during early winter (May to June). The cold period in the second half of winter (August to October) was marked by a pause in the spawning activity (February to April), during which no larvae hatched.

PLD and size-at-recruitment variability and influence of the spawning season

The back-calculation of hatching days of the post-larvae allowed the examination of the relationship between hatching season, PLD and size-at-recruitment (Fig. 4). The post-larvae that hatched during the first year of study ($TL = 20.2 \pm 0.1$ mm and $PLD = 105 \pm 2$ d) were significantly smaller (2-way ANOVA, $n = 308$, $F_{1,304} = 28.59$, $p < 0.001$) and younger (2-way ANOVA, $n = 308$, $F_{1,304} = 14.22$, $p < 0.001$) than those hatched during the second year ($TL = 20.9 \pm 0.1$ mm and $PLD = 111 \pm 2$ d). Interaction between year and season was significant for PLD analysis, showing that the PLD variations between seasons were different for the 2 studied years (2-way ANOVA, $n = 308$, $F_{1,304} = 8.69$, $p = 0.003$). Despite this variability across the study year and season, the winter-hatched post-larvae showed significantly larger size-at-recruitment (21.2 ± 0.1 mm; 2-way ANOVA, $n = 308$, $F_{1,304} = 89.05$, $p < 0.001$) and a longer PLD (123 ± 1.5 d; 2-way ANOVA, $n = 308$, $F_{1,304} = 163.03$, $p < 0.001$) than those hatched in summer ($TL = 20 \pm 0.1$ mm and $PLD = 97 \pm 1.3$ d).

Marine growth

Otolith growth rates were not linear. They rapidly increased during the first 20 d, gradually decreased over the next 90 d, and then were almost constant

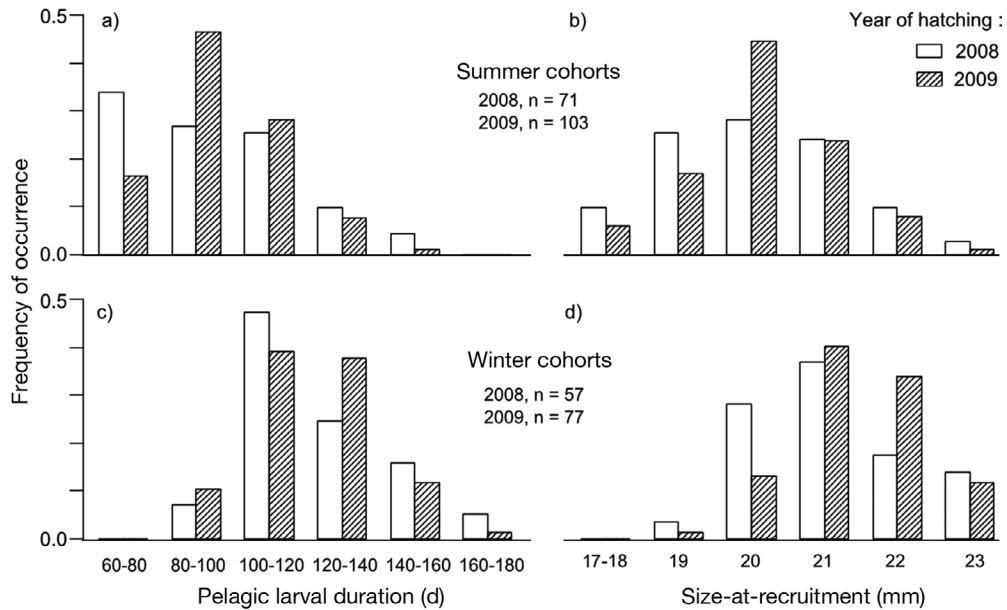


Fig. 4. *Cotylopus acutipinnis*. Seasonal distributions of the (a, c) pelagic larval duration and (b, d) size-at-recruitment of (a, b) summer-hatched and (c, d) winter-hatched post-larvae, according to the hatching year. n = sample size

until recruitment (Fig. 5). This pattern has also been observed in both pelagic coral reef (Bergenius et al. 2002, Vigliola & Meekan 2002) and amphidromous species (Lord et al. 2010). The PLD was significantly correlated with otolith size for all ages during the marine phase (Fig. 6). The correlation coefficient gradually increased and was highest at 60 to 70 d, which corresponded to the first post-larval recruitment. Thus post-larvae showing a fast marine growth recruited at a younger age than slowly grown larvae.

There was no significant correlation between abundance at recruitment and PLD or otolith size for all ages ($p > 0.05$).

The repeated-measures MANCOVA showed that the otolith radius-at-age significantly differed between years and seasons from 0 to 60 d (Table 1a). The otolith sizes of fish sampled during the first year were larger at the same age than those collected during the second year. Significant interaction between temperature and season led us to split the repeated-

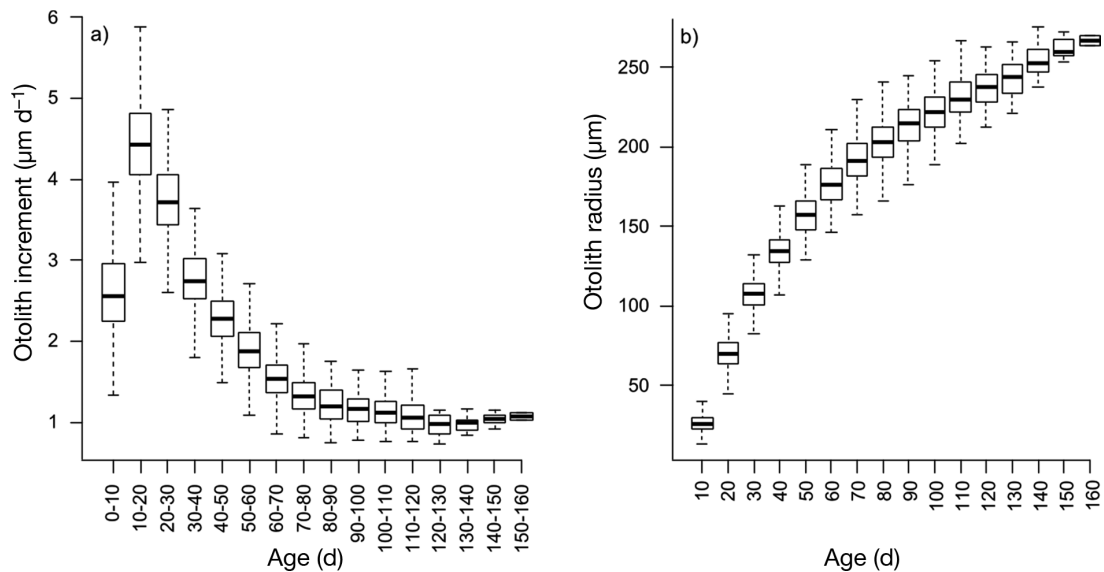


Fig. 5. *Cotylopus acutipinnis*. (a) Otolith increment widths (proxy for somatic growth) calculated in 10 d increments during the marine phase and (b) otolith radius-at-age (proxy for size) of the marine larvae. Box-plots illustrate the smallest and largest observation (whiskers), lower and upper quartiles (boxes) and median (horizontal bar)

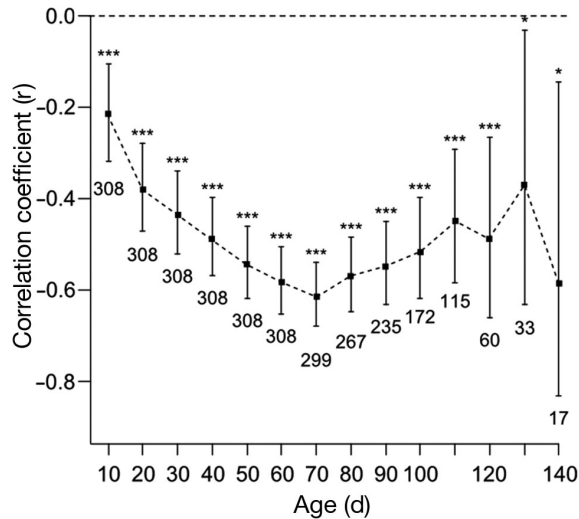


Fig. 6. *Cotylopus acutipinnis*. Pearson's correlation coefficients (r) between pelagic larval duration (PLD) and otolith radius-at-age for every 10 d period after hatching. Bars = CI at 95%. The number of otoliths used in the correlation test is specified. *** $p < 0.001$, * $p < 0.05$

measures MANCOVA according to the sampling year, in order to test and explain their main effect and interaction (Table 1b). At the same age, the average otolith sizes of summer hatchlings were larger than those of the winter ones (Fig. 7). The average SST in summer was 27.70°C (range: 25.09 to 28.80°C) and

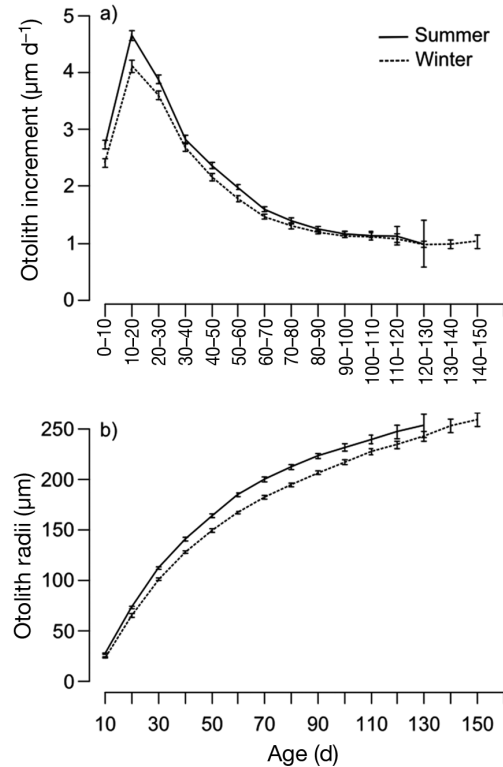


Fig. 7. *Cotylopus acutipinnis*. Mean \pm 95% CI (a) otolith increment width (proxy for somatic growth) and (b) otolith radius-at-age (proxy for size) during the pelagic phase of post-larvae sampled in the Mât River from 2008 to 2009, according to their hatching season

Table 1. *Cotylopus acutipinnis*. (a) Summary of the repeated-measures MANCOVA results which tested the hatching year (2008 and 2009), hatching season (summer and winter) and average sea surface temperature (SST, 0 to 60 d) effect on otolith radius-at-age from hatching to 60 d. (b) Summary of the repeated-measures MANCOVA results of otolith radius-at-age split according to sampling year. Tested factors were hatching season (summer and winter) and average SST (0 to 60 d). **Bold**: significant values ($p < 0.05$)

Factor	Wilks' λ	F	Effect df	Error df	p
a)					
Year	0.87	7.56	6	295	<0.001
Season	0.58	35.74	6	295	<0.001
SST	0.79	13.03	6	295	<0.001
Year \times Season	1.00	0.01	6	295	0.99
Year \times SST	0.97	1.51	6	295	0.18
Season \times SST	0.92	4.00	6	295	<0.001
Triple interaction	0.97	1.69	6	295	0.12
b)					
2008					
Season	0.49	25.53	6	150	<0.001
SST	0.78	7.10	6	150	<0.001
Season \times SST	0.87	3.77	6	150	0.001
2009					
Season	0.65	12.52	6	140	<0.001
Temperature	0.76	7.21	6	140	<0.001
Season \times SST	0.92	2.03	6	140	0.07

24.31°C in winter (range: 22.88 to 26.13°C) over the 2 studied years. The average temperature encountered by larvae between 0 and 60 d had a significant, positive effect on otolith radius-at-age for both studied years (Table 1b). A significant effect of the temperature \times season interaction was only observed in 2008, showing a lower influence of temperature augmentation on otolith radius in winter than in summer. Univariate F -tests showed that the 3 tested factors had significant main effects on otolith size for all ages between 0 and 60 d ($p < 0.001$). The interaction between temperature and season was only significant for ages between 40 and 60 d ($p < 0.001$).

PLD and size-at-recruitment (TL) were negatively correlated with the average temperature encountered by larvae during their pelagic period (SST vs. PLD: $r = -0.57$, $p < 0.001$; SST vs. TL: $r = -0.44$, $p < 0.001$). Overall, summer-spawning cohorts encountered warmer temperatures during their pelagic phase and had smaller sizes-at-recruitment and shorter PLDs than winter-spawning cohorts.

DISCUSSION

PLD and endemism of *Cotylopus acutipinnis*

The marine phase of amphidromous species plays a fundamental role in population function (Bonhomme & Planes 2000, Hoareau 2005). It allows larval dispersion and inter-river population mixing throughout the distribution area (Berrebi et al. 2005, Keith et al. 2005). Amphidromous species show longer PLDs (~70 to 300 d) than marine demersal species (<60 d) (Brothers et al. 1983, Radtke et al. 2001, Keith 2003, Hoareau 2005). Lord et al. (2010) assumed that long PLDs were fostered by a higher fragmentation of insular freshwater systems compared with coral reef systems, given that reaching the settlement sites in the former requires more time. In addition, among amphidromous species, long PLDs coincide with wide geographic distributions (Keith et al. 2005, McDowall 2008, Lord et al. 2010). The PLD of *Cotylopus acutipinnis* is relatively short compared to other amphidromous species (108 ± 1.2 d). For example, it is twice as short as that of *Sicyopterus lagocephalus*, a sympatric Sicydiinae in Reunion which is widely distributed throughout the Indo-Pacific region (Hoareau et al. 2007). A short PLD trait appears consistent with short-distance dispersion, as has been observed among other endemic amphidromous fishes (Lord et al. 2010). However, most reef fishes show shorter PLDs than *C. acutipinnis* and are still widely distributed (Victor & Wellington 2000). PLD variation is probably one of many factors influencing a species' distribution, which results from complex interactions between local environment (i.e. currents, oceanography, temperature, etc.) and biological traits (PLD, larval behaviour, etc.).

Reproductive strategy

Many gobies have annual reproductive cycles (Ha & Kinzie 1996, Keith 2003, McDowall 2004, 2007). We have shown that the spawning season of *Cotylopus acutipinnis* extends over the major part of the year, with a pause between August and October. This broad time range has also been observed in Reunion for *Sicyopterus lagocephalus*. For the latter, duration of the spawning period appears to be mainly related to both water temperature and altitude (ARDA unpubl. data). Multiple spawning has been demonstrated for other amphidromous gobies (*Rhinogobius* sp.), among which the largest individuals are able to spawn up to 3 times per reproductive season

(Tamada & Iwata 2005, Shimizu et al. 2005, 2008). For *C. acutipinnis*, our results showed 2 peaks of spawning activity in each reproductive period, suggesting a biannual spawning. The first peak appeared in early austral summer (November to February) and the second in early winter (May to June). The spawning activity paused during the second half of winter (August to October), which is the coldest period of the year. However, we calculated the spawning activity index assuming a constant survival rate from hatching to recruitment; differential survival rates during the marine larval phase might explain the observed bimodal shape as well. Summer-hatched pelagic larvae might indeed be subjected to a higher mortality because of predation, starvation, or ocean currents for instance. This would show a subsequent lower abundance at recruitment and a drop in the index for the related period. Future studies on sexual maturation and reproduction patterns in rivers would (1) provide a better description and understanding of the reproductive strategies of *C. acutipinnis* and (2) test whether the assumption of a uniform larval mortality over the year is supported, should the pattern of reproduction be similar to the one observed herein.

Marine larval growth and dynamics of post-larval recruitment

Pelagic larval marine growth rate is probably influenced by several seasonal factors (Bell et al. 1995, Searcy & Sponaugle 2000, Shen & Tzeng 2008). Temperature has often been shown to directly influence the growth rate of marine larvae (McCormick & Molony 1995, Meekan et al. 2003, Green & Fisher 2004, Jenkins & King 2006, Sponaugle et al. 2006), these showing greater growth rates in warm waters than in cool ones (Sponaugle & Grorud-Colvert 2006, Sponaugle et al. 2006). Other seasonal factors can also significantly influence growth rates: food availability (Searcy & Sponaugle 2000, Meekan et al. 2003), solar radiation, rainfall, wind (Bergenius et al. 2005) and salinity (Bergenius et al. 2002). These factors, taken individually or altogether, vary over time (Bergenius et al. 2005) and affect pelagic larval growth accordingly. We did observe greater growth rates among summer-hatched pelagic *Cotylopus acutipinnis* larvae than winter-hatched ones. In this case, both temperature and variations in marine environmental conditions may have significantly contributed to this seasonal effect, similarly to what has been observed for reef species (Sponaugle & Pinkard 2004, Bergenius et al. 2005).

Seasonal variations in pelagic larval growth rates and recruitment dynamics have been demonstrated for some marine demersal (Searcy & Sponaugle 2000, Bergenius et al. 2002, 2005) and amphidromous species (Bell et al. 1995, Shen & Tzeng 2008). High growth rates increase survival chances during the pelagic larval phase (Bergenius et al. 2002, 2005, Fontes et al. 2011). Jenkins & King (2006) showed that a temperature augmentation in the vicinity of spawning grounds enhanced both larval growth rates and post-larval survival of *Sillaginodes punctata*.

Anderson (1988) based his 'growth-mortality' hypothesis on 2 theories. The first concept is 'bigger is better': it states that larger individuals are less vulnerable to predation than smaller individuals at the same age (Miller et al. 1988). The second one is the 'stage-duration' assumption which predicts that survival is greater for individuals with shorter PLDs since this limits their vulnerability period (i.e. to predation or starvation) (Leggett & Deblois 1994). Bell et al. (1995) showed that peaks of abundance-at-recruitment were consistent with faster pelagic growth and shorter PLDs in 2 Sicydiinae species. In the case of *Cotylopus acutipinnis* however, no correlations were found between growth rate and abundance-at-recruitment. This may be explained by a bias in our estimation of densities-at-recruitment: among Sicydiinae, large aggregations of post-larvae are commonly observed onshore prior to recruitment (Delacroix & Champeau 1992, Keith 2003). Abundance in new recruits might, therefore, differ from one river mouth to another depending on the day (ARDA unpubl. data). However, although sampling was conducted at a single site, we assumed that, since small distances separate the rivers mouths in Reunion, distribution of early life history traits (PLD, TL, growth pattern) would be similar among recruitment sites. A single sampling site could have been insufficient to reflect the abundance at recruitment at the island scale.

Marine life and post-larval characteristics

At recruitment, size and fitness of post-larvae are linked to pelagic growth patterns (Searcy & Sponaugle 2000, Hamilton 2008). Contrary to observations made by Hoareau et al. (2007), we showed that for *Cotylopus acutipinnis*, PLD varied significantly between months and was positively correlated with the post-larval size-at-recruitment. PLD increased throughout the year and ranged by a factor of 2.5 (66 to 164 d). Variations in both PLD and size-at-

recruitment were closely related to the hatching period and marine conditions, and inversely correlated to marine growth. This relationship between slower growth, longer marine phases and larger sizes-at-recruitment has been observed among numerous reef post-larvae (Searcy & Sponaugle 2000, Shima & Findlay 2002, Sponaugle & Pinkard 2004, Bergenius et al. 2005, Grorud-Colvert & Sponaugle 2006) and amphidromous fishes (Shen & Tzeng 2008).

For several marine species, post-recruitment survival and successful juvenile settlement depend on both the pelagic environmental conditions and the recruits' characteristics (Shima & Findlay 2002, Vigliola & Meekan 2002, Hoey & McCormick 2004, Raventos & Macpherson 2005, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006). For instance, Gagliano & McCormick (2007) demonstrated that successful juvenile settlement of *Pomacentrus amboinensis* on the reef depended on their size-at-recruitment. Other studies have shown that size-at-recruitment is not decisive; however, individual body condition is of primary importance (Hoey & McCormick 2004, Grorud-Colvert & Sponaugle 2006). For *Thalassoma bifasciatum*, rapidly grown larvae show better condition and higher lipid reserve at recruitment than slowly grown ones (Searcy & Sponaugle 2000, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006, Hamilton 2008).

It appears, however, that the influence of these factors on survival and settlement of recruits might vary over time and space, because of environmental variations, predation, or competition (Sponaugle & Grorud-Colvert 2006). In the first place, we showed in our study of *Cotylopus acutipinnis* that the extensive spawning period led to a considerable variability in larval traits depending on the spawning cohort: PLD and size-at-recruitment were shorter for summer-hatching (first spawning peak) than for winter-hatching cohorts (second spawning peak). This large variability in early life history patterns might influence juvenile survival (Vigliola & Meekan 2002, Raventos & Macpherson 2005). Furthermore, adult amphidromous gobies are generally territorial (Keith 2003); therefore, the massive recruitment of post-larvae occurring in Reunion (Delacroix & Champeau 1992, Bell 1999) may result in intense competition for river habitat, where adult populations already dwell (Keith 2003, Keith et al. 2008). Lastly, a successful post-larval recruitment is energetically costly. After entering freshwater, the body condition of *Sicyopterus lagocephalus* post-larvae decreases progressively due to their metamorphosis and a prior non-feeding week (Taillebois et al. 2011). As a consequence, a better condition at recruitment (e.g. high

lipid and protein contents) and a faster early juvenile growth might enhance survival of juvenile fishes (Searcy & Sponaugle 2000, 2001, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006). Therefore, it is plausible that, as in other fish species, only a fraction of the total *C. acutipinnis* spawn contribute to the adult population, depending on the hatching date and environmental conditions later encountered by larvae (Sponaugle 2010). Multiple spawning events combined with high fecundity during the reproductive season could be an adaptive parental strategy to enhance the survival chances of larvae and post-larvae in response to the marine environmental variations and stochasticity.

To conclude, it is now necessary to complete this work with an *in situ* study of *Cotylopus acutipinnis* reproduction so as to validate their spawning strategy and characterise their marine survival variability. Both of these parameters are needed in order to develop population models which are necessary for species management and conservation.

Acknowledgements. We are thankful to the personnel of ARDA for their help and commitment: P. Bosc (director) and H. Grondin (technician). We also thank S. Descloux (EDF) and the 4 reviewers for their helpful comments and suggestions which helped us improve this manuscript. Sample collection was conducted during the 'Observation of diadromous species migrations in Reunion' program, directed by the ARDA (Association Réunionnaise de Développement de l'Aquaculture). The present study was conducted with the financial support of Electricité De France (22-30 avenue de Wagram, 75382 Paris Cedex 8), the Office de l'Eau Réunion (49 rue Mazagran, 97 400 Saint Denis), the Région Réunion (Avenue René Cassin, BP 7190, 97719 Saint Denis Cedex 9), the Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (2 rue Juliette Dodu, 97706 Saint Denis Messag Cedex 9), Parc national de La Réunion (112 rue Sainte Marie, 97400 St Denis) and the European Union (FEDER and European Social Fund).

LITERATURE CITED

- Anderson JT (1988) A review of size-dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J Northwest Atl Fish Sci* 8:55–66
- Bell KNI (1999) An overview of goby-fry fisheries. *Naga* 22: 30–36
- Bell KNI (2007) Opportunities in stream drift: methods, goby larval types, temporal cycles, *in situ* mortality estimation, and conservation implications. In: Evenhuis NL, Fitzsimons JM (eds) *Biology of Hawaiian streams and estuaries*. Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies 3:35–61
- Bell KNI (2009) What comes down must go up: The migration cycle of juvenile-return anadromous taxa. *Am Fish Soc Symp* 69:321–341
- Bell KNI, Brown JA (1995) Active salinity choice and enhanced swimming endurance in 0 to 8-d-old larvae of diadromous gobies, including *Sicydium punctatum* (Pisces), in Dominica, West Indies. *Mar Biol* 121:409–417
- Bell KNI, Pepin P, Brown JA (1995) Seasonal, inverse cycling of length and age-at-recruitment in the diadromous gobies *Sicydium punctatum* and *Sicydium antillarum* in Dominica, West-Indies. *Can J Fish Aquat Sci* 52: 1535–1545
- Bergenius MAJ, Meekan MG, Robertson DR, McCormick MI (2002) Larval growth predicts the recruitment success of a coral reef fish. *Oecologia* 131:521–525
- Bergenius MAJ, McCormick MI, Meekan MG, Robertson DR (2005) Environmental influences on larval duration, growth and magnitude of settlement of a coral reef fish. *Mar Biol* 147:291–300
- Berrebi P, Cattaneo-Berrebi G, Valade P, Ricou JF, Hoareau T (2005) Genetic homogeneity in eight freshwater populations of *Sicyopterus lagocephalus*, an amphidromous gobiid of La Réunion Island. *Mar Biol* 148:179–188
- Bonhomme F, Planes S (2000) Some evolutionary arguments about what maintains the pelagic interval in reef fishes. *Environ Biol Fishes* 59:365–383
- Brothers ES, Williams D, Sale PF (1983) Length of larval life in twelve families of fish at 'One Tree Lagoon', Great Barrier Reef, Australia. *Mar Biol* 76:319–324
- Campana SE, Thorrold SR (2001) Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Can J Fish Aquat Sci* 58:30–38
- Cushin DH (1975) *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge
- Delacroix P (1987) Étude des «Bichiques», juvéniles de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas), poisson gobiidae migrateur des rivières de la Réunion (Océan Indien): Exploitation, répartition, biologie de la reproduction et de la croissance. PhD thesis, University of La Réunion
- Delacroix P, Champeau A (1992) Ponte en eau douce de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) poisson Gobiidae amphibionte des rivières de la Réunion. *Hydroécol Appl* 4:49–63
- Fontes J, Santos RS, Afonso P, Caselle JE (2011) Larval growth, size, stage duration and recruitment success of a temperate reef fish. *J Sea Res* 65:1–7
- Gagliano M, McCormick MI (2007) Compensating in the wild: is flexible growth the key to early juvenile survival? *Oikos* 116:111–120
- Green BS, Fisher R (2004) Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae. *J Exp Mar Biol Ecol* 299:115–132
- Grorud-Colvert K, Sponaugle S (2006) Influence of condition on behavior and survival potential of a newly settled coral reef fish, the bluehead wrasse *Thalassoma bifasciatum*. *Mar Ecol Prog Ser* 327:279–288
- Ha PY, Kinzie RA (1996) Reproductive biology of *Awaous guamensis*, an amphidromous Hawaiian goby. *Environ Biol Fishes* 45:383–396
- Hamilton SL (2008) Larval history influences post-metamorphic condition in a coral-reef fish. *Oecologia* 158:449–461
- Hoareau T (2005) Dynamique structurale des populations de bichiques (*Sicyopterus lagocephalus*), Gobiidae amphidromes des rivières de La Réunion. PhD thesis, University of La Réunion
- Hoareau T, Lecomte-Finiger R, Grondin HP, Conand C, Berrebi P (2007) Oceanic larval life of La Réunion 'bichiques', amphidromous gobiid post-larvae. *Mar Ecol Prog Ser* 333:303–308

- Hoey AS, McCormick MI (2004) Selective predation for low body condition at the larval-juvenile transition of a coral reef fish. *Oecologia* 139:23–29
- Iguchi K, Mizuno N (1999) Early starvation limits survival in amphidromous fishes. *J Fish Biol* 54:705–712
- Jenkins GP, King D (2006) Variation in larval growth can predict the recruitment of a temperate, seagrass-associated fish. *Oecologia* 147:641–649
- Jenkins AP, Jupiter SD, Qauqau I, Atherton J (2010) The importance of ecosystem-based management for conserving aquatic migratory pathways on tropical high islands: a case study from Fiji. *Aquat Conserv: Mar Freshw Ecosyst* 20:224–238
- Keith P (2003) Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *J Fish Biol* 63:831–847
- Keith P, Galewski T, Cattaneo-Berrebi G, Hoareau T, Berrebi P (2005) Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobiidae) and phylogeography of the genus *Sicyopterus* in the Indo-Pacific area inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene. *Mol Phylogenet Evol* 37:721–732
- Keith P, Marquet G, Valade P, Bosc P, Vigneux E (2006) Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce des Comores, Mascareignes et Seychelles. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
- Keith P, Hoareau TB, Lord C, Ah-Yane O, Gimonneau G, Robinet T, Valade P (2008) Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei: Gobiidae: Sicydiinae). *Mar Freshw Res* 59:876–889
- Leggett WC, Deblois E (1994) Recruitment in marine fishes: Is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Neth J Sea Res* 32:119–134
- Leis JM (2002) Pacific coral-reef fishes: the implications of behaviour and ecology of larvae for biodiversity and conservation, and a reassessment of the open population paradigm. *Environ Biol Fishes* 65:199–208
- Lord C, Keith P (2008) Threatened fishes of the world. *Sicyopterus sarasini* Weber & Beaufort, 1998 (Gobiidae). *Environ Biol Fishes* 83:169–170
- Lord C, Brun C, Hautecoeur M, Keith P (2010) Insights on endemism: comparison of the duration of the marine larval phase estimated by otolith microstructural analysis of three amphidromous *Sicyopterus* species (Gobiidae: Sicydiinae) from Vanuatu and New Caledonia. *Ecol Freshw Fish* 19:26–38
- Maeda K, Yamasaki N (2007) Size and age at recruitment and spawning season of sleeper, genus *Eleotris* (Teleostei: Eleotridae) on Okinawa island, southern Japan. *Raffles Bull Zool* 14:199–207
- Malavoi JR, Souchon Y (2002) Description standardisée des principaux faciès d'écoulement observables en rivière: clé de détermination qualitative et mesures physiques. *Bull Fr Peche Piscicult* 365-366:357–372
- McCormick MI, Molony BW (1995) Influence of water temperature during the larval stage on size, age and body condition of a tropical reef fish at settlement. *Mar Ecol Prog Ser* 118:59–68
- McDowall RM (1988) Diadromy in fishes: migration between freshwater and marine environments. Groom Helm, London
- McDowall RM (1997) The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Rev Fish Biol Fish* 7:443–462
- McDowall RM (2004) Ancestry and amphidromy in island freshwater faunas. *Fish Fish* 5:75–85
- McDowall RM (2007) On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish Fish* 8:1–13
- McDowall RM (2008) Diadromy, history and ecology: a question of scale. *Hydrobiologia* 602:5–14
- Meekan MG, Carleton JH, McKinnon AD, Flynn K, Furnas M (2003) What determines the growth of tropical reef fish larvae in the plankton: food or temperature? *Mar Ecol Prog Ser* 256:193–204
- Miller TJ, Crowder LB, Rice JA, Marschall EA (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can J Fish Aquat Sci* 45:1657–1670
- NOAA Coral Reef Watch (2000) NOAA Coral Reef Watch 50 km satellite virtual station time series data for Reunion Island, 1 Jan 2006–31 Dec 2008. Available at <http://coralreefwatch.noaa.gov/satellite/vs/index.html>, accessed 1 April 2011
- Pouilly M (1994) Relations entre l'habitat physique et les poisons des zones à Cyprinidés rhéophiles dans trois cours d'eau du Bassin Rhodanien: vers une simulation de la capacité d'accueil pour les peuplements. PhD thesis, Claude Bernard University, Lyon
- R Development Core Team (2010) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, www.R-project.org/
- Radtke RL, Kinzie RA III, Folsom SD (1988) Age at recruitment of Hawaiian freshwater gobies. *Environ Biol Fishes* 23:205–213
- Radtke RL, Kinzie RA III, Shafer DJ (2001) Temporal and spatial variation in length of larval life and size at settlement of the Hawaiian amphidromous goby *Lentipes concolor*. *J Fish Biol* 59:928–938
- Raventos N, Macpherson E (2005) Effect of pelagic larval growth and size-at-hatching on post-settlement survivorship in two temperate labrid fish of the genus *Symphodus*. *Mar Ecol Prog Ser* 285:205–211
- Searcy SP, Sponaugle S (2000) Variable larval growth in a coral reef fish. *Mar Ecol Prog Ser* 206:213–226
- Searcy SP, Sponaugle S (2001) Selective mortality during the larval-juvenile transition in two coral reef fishes. *Ecology* 82:2452–2470
- Shen KN, Tzeng WN (2008) Reproductive strategy and recruitment dynamics of amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* as revealed by otolith microstructure. *J Fish Biol* 73:2497–2512
- Shima JS, Findlay A (2002) Pelagic larval growth rate impacts benthic settlement and survival of a temperate reef fish. *Mar Ecol Prog Ser* 235:303–309
- Shimizu A, Uchida K, Abe SI, Udagawa M, Sato T, Katsura K (2005) Evidence of multiple spawning in wild amphidromous type ayu. *Fish Sci* 71:1379–1381
- Shimizu A, Uchida K, Udagawa M, Ohkubo M, Ito H, Yamamoto S, Takasawa T (2008) Multiple spawning of amphidromous type ayu *Plecoglossus altivelis* in a large river, Mogami River System. *Fish Sci* 74:1283–1289
- Sponaugle S (2010) Otolith microstructure reveals ecological and oceanographic processes important to ecosystem-based management. *Environ Biol Fishes* 89:221–238
- Sponaugle S, Grorud-Colvert K (2006) Environmental variability, early life-history traits, and survival of new coral reef fish recruits. *Integr Comp Biol* 46:623–633
- Sponaugle S, Pinkard D (2004) Impact of variable pelagic

- environments on natural larval growth and recruitment of the reef fish *Thalassoma bifasciatum*. J Fish Biol 64:34–54
- Sponaugle S, Grorud-Colvert K, Pinkard D (2006) Temperature-mediated variation in early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma bifasciatum* in the Florida Keys. Mar Ecol Prog Ser 308: 1–15
- Taillebois L, Keith P, Valade P, Torres P, Baloche S, Dufoura S, Rousseau K (2011) Involvement of thyroid hormones in the control of larval metamorphosis in *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobioidae) at the time of river recruitment. Gen Comp Endocrinol 173:281–288
- Tamada K, Iwata K (2005) Intra-specific variations of egg size, clutch size and larval survival related to maternal size in amphidromous *Rhinogobius* goby. Environ Biol Fishes 73:379–389
- Valade P, Lord C, Grondin H, Bosc P and others (2009) Early life history and description of larval stages of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Gobioidae: Sicydiinae). Cybium 33:309–319
- Victor BC, Wellington GM (2000) Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean. Mar Ecol Prog Ser 205:241–248
- Vigliola L, Meekan MG (2002) Size at hatching and planktonic growth determines post-settlement survivorship of a coral reef fish. Oecologia 131:89–93

Editorial responsibility: Christine Paetzold,
Oldendorf/Luhe, Germany

Submitted: July 15, 2011; Accepted: February 20, 2012
Proofs received from author(s): May 17, 2012