



SORBONNE UNIVERSITE  
Paris, France



**Rapport de Stage de Master 1<sup>ère</sup> année**  
**Année 2018-2019**  
**Master Sciences de la Mer**



Etude de la variabilité spatio-  
temporelle des âges au  
recrutement des post-larves de  
*Sicyopterus lagocephalus* dans le  
Sud-Ouest de l'Océan Indien

François LEROY

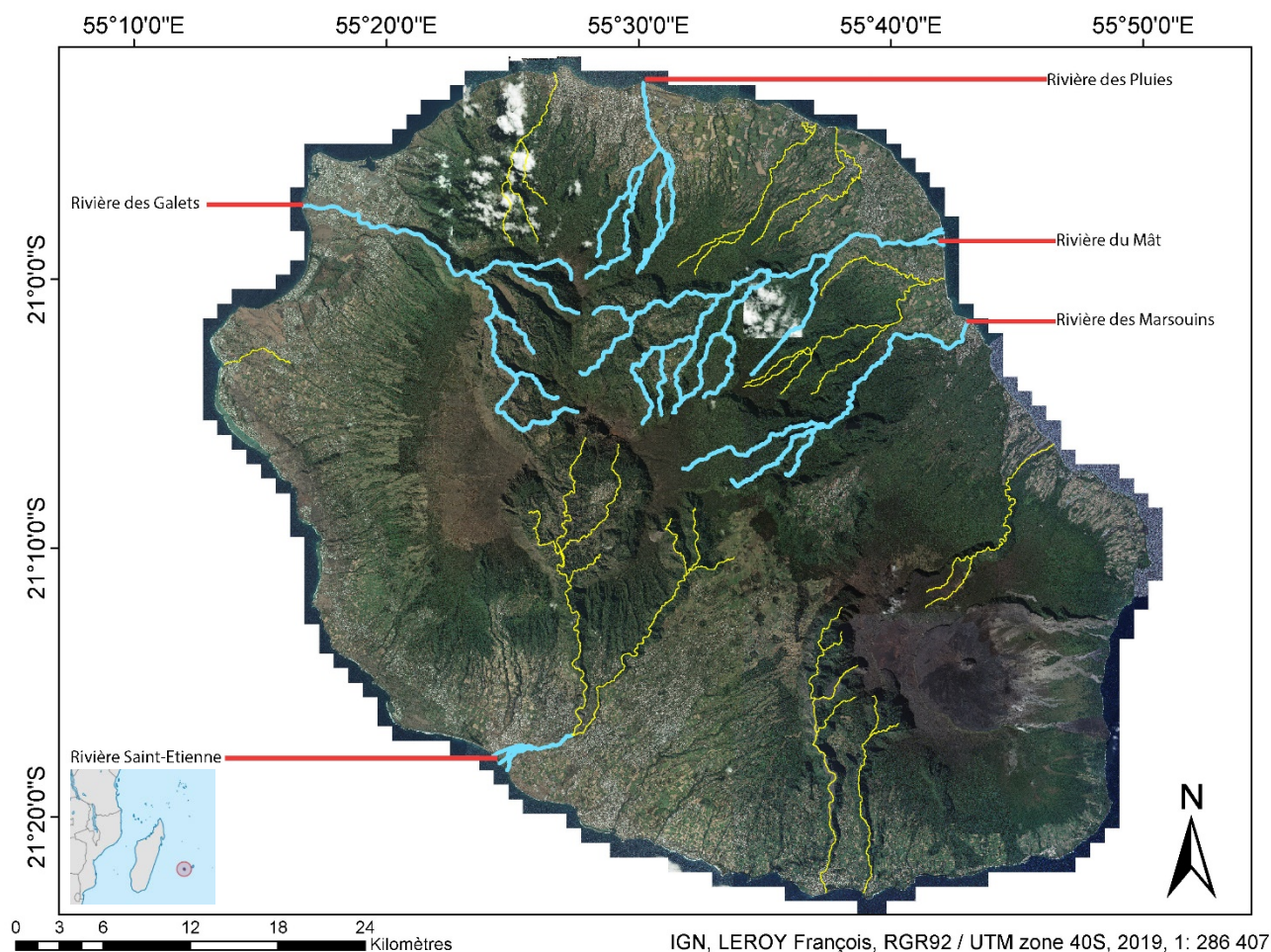


Photographie : Pr Philippe Keith

Réalisé sous la supervision de Céline Ellien et Stéphane Pous  
Unité Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques

Sous la supervision académique du Professeur Damien CARDINAL

## Carte de l'île de La Réunion montrant les cours d'eau échantillonnés



**Figure 1:** Orthomosaïque représentant l'île de la Réunion. Les rivières pérennes sont indiquées en bleu pour celles échantillonnées lors de cette étude et en jaune pour celles qui n'ont pas été prises en compte

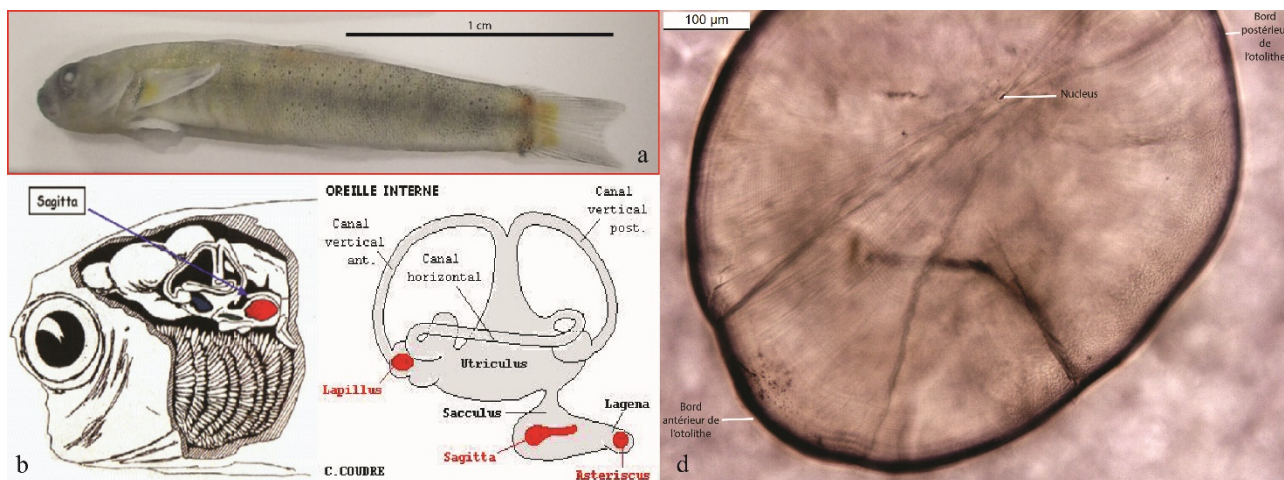
## **Introduction**

Le bichique est le nom vernaculaire désignant la post-larve de *Sicyopterus lagocephalus* et représente une ressource halieutique et patrimoniale incontournable dans la culture Réunionnaise. C'est une espèce emblématique ancrée dans l'histoire de cette île. *S. lagocephalus* (Pallas 1770) (Teleostei : Gobiidae : Sicydiinae) est une espèce amphidrome, ce qui signifie qu'elle va réaliser une partie de son cycle de vie en rivière (phases juvénile et adulte) et l'autre partie en mer (phase larvaire). Les adultes pondent leurs œufs en rivière, où ils éclosent en pro-larves qui sont emportées vers la mer. Le changement de salinité va alors induire leur transformation en larves marines. Ces larves se dispersent en mer jusqu'au moment où elles deviennent compétentes (Ellien et al., 2011). Les post-larves retournent ensuite vers les rivières où elles se métamorphosent afin d'adapter leur métabolisme au milieu d'eau douce et où elles recrutent et grandissent jusqu'au stade adulte. C'est à ce moment de leur cycle de vie, synchronisé chaque mois avec la nouvelle lune de l'été austral, qu'a lieu la pêche aux bichiques. On peut alors en trouver sur les bords des routes ou en périphérie des marchés (vente « à la sauvette ») à des prix pouvant atteindre 90€ le kilo. Cette ressource halieutique représente donc une véritable richesse locale, mais récemment, une enquête auprès des pêcheurs a révélé une forte diminution des quantités pêchées, liée à un recrutement de post-larves plus faible chaque année, probablement en raison de la surpêche. La compréhension de la dynamique des populations, fortement dépendante de la phase marine dispersive chez cette espèce amphidrome, représente un enjeu majeur dans la gestion et la préservation de cette espèce. Dans ce contexte nous nous proposons ici d'étudier la variabilité spatio-temporelle du recrutement, aux échelles saisonnières et interannuelles appréhendée à travers la comparaison des âges des post-larves de *S. lagocephalus* entre différentes rivières pérennes de l'île. Le rôle et l'impact de l'hydrodynamisme autour de l'île de La Réunion sur la dispersion larvaire ont été abordés via une étude *in silico*.

## **Matériel et méthodes**

### **Site d'étude**

Les post-larves (Fig. 2,a) de *S. lagocephalus* étudiées ici ont été récoltées directement auprès des pêcheurs et proviennent de cinq rivières différentes, sélectionnées car elles sont représentatives des deux faciès principaux de l'île (la côte au vent plus humide, à l'Est et la côte sous le vent, plus sèche, à l'Ouest, Fig. 1) : la rivière des Galets, la rivière Saint-Etienne (sauf pour l'été 2016), la rivière des Pluies, la rivière du Mât et la rivière des Marsouins (sauf pour Novembre 2015). Les post-larves ont été collectées lors de trois saisons différentes (été 2015, novembre 2015 identifié comme inter-saison 2015 et été 2016, Tab.1). La Réunion se situant sur le plateau des Mascaraignes, l'hydrodynamisme de cette région est très particulier (Morales et al., 1996; Stramma and Lutjeharms, 1997; Spencer et al., 2005) : il se compose d'un fort courant principal orienté vers l'ouest appelé Courant Sud



**Figure 2:** *a* : Post-larve de *Sicyopterus lagocephalus*, *b* : localisation de la sagitta (otolithe) *c* : schéma d'un labyrinthe de téléostéen en vue médiane *d* : photographie d'un otolithe de post-larve de *Sicyopterus lagocephalus* observé au microscope optique.

### Tableau regroupant les effectifs pour chaque saison et chaque rivière

		Rivières				
Saisons		Pluies	Mat	Saint Etienne	Marsouins	Galets
	Eté 2015	49	85	46	45	39
	Inter-Saison 2015	28	50	47	NA	45
	Eté 2016	50	43	NA	50	43

**Tableau 1:** Tableau résumant le nombre d'individus dont les DPL ont été comptées pour chaque saison et pour chaque rivière. Certaines saisons regroupent plus d'individus car plusieurs pêches ont été réalisées (e.g. en janvier et février pour la rivière du Mât). En revanche, pas de données pour la rivière des Marsouins pour l'inter-saison 2015 et pour la rivière Saint-Etienne en été 2016, ce qui a orienté notre choix de réaliser deux ANOVA à deux facteurs croisés.

Equatorial (South Equatorial Current, SEC) qui, lorsqu'il rencontre le plateau des Mascaraignes, se divise en deux. La branche sud de cette division atteint l'île Maurice et contraint l'hydrodynamisme aux alentours de La Réunion. Grâce au model MARS-3D (3-D hydrodynamic Model for Applications at Regional Scales) développé à l'IFREMER (*Lazure & Dumas 2008*), *Pous et al. (2014)* ont montré que le courant est orienté Sud-Ouest au Sud-Est de l'île (idem pour l'île Maurice). Mais ces îles volcaniques rendent l'hydrodynamisme très variable, et on peut observer de nombreux gyres. Le régime des vents est dominé par les alizés de Sud-Est. Les montagnes (Piton des Neiges et Piton de la Fournaise), qui divisent l'île en 2 suivant un axe Nord-Ouest/Sud-Est (*Fig. 1*), retiennent les nuages sur la façade Est de l'île, ce qui explique la différence dans les régimes de précipitations entre la façade au vent à l'Est plus humide et la façade sous le vent à l'Ouest. D'un point de vue météorologique, on observe l'alternance de deux saisons : une saison sèche et fraîche (l'hiver austral) de mai à octobre et une saison chaude et humide (l'été austral) de novembre à avril.

### Modèle biologique

*Sicyopterus lagocapthalus* est un téléostéen appartenant à la sous-famille des Sicydiinae (famille de Gobiidae). Il est distribué dans tout l'Indo-Pacifique. Ce poisson, au cycle de vie amphidrome occupe les rivières lotiques aux stades juvénile et adulte. La ponte a lieu principalement entre janvier et juin à La Réunion, mais on admet que la reproduction est continue tout au long de l'année. Les œufs éclosent en pro-larves  $\pm 48h$  après fécondation (*Delacroix & Champeau, 1992, Ellien et al., 2016*) pour atteindre ensuite la mer et passer au stade larvaire L2 (*Ellien et al., 2016*). Cette phase larvaire marine dure de 4 à 9 mois (*i.e.* entre 133 à 266 jours, *Hoareau et al. 2007, Lord et al. 2010*). À la suite de cette dispersion océanique, ces larves se rassemblent aux embouchures des rivières où elles subissent une vraie métamorphose leur permettant d'adapter leur osmorégulation et leur morphologie au changement de milieu. Elles vont alors pouvoir remonter les rivières à contre-courant et grandir jusqu'au stade reproducteur (*Taillebois et al., 2011*).

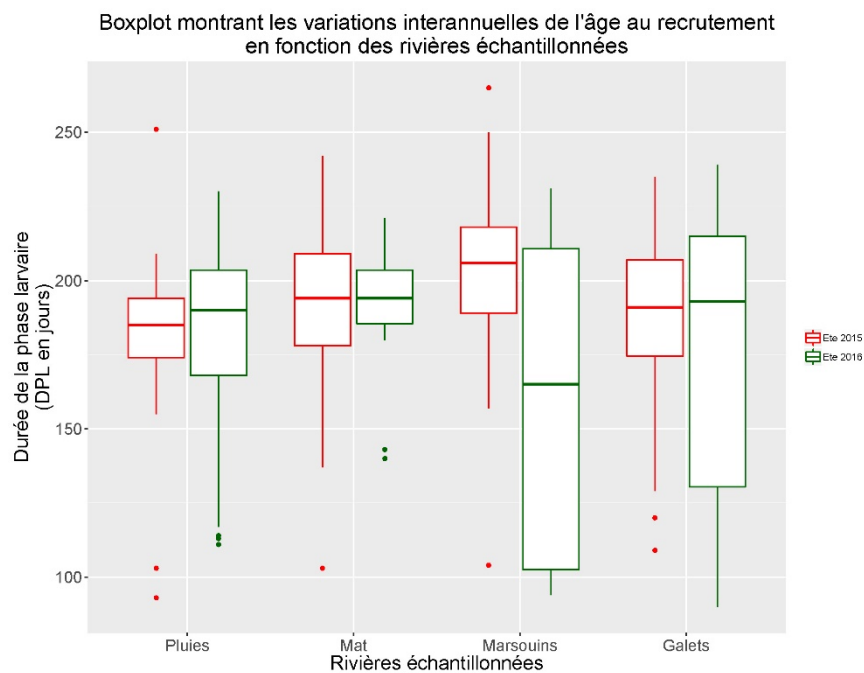
### Otolithométrie

L'otolithométrie, forme de sclérochronologie appliquée aux otolithes (*i.e.* pièce osseuse calcifiées situées dans le labyrinthe des téléostéens, *Fig. 2.b.c*), est utilisée pour estimer l'âge des individus, une strie se déposant chaque jour au cours de la phase larvaire. Après extraction, les otolithes sont inclus en résine époxy puis polis afin de mettre en évidence les stries de croissance (*Fig. 2.d*). Les otolithes sont ensuite photographiés sous différentes longueurs focales avec un microscope Leica MC170 HD. Le comptage de stries est effectué grâce au logiciel Adobe Photoshop CC. Chaque otolithe est analysé 2 fois, par des compteurs distincts, ce qui permet de vérifier s'il existe un biais « compteur », ou au contraire, si les comptages peuvent être jugés fiables.





**Figure 3.a. :** Comparaison des DPL moyenne entre l'été 2015 et l'inter-saison (novembre) 2015 pour les rivières des Pluies, la rivière du Mât, la rivière Saint-Etienne et la rivière des Galets.



**Figure 3.b. :** Comparaison des DPL moyennes entre l'été 2015 et l'été 2016 pour les rivières des Pluies, la rivière du Mat, la rivière des Marsouins et la rivière des Galets.

## Statistiques

Tous les tests statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel RStudio (Version 1.1.414) et avec un risque de 1<sup>ère</sup> espèce fixé à 1%. Une première analyse statistique, visant à vérifier si les doubles comptages sont cohérents entre les deux lecteurs d'otolithes est réalisée (test t de Student ou Wilcoxon test en fonction de la validation ou non des conditions d'application du test paramétrique). Pour exploiter tout le jeu de donnée (*Tab. 1*), nous avons décidé d'effectuer deux ANOVA à deux facteurs croisés pour échantillons non équilibrés (fonction « `anova.2way.unbalanced` ») : la première en comparant les saisons Été 2015/Été 2016 (*i.e.* comparaison inter-annuelle) en omettant la rivière Saint-Etienne et la seconde en comparant Été 2015/Inter-saison 2015 (*i.e.* comparaison saisonnière) en omettant la Rivière des Marsouins (*Tab. 1*). Quand les résultats de l'ANOVA mettent en évidence une différence significative, nous avons cherché où se situent les différences en utilisant la fonction « `pairwise.perm.t.test` » (*i.e.* comparaisons multiples par permutations).

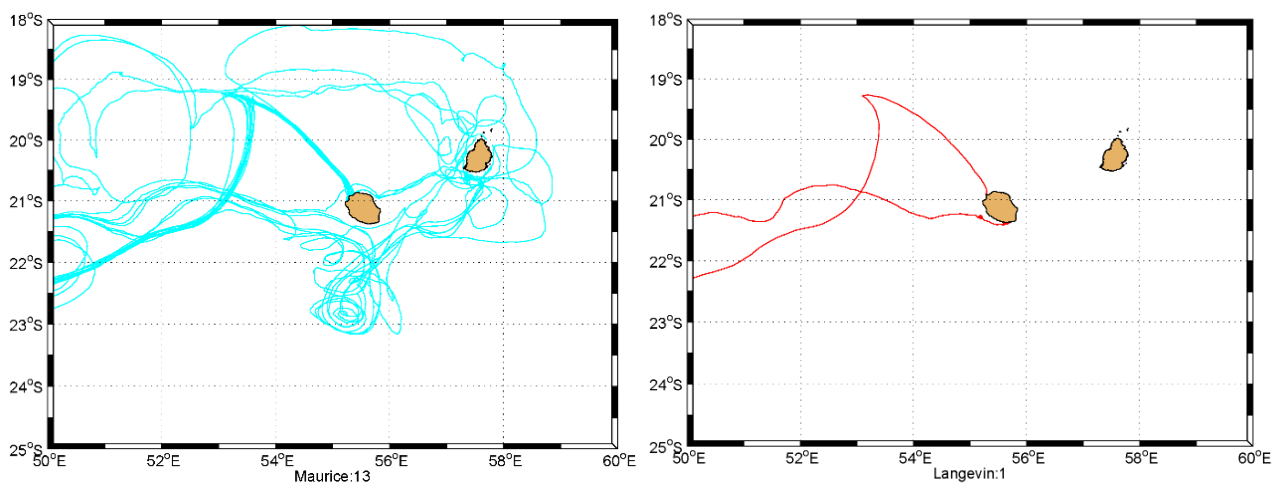
## Modélisation

Le modèle hydrodynamique Lagrangien Ichthyop (résolution de 2 km), se basant lui-même sur les données du modèle Eulérien MARS-3D, a été utilisé afin d'étudier les trajectoires probables et la dispersion larvaire autour de l'archipel des Mascareignes. En utilisant ce modèle en backward (rétrograde) et en utilisant la rivière des Galets comme zone d'émission (*i.e.* zone de recrutement où certains échantillons de post-larves ont été collectés) de 30 000 particules, équivalent à une ponte d'abondance moyenne (*Teichert et al., 2013*), il a été possible de déterminer la provenance potentielle des larves recrutées à la rivière des Galets pour chaque saison étudiée (*i.e.* Été 2015, Été 2016 et Inter-saison 2015). Des zones de captures des particules (*i.e.* zones de pontes possibles) ont été définies à l'embouchure de six cours d'eau (rivières *Fig. 1* + rivière Langevin) et tout autour de l'île Maurice. Pour chaque saison, nous avons effectué 3 simulations différentes, correspondant à la date de pêche  $\pm 3$  jours (correspondant globalement à l'écart-type d'une lunaison), que nous avons paramétrées avec les DPL minimales (*i.e.* âge minimal de recrutement) et les DPL maximales, bornant les durées des simulations. L'unique comportement larvaire simulé dans ce modèle est une migration verticale nycthémérale avec des larves se situant à 10m de profondeur dans la journée et à 100m dans la nuit.

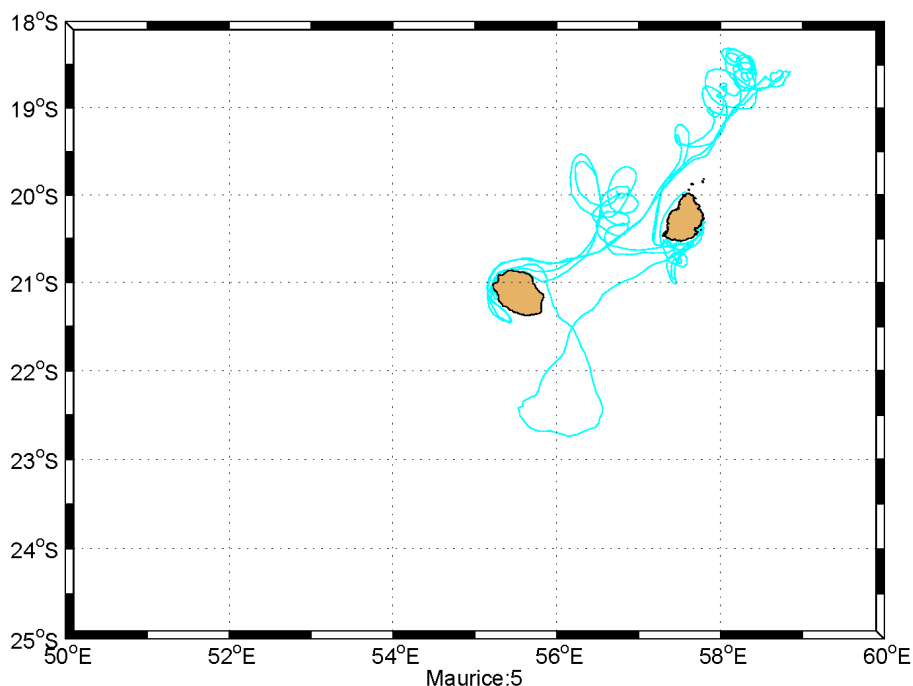
## Résultats

### Comparaison interannuelle

L'ANOVA à 2 facteurs croisés met en évidence une influence du facteur « année » entre l'été 2015 et l'été 2016, là où ni le facteur « rivière », ni l'interaction « rivière » / « année » n'ont d'impact (*Fig. 3.b*). Le test post-hoc, moins puissant, n'est pas capable, quant à lui, de déterminer précisément où se situent les différences mises en évidence par l'ANOVA.



**Figure 4.a.:** Modélisation des trajectoires de 30 000 particules relâchées dans la zone de recrutement de la rivière des Galets le 13/02/2015 et atteignant une zone de ponte (ici l'île Maurice à gauche et la Rivière Langevin à droite). Le nombre à droite du nom de la rivière, indique le nombre de trajectoires différentes (i.e. le nombre de particules qui ont atteint une zone considérée comme favorable compte tenu des paramétrisation du modèle).



**Figure 4.b.:** Modélisation des trajectoires de 30 000 particules relâchées dans la zone de recrutement de la rivière des Galets le 13/11/2015 et atteignant une zone de ponte (ici uniquement l'île Maurice). Le nombre à droite du nom de la rivière, indique le nombre de trajectoires différentes (i.e. le nombre de particules qui ont atteint une zone considérée comme favorable compte tenu des paramétrisation du modèle).



En revanche, on observe des p-value proches du seuil ( $p\text{-value} = 1,10\%$ ) entre Marsouins 2015 et Marsouins 2016, Pluies 2015 et Pluies 2016 (respectivement). De même, la p-value est égale à 0,011 en comparant Marsouins 2016 à Mât 2015 et Mât 2016 (respectivement).

#### Comparaison inter-saisonnière

L'ANOVA met en avant un impact du facteur « saison » et de l'interaction des facteurs « saison » et « rivière ». En revanche, le facteur « rivière » seul n'a pas d'impact pour un seuil  $\alpha = 1\%$ . Le test post-hoc met cette fois-ci en avant une différence dans les DPL moyennes entre les rivières, entre l'été 2015 et novembre 2015 et aucune différence entre les rivières échantillonnées pour une saison donnée (*Fig.3.a.*).

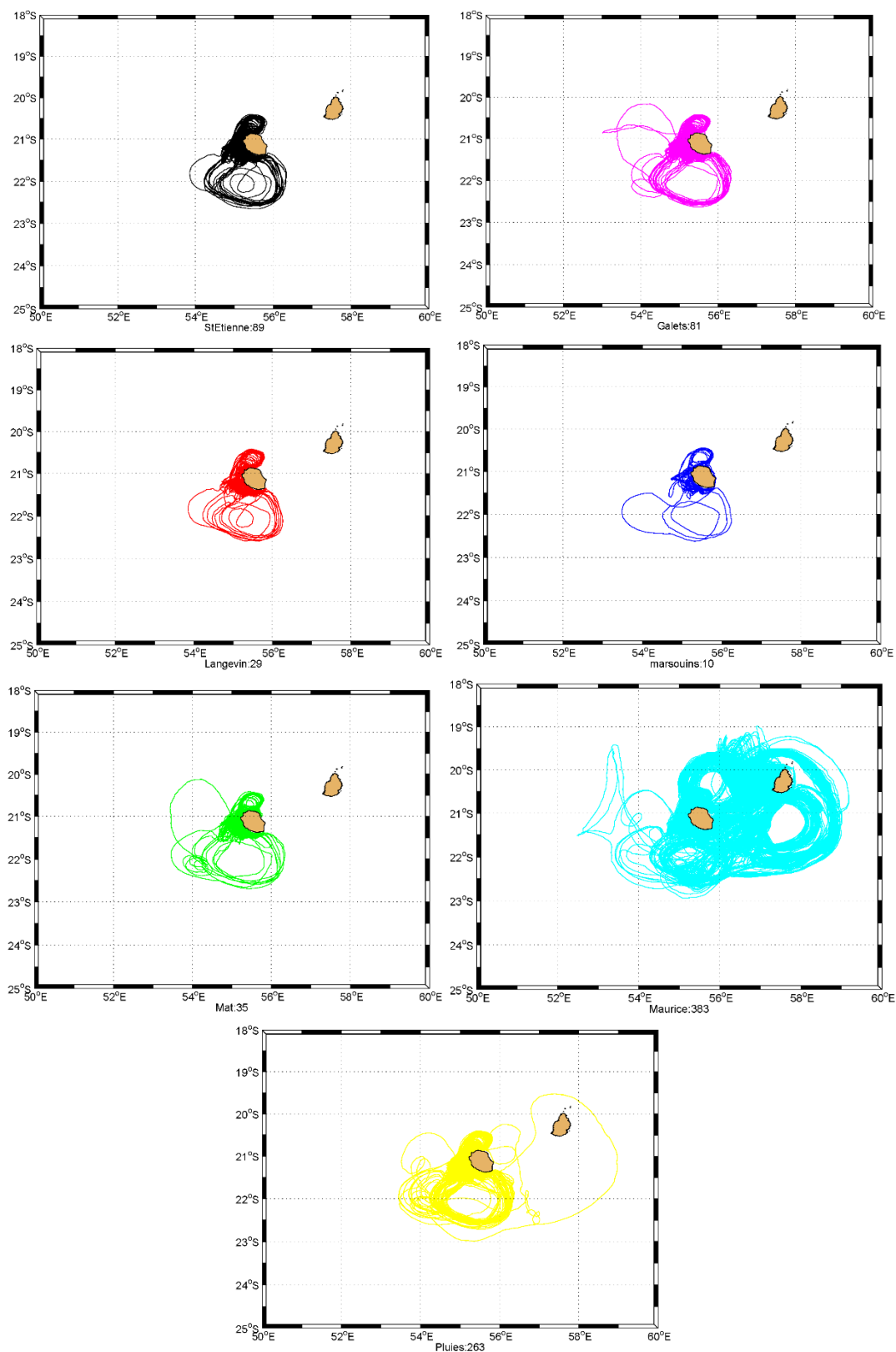
#### Modélisation

Les cartes de trajectoires larvaires probables obtenues après modélisation en backward (*Fig. 4*) nous montrent que pour la saison de référence Eté 2015, l'hydrodynamisme peut expliquer l'apport, dans la rivière des Galets, de larves en provenance de l'île Maurice et de la rivière Langevin. Pour l'inter-saison (Novembre) 2015, le modèle nous indique que seules des larves provenant de l'île Maurice peuvent être apportées par l'hydrodynamisme. En revanche, pour l'été 2016, on observe un apport de larve à la rivière des Galets provenant des 6 rivières étudiées (*i.e.* rivière des Pluies, des Galets, des Marsouins, rivière Langevin, Saint-Etienne et rivière du Mat) ainsi que de l'île Maurice.

### **Discussion**

#### Variabilité spatio-temporelle du recrutement

Les tests statistiques mettent en évidence une variabilité temporelle dans les âges au recrutement des post-larves. Nous avons mis en avant une différence d'âge significative entre les individus recrutés en Eté 2015 et ceux recrutés en Inter-saison 2015, les premiers étant de manière générale plus âgés que les seconds. Etant donné que les tests statistiques n'ont pas montré de variabilité spatiale, nous avons calculé la DPL moyenne des post-larves recrutant dans les rivières considérées pour chaque analyse, et ce, pour chaque saison. Elle est de 192 jours pour l'été 2015, 177 jours pour l'été 2016 et de 165 jours pour le recrutement de novembre 2015. Ces DPL moyennes permettent de rétro-calculer les mois de ponte pour chaque cohorte. On constate que les individus recrutés pendant les étés 2015 et 2016 aux alentours du mois de février, ont été pondus en août (*i.e.* hiver austral) et ceux recrutés durant l'inter-saison 2015 (transition hiver-été) proviennent d'une ponte de l'inter-saison précédente (transition été-hiver). Les individus pondus en hiver ont probablement eu une croissance plus lente due à une évolution dans des eaux plus froides et ont recruté à un âge plus avancé, alors que les individus pondus durant la transition été-hiver ont d'abord crû dans des eaux plus chaudes, leur



**Figure 4.c.:** Modélisation des trajectoires de 30 000 particules relâchées dans la zone de recrutement de la rivière des Galets le 03/02/2016 et atteignant une zone de ponte. Le chiffre indique le nombre de trajectoire différentes). Le nombre à droite du nom de la rivière, indique le nombre de trajectoires différentes (i.e. le nombre de particules qui ont atteint une zone considérée comme favorable compte tenu des paramétrisation du modèle).

permettant une croissance plus rapide. Un autre argument apporté par le modèle peut aussi étayer cette hypothèse : l'hydrodynamisme de l'inter-saison 2015 est principalement caractérisé par un courant de Nord-Est fort, peu turbulent (*i.e.* peu diffusif) emportant potentiellement les larves de manière très directe, alors que l'hydrodynamisme observé jusqu'aux étés 2015 et 2016 semble plus chaotique avec la présence de tourbillons retenant plus longtemps les larves autour de La Réunion.

### Applications et limites du modèle

Le modèle permet de comparer les variabilités de dispersion larvaire entre l'été 2015 et l'été 2016 d'une part, puis entre l'été 2015 et l'inter-saison 2015 (*i.e.* passage de l'hiver à l'été austral) d'autre part. Les tests post-hoc, comparant les DPL moyennes entre les différentes rivières, à l'échelle interannuelle, ne sont pas capable de mettre en avant de différences significatives (contrairement à l'ANOVA) mais le modèle hydrodynamique nous montre bien une différence, entre ces périodes, dans les régimes hydrodynamiques. L'abondance des particules arrivant en backward sur l'île Maurice (*i.e.* provenant potentiellement de cette île dans le sens réel du flux migratoire) peut s'expliquer par une zone de « capture » des particules très large (*i.e.* tout autour de l'île) paramétrisée dans le modèle, alors que les surfaces de capture pour chaque rivière réunionnaise sont plus limitées. On peut alors avancer plusieurs hypothèses pour expliquer que le modèle hydrodynamique ne décrive pas l'apport larvaire observé pour toutes les dates : la dispersion larvaire est aussi liée à un comportement larvaire non ou mal pris en compte dans notre modèle et/ou l'emprise géographique du modèle n'est pas assez large. La modélisation doit être ici comprise comme une approche qualitative (*i.e.* n'indique que la provenance des larves) et ne modélise les trajectoires possibles que de 30000 particules. Comme nous n'avons pas d'information fiable sur les quantités de post-larves qui recrutent dans les embouchures des rivières réunionnaises (le sujet des quantités prélevées est tabou auprès des pêcheurs en rivière), cette approche qualitative est suffisante pour cette étude. Ce modèle est à ce jour le seul ayant une telle résolution et se rapprochant le plus de la réalité hydrodynamique chaotique de la région. Ceci constitue donc un outil de travail préliminaire dont l'acuité pourrait être augmentée en modélisant un nombre important d'émission de particules à des dates différentes. On pourrait alors effectuer des études de probabilités sur les trajectoires et les flux simulés. D'autres part, l'utilisation de modèles assimilés (*i.e.* corrigés par des données satellites) pourrait améliorer la précision de la simulation de l'hydrodynamisme là où le modèle Ichthyop est un modèle libre. L'importance de mener une étude de terrain quantitative semble aussi nécessaire afin de déterminer les abondances relatives des larves provenant de chaque cours d'eau mais aussi pour déterminer l'abondance des post-larves aux différentes embouchures, notamment grâce à la Bichicam (caméra immergée) proposée par l'IRD. Des données quantitatives des recrues dans les différentes rivières pourraient être corrélées aux flux larvaires quantifiés par le modèle.

## **Bibliographie**

- 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. <https://doi.org/10.1051/hydro:1992105>
- Ellien, C., Valade, P., Bosmans, J., Taillebois, L., Teichert, N., Keith, P., 2011. Influence of salinity on larval development of *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) (Gobioidei) 11.
- Ellien, C., Werner, U., Keith, P., 2016. Morphological changes during the transition from freshwater to sea water in an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas 1770) (Teleostei). Ecology of Freshwater Fish 25, 48–59. <https://doi.org/10.1111/eff.12190>
- Hoareau, T., Lecomte-Finiger, R., Grondin, H., Conand, C., Berrebi, P., 2007. Oceanic larval life of La Réunion (bichiques), amphidromous gobiid post-larvae. Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER 333, 303–308. <https://doi.org/10.3354/meps333303>
- Lazure, P., Dumas, F., 2008. An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). Advances in Water Resources 31, 233–250. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2007.06.010>
- 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 (Gobioidei: Sicydiinae) from Vanuatu and New Caledonia. Ecology of Freshwater Fish 19, 26–38. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2009.00386.x>
- Morales, R.A., Barton, E.D., Heywood, K.J., 1996. Variability of water masses in the western Indian Ocean. Journal of Geophysical Research: Oceans 101, 14027–14038. <https://doi.org/10.1029/96JC01092>
- Pous, S., Lazure, P., André, G., Dumas, F., Halo, I., Penven, P., 2014. Circulation around La Réunion and Mauritius islands in the south-western Indian Ocean: A modeling perspective. Journal of Geophysical Research: Oceans 119, 1957–1976. <https://doi.org/10.1002/2013JC009704>
- Spencer Tom, Laughton Anthony S., Flemming Nic C., de Ruijter Wilhelmus P. M., Ridderinkhof Herman, Schouten Mathijs W., 2005. Variability of the southwest Indian Ocean. Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences 363, 63–76. <https://doi.org/10.1098/rsta.2004.1478>
- Stramma, L., Lutjeharms, J.R.E., 1997. The flow field of the subtropical gyre of the South Indian Ocean. Journal of Geophysical Research: Oceans 102, 5513–5530. <https://doi.org/10.1029/96JC03455>
- 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: Gobioidei) at the time of river recruitment. General and Comparative Endocrinology 173, 281–288. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2011.06.008>
- Teichert, N., Keith, P., Valade, P., Richardson, M., Metzger, M., Gaudin, P., 2018. Breeding pattern and nest guarding in *Sicyopterus lagocephalus*, a widespread amphidromous Gobiidae. Journal of Ethology 31. <https://doi.org/10.1007/s10164-013-0372-2>