

Étude de la dynamique de population de la Moule perlière sur la Vienne par des modèles d'abondance à mélange N-mixture

Par **Cyril LABORDE**¹ (cyril0laborde@gmail.com)
David NAUDON² (dnloutre@orange.fr)
Cloé MARCILLAUD² (cloclo.marcillaud@orange.fr)
Aurélien BESNARD³ (aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr)

¹ Oxalis SCOP - SA. Marcouyeux - 19300 LE JARDIN

² Limousin Nature Environnement - Centre Nature la Loutre - 87430 VERNEUIL-SUR-VIENNE

³ CEFE - UMR 5175 - CNRS - Université de Montpellier - EPHE, laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés - 1919 route de Mende - 34293 MONTPELLIER Cedex 5

Introduction

Le Limousin est le contrefort Ouest du Massif Central. Ce massif granitique est caractérisé par la présence d'un réseau hydrographique très dense. Ce territoire favorable à la Moule perlière (*Margaritifera margaritifera*), présente au moins 46 rivières occupées par l'espèce, mais la répartition de l'espèce en Limousin reste largement méconnue puisque moins de 1 % du linéaire favorable à l'espèce a été prospecté d'après les modélisations réalisées par l'ONEMA en 2009 (PRA, 2017).

Chez la Moule perlière, les sexes sont séparés et il n'y a pas de dimorphisme sexuel. Le sperme, libéré par le mâle au début de l'été (GROH, 2000 ; in VRIGNAUD, 2005) et en suspension dans l'eau, est filtré par les cténidies des femelles où la fécondation a lieu. Ainsi, la répartition des individus dans le cours d'eau influe fortement les taux de fécondité. Une femelle produit entre deux cent mille et plusieurs millions de gamètes par an, appelés glochidies, elles ne peuvent survivre que quelques heures avant de



Moule perlière
© Cyril LABORDE



Figure 1.

Cliché d'un juvénile de Moule perlière de 1.8 cm observé sur Nedde (87).

© Cyril LABORDE (2011)

parasiter un poisson-hôte. Le taux de mortalité des larves entre leur libération dans le milieu et l'infestation du poisson-hôte est de 99,99 % (YOUNG & WILLIAMS, 1984). Les poissons-hôtes des larves de Moules perlières sont des salmonidés : le Saumon Atlantique (*Salmo Salar*), absent sur la Vienne amont, et la Truite fario (*Salmo trutta fario*). Cette phase « parasitaire » peut être courte (20 à 60 jours avec libération des glochidies en fin d'été), ou longue (sept à neuf mois avec libération des larves au printemps et début de l'été après une période de repos hivernal (COCHET, 2004). Selon Cochet, il faut au moins des densités de 2000 à 3000 truites à l'hectare pour assurer une bonne reproduction. Les glochidies se libèrent des branchies du poisson-hôte et se fixent jusqu'à 50 cm de profondeur dans le substrat (COCHET, 2004) dans lequel elles vont vivre de deux à cinq ans. Les juvéniles doivent trouver dans le sous-écoulement (hyporhéique) la même qualité d'eau que

celle de la rivière au moins dans les 10 premiers centimètres.

Lorsque les moules juvéniles sortent du substrat, elles mesurent alors de 1,5 à 2 cm et leur périostacum est de couleur brune claire, puis devient plus sombre avec l'âge et en fonction de la trophie du milieu.

Une étude menée en 2011 (LABORDE, 2011) avait mis en évidence un secteur de 15 km linéaires (entre Nedde (87) et Tarnac (19)) où nous avons recensé 746 individus sur 2440 mètres linéaires. La plus jeune mulette observée mesurait 1,8 cm (Figure 1), la proportion de juvéniles (< à 6 cm) était de 43 %, et la reproduction avérée (présence régulière de glochidies sur les Truites fario). Cette population apparaît comme un « hotspot » du bassin de la Vienne en relativement bon état de conservation en termes de démographie (Figure 2), mais aussi en termes d'habitats (Figure 3), selon les critères d'évaluations proposés dans le PNA Moule perlière (Biotope, 2011).



Figure 2.

La Vienne présente une multitude d'habitats favorables à l'espèce.

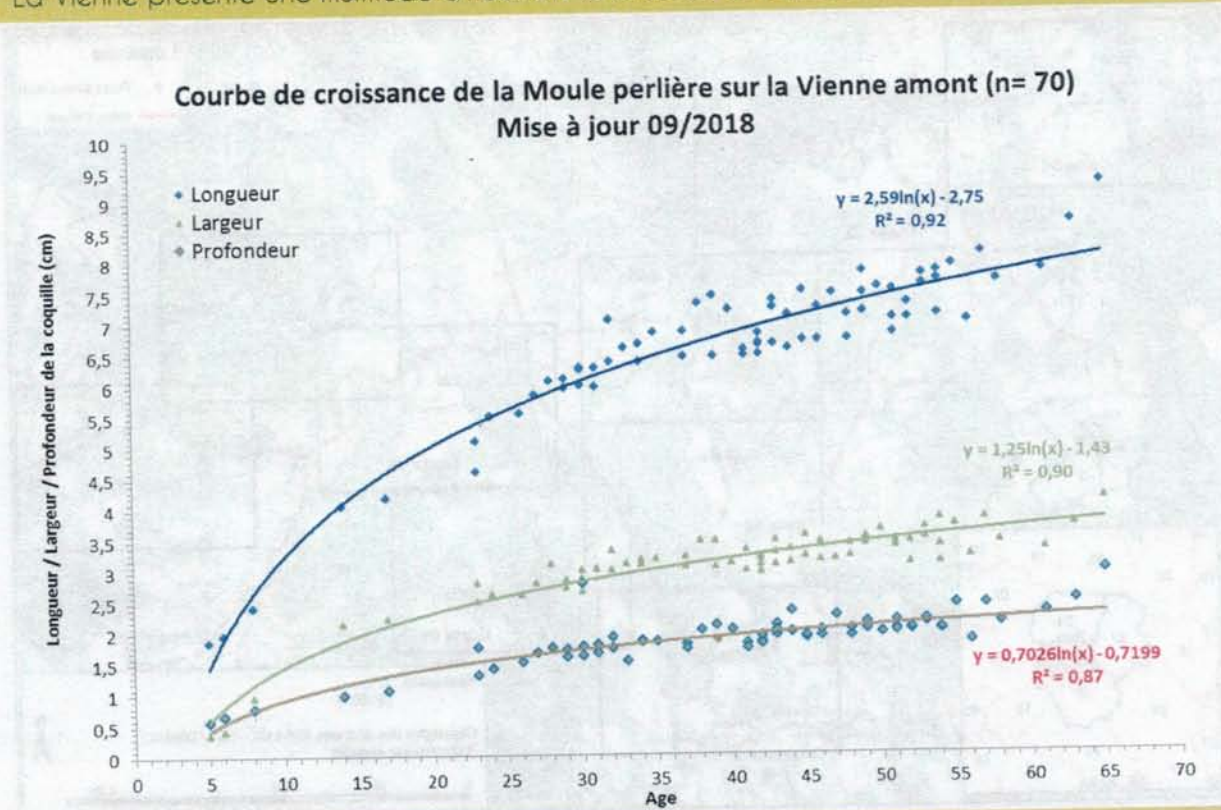
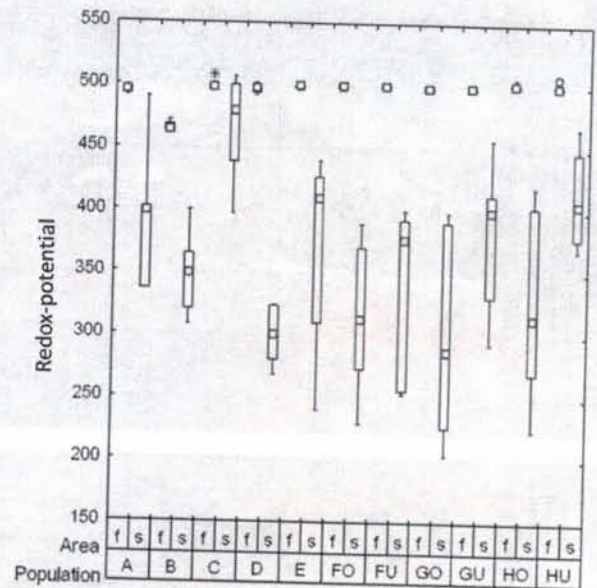


Figure 3.

Courbe de croissance de la Moule perlière sur la haute vallée de la Vienne.

En 2013, une étude génétique a été menée (KUEHN & GEIST, 2014). D'après Kuehn et Geist, la population de la Vienne présente « une très grande variabilité génétique et une faible influence de la dérive génétique [...]. La qualité du substrat [...] correspond à la qualité observée dans les populations fonctionnelles, [...] cette population mérite une haute priorité de conservation » (Figure 4).

Afin de suivre la dynamique de population à moyen terme en prenant en compte la détectabilité, et de mieux comprendre la répartition de l'espèce sur ce hotspot, un suivi par comptages répétés a été engagé en 2014 (Figure 5) sur un échantillonnage aléatoire systématique de tronçons de rivières entre Nedde (87) et Tarnac (19). Nous avons également recherché les variables influençant cette détectabilité. Ce suivi a vocation à être répété tous les cinq ans (en 2019), à défaut en 2024 (10 ans).



Légendes :
 □ Median
 □ 25%-75%
 I Non-Outlier Range
 ○ Outliers
 * Extremes
 f free water
 s sediment -5cm

Figure 4. « Boxplot » du potentiel redox dans l'eau libre et à 5 cm de profondeur dans le substrat des populations de *Margaritifera margaritifera* de la région Limousin (France). Le site « C » est la Vienne à Nedde (87) (KUEHN & GEIST, 2014).

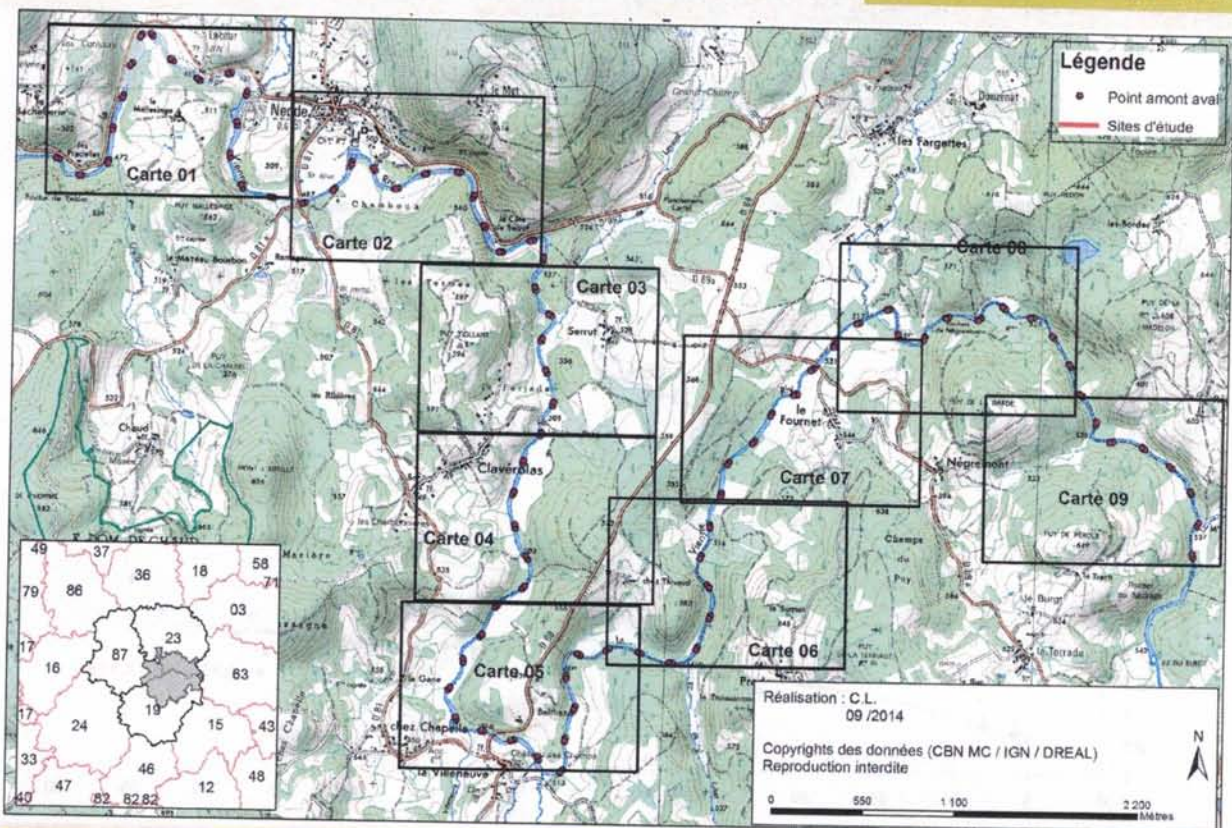


Figure 5. Zone d'étude et échantillonnage aléatoire systématique.

Notre principale hypothèse de travail est : les inventaires traditionnels au bathyscope engendrent une sous-estimation des populations en présence, notamment du fait qu'ils ne permettent pas de tenir compte de la détectabilité de l'espèce. Ces travaux ont été réalisés sous couvert d'une autorisation préfectorale.

Matériel et méthode

a. Le protocole mis en œuvre

51 sites d'étude ont été sélectionnés par un tirage aléatoire systématique (par souci de simplicité) en prenant un tronçon de 20 mètres linéaires (par 20 m de large) tous les 200 m sur un linéaire de 15 km (la zone d'étude). Une prospection du fond de la rivière est réalisée au bathyscope sur chaque site en 30 minutes et à trois

reprises, en juin, juillet puis août 2014 (Figure 6).

Il s'agit de faire quatre allers-retours dans la rivière en couvrant toute la surface et de noter l'abondance observée (mortes et vivantes). Chaque tronçon est localisé au GPS et marqué à la peinture.

L'hydro-morphologie du cours d'eau et de ses abords est également relevée selon une fiche terrain pré-établie (cf. Annexe 1, p. 138) avec diverses variables (largeur moyenne du tronçon, profondeur moyenne, faciès, végétation rivulaire, ombrage, hauteur moyenne des berges, pente des berges, nature des berges, stabilité des berges, substrat dominant 1, substrat dominant 2, recouvrement végétation aquatique, colmatage (d'après ARCHAMBAUD et al., 2005), recouvrement atterrissement, occupation des parcelles riveraines RD et RG, zone du lit piétinée par le bétail).

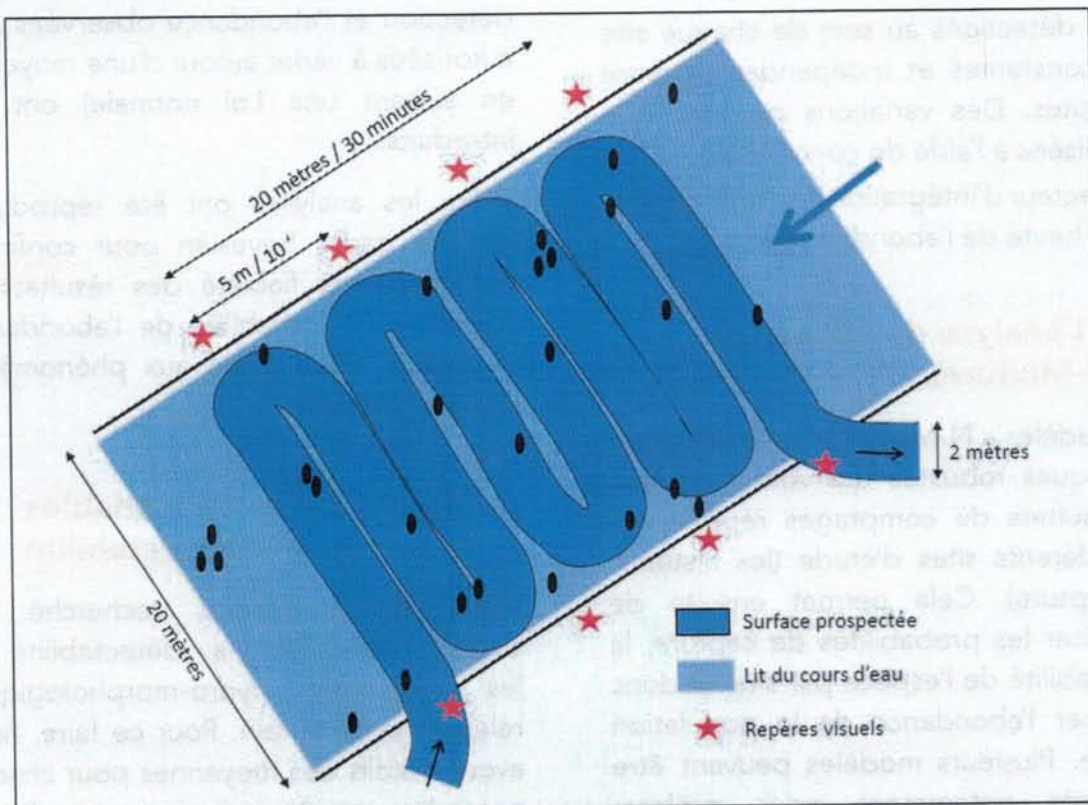


Figure 6. Protocole de prospection par site d'étude de 400 m².

b. Les modèles d'abondance à mélange (ROYLE, 2004)

Les modèles d'abondance à mélange ou N-Mixture (ROYLE, 2004) reposent sur un échantillonnage aléatoire et un comptage répété sur plusieurs sites. Ce modèle implique que les abondances locales suivent une loi de Poisson et que la répartition et le comptage des individus sont indépendants du temps. Il permet d'obtenir une estimation de l'abondance moyenne par site, du taux d'occupation des sites et la probabilité de détection des individus. La méthode permet d'observer l'évolution démographique de cette population à chaque répétition du suivi (mortalité, natalité, colonisation, extinction...).

Les hypothèses d'utilisation de cette méthode sont :

- la population est fermée au cours de chaque suivi (2014, 2019, 2024...);
- les détections au sein de chaque site sont constantes et indépendantes entre les visites. Des variations peuvent être modélisées à l'aide de co-variables ;
- le facteur d'intégration K doit être défini (limite haute de l'abondance par site).

c. L'analyse des données (N-Mixture)

Les modèles « N-Mixture » sont des outils statistiques robustes qui vont comparer les résultats de comptages répétés sur les différents sites d'étude (les histoires de capture). Cela permet ensuite de modéliser les probabilités de capture, la détectabilité de l'espèce par site, et donc d'estimer l'abondance de la population globale. Plusieurs modèles peuvent être comparés notamment pour explorer l'impact de co-variables (notamment les paramètres hydromorphologiques, l'effet observateur...) sur la probabilité de

détection des individus ou sur l'abondance locale.

Le « critère d'information d'Akaike » est utilisé pour comparer les modèles. Ce critère (AIC) permet de retenir le modèle qui décrit le mieux les données avec le moins de paramètres possibles. Il est fourni avec les estimations dans le logiciel PRESENCE © (HINES, 2006). Nous avons testé différents modèles proposés par le logiciel, en fixant plusieurs valeurs de facteur d'intégration (facteur K). Les différents résultats nous ont amené à sélectionner le « Royles biométric - Repeated Count Data », avec un facteur K fixé à 200 qui a été retenu au regard de la fiabilité de la modélisation (AIC).

Nous testons ensuite l'adéquation du modèle avec les données à l'aide d'un « Goodness-of-fit test ». Suite à ces tests, des effets aléatoires sur la détection (effet site) et sur l'abondance (la probabilité de détection et l'abondance observées sont autorisées à varier autour d'une moyenne, en suivant une Loi normale) ont été introduits.

Enfin, les analyses ont été reproduites dans le cadre Bayésien pour confirmer ou infirmer la fiabilité des résultats au regard de la variabilité de l'abondance, imputable entre autre aux phénomènes d'enfouissements.

d. Recherche des variables influençant la détectabilité

Nous avons ensuite recherché les corrélations entre la détectabilité et les paramètres hydro-morphologiques relevés sur le terrain. Pour ce faire, nous avons établis des moyennes pour chaque paramètre, en prenant en compte l'écart type et des intervalles de confiance fixés à 95 %.

Résultats

a. Résultats bruts du modèle N-Mixture (ROYLE, 2004)

Le suivi a permis de réaliser trois passages sur 51 tronçons. Les résultats bruts sont présentés dans le **Tableau 1**.

L'analyse a été réalisée à trois niveaux : vivants, coquilles et les deux. La probabilité pour une coquille vide de « sortir » ou « entrer » dans la population d'étude (lors d'une crue, par exemple, alors que les adultes vivent globalement fixés et ne se déplacent au mieux que de quelques mètres), conduisent à un non-respect de l'hypothèse de population close entre les passages. La forte variabilité des observations de coquilles au cours des trois passages rend caduque toute analyse de ces données. Nous n'avons donc pas poursuivi l'analyse et l'interprétation des résultats sur ces coquilles.

Le modèle choisi a été testé avec l'ensemble des co-variables enregistrées dans le cadre de cette étude, et seul le « code tronçon » semble affecter sensiblement le modèle (effet site) ce qui est cohérent avec le mode de vie agrégé de l'espèce.

Suite aux « Goodness-of-fit test » sur le jeu de données, nous avons ajouté des effets

aléatoires en « bayésien » (**Tableau 2**), afin de mieux prendre en compte les phénomènes d'enfouissement au cours du suivi.

Pour les seuls individus vivants, l'estimation et les résultats de l'estimation sont présentés dans la **Figure 7**. À partir d'une abondance observée sur les 51 sites de 321 individus vivants et d'un taux d'occupation des sites de 80,39 %, le modèle prédit une abondance estimée de 2974 individus (455 – 14040, avec un intervalle de confiance fixé à 95 %) et un taux d'occupation des sites de 99,99 %.

b. Occupation des sites et détectabilité

Lors de chaque passage, nous avons eu 32, 37 puis 27 sites où l'espèce a été détectée, soit 62,75 %, 72,55 % puis 52,94 % des sites. Le cumul des passages permet d'affirmer qu'au moins 80% des sites sont occupés. En un passage sur un site, on détecte donc l'espèce 5 à 7 fois sur 10. Le modèle « N-Mixture » retenu nous indique lui que 99,99 % des sites seraient occupés mais avec des abondances variables. Lorsque l'on n'observe aucune moule sur un site à trois reprises, il y aurait en fait probablement 3 à 4 individus.

AIC = 1291.6		
Taux d'occupation apparent : 0.8039		
Abondance totale apparente : 321 (vivants)		
Taux d'occupation estimée (psi) : 0.9999		
Occupancy estimate (psi)	std.err	95% confidence interval
psi (site) : 0.9999	0.0000	0.9999 - 0.9999
Abondance totale estimée (N) : 2974 individus (vivants)		
Tot. Abund. estimate	95% confidence interval	
N (site) : 2974	455 – 14040	

Figure 7.

Résultats de l'analyse par modèle d'abondance en mélange obtenu pour les individus vivants sous © Presence.

Tableau 1.

Résultats bruts des 3 passages sur les 51 sites d'étude (LNE & PNR ML, 2014).

Sites, observations et estimations					Hydrologie						Berges et ripisylves						Parcelles riveraines	
Code tronçon	Abondance observée	Taux détectabilité	Méan (abondance estimée)	Méan (densité estimée ou n°)	Profondeur moyenne (en cm)	Ombre	Fociles dominants	Recouvrement de la végétation aquatique	Catégorie	Classe colorimétrique (AQUICHAL et al. 2005)	Stabilité des berges	Couple de substrats dominants (1 et 2)	Qualification du couple de substrats	Coefficient d'abondance dominance de la strate arboree rivulaire	Coefficient d'abondance dominance de la strate herbacée rivulaire	Coefficient d'abondance dominance de la strate herbacée rivulaire	Occupation des sols sur les parcelles riveraines	Qualification de l'occupation des sols sur les parcelles riveraines
180	3	0,10	28,61	0,07	40	Moyen	Radier	Faible	Faible	1	Moyenne	Pierre Sable	Moyen	3	1	3	Cultures Cultures	Mauvais
400	5	0,15	33,18	0,08	60	Moyen	Plat courant	Faible	Faible	2	Moyenne	Sable Caillou	Moyen	3	2	4	Cultures Forêt feuillue	Mauvais
420	2	0,17	11,81	0,03	60	Faible	Plat courant	Faible	Moyen	3	Moyenne	Sable Pierre	Moyen	4	2	4	Cultures Prairie	Mauvais
640	1	0,13	7,56	0,02	80	Moyen	Plat lentique	Nul	Faible	1	Moyenne	Gravier Caillou	Bon	1	1	2	Forêt feuillue Cultures	Mauvais
270	3	0,15	20,13	0,05	30	Moyen	Radier	Faible	Faible	2	Forte	Gravier Pierre	Bon	4	0,1	2	Forêt feuillue Forêt feuillue	Bon
530	2	0,13	15,64	0,04	40	Faible	Plat courant	Faible	Faible	1	Moyenne	Gravier Pierre	Bon	4	3	2	Forêt feuillue Forêt feuillue	Bon
540	3	0,10	29,02	0,07	60	Moyen	Plat courant	Moyen	Nul	1	Moyenne	Gravier Pierre	Bon	3	3	2	Forêt feuillue Forêt feuillue	Bon
10	0	0,00	3,49	0,01	100	Fort	Rapide	nul	Fort	4	Forte	Pierre Pierre	Mauvais	4	2	3	Forêt feuillue Forêt feuillue	Bon
20	1	0,13	7,66	0,02	80	Fort	Rapide	nul	Moyen	2	Forte	Pierre Pierre	Mauvais	3	2	3	Forêt feuillue Forêt feuillue	Bon
30	1	0,13	7,53	0,02	80	Faible	Rapide	nul	Nul	1	Faible	Pierre Pierre	Mauvais	3	2	3	Forêt feuillue Forêt feuillue	Bon
550	4	0,19	20,70	0,05	50	Moyen	Plat courant	Moyen	Nul	1	Moyenne	Sable Caillou	Moyen	4	4	3	Forêt feuillue Forêt feuillue	Bon
280	18	0,09	203,30	0,51	50	Moyen	Plat courant	Moyen	Faible	1	Moyenne	Sable Pierre	Moyen	4	2	3	Forêt feuillue Forêt feuillue	Bon
290	64	0,09	728,10	1,82	60	Moyen	Plat courant	Faible	Moyen	3	Moyenne	Sable Pierre	Moyen	3	3	3	Forêt feuillue Forêt feuillue	Bon
380	2	0,17	11,77	0,03	60	Moyen	Plat courant	Fort	Fort	4	Moyenne	Sable Pierre	Moyen	4	3	4	Forêt feuillue Forêt feuillue	Bon
70	3	0,11	28,36	0,07	80	Moyen	Plat courant	faible	Faible	2	Moyenne	Bloc Pierre	Mauvais	4	2	4	Forêt feuillue Prairie	Moyen
80	0	0,00	3,49	0,01	60	Moyen	Plat courant	faible	Moyen	4	Forte	Bloc Sable	Moyen	4	0	3	Forêt feuillue Prairie	Moyen
60	1	0,14	7,41	0,02	30	Faible	Plat courant	moyen	Faible	2	Moyenne	Caillou Sable	Moyen	5	2	4	Forêt feuillue Prairie	Moyen
230	0	0,00	3,42	0,01	30	Faible	Radier	Faible	Moyen	3	Forte	Pierre Gravier	Bon	5	3	4	Forêt feuillue Prairie	Moyen
40	2	0,13	15,54	0,04	60	Moyen	Plat courant	faible	Nul	1	Forte	Pierre Sable	Moyen	5	1	5	Forêt feuillue Prairie	Moyen
50	2	0,07	28,95	0,07	60	Moyen	Rapide	faible	Nul	1	Moyenne	Pierre Sable	Moyen	5	0,1	4	Forêt feuillue Prairie	Moyen
440	1	0,13	7,43	0,02	80	Fort	Radier	Faible	Nul	1	Moyenne	Sable Bloc	Moyen	3	3	4	Forêt feuillue Prairie	Moyen
360	3	0,15	20,19	0,05	80	Moyen	Plat lentique	Nul	Fort	5	Moyenne	Sable Gravier	Moyen	3	2	3	Forêt feuillue Prairie	Moyen
490	0	0,00	3,49	0,01	100	Fort	Plat lentique	Nul	Fort	5	Moyenne	Sable Gravier	Moyen	2	2	2	Forêt feuillue Prairie	Moyen
90	0	0,00	3,45	0,01	100	Moyen	Plat courant	faible	Moyen	3	Forte	Sable Pierre	Moyen	4	2	2	Forêt feuillue Prairie	Moyen
340	7	0,12	59,19	0,15	80	Nul	Plat lentique	Faible	Fort	4	Moyenne	Sable Pierre	Moyen	4	3	4	Forêt feuillue Prairie	Moyen
350	5	0,11	46,02	0,12	50	Moyen	Plat courant	Moyen	Moyen	3	Forte	Sable Pierre	Moyen	3	2	4	Forêt feuillue Prairie	Moyen
250	2	0,10	19,61	0,05	60	Fort	Radier	Faible	Faible	1	Forte	Bloc Sable	Moyen	4	1	4	Forêt feuillue Zone urbanisee	Moyen
410	6	0,14	42,09	0,11	30	Faible	Plat courant	Moyen	Nul	1	Forte	Caillou Pierre	Mauvais	2	3	4	Forêt résineux Cultures	Mauvais
430	3	0,15	20,05	0,05	30	Faible	Plat courant	Moyen	Nul	1	Forte	Bloc Pierre	Mauvais	1	4	3	Prairie Cultures	Mauvais
650	0	0,00	3,52	0,01	50	Moyen	Radier	Moyen	Nul	1	Moyenne	Caillou Pierre	Mauvais	2	3	1	Prairie Cultures	Mauvais
480	19	0,11	176,37	0,44	30	Fort	Plat lentique	Faible	Fort	5	Forte	Gravier Caillou	Bon	2	3	4	Prairie Cultures	Mauvais
300	5	0,11	46,88	0,12	80	Moyen	Plat lentique	Faible	Moyen	4	Moyenne	Bloc Gravier	Bon	0	2	2	Prairie Forêt feuillue	Moyen
450	0	0,00	3,45	0,01	30	Fort	Plat courant	Faible	Nul	1	Forte	Bloc Pierre	Mauvais	4	1	1	Prairie Forêt feuillue	Moyen
150	14	0,09	156,07	0,39	40	Moyen	Plat courant	Nul	Nul	1	Forte	Bloc Sable	Moyen	3	1	4	Prairie Forêt feuillue	Moyen
370	8	0,11	73,20	0,18	30	Fort	Plat courant	Faible	Faible	1	Moyenne	Sable Caillou	Moyen	3	3	4	Prairie Forêt feuillue	Moyen
510	1	0,07	15,20	0,04	80	Moyen	Plat courant	Moyen	Nul	1	Moyenne	Sable Caillou	Moyen	2	2	3	Prairie Forêt feuillue	Moyen
200	5	0,13	37,63	0,09	60	Moyen	Radier	Nul	Faible	1	Moyenne	Sable Pierre	Moyen	1	3	1	Prairie Forêt feuillue	Moyen
460	18	0,07	245,12	0,61	80	Fort	Radier	Nul	Moyen	4	Moyenne	Sable Pierre	Moyen	4	1	3	Prairie Forêt feuillue	Moyen
160	5	0,15	33,25	0,08	60	Moyen	Plat courant	Nul	Nul	1	Forte	Bloc Pierre	Mauvais	4	2	3	Prairie Prairie	Moyen
470	0	0,00	3,44	0,01	30	Fort	Plat courant	Faible	Nul	1	Forte	Caillou Gravier	Bon	4	1	2	Prairie Prairie	Moyen
190	15	0,16	93,71	0,23	40	Moyen	Radier	Faible	Nul	1	Forte	Caillou Sable	Moyen	3	0	3	Prairie Prairie	Moyen
210	6	0,16	38,31	0,10	60	Moyen	Mouille	Moyen	Faible	1	Forte	Dalle Sable	Moyen	4	2	2	Prairie Prairie	Moyen
660	0	0,00	3,46	0,01	40	Moyen	Radier	Fort	Faible	2	Forte	Gravier Caillou	Bon	4	3	4	Prairie Prairie	Moyen
390	6	0,16	37,53	0,09	40	Moyen	Plat courant	Faible	Nul	1	Forte	Pierre Caillou	Mauvais	2	3	2	Prairie Prairie	Moyen
310	2	0,12	16,00	0,04	80	Moyen	Plat lentique	Nul	Fort	4	Moyenne	Sable Caillou	Moyen	2	1	3	Prairie Prairie	Moyen
320	16	0,12	133,47	0,33	60	Faible	Plat lentique	Faible	Moyen	4	Moyenne	Sable Caillou	Moyen	3	4	3	Prairie Prairie	Moyen
500	2	0,13	15,61	0,04	50	Moyen	Plat courant	Faible	Nul	1	Moyenne	Sable Caillou	Moyen	2	3	2	Prairie Prairie	Moyen
100	8	0,11	72,74	0,18	100	Fort	Plat courant	Nul	Nul	1	Forte	Dalle Sable	Moyen	4	1	2	Zone urbanisee Forêt feuillue	Moyen
120	35	0,12	290,65	0,73	30	Faible	Plat courant	Faible	Nul	1	Forte	Pierre Caillou	Mauvais	2	2	3	Zone urbanisee Forêt feuillue	Moyen
260	5	0,13	37,47	0,09	60	Moyen	Radier	Faible	Faible	2	Forte	Dalle Gravier	Bon	1	2	4	Zone urbanisee Forêts résineux	Mauvais
670	0	0,00	3,49	0,01	100	Faible	Plat lentique	Nul	Moyen	3	Forte	Sable Pierre	Moyen	1	0,1	1	Zone urbanisee Prairie	Mauvais

Tableau 2.

Résultats des estimations suite à la modélisation N-Mixture en Bayésien (LNE & PNR ML, 2014).

Code trançon	Nb ind passage 1 (juin 2014)	Nb ind passage 2 (juil. 2014)	Nb ind passage 3 (août 2014)	Max d'obs au cours des 3 passages	ID site	Taux détectabilité	Mean (abondance estimée)	Mean (Densité estimée au m²)	Standard dev.	25%	25,0%	50,0%	75,0%	97,5%	Rhat
230	0	0	0	0	N[18]	0,00%	3	0,009	7,27	0	0	1	4	22	1,10
470	0	0	0	0	N[40]	0,00%	3	0,009	7,32	0	0	1	4	22	1,08
90	0	0	0	0	N[25]	0,00%	3	0,009	7,37	0	0	1	4	22	1,11
450	0	0	0	0	N[33]	0,00%	3	0,009	7,47	0	0	1	4	22	1,10
660	0	0	0	0	N[43]	0,00%	3	0,009	7,38	0	0	1	4	22	1,09
670	0	0	0	0	N[51]	0,00%	3	0,009	7,61	0	0	1	4	22	1,11
10	0	0	0	0	N[9]	0,00%	3	0,009	7,99	0	0	1	4	22	1,12
80	0	0	0	0	N[16]	0,00%	3	0,009	7,76	0	0	1	4	22	1,12
490	0	0	0	0	N[23]	0,00%	3	0,009	7,91	0	0	1	4	22	1,13
650	0	0	0	0	N[30]	0,00%	4	0,009	8,05	0	0	1	4	22	1,13
60	0	1	0	1	N[17]	13,50%	7	0,019	11,82	1	2	4	8	39	1,01
440	0	0	1	1	N[21]	13,46%	7	0,019	11,79	1	2	4	8	39	1,01
30	1	0	0	1	N[8]	13,27%	8	0,019	12,42	1	2	4	8	39	1,01
640	0	1	0	1	N[4]	13,22%	8	0,019	12,74	1	2	4	8	40	1,01
20	0	0	1	1	N[10]	13,05%	8	0,019	14,33	1	2	4	8	40	1,01
380	0	2	0	2	N[14]	16,99%	12	0,029	16,80	2	3	6	13	56	1,01
420	0	2	0	2	N[3]	16,93%	12	0,030	17,09	2	3	6	13	57	1,01
510	1	1	1	1	N[36]	6,58%	15	0,038	22,67	1	4	8	17	77	1,01
40	1	2	0	2	N[19]	12,87%	16	0,039	22,33	2	4	8	18	75	1,01
500	1	2	0	2	N[46]	12,81%	16	0,039	22,35	2	4	8	18	76	1,01
530	0	2	1	2	N[5]	12,78%	16	0,039	22,73	2	4	8	18	76	1,01
310	2	1	0	2	N[47]	12,50%	16	0,040	25,59	2	4	8	18	77	1,02
250	0	2	2	2	N[27]	10,20%	20	0,049	27,19	2	5	11	22	95	1,01
430	1	3	0	3	N[29]	14,97%	20	0,050	27,28	3	6	11	23	94	1,02
270	1	3	0	3	N[7]	14,90%	20	0,050	27,48	3	6	11	23	95	1,02
360	1	3	0	3	N[22]	14,86%	20	0,050	27,77	3	6	11	23	95	1,02
550	0	4	0	4	N[11]	19,32%	21	0,052	26,52	4	7	12	23	94	1,02
70	3	2	1	3	N[15]	10,58%	28	0,071	38,44	3	8	16	33	136	1,02
180	3	1	2	3	N[1]	10,49%	29	0,072	38,85	3	8	16	33	137	1,01
50	2	2	2	2	N[20]	6,91%	29	0,072	43,69	2	7	15	33	139	1,01
540	1	3	2	3	N[6]	10,34%	29	0,073	43,14	3	8	16	33	139	1,02
400	1	5	1	5	N[2]	15,07%	33	0,083	42,79	5	10	19	38	153	1,02
160	1	1	5	5	N[39]	15,04%	33	0,083	43,59	5	10	19	38	154	1,02
260	3	5	0	5	N[50]	13,34%	37	0,094	49,53	5	11	21	43	174	1,02
390	2	6	0	6	N[44]	15,99%	38	0,094	47,74	6	12	21	43	173	1,02
200	1	2	5	5	N[37]	13,29%	38	0,094	49,76	5	11	21	44	176	1,02
210	1	6	1	6	N[42]	15,66%	38	0,096	53,81	6	12	21	43	174	1,02
410	2	6	1	6	N[28]	14,26%	42	0,105	55,61	6	13	24	49	190	1,02
350	5	1	4	5	N[24]	10,86%	46	0,115	59,34	5	13	26	54	212	1,02
300	4	5	1	5	N[32]	10,67%	47	0,117	63,51	5	13	26	54	220	1,02
340	4	7	2	7	N[26]	11,83%	59	0,148	74,32	8	17	34	70	272	1,02
100	1	7	8	8	N[48]	11,00%	73	0,182	96,74	9	21	41	84	340	1,02
370	4	8	4	8	N[35]	10,93%	73	0,183	90,68	9	21	42	87	340	1,02
190	7	0	15	15	N[41]	16,01%	94	0,234	110,09	16	31	55	110	427	1,02
320	9	16	5	16	N[45]	11,99%	133	0,334	157,43	18	40	78	158	619	1,02
150	12	8	14	14	N[34]	8,97%	156	0,390	199,87	16	44	89	185	727	1,02
480	9	19	12	19	N[31]	10,77%	176	0,441	205,66	22	52	105	215	776	1,02
280	18	16	11	18	N[13]	8,85%	203	0,508	252,37	21	58	118	245	949	1,02
460	18	18	17	18	N[38]	7,34%	245	0,613	329,33	22	67	139	288	1124	1,02
120	15	17	35	35	N[49]	12,04%	291	0,727	340,18	40	88	171	346	1356	1,02
290	53	64	51	64	N[12]	8,79%	728	1,820	865,56	75	207	429	878	3395	1,02
total N							2974	0,146	3366,55	455	950	1792	3575	14040	1,02
alpha.lam							2,5367		0,86	1,195	1,859	2,436	3,112	4,44	1,01
beta							-2,1404		1,00	-4,229	-2,839	-2,1	-1,382	-0,4038	1,02
mean.N							58,3093		66,01	8,922	18,63	35,14	70,1	275,3	1,02
mean.det							15,57%	0,1557	0,12	0,0159	0,06188	0,1231	0,2277	0,4256	1,02
sd.lam							1,5814		0,24	1,165	1,413	1,562	1,729	2,11	1,00
sd.p							0,7146		0,32	0,3262	0,5024	0,6312	0,8342	1,578	1,00
fit							86,5031		20,86	44,6	72,49	87,63	100,9	125,6	1,00
fit.new							80,5761		18,05	44,65	68,52	81,07	92,76	115,5	1,00
deviance							425,2300		36,55	333,1	407,7	432,5	450,2	479	1,00

La probabilité de détection individuelle des moules est comprise entre 0,00 % et 19,32 % selon les sites et les passages. Avec un effort de prospection de trois passages de 30 minutes sur 400 m², nous détectons en moyenne et à chaque passage 15,57 % des individus présents. Concernant les corrélations entre la

détectabilité et les paramètres hydro-morphologiques, la **Figure 8** illustre la baisse de la détectabilité lorsque la profondeur du cours d'eau dépasse 80 cm. Dans une moindre mesure (écarts types partiellement superposés), un ombrage fort semble également faire chuter la détectabilité.

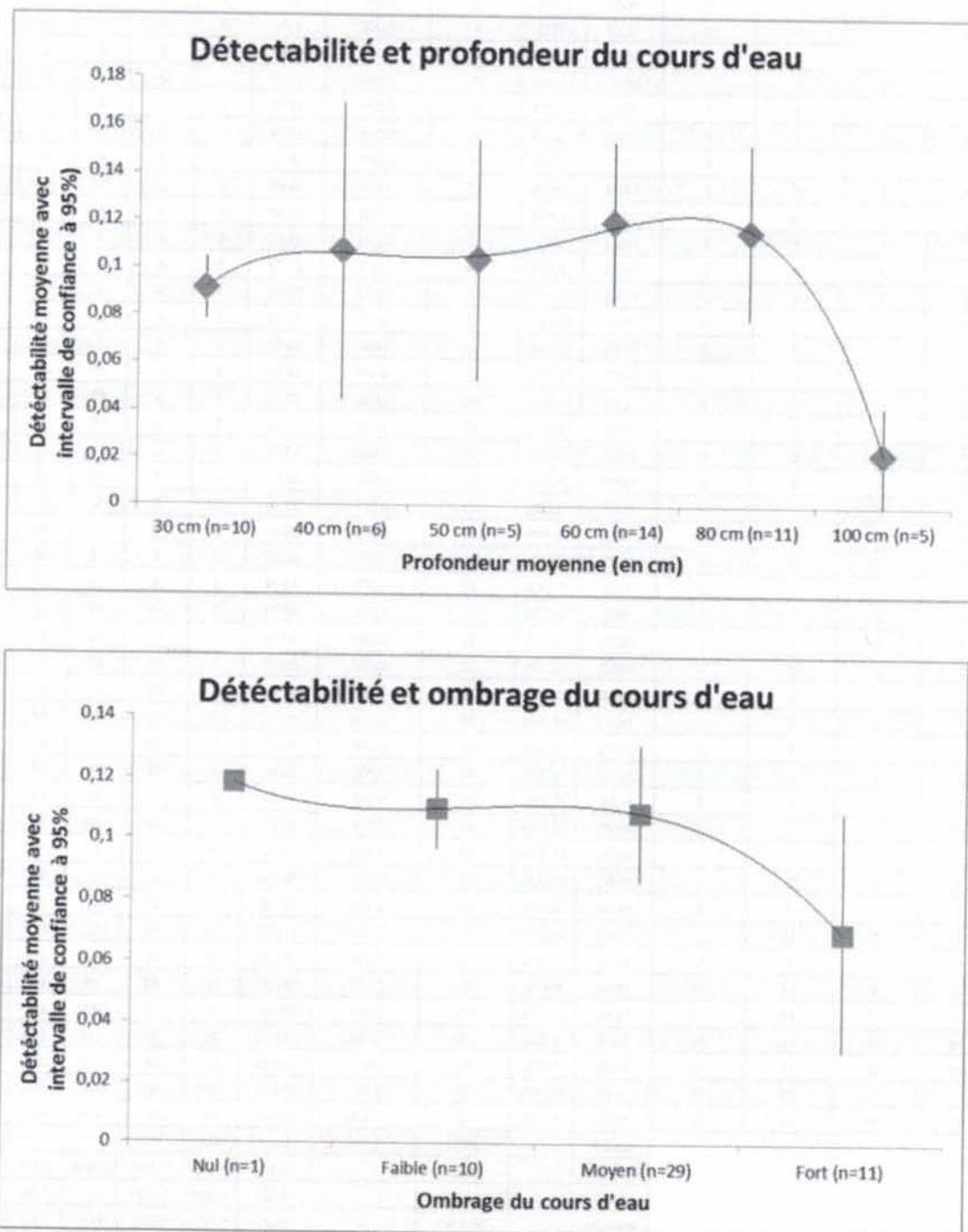


Figure 8. Effet de la profondeur (en haut) et de l'ombrage (en bas) sur la détectabilité.

c. Abondance et densité

Il y a plus de 95 % de chance de trouver entre 177 et 255 individus lors d'un passage sur les tronçons d'étude alors que le cumul des observations permet d'affirmer qu'il y a eu au moins 321 individus distincts observés au cours des trois passages.

Lors de chaque passage, nous avons compté successivement 188, 254 et 205 individus vivants. Le modèle nous indique quant à lui que l'abondance réelle est de l'ordre de 2974 individus vivants (avec un intervalle de confiance à 95 % très large compris entre 455 et 14040) sur ces 51 sites.

Les densités par site sont donc comprises entre 0,9 et 182 individus vivants sur 100 m², avec une moyenne de 14,6. Les 10 sites pour lesquels aucune observation n'a été faite présentent des densités inférieures à 1 individu sur 100 m². La **Figure 9** illustre le fait que la détectabilité est optimale pour des densités ni trop faibles ni trop fortes.

Nous avons recherché les corrélations entre l'abondance moyenne par site et les paramètres hydro-morphologiques relevés. Aucun effet du substrat, du colmatage, ou encore du faciès n'a pu être observé sur l'abondance.

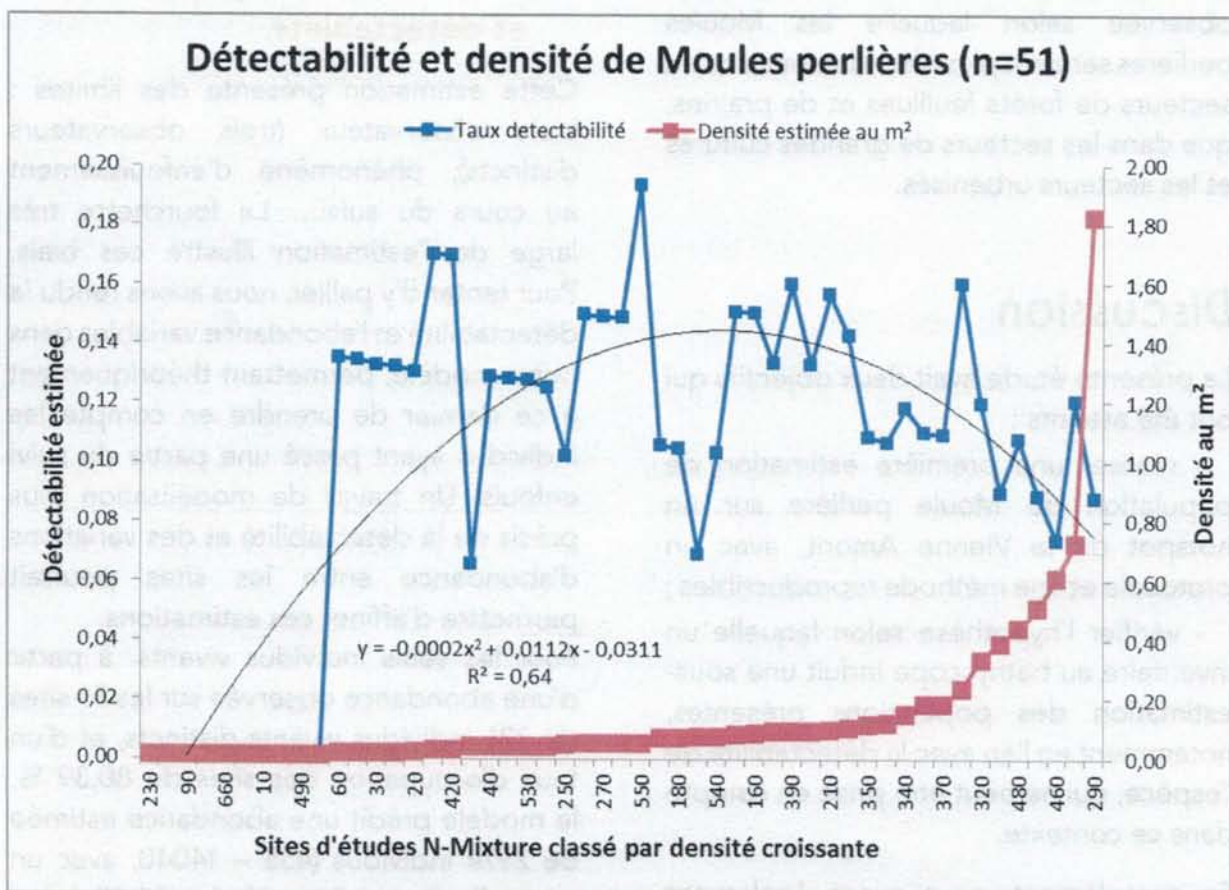


Figure 9. Corrélation entre détectabilité et densité de Moules perlières (n= 51).

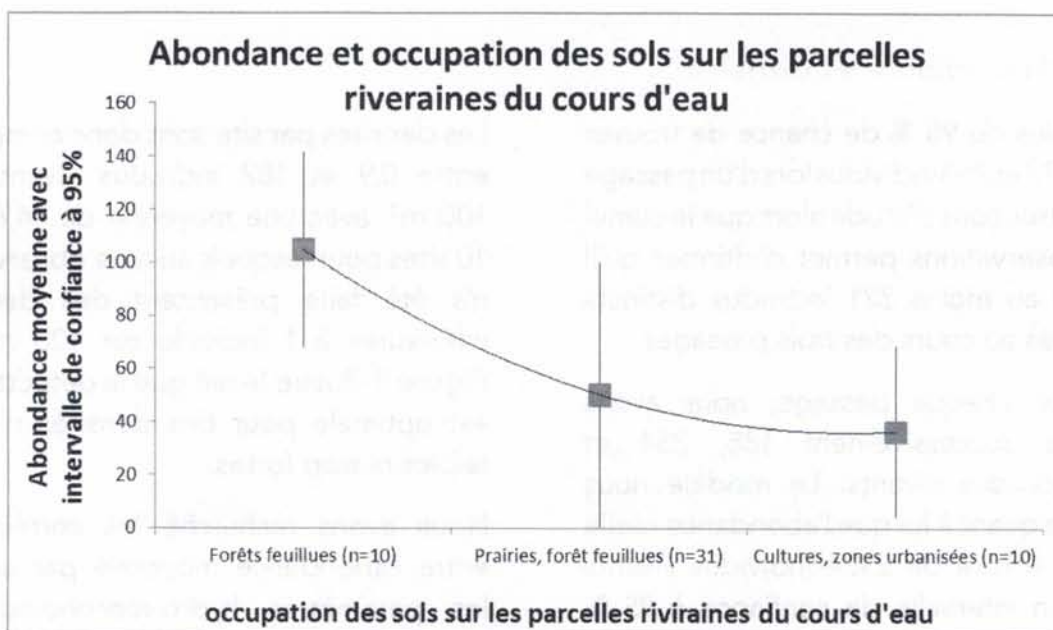


Figure 10.

Effet de l'occupation des sols sur l'abondance de Moules perlières.

La Figure 10 illustre la seule relation observée selon laquelle les Moules perlières seraient plus abondantes dans les secteurs de forêts feuillues et de prairies, que dans les secteurs de grandes cultures et les secteurs urbanisés.

Discussion

La présente étude avait deux objectifs qui ont été atteints :

- réaliser une première estimation de population de Moule perlière sur un hotspot de la Vienne Amont, avec un protocole et une méthode reproductibles ;
- vérifier l'hypothèse selon laquelle un inventaire au bathyscope induit une sous-estimation des populations présentes, notamment en lien avec la détectabilité de l'espèce, qui ne peut être prise en compte dans ce contexte.

En complément, nous avons également exploré des variables influençant la détectabilité et la répartition de l'espèce sur les sites.

a. Estimation de population et détectabilité

Cette estimation présente des limites : biais observateur (trois observateurs distincts), phénomène d'enfouissement au cours du suivi... La fourchette très large de l'estimation illustre ces biais. Pour tenter d'y pallier, nous avons rendu la détectabilité et l'abondance variables dans notre modèle, permettant théoriquement à ce dernier de prendre en compte les individus ayant passé une partie du suivi enfouis. Un travail de modélisation plus précis de la détectabilité et des variations d'abondance entre les sites pourrait permettre d'affiner ces estimations.

Pour les seuls individus vivants, à partir d'une abondance observée sur les 51 sites de 321 individus vivants distincts, et d'un taux d'occupation des sites de 80,39 %, le modèle prédit une abondance estimée de 2974 individus (455 – 14040, avec un intervalle de confiance fixé à 95 %) et un taux d'occupation des sites de 99,99 %.

Avec un effort de prospection de 30 minutes sur 400 m², le modèle nous indique que nous détecterions

en moyenne, lors d'un unique passage au bathyscope, 15,57 % des individus présents (en surface et enfouis). Ce taux de détectabilité très faible, apparaît assez cohérent avec plusieurs études menées uniquement sur les individus visibles (VRIGNAUD & LABORDE, 2017), par la méthode de Capture Marquage Recapture (CMR ; OTIS *et al.*, 1978).

Avec le même effort de prospection que dans la présente étude, nous avons réalisé 10 sessions de CMR avec 9 observateurs expérimentés sur trois cours d'eau du Limousin (Vienne, Méouzette et Dronne), et avons obtenu une détectabilité moyenne de 28 %.

En doublant cet effort de prospection (12 autres sessions de CMR), nous atteignons 36 % de détection. Vrignaud et Laborde (2017) obtiennent côté Auvergnat des taux de détection entre 0,24 (*Unio mancus*) et 0,34 (*Unio crassus*) sur les cours d'eau de l'Allier, avec un effort de prospection fluctuant.

En comparant ces études, les résultats de la présente étude apparaissent cohérents, du fait notamment que le modèle intègre les individus qui se seraient enfouis d'un passage à l'autre, entre juin et août 2014. La proportion d'individus enfouis au moins une fois au cours des trois passages avoisinerait alors les 50 %.

b. Problématique de l'enfouissement

Dans le cadre de cette étude, les individus potentiellement restés enfouis tout au long des trois passages n'ont pas pu être intégrés au modèle.

Hors, un taux d'individus enfouis compris entre 24 et 61 % a été observé en Normandie sur la Moule perlière (BEAUFILS, 2012) sur trois sites d'étude et sur une période s'étalant de fin mai à fin juillet 2011, établi par la méthode de Capture Marquage Recapture.

D'après Cucherat (2014), concernant la Mulette méridionale (*Unio mancus*), la Mulette épaisse (*Unio crassus*), la Mulette des rivières (*Potomida littoralis*) et la Mulette des peintres (*Unio pictorum*), des taux d'enfouissements compris entre 8,3 et 100 % ont été observés par des excavations de sédiments, variant selon l'espèce et le cours d'eau étudié.

Ne souhaitant pas travailler avec des méthodes intrusives telles que l'excavation de sédiments, en complément du présent protocole, nous pourrions envisager d'étudier l'enfouissement sur la Vienne par Capture Marquage Recapture durant plusieurs mois (en parallèle du suivi N-mixture), comme l'a fait Beaufils en Normandie, afin de confirmer la pertinence de notre modèle.

c. Variables influençant l'abondance et la détectabilité

Nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet du substrat, du colmatage, ou encore du faciès sur l'abondance, ce qui peut s'expliquer par le fait que l'habitat est globalement favorable sur ce secteur. Nous pouvons aussi penser que les individus adultes de Moules perlières (espèce longévive, vivant aisément plus de 80 ans en Limousin) s'adaptent dans une certaine mesure à leur milieu au fil du temps, alors que les juvéniles ont besoin d'un milieu très propice à leur développement, notamment lors de leur installation sur un secteur, les premières années, en phase enfouie.

Concernant la détectabilité, nous avons pu montrer un effet de la profondeur, et dans une moindre mesure, de l'ombrage, ces deux variables faisant chuter notre capacité à observer les mulettes. Ce résultat, plutôt logique, conforte les limites liées aux dénombrements des Moules perlières, notamment dans des eaux profondes, dans lesquelles la visibilité devient très mauvaise.

Conclusion

Notre étude a permis d'estimer l'abondance de Moules perlière sur notre échantillonnage à 2974 individus soit une moyenne de 0,146 individu au m² (de 0,009 et 1,82 selon les sites). Lors d'un passage sur 51 sites, nous avons confirmé la présence de l'espèce sur 52 à 72 % des sites. Les trois passages ont permis d'observer un taux d'occupation supérieur à 80 %. D'après le modèle, 100 % des sites seraient occupés par l'espèce sur la zone d'étude.

Concernant l'abondance, sur un cours d'eau large et avec un opérateur unique réalisant trois passages répétés, la détectabilité de l'espèce reste très faible, et **l'opérateur n'observe qu'entre 0 et 19 %** des individus présents d'après notre modèle. Ceci induit des intervalles de confiance très larges sur les estimations d'abondance.

Cette étude illustre l'importance de la mise en place de comptages répétés pour tout dénombrement de moulette. Il paraît incontournable de prendre en compte la détectabilité dans le suivi de population de moulette, l'observateur ne contactant qu'une petite part des individus présents. Il en va de même pour réaliser des états initiaux, dans le cadre d'évaluation environnementale par exemple, ou encore des suivis de travaux, en vue de mesurer leurs effets.

Seul des modèles statistiques robustes permettent d'estimer et de suivre dans le temps la dynamique de population d'une espèce comme la Moule perlière, mais aussi d'observer les phénomènes d'extinction et de colonisation. Ces modélisations restent complexes et peu précises, et devront donc être approfondies.



Remerciements

Un grand merci à Limousin Nature Environnement pour avoir permis la réalisation de ce travail, en accueillant Cloé MARCILLAUD en stage notamment, Frédéric LAGARDE, Gilles BARTHELEMY, ainsi qu'aux membres de la Société Limousine d'Etude des Mollusques (SLEM) et du Groupe Mulette.

Merci enfin aux relecteurs, Pascal DUBOC et Gabriel METEGNIER, ainsi qu'à Angélique MOREAU et Michel BARATAUD pour la valorisation de ce travail.

Bibliographie

ARCHAMBAUD, G., L. GIORDANO & B. DUMONT. 2005. Description du substrat minéral et du colmatage. Note technique. Cemagref Aix-en-Provence, UR Hydrobiologie.

BEAUFILS, B. 2012. Suivi de populations de Mulette perlière par CMR. Présentation du PNR Normandie Maine lors des rencontres interrégionales à Nedde (87) du 22/11/2012.

BESNARD, A. & J.M. SALLES. 2010. Suivi scientifique d'espèces animales. Aspects méthodologiques essentiels pour l'élaboration de protocoles de suivis. Note méthodologique à l'usage des gestionnaires de sites Natura 2000. Rapport DREAL PACA, pôle Natura 2000. 62 p.

Biotope, 2011. Plan National d'Action en faveur de la Mulette perlière, *Margaritifera margaritifera* 2012 - 2017. 80 p.

COCHET, G. 2004. La Moule perlière et les nayades de France. Histoire d'une sauvegarde. Christian Bouchardy, Nohanent, 32 p.

CUHERAT, X. 2014. Quand les Mulettes se cachent lorsque l'on veut les compter. Poster présenté au Colloque International sur la conservation de la Moule perlière à Brest, le 27 novembre 2014. Biotope.

HINES, J. E. 2006. PRESENCE. Software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS Patuxent Wildlife Research Center.

KUEHN R. & J. GEIST. 2014. Analyses génétiques de 8 populations de moules perlières (*Margaritifera margaritifera*) et analyse du substrat des rivières de la région Limousin (France). Rapport d'étude pour ASF et LNE. 23 p.

LABORDE, B. (2011). « Structure et dynamique de population de la Mulette perlière (*Margaritifera margaritifera*) sur la haute vallée de la Vienne ». *Revue Epops n° 82 - La revue des naturalistes du Limousin*. pp. 24-48.

ONEMA. 2009. Note méthodologique de localisation et de caractérisation des cours

d'eau à *Margaritifera margaritifera* dans le Massif Central V1. 125 p.

OTIS, D., L., K. P. BURNHAM, G.C. WHITE & D.R. ANDERSON. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62.

PRA, 2017. Bilan annuel du Plan Régional d'Action en faveur de la Moule perlière en Limousin. Version provisoire.

ROYLE, J. A. 2004. N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, pp 108-115.

VRIGNAUD, S., 2005. La Moule Perlière (*Margaritifera margaritifera*). Synthèse bibliographique (au 01/07/2005). 24p.

VRIGNAUD S. & C. LABORDE. 2017. « Suivi de population, détectabilité et méthode de prospection des mulettes ». Présentation aux journées d'échanges sur la Moule perlière dans le Massif Central. 20 diapo - non publié.

YOUNG, M. & J. WILLIAMS. 1984. The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland. II. Laboratory Studies. *Arch. Hydr.* 100: 29-43.

Pour citer cet article :

LABORDE, C., D. NAUDON, C. MARCILLAUD & A. BESNARD. 2019. Étude de la dynamique de population de la Moule perlière sur la Vienne par des modèles d'abondance à mélange N-mixture. *Plume de Naturalistes* 3 : 123-138.

Pour télécharger tous les articles de Plume de Naturalistes : www.plume-de-naturalistes.fr

ISSN 2607-0510

Annexe 1

Fiche terrain de diagnostic hydromorphologique

Fiche terrain : diagnostic hydromorphologique des cours d'eau

A l'échelle de tronçons écologiquement homogènes

Données générales		
Observateur : _____	Date : ___/___/___	Protocole : _____
Condition : <input type="checkbox"/> Basses eaux	<input type="checkbox"/> Moyennes eaux	<input type="checkbox"/> Hautes eaux
Nébulosité (de 0 à 8) : <input type="checkbox"/> 0 <input type="checkbox"/> 1 <input type="checkbox"/> 2 <input type="checkbox"/> 3 <input type="checkbox"/> 4 <input type="checkbox"/> 5 <input type="checkbox"/> 6 <input type="checkbox"/> 7 <input type="checkbox"/> 8	0 : ouvert (0% nébulosité) ; 8 : 100% de couverture	
Code tronçon : _____	Nom cours d'eau : _____	
Commune : _____	Pt GPS aval (photo): _____	Pt GPS amont (photo): _____
	Heure début : _____	Heure fin : _____

Hydrologie
Largeur moyenne : _____
Facès d'écoulement : <input type="checkbox"/> Retenue <input type="checkbox"/> Mouille <input type="checkbox"/> Plat lentique <input type="checkbox"/> Plat courant <input type="checkbox"/> Radier <input type="checkbox"/> Rapide <input type="checkbox"/> Chute <input type="checkbox"/> Radier-plat <input type="checkbox"/> Radier-mouille <input type="checkbox"/> Rapide-plat <input type="checkbox"/> Rapide-mouille
Hauteur d'eau moyenne : _____

Berges
Végétation rivulaire : <input type="checkbox"/> Herbacée <input type="checkbox"/> Arbustive <input type="checkbox"/> Arborée feuillue <input type="checkbox"/> Arborée résineux (Dominante)
Ombrage : <input type="checkbox"/> Nul (0%) <input type="checkbox"/> Faible (<25%) <input type="checkbox"/> Moyen (25-50%) <input type="checkbox"/> Fort (>50%)
Hauteur moyenne de berge : _____
Pente des berges : <input type="checkbox"/> Surplomb <input type="checkbox"/> Verticale <input type="checkbox"/> Inclinée (~45°) <input type="checkbox"/> « Lisse »
Nature des berges : <input type="checkbox"/> Roche mère <input type="checkbox"/> Bloc <input type="checkbox"/> Pierre/galet <input type="checkbox"/> Gravier <input type="checkbox"/> Sable <input type="checkbox"/> Tourbe <input type="checkbox"/> Limon <input type="checkbox"/> Béton <input type="checkbox"/> Enrochement <input type="checkbox"/> Palleplanche <input type="checkbox"/> Remblais <input type="checkbox"/> Autre :
Stabilité des berges : <input type="checkbox"/> Nulle <input type="checkbox"/> Faible <input type="checkbox"/> Moyenne <input type="checkbox"/> Forte

Lit
Substrat dom 1 : <input type="checkbox"/> Sable <input type="checkbox"/> Gravier (0,2-2cm) <input type="checkbox"/> Caillou (2-6cm) <input type="checkbox"/> Pierre (6-25cm) <input type="checkbox"/> Blocs (>25cm) <input type="checkbox"/> Dalle
Substrat dom 2 : <input type="checkbox"/> Sable <input type="checkbox"/> Gravier (0,2-2cm) <input type="checkbox"/> Caillou (2-6cm) <input type="checkbox"/> Pierre (6-25cm) <input type="checkbox"/> Blocs (>25cm) <input type="checkbox"/> Dalle
Recouvrement végétation aquatique : <input type="checkbox"/> Nul (0%) <input type="checkbox"/> Faible (<25%) <input type="checkbox"/> Moyen (25-50%) <input type="checkbox"/> Fort (>50%)
Colmatage : <input type="checkbox"/> Nul (0%) <input type="checkbox"/> Faible (<25%) <input type="checkbox"/> Moyen (25-50%) <input type="checkbox"/> Fort (>50%)
Classe colmatage : <input type="checkbox"/> 1 <input type="checkbox"/> 2 <input type="checkbox"/> 3 <input type="checkbox"/> 4 <input type="checkbox"/> 5 (CEMAGREF - Archambaud et al., 2005)
% recouvrement atterrissement : _____

Parcelles riveraines
RD : <input type="checkbox"/> Cultures <input type="checkbox"/> Prairie fertilisée <input type="checkbox"/> Prairie non fertilisée <input type="checkbox"/> Zone urbaine <input type="checkbox"/> Forêts feuillues <input type="checkbox"/> Forêts résineux
RG : <input type="checkbox"/> Cultures <input type="checkbox"/> Prairie fertilisée <input type="checkbox"/> Prairie non fertilisée <input type="checkbox"/> Zone urbaine <input type="checkbox"/> Forêts feuillues <input type="checkbox"/> Forêts résineux
Commentaires :