



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

Cyril LABORDE, David NAUDON, Cloé MARCILLAUD
& Aurélien BESNARD



C. Laborde

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 mulette perlière (*Margaritifera margaritifera*) présente au moins 46 rivières occupées par l'espèce. Mais cette dernière est largement méconnue, car moins de 1 % du linéaire favorable à l'espèce (ONEMA, 2009) a été prospecté (Naudon, 2015).



D. Naudon



C. Marcillaud



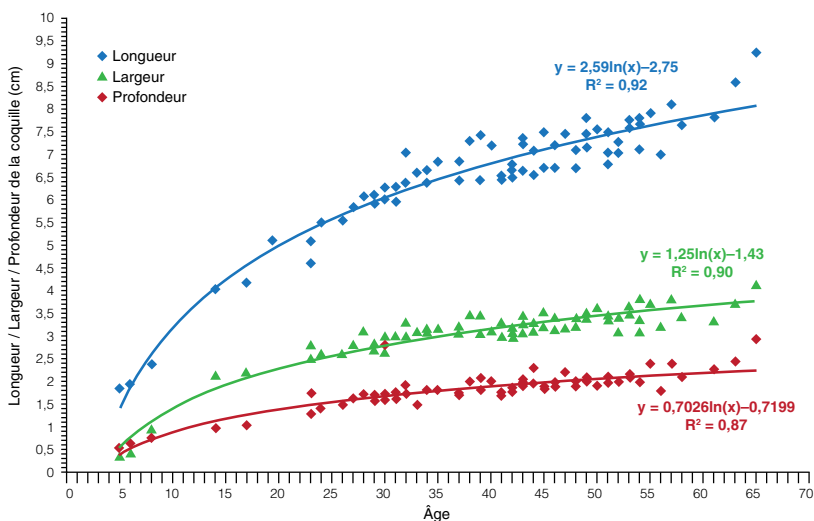
A. Besnard

Une étude récente (Laborde, 2011) avait mis en évidence un secteur de 15 km (entre Nedde et Tarnac) où nous avons recensé 746 individus sur 2,44 km. La plus jeune mulette observée mesure 1,8 cm [1], la proportion de juvéniles (< 6 cm) est de 43 %, et la reproduction est avérée (présence régulière de glochidies sur les truites fario). Cette population apparaît comme un « hotspot » du bassin de la Vienne et est en relativement bon état de conservation du point de vue démographique [2].

En 2013, une étude génétique a été menée (Kuehn & Geist, 2014). D'après Geist, la population de la Vienne présente « une très grande variabilité génétique et une faible influence de la dérive génétique



[1] Cliché d'un juvénile de mulette perlière de 1,8 cm observé à Nedde



[2] Courbe de croissance de la moule perlière dans la haute vallée de la Vienne

[...]. La qualité du substrat [...] correspond à la qualité observée dans les populations fonctionnelles, [...] cette population mérite une haute priorité de conservation » [3].

Afin de suivre la dynamique de population, un suivi par comptages répétés a été engagé en 2014 sur un échantillonnage aléatoire systématique de tronçons de rivières entre Nedde et Tarnac qui prend en compte la détectabilité de l'espèce [4]. Ces travaux ont été réalisés sous couvert d'une autorisation préfectorale.

Matériel et méthodes

Les modèles d'abondance à mélange

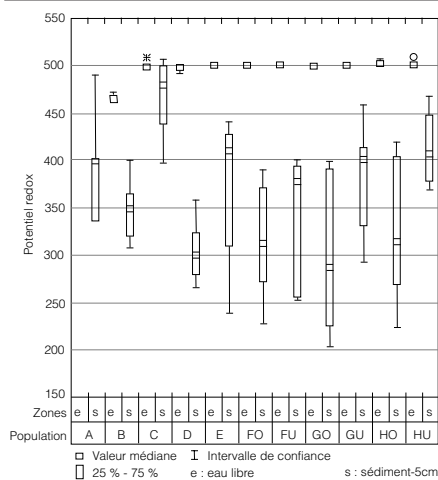
Les modèles d'abondance à mélange ou N-Mixture (Royle, 2004) reposent sur un échantillonnage aléatoire et un comptage répété sur plusieurs sites. Ce modèle implique que les abondances locales suivent une loi de Poisson et que la répartition et le comptage des individus soient indépendants du temps. Il 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 :

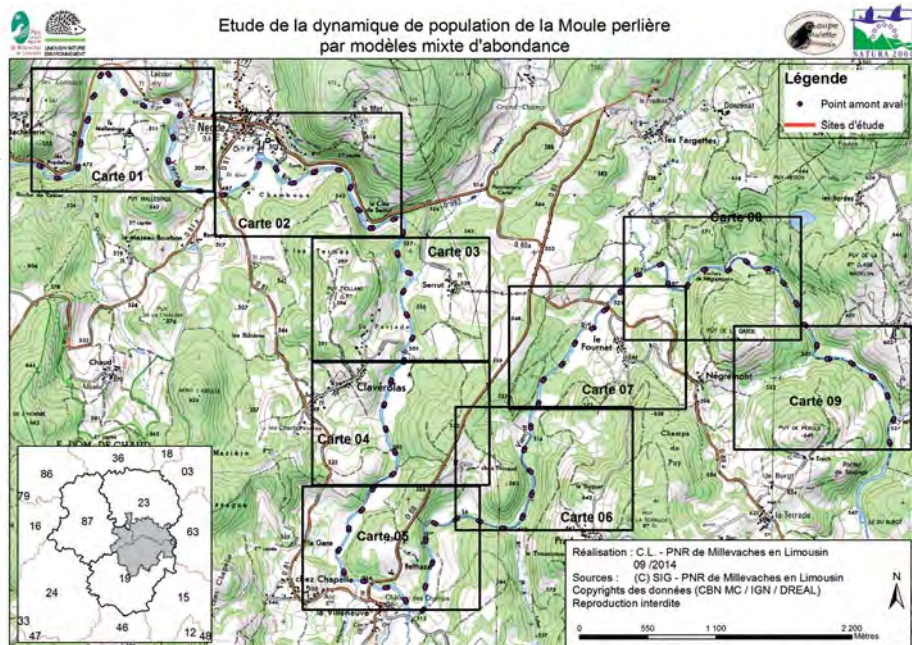
- La population est fermée au cours de chaque année d'étude.
- Les détections, au sein de chaque site, sont constantes et indépendantes entre les visites. Des variations peuvent être modélisées à l'aide de co-variables.
- Le facteur d'intégration K doit être défini (limite haute de l'abondance par site).

Le protocole mis en œuvre

84 sites d'étude ont été sélectionnés par un tirage aléatoire systématique en prenant un tronçon de 20 m linéaires (par 20 m de large) tous les 200 m, sur un linéaire de 15 km (la zone d'étude). Une



[3] « Boîte à moustache » 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 (Kuehn & Geist, 2014).



[4] Zone d'étude et échantillonnage aléatoire systématique

prospection du fond de la rivière est réalisée au bathyscope sur chaque site en 30 minutes et à 3 reprises [5].

Il s'agit de faire 4 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 est marqué à la peinture. L'hydromorphologie du cours d'eau et de ses abords est également relevée.

faire, les analyses ont été reproduites dans le cadre bayésien pour améliorer la fiabilité des résultats et ce, au regard de la variabilité de l'abondance, imputable, entre autres, aux phénomènes d'enfouissement. Ainsi, la probabilité de détection et l'abondance observées sont autorisées à varier autour d'une moyenne, en suivant une loi normale.

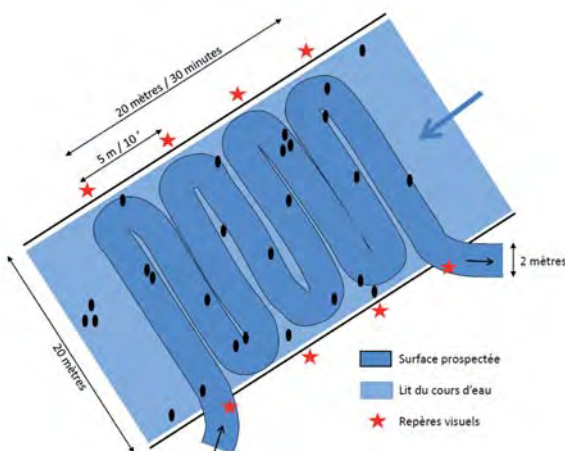
L'analyse des données (N-Mixture)

Les modèles de « N-Mixture » sont des outils statistiques robustes qui vont estimer l'ensemble des probabilités calculables sur les tronçons étudiés. Plusieurs modèles peuvent être comparés, notamment pour explorer l'impact de co-variables 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 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 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 et sur l'abondance ont été introduits. Pour ce

Limousin Nature Environnement et PNR de Millevaches en Limousin, 2014



[5] Protocole de prospection par site d'étude de 400 m²

Résultats

Résultats bruts du modèle N-Mixture

Le suivi a permis de réaliser 3 passages sur 51 tronçons. Les tronçons non prospectés l'ont été faute de temps et/ou d'accessibilité. Les résultats bruts sont présentés dans le [Tableau 1].

Concernant l'analyse des données, le facteur K a été fixé à 200. La co-variable retenue est le code tronçon. Nous avons utilisé le modèle de « Royle's biometric – Repeated Count Data » de PRESENCE (Hines, 2006). L'analyse a été réalisée à trois reprises : vivants, coquilles vides et les deux [6]. Les coquilles vides peuvent « sortir » ou « entrer » dans la population d'étude, conduisant à un non-respect de

un site à 3 reprises, il y a très probablement 3 à 4 individus.

La probabilité de détection individuelle des mulettes perlières est comprise entre 0,00 % et 19,32 % selon les sites et les passages. En réalisant 3 passages de 30 minutes sur 400 m², nous « ratons » en moyenne 84 individus sur 100 à chaque passage avec une détectabilité globale sur l'étude de 15,57 %.

Nous avons recherché les corrélations entre la détectabilité et les paramètres hydro-morphologiques relevés. La figure [7] illustre la baisse de la détectabilité lorsque la profondeur du cours d'eau dépasse 80 cm. La visibilité devient très mauvaise. Dans une moindre mesure, un ombrage fort fait chuter la détectabilité.

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 3 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 2 974 individus vivants (avec un intervalle de confiance à 95 % très large,

AIC = 1291,6		
Taux d'occupation apparent : 0,8039		
Abondance totale apparente : 321 (vivants)		
Taux d'occupation estimée (psi) : 0,9999		
Occupation estimée (psi)	std.err	95 % intervalle de confiance
psi (site) : 0,9999	0,0000	0,9999 - 0,9999
Abondance totale estimée (N) : 2974 individus (vivants)		
Abondance totale estimée	95 % intervalle de confiance	
N(site) : 2974	455-14040	

Limousin Nature Environnement et PNR de Millevaches en Limousin, 2014

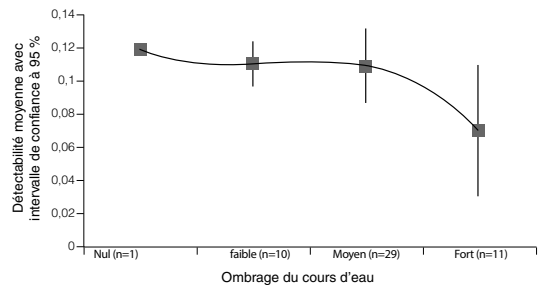
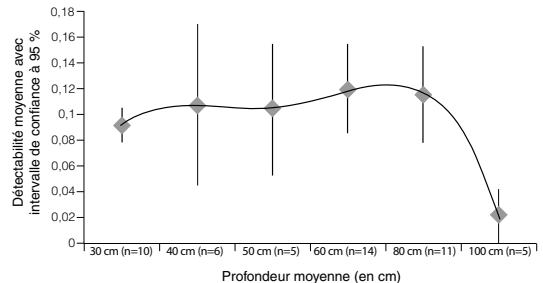
[6] Résultats de l'analyse par modèle d'abondance en mélange obtenu pour les individus vivants sous PRESENCE ©

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 ne poursuivons donc pas sur l'interprétation de ces coquilles.

Suite aux « Goodness-of-fit test », peu concluant 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.

Occupation des sites et détectabilité

Lors de chaque passage, nous avons eu 32, 37 puis 27 sites où l'espèce a été détectée. Le cumul des passages permet d'affirmer qu'au moins 80 % des sites sont occupés. En un passage, 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 mulette perlière sur



[7] Effet de la profondeur (en haut) et de l'ombrage (en bas) sur la détectabilité

Dénombrement abondance				Hydrologie				Berges, ripisylve et parcelles riveraines		
Code tronçon	Nb. ind. passage 1 (06/2014)	Nb. ind. passage 2 (07/2014)	Nb. ind. passage 3 (08/2014)	Prof. moyenne (en cm)	Ombrage	Facès dominant	Classe colmatage (Archambaud <i>et al.</i> , 2005)	Couple de substrats dominants (1 et 2)	Qualification du couple de substrats	Occupation des sols sur les parcelles riveraines
10	0	0	0	100	Fort	Rapide	4	Pierre / Pierre	Mauvais	Forêt feuillue / Forêt feuillue
20	0	0	1	80	Fort	Rapide	2	Pierre / Pierre	Mauvais	Forêt feuillue / Forêt feuillue
30	1	0	0	80	Faible	Rapide	1	Pierre / Pierre	Mauvais	Forêt feuillue / Forêt feuillue
40	1	2	2	60	Moyen	Plat courant	1	Pierre / Sable	Moyen	Forêt feuillue / Prairie
50	2	2	2	60	Moyen	Rapide	1	Pierre / Sable	Moyen	Forêt feuillue / Prairie
...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
540	1	3	2	60	Moyen	Plat courant	1	Gravier / Pierre	Bon	Forêt feuillue / Forêt feuillue
550	0	4	0	50	Moyen	Plat courant	1	Sable / Caillou	Moyen	Forêt feuillue / Forêt feuillue
640	0	1	0	80	Moyen	Plat lentique	1	Gravier / Caillou	Bon	Forêt feuillue / Cultures
650	0	0	0	50	Moyen	Radier	1	Caillou / Pierre	Mauvais	Prairie / Cultures
660	0	0	0	40	Moyen	Radier	2	Gravier / Caillou	Bon	Prairie / Prairie
670	0	0	0	100	Faible	Plat lentique	3	Sable / Pierre	Moyen	Zone urbanisée / Prairie

[Tableau 1] Résultats bruts des 3 passages sur les 51 sites d'étude

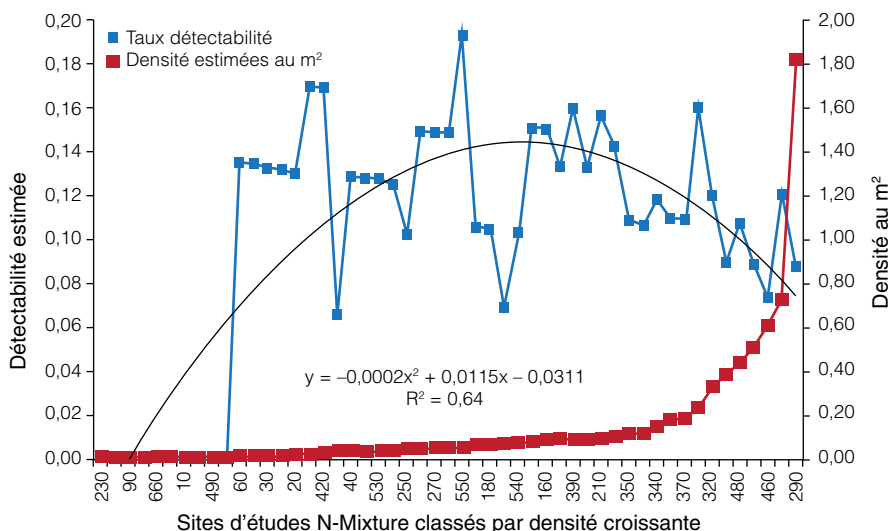
Code tronçon	Nb. ind. passage 1 (06/2014)	Nb. ind. passage 2 (07/2014)	Nb. ind. passage 3 (08/2014)	ID site	Taux detecta-bilité	Mean (abondance estimée)	Mean (Densité estimée au m²)	Standard dev.	2.5%	25,0%	50,0%	75,0%	97,5%	Rhat
10	0	0	0	N[9]	0,00%	3	0,009	7,99	0	0	1	4	22	1,12
20	0	0	1	N[10]	13,05%	8	0,019	14,33	1	2	4	8	40	1,01
30	1	0	0	N[8]	13,27%	8	0,019	12,42	1	2	4	8	39	1,01
40	1	2	2	N[19]	12,87%	16	0,039	22,33	2	4	8	18	75	1,01
50	2	2	2	N[20]	6,91%	29	0,072	43,69	2	7	15	33	139	1,01
...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
550	0	4	0	N[11]	19,32%	21	0,052	26,52	4	7	12	23	94	1,02
640	0	1	0	N[4]	13,22%	8	0,019	12,74	1	2	4	8	40	1,01
650	0	0	0	N[30]	0,00%	4	0,009	8,05	0	0	1	4	22	1,13
660	0	0	0	N[43]	0,00%	3	0,009	7,38	0	0	1	4	22	1,09
670	0	0	0	N[51]	0,00%	3	0,009	7,61	0	0	1	4	22	1,11
				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

[Tableau 2] Résultats des estimations, suite à la modélisation N-Mixture en bayésien

compris entre 455 et 14 040) sur ces 51 sites.

Les densités par site sont donc comprises entre 0,009 et 1,82 individus vivants par m², avec une moyenne de 0,146. Les 10 sites pour lesquels aucune observation n'a été faite présentent des densités inférieures à 1 individu pour 100 m². La figure [8] 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. Étonnamment, aucun effet du substrat, du colmatage, ou encore du faciès, n'a pu être observé sur l'abondance, ce qui peut s'expliquer par le fait que l'habitat est globalement favorable. La figure [9] illustre la seule relation observée selon laquelle les mulettes perlées sont plus abondantes dans les secteurs de forêts feuillues.



Limousin Nature Environnement et PNR de Millevaches en Limousin, 2014

[8] Corrélation entre détectabilité et densité de mulettes perlières (n = 51)

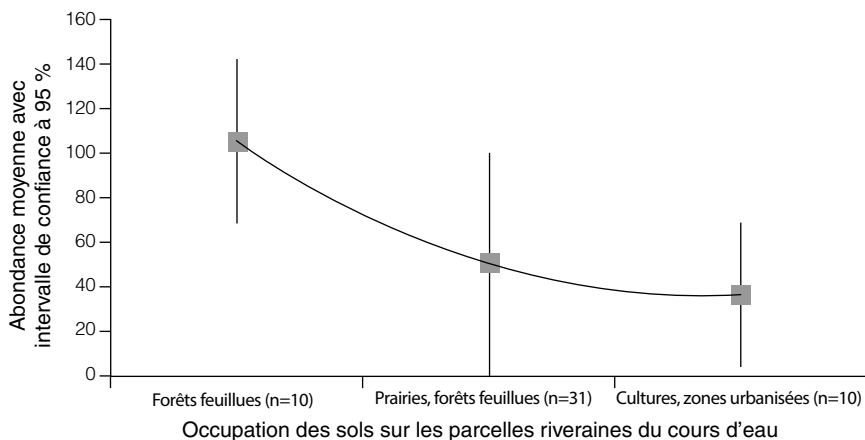
Discussion

Ce suivi présente des limites : biais observateur, phénomène d'enfouissement... La fourchette très large de l'estimation illustre ces biais. Pour les compenser, nous avons rendu la détectabilité et l'abondance variables dans notre modèle, permettant à ce dernier de prendre en compte les individus ayant passé une partie du suivi enfouis. Mais que faire des individus poten-

tiellement restés enfouis tout au long des 3 passages ?

Un taux d'individus enfouis compris entre 24 et 61 % a été observé en Normandie (Beaufils, 2012) sur 3 sites d'étude et sur une période s'étalant de fin mai à fin juillet 2012.

Nous pourrions envisager d'étudier l'enfouissement par Capture-Marquage-Recapture (Otis *et al.*, 1978), ou bien de réaliser les 3 passages sur un site au cours de la même journée, mais ceci ajouterait un nouveau biais sur la détectabilité lié à



Limousin Nature Environnement et PNR de Millevaches en Limousin, 2014

[9] Effet de l'occupation des sols sur l'abondance de mulettes perlières

la mémorisation des observations d'un passage à l'autre.

Ces résultats ont été mis en regard avec un suivi similaire basé sur la CMR et réalisé en 2014 (Naudon, 2015), ne prenant en compte que les individus non enfouis. Les deux études sont très cohérentes et apportent un crédit aux modèles statistiques développés ici.

Conclusion

Notre étude a permis d'estimer l'abondance de mulettes perlières sur notre échantillonnage à 2 974 individus, soit une moyenne de 0,146 individu par m² (entre 0,009 et 1,82 selon les sites). 100 % des sites sont occupés par l'espèce. On peut conclure que détecter la présence de l'espèce sur un site de 400 m² avec les densités en présence est assez aisé.

Concernant l'abondance, sur un cours d'eau large et avec un opérateur unique réalisant 3 passages répétés, la détectabilité de l'espèce reste très faible, et l'opérateur n'observe qu'entre 0 et 19 % des individus. Ceci induit des intervalles de confiance très larges sur les estimations d'abondance. Une étape de modélisation plus précise de la détectabilité et des variations d'abondance entre les sites pourrait permettre d'affiner ces estimations.

Cette étude illustre l'importance de prendre en compte la détectabilité dans le suivi de populations de mulettes. L'observateur ne contactant que très peu d'individus, seuls des modèles statistiques robustes permettent d'estimer et de suivre dans le temps la dynamique de population d'une espèce comme la mulette perlière. ■

Bibliographie

BEAUFILS B. 2012 – *Suivi de populations de Mulette perlière par CMR*. Présentation du PNR Normandie-Maine lors des rencontres interrégionales, Nedde, France.

HINES J.E. 2006 – PRESENCE, *Software to estimate patch occupancy and related parameters*. U.S. Geological Survey, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, Maryland, USA.

KUEHN R. & GEIST J. 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 Limousin Nature Environnement, 23 p.

LABORDE B. 2011 – Structure et dynamique de population de la Mulette perlière (*Margaritifera margaritifera*) sur la haute vallée de la Vienne. *Epops*, 82, pp. 24-48.

NAUDON D. 2015 – *Bilan annuel du Plan Régional d'Action en faveur de la moule perlière en Limousin. Version provisoire*. Rapport du PRA, à paraître.

ONEMA 2009 – *Note méthodologique de localisation et de caractérisation des cours d'eau à Margaritifera margaritifera dans le Massif Central (V1). Présentation de l'espèce, caractérisation des sites favorables, méthodologie de prospection*. Rapport interne non publié, 125 p.

OTIS D.L., BURNHAM K.P., WHITE G.C. & ANDERSON D.R. 1978 – Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Publication of The Wildlife Society, Wildlife Monographs*, 62, 135 p.

ROYLE J.A. 2004 – N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, 60, pp. 108-115.

Cyril LABORDE : Syndicat mixte du Parc Naturel Régional de Millevaches en Limousin, Meymac, France

c.laborde@pnr-millevaches.fr

David NAUDON & Cloé MARCILLAUD : Limousin Nature Environnement, Verneuil-sur-Vienne, France

dnloutre@orange.fr

cloco.marcillaud@orange.fr

Aurélien BESNARD : CEFU UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, Montpellier, France

aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr