



**HAL**  
open science

# Les Nids De Lamproie Marine Comme Indicateurs Du Nombre Et Du Phénotype Des Géniteurs

Cédric Tentelier, Marius Dhamelinourt, Jacques Rives, Laurent Beaulaton

► **To cite this version:**

Cédric Tentelier, Marius Dhamelinourt, Jacques Rives, Laurent Beaulaton. Les Nids De Lamproie Marine Comme Indicateurs Du Nombre Et Du Phénotype Des Géniteurs : Nombre et comportement des géniteurs, nombre et caractéristiques des nids. [Rapport de recherche] OFB; INRAE; Institut Agro - Agrocampus Ouest; UPPA. 2020, 28 p. hal-03233513

**HAL Id: hal-03233513**

**<https://hal.science/hal-03233513>**

Submitted on 24 May 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Les Nids De Lamproie Marine Comme Indicateurs Du Nombre Et Du Phénotype Des Géniteurs

*Nombre et comportement des géniteurs,  
nombre et caractéristiques des nids*

**Rapport intermédiaire 1**

**Cédric TENELIER<sup>1,2</sup>, Marius Dhamelin court<sup>1,2</sup>, Jacques  
Rives<sup>1,2</sup>, Laurent BEAULATON<sup>2,3</sup>**

<sup>1</sup> UMR INRAE - Univ. Pau & Pays Adour, Ecobiop

<sup>2</sup> Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur  
Environnement, OFB, INRAE, AGROCAMPUS OUEST, UNIV PAU &  
PAYS ADOUR/E2S UPPA

<sup>3</sup> OFB, Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique

**Mars 2020**

- **AUTEURS**

**Cédric TENELIER**, maître de conférences (UMR INRAE - Univ. Pau & Pays Adour, Ecobiop, Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur Environnement, OFB, INRAE, AGROCAMPUS OUEST, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPA), [cedric.tentelier@univ-pau.fr](mailto:cedric.tentelier@univ-pau.fr)

**Marius DHAMELINCOURT**, doctorant (UMR INRAE - Univ. Pau & Pays Adour, Ecobiop, Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur Environnement, OFB, INRAE, AGROCAMPUS OUEST, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPA), [marius.dhamelincourt@gmail.com](mailto:marius.dhamelincourt@gmail.com)

**Jacques RIVES**, technicien de la recherche (UMR INRAE - Univ. Pau & Pays Adour, Ecobiop, Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur Environnement, OFB, INRAE, AGROCAMPUS OUEST, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPA), [jacques.rives@inrae.fr](mailto:jacques.rives@inrae.fr)

- **CONTRIBUTEURS**

**Laurent BEAULATON**, chef de pôle (OFB, Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur Environnement, OFB, INRAE, AGROCAMPUS OUEST, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPA), [laurent.beaulaton@afbiodiversite.fr](mailto:laurent.beaulaton@afbiodiversite.fr)

**Droits d'usage** : accès libre

**Niveau géographique** : national

**Couverture géographique** : national

**Niveau de lecture** : experts

- **LES NIDS DE LAMPROIE MARINE COMME INDICATEUR DU NOMBRE ET DU PHÉNOTYPE DES GÉNITEURS, CÉDRIC TENTELIER, MARIUS DHAMELINCOURT, JACQUES RIVES**

- **RÉSUMÉ**

La lamproie marine présente des enjeux de conservation divers, de la préservation de son habitat dans les régions du monde où elle est protégée, à son extermination dans celles où elle est invasive, en passant par la gestion des prélèvements là où elle est exploitée. Dans toutes ces situations, une estimation fiable de l'effectif de géniteurs permet d'adapter la gestion. Le dénombrement des nids sur les frayères est un indicateur relativement aisé à obtenir, mais il est considéré comme peu fiable car la relation entre le nombre de nids et le nombre de géniteurs sur un cours d'eau n'est pas clairement établie. Dans ce rapport, nous présentons une étude réalisée en mai et juin 2019 sur une frayère de la Nive, un affluent de l'Adour (64), visant à mieux comprendre la relation entre les nids de lamproie marine et le nombre de géniteurs qui les construisent.

Un suivi des nids et un modèle de capture-marquage-recapture ajusté à l'histoire de capture de 114 individus indique que 155 [146-164] lamproies étaient présentes et avaient creusé 202 nids. Une recherche bibliographique nous a fourni neuf autres mesures conjointes d'effectif et de nids, nous permettant de mettre en évidence une relation puissance entre les deux variables, mais l'intervalle de prédiction de la relation est trop large pour fournir une estimation précise de l'effectif de géniteurs à partir du dénombrement des nids. La combinaison du marquage des lamproies et du suivi des nids a permis de montrer que les mâles visitaient entre un et dix nids (moyenne = 2,25) et les femelles entre un et sept (moyenne = 1,67), bien que ces chiffres soient certainement sous-estimés. Le nombre d'individus par nid suivait la distribution habituelle, la majorité des nids étant occupés par un mâle et une femelle, et pouvant atteindre sept individus (quatre mâles et trois femelles ou deux mâles et cinq femelles). Parmi les nombreuses mesures prises sur 74 nids, seul le diamètre augmentait avec le nombre de femelles sur le nids, et également avec le délai depuis le début de la saison. Le diamètre des nids pourrait alors apporter de l'information dans une méthode d'estimation du nombre d'individus à partir de l'observation des nids.

Les résultats sont prometteurs dans l'optique de construire un modèle d'estimation de l'effectif de géniteurs à partir de l'observation des nids. Cependant, des observations plus denses sur le nombre de nids fréquentés par chaque individu et sur le nombre d'individus contribuant vraiment à la construction d'un nid seront certainement nécessaires pour construire un modèle simulant correctement le comportement de construction des nids, à partir duquel on inférera le nombre de géniteurs.

- **MOTS CLÉS (THÉMATIQUE ET GÉOGRAPHIQUE)**

Lamproie, nids, géniteurs, Nive, Adour, estimation.

• SOMMAIRE

<b>I. Introduction.....</b>	<b>6</b>
<b>II. Méthodes.....</b>	<b>8</b>
<b>II.1. Site et période d'étude.....</b>	<b>8</b>
<b>II.2. Détection et mesures des nids.....</b>	<b>9</b>
<b>II.3. Capture et marquage des individus.....</b>	<b>9</b>
<b>II.4. Analyses statistiques.....</b>	<b>11</b>
<b>II.4.1. Classification des variables mesurées sur les nids.....</b>	<b>11</b>
<b>II.4.2. Capture-marquage-recapture.....</b>	<b>11</b>
<b>II.4.3. Tests d'hypothèses.....</b>	<b>12</b>
<b>III. Résultats.....</b>	<b>13</b>
<b>III.1. Nombre et caractéristiques des nids.....</b>	<b>13</b>
<b>III.2. Nombre et caractéristiques des individus.....</b>	<b>17</b>
<b>III.3. Relations entre les nids et les individus.....</b>	<b>19</b>
<b>III.3.1. Relation entre nombre de nids et nombre de géniteurs.....</b>	<b>20</b>
<b>III.3.2. Nombre de nids par individu et nombre d'individus par nid.....</b>	<b>23</b>
<b>III.3.3. Liens entre caractéristiques physiques des nids et des individus.....</b>	<b>26</b>
<b>IV. Discussion.....</b>	<b>27</b>
<b>IV.1. Corrélation entre le nombre d'individus et de nids sur une même zone.....</b>	<b>27</b>
<b>IV.2. Nombre d'individus par nid et nombre de nids par individu.....</b>	<b>29</b>
<b>IV.3. Caractéristiques des nids et des individus qui les construisent.....</b>	<b>30</b>
<b>IV.4. Conclusion.....</b>	<b>32</b>
<b>Références bibliographiques.....</b>	<b>33</b>

- **LES NIDS DE LAMPROIE MARINE COMME INDICATEURS DU NOMBRE ET DU PHÉNOTYPE DES GÉNITEURS – NOMBRE ET COMPORTEMENT DES GÉNITEURS, NOMBRE ET CARACTÉRISTIQUES DES NIDS**

## I. Introduction

La lamproie marine (*Petromyzon marinus*) est une espèce classée comme « vulnérable » et « d'intérêt communautaire » en Europe (Elie & Taverny 2010) et « en danger » au niveau français (UICN Comité Français *et al.* 2019). Elle est notamment vulnérable face aux barrages et modifications du lit mineur, aux fluctuations de débit, à une mauvaise qualité de l'eau ou encore à la surpêche (Mateus *et al.* 2012). L'espèce est également exploitée lors de sa saison de reproduction en Europe, notamment sur le bassin de la Gironde (Beaulaton *et al.* 2008) et de l'Adour. Elle est par ailleurs présente aux Etats-Unis où elle est considérée comme invasive dans les grands lacs mais native dans certains états (Hansen *et al.* 2016). D'un point de vue fonctionnel, les lamproies sont reconnues pour leur rôle au sein du cycle des nutriments suite à leur mort (Weaver *et al.* 2018) et lors de la phase larvaire (Docker 2015). Il s'agit par ailleurs d'espèces ingénieuses via la construction de nids qui structurent le substrat (Sousa *et al.* 2012) et augmentent localement les densités d'invertébrés (Hogg *et al.* 2014). La connaissance et la conservation de la lamproie marine portent donc au-delà de cette espèce et concernent plusieurs enjeux pour les milieux aquatiques.

Le suivi quantitatif des géniteurs de lamproie marine passe soit par les données de pêche professionnelle sur les bassins versants où elle est pratiquée (Beaulaton *et al.* 2008), soit par comptage au niveau des passes à poissons lors de la migration de montaison. Or, ce type de données n'est pas accessible sur tous les cours d'eau fréquentés par la lamproie marine. Les méthodes impliquant la capture d'individus (enlèvements successifs, capture-marquage-recapture) sont lourdes à réaliser dans le cadre de suivis longitudinaux. Une autre possibilité, potentiellement utilisable sur beaucoup de cours d'eau, consisterait à estimer le nombre de géniteurs à partir du comptage des nids. En effet, en supposant que le nombre de nids construits dans une rivière est fonction du nombre de géniteurs qui s'y reproduisent, on pourrait estimer le nombre de géniteurs à partir du dénombrement des nids. Ceux-ci sont assez facilement détectables : constitué d'un creux d'environ 1 m<sup>2</sup> et quelques centimètres de profondeur, tapissé de sable ou gravier, et suivi d'un dôme de galets, un nid construit dans un radier reste visible pendant plusieurs jours, voire plusieurs semaines s'il n'est pas érodé par une crue. Le nombre de nids détectés sur une portion de cours d'eau peut ainsi être considéré comme un indicateur accessible et assez fiable de la distribution et de l'abondance relative de géniteurs de lamproies (Lasne & Sabatié 2009; Kynard & Horgan 2019), mais ne permet pas d'inférer fidèlement le nombre absolu de géniteurs (Harvey et Cowx 2003), dans l'état actuel de nos connaissances.

Deux approches sont envisageables pour établir la relation qui permettrait d'estimer le nombre de géniteurs à partir du dénombrement des nids. La première consiste à comptabiliser simultanément les géniteurs et les nids, et de réitérer ce double comptage sur plusieurs populations et/ou plusieurs années, afin de construire entre ces deux variables une relation statistique permettant de prédire l'une à partir de l'autre, avec un intervalle de prédiction associé. Si le nombre de points le permet, l'effet de covariables additionnelles peut être intégré pour affiner la prédiction. La deuxième approche consiste à décrire en population naturelle les comportements reliant les individus aux nids, en particulier le nombre de nids fréquentés par individu et le nombre d'individus fréquentant chaque nid, afin d'inférer par simulation le nombre d'individus ayant produit le nombre de

nids observés. Ici, c'est la quantification de la variabilité individuelle du comportement qui permet d'établir un intervalle de crédibilité, et l'effet de covariables additionnelles sur le comportement individuel qui permet éventuellement d'affiner l'inférence. Normalement, les approches devraient converger vers les mêmes valeurs estimées.

L'approche basée sur le comportement repose sur des hypothèses qu'il faut vérifier concernant le lien entre les deux variables, en particulier 1) le nombre d'individus contribuant à la construction d'un nid et 2) le nombre de nids à la construction desquels contribue un individu. Plusieurs observations (Applegate 1950; Manion & Hanson 1980) indiquent que la plupart (80 à 85%) des nids sont fréquentés par deux lamproies (un mâle et une femelle), et que les nids construits par trois individus ou plus sont rares. Ces données incitent les acteurs chargés du suivi des populations de lamproies à multiplier par 2,2 à 2,5 le nombre de nids comptabilisés sur une zone pour y estimer le nombre de géniteurs (Migradour 2010; Migado 2017). Comme le nombre d'individus par nid peut varier d'un site à l'autre, il serait utile de pouvoir estimer le nombre d'individus impliqués dans la construction de chacun des nids observés. Cette estimation est possible si une relation existe entre des variables telles que le nombre d'individus et la taille du nid. Par ailleurs, l'unité statistique considérée est en général le nid, et le manque de suivis individuels empêche de connaître le nombre de nids fréquentés par chaque individu. Or cette donnée est essentielle pour estimer le nombre de géniteurs à partir du nombre de nids. En effet, si 100 nids ont séquentiellement été observés avec deux individus chacun, le nombre total de géniteurs peut être n'importe où entre deux individus fréquentant 100 nids chacun et 200 individus fréquentant un nid chacun. Il est donc important de déterminer le nombre de nids construits par individus, sans quoi le comptage des nids ne peut pas être une méthode fiable pour l'estimation du nombre de géniteurs (Harvey & Cowx 2003).

L'objectif de l'étude présentée ici est d'explorer, chez la lamproie marine, la relation entre le nombre de géniteurs et les nids trouvés sur une frayère. En particulier, on cherchera à déterminer :

- 1) Le nombre d'individus et le nombre de nids sur la frayère. Cela donnera une indication sur le ratio entre les deux variables, dans la perspective de l'estimation de l'une à partir de l'autre, via une approche de corrélation appliquée sur nos données et celles de la bibliographie (Purvis & McDonald 1987; Hogg *et al.* 2013).
- 2) Le nombre de nids fréquentés par chaque individu. D'après la seule étude à notre connaissance ayant suivi des individus au fil de la saison de reproduction (Gardner *et al.* 2012), on s'attend à trouver la plupart des individus sur un seul nid, avec un maximum du nombre de nids visités d'environ cinq pour les mâles et quatre pour les femelles. Par ailleurs, on peut supposer que les individus plus grands, disposant de plus grandes réserves énergétiques, fréquentent plus de nids que les individus plus petits.
- 3) Le nombre d'individus fréquentant chaque nid. D'après la bibliographie (Johnson *et al.* 2015), on s'attend à une majorité de nids fréquentés deux individus.
- 4) La relation entre les caractéristiques des nids (taille, granulométrie, vitesse de courant) et celles des individus (nombre, taille) qui les construisent. On suppose que des individus nombreux ou grands sont capables de construire de plus grand nids, dans des habitats plus exigeants (courant rapide, granulométrie grossière).

## II. Méthodes

### II.1. Site et période d'étude

L'étude s'est déroulée sur la Nive, un cours d'eau de 79 km de long, drainant un bassin versant de 1030 km<sup>2</sup>, et confluant avec l'Adour à Bayonne. La zone d'étude, d'un kilomètre de long, correspond à la section court-circuitée par la prise d'eau de la centrale hydroélectrique d'Halsou (43.372°N, 1.415°O). L'amont de la zone est donc délimité par le barrage de la centrale, alors que l'aval correspond à la queue de retenue du barrage de Xopolo situé à deux kilomètres en aval. La zone présente des plats, radiers et quelques mouilles, ainsi qu'une granulométrie mixte de sables, graviers, galets et pierres, favorable à la reproduction de la lamproie marine. Six sessions de prospection en canoë menées en 2010 par l'association Migradour ont permis de comptabiliser une centaine de nids de lamproie marine (Migradour 2010). La situation proche de la station INRAE de Saint Pée sur Nivelles et la faible fréquentation par le public (réserve de pêche, pas d'accès direct par un chemin) rend l'observation aisée.

La période d'expérimentation correspond à la saison de reproduction de la lamproie marine sur la Nive et en particulier sur le secteur sélectionné (Migradour 2010). Celle-ci a débuté le 6 mai 2019 et s'est achevée le 24 juin 2019. Le suivi a démarré dès la première détection d'un nid et a été arrêté dès lors que plus aucun individu n'était observé. Ce suivi s'est voulu continu. Cependant, celui-ci n'a pas été réalisé en certaines occasions, ponctuellement en cas d'indisponibilité ou sur plusieurs jours en cas de montée des eaux (nids invisibles et risque pour les opérateurs). Durant toute la saison, la température de l'eau a été enregistrée avec un thermomètre placé à la limite aval de la zone d'étude.

## II.2. Détection et mesures des nids

Pour déterminer le nombre total de nids construits sur la zone d'étude, les nouveaux nids ont été comptabilisés deux fois au cours de la saison et repérés sur une carte afin d'éviter les doubles comptages. Afin de lier les caractéristiques des nids à celles des individus, les nids sur lesquels au moins un individu avait été observé ont été mesurés. Lorsqu'un nid était découvert, une pierre numérotée était apposée pour faciliter une identification ultérieure. On relevait la date, l'heure, les coordonnées GPS et les individus présents. On mesurait également le diamètre longitudinal (dans le sens du courant) et latéral (perpendiculaire au courant) de la zone creusée avec un mètre ruban ( $\pm 1$  cm) dans l'éventualité d'un suivi de l'évolution des dimensions. Un nid était considéré comme terminé lorsque plus aucun individu n'était observé dessus. Des mesures complètes étaient alors effectuées.

Les deux diamètres étaient remesurés et le nid découpé en trois zones pour effectuer les autres mesures (Figure 2). Le bord amont correspondait à l'amont immédiat du nid où le substrat ne présente pas de modification visible. Le creux se référait au nid en lui-même, c'est-à-dire à la dépression formée par extraction du substrat. La dernière zone, le dôme, correspond à l'accumulation de matériaux à l'aval immédiat du nid. Sur chacune de ces zones les mêmes mesures étaient réalisées. Les profondeurs étaient mesurées grâce à un vernier ( $\pm 1$  cm) en trois endroits différents sur chaque zone. Les valeurs résultantes étaient ensuite moyennées. La vitesse de courant, obtenue grâce à un courantomètre (FLO-MATE 2000), était mesurée au fond et à 20, 40 et 80 % de la profondeur afin d'obtenir un gradient vertical de vitesse de courant. Deux variables ont été calculées *a posteriori*. La première est le différentiel de vitesse de courant entre la vitesse au fond à l'amont du nid et la vitesse au fond dans le creux du nid. La seconde correspond au différentiel de profondeur calculé à partir des mesures effectuées sur les mêmes localisations que pour le différentiel de vitesse. La



granulométrie était estimée de manière qualitative en déterminant les deux catégories dominantes et un substrat associé à partir d'une échelle de Wentworth modifiée parmi les catégories blocs (b), pierres grossières (pg), pierres fines (pf), cailloux grossiers (cg), cailloux fins (cf), graviers grossiers (gg), graviers fins (gf), sables grossiers (sg), sables fins (sf). Le choix de cette méthode était dicté par la nécessité d'employer des outils rapides à mettre en œuvre, le but étant de mesurer rapidement chaque nid afin de pouvoir multiplier les mesures et rendre compte de la variabilité existante.

### *II.3. Capture et marquage des individus*

Au cours de la saison de reproduction, toutes les lamproies détectées sur la zone (la plupart sur des nids) ont été capturées et marquées afin d'estimer l'effectif de la population par capture-marquage-recapture, et de comptabiliser le nombre de nids sur lesquels chaque individu était observé. La capture initiale de chaque individu a été effectuée avec une épuisette, dès lors que celui-ci n'était pas marqué. Le marquage consiste en un placement de deux T-bar tags (FD-94, Floy Tag & Mfg Inc.) insérés sur la nageoire dorsale antérieure (Figure 1). Chaque marque présente un numéro unique et un code de deux couleurs (parmi rose, vert ou bleu). Un placement de la marque à gauche ou à droite de la nageoire élève le nombre de permutations à 364, ce qui permet d'identifier visuellement autant d'individus marqués, sans nécessité de recapture. Un individu marqué sur la partie **Antérieure Droite** avec un tag **Bleu-Vert** et sur la partie **Postérieure Gauche** avec un tag **Rose-Vert** présentera ainsi le code « ADBVPGRV ».

**Figure 1. Marquage d'une lamproie marine mâle (reconnaisable au bourrelet dorsal) avec deux T-bar tags. L'avant de l'animal étant vers la gauche de la photographie, le code individuel est AGRRPGVR.**

Pour chaque individu, les informations relevées sont la date, l'heure, la position GPS de la capture (si réalisée en dehors d'un nid identifié), la masse, la longueur et le sexe. La masse a été mesurée via un peson ( $\pm 10$  gr), l'individu étant placé dans un sac de masse connue. La longueur a été mesurée grâce à une réglette ( $\pm 1$  cm) placée dans une gouttière pour immobiliser l'individu. Le sexe a été déterminé par simple observation, le mâle présentant notamment un épais bourrelet dorsal absent chez la femelle (Elie & Taverny 2010). Suite au marquage, l'individu est relâché à un

emplacement proche de celui de la capture, en le ventousant sur une pierre pour limiter le risque de dévalaison (et donc d'abandon du nid le cas échéant).

Lorsqu'un individu marqué était vu, l'identification était réalisée grâce à son code couleur si les deux tags étaient présents, n'induisant alors pas de recapture. Dans le cas contraire, l'individu était recapturé et identifié par le numéro de la marque restante. Une marque de mêmes couleurs que celle manquante lui est alors rajoutée. Dans le cas d'une perte des deux marques (trous visibles dans la nageoire lors de la capture) un nouveau marquage était réalisé selon la même procédure que lors d'une première capture. La date, l'heure et le numéro de nid où l'individu était détecté ou recapturé étaient notés.

#### *II.4. Analyses statistiques*

L'ensemble des analyses a été réalisé sur le logiciel R (version 3.5.1). Les différents packages utilisés sont précisés dans la partie correspondante. Par ailleurs, l'ensemble des tests et intervalles sont calculés ou représentés avec un risque d'erreur de 5% ( $\alpha = 0.05$ ).

##### II.4.1. Classification des variables mesurées sur les nids

Afin de réaliser par la suite une analyse plus détaillée des liens précis entre les variables mesurant les caractéristiques des nids, une première étape de sélection est nécessaire afin de garder uniquement les mesures potentiellement intéressantes pour la suite des analyses. Ainsi, une première étape de suppression des variables liées et redondantes a été réalisée via une classification hiérarchique ascendante. Cette méthode permet de déterminer un nombre optimal de clusters grâce à l'indice de Rand ajusté dont la plus forte valeur moyennée détermine le nombre approprié de partitions. A chaque étape, les deux classes minimisant la perte d'homogénéité sont agrégées. Un arbre de classification des variables est alors obtenu à partir du nombre de clusters préalablement déterminé. Cette analyse a été réalisée via le package « ClustOfVar » version 1.1 (Chavent *et al.* 2012). Afin de quantifier la corrélation entre les variables regroupées, le coefficient de corrélation de Pearson a été calculé dans le cas de variables continues. Les différentes variables sélectionnées sont non redondantes. Cependant, certaines variables fortement corrélées ont été conservées dans le cas où celles-ci révélaient un potentiel effet biologique.

##### II.4.2. Capture-marquage-recapture

Le modèle de Capture-Marquage-Recapture mis en œuvre pour estimer la population du secteur suivi est basé sur un modèle Jolly – Seber classique. Le modèle de base est un modèle d'occupation dynamique multi-états avec population augmentée (Kery & Schaub 2011) mis en œuvre via le package « Rjags » version 4-10 servant d'interface au logiciel JAGS (Plummer *et al.* 2003). Les modèles Jolly-Seber sont adaptés dans ce cas de figure car ils permettent d'estimer l'effectif de populations dites « ouvertes », où les individus peuvent quitter la zone ou arriver en cours de suivi.

A partir des données de capture initiale puis de recapture pour chaque individu  $i$  à chaque jour de la saison  $t$ , ce modèle permet d'estimer pour chaque individu une probabilité de capture  $p_{i,t}$ , une probabilité d'entrer dans la zone d'étude  $\gamma_{i,t}$  et une probabilité de rester dans la zone  $\phi_{i,t}$ . Cette dernière probabilité, appelée survie apparente, correspond au complément de la mortalité des individus et du

taux de départ de la zone. Certains individus peuvent en effet mourir suite à la reproduction ou bien fréquenter d'autres nids sur un secteur non suivi dans cette étude. N'ayant pas d'informations sur la mortalité hormis deux observations ponctuelles d'individus morts et marqués, ces deux valeurs ne sont pas dissociées. Conjointement à l'estimation de ces probabilités de capture, d'entrée et de sortie du système, le modèle peut estimer d'une part le nombre d'entrées par jour de suivi,  $B_i$ , et d'autre part l'effectif de la population présente sur le site sur la totalité de la saison,  $N_{super}$ .

En plus des paramètres classiques estimés par ce type de modèle, les effets de deux covariables individuelles – la longueur et le sexe – ont été testés sur  $\gamma$ ,  $\phi$ , et  $p$ . Les données de longueur ont été centrées et le sexe des individus a été codé en 0 (femelle) ou 1 (mâle). Les différents modèles testés sont indiqués sur le Tableau 1. Pour chacun des modèles, le DIC (« Deviance Information Criterion ») a été calculé afin de choisir *in fine* le modèle le plus parcimonieux. Les différentes estimations *a posteriori* ont été comparées aux priors indiqués dans le modèle afin de vérifier que ce dernier estime des valeurs non influencées par ces priors et plus précises. De même, le diagnostic de convergence de Gelman et Rubin a été appliqué pour ces estimations (fonction `gelman.test` du package «coda», version 0.19 – 3, Plummer *et al.* 2006) afin de vérifier la convergence des chaînes de Markov.

Le modèle présenté ici correspond au modèle complet sans interaction entre les covariables. Voici ci-après les équations décrivant la manière dont les covariables ont été implémentées dans ce modèle complet :

$$(1) \ln(\phi_i/(1-\phi_i)) = \theta_1 + \theta_2 \times \text{sexe}_i + \theta_3 \times \text{longueur}_i$$

$$(2) \ln(p_i/(1-p_i)) = \beta_1 + \beta_2 \times \text{sexe}_i + \beta_3 \times \text{longueur}_i$$

$$(3) \ln(\gamma_{i,t}/(1-\gamma_{i,t})) = \alpha_{(\text{sexe}_i=0)+1} + \alpha_{(\text{sexe}_i=1)+1} + \alpha_3 \times (t-1) + \alpha_4 \times (t-1)^2 + \alpha_5 \times \text{longueur}_i$$

#### II.4.3. Tests d'hypothèses

Des modèles linéaires ont été utilisés pour tester les hypothèses proposées en introduction sur les facteurs influençant le nombre d'individus par nid, le nombre de nids par individu, et sur les relations entre les caractéristiques des nids et celles des individus qui les construisent. Les conditions d'application du modèle linéaire ont été testées *a posteriori* : homoscedasticité des résidus via un test de Levene (fonction `levene.test` du package « car » version 3.0 – 2, (Fox & Weisberg 2011)) ; normalité des résidus via un test de Kolmogorov-Smirnov (fonction `ks.test` incluse dans le logiciel de base). Les modèles linéaires multiples complets ont d'abord été écrits avec toutes les variables indépendantes à tester, puis ont été réduits par retrait et ajout successif des différentes variables jusqu'à obtenir le modèle ayant le plus petit critère d'information d'Akaike (fonction `stepAIC` du package MASS, Venables & Ripley 2002). Dans le cas où une variable quantitative était expliquée par une variable qualitative, un test de Kruskal – Wallis non paramétrique (fonction `kruskal.test` du package « dplyr » version 0.8.3, Wickham *et al.* 2019) a été employé.

### III. Résultats

#### III.1. Nombre et caractéristiques des nids

Au total, 202 nids ont été détectés tout au long de la saison de reproduction, dont 74 étaient actifs au moment de la détection, et ont donc été mesurés. L'ensemble des mesures réalisées sur les nids et les individus (Figure 2) a permis de donner un ordre de grandeur des différents éléments d'intérêt. Si l'on s'intéresse aux nids, on remarque que les deux diamètres mesurés ( $119,4 \pm 57,5$  cm pour le diamètre latéral et  $116,1 \pm 50,0$  cm pour le diamètre longitudinal) présentent des valeurs moyennes proches. Par ailleurs, l'étude des différences de vitesses de courant et de profondeur entre l'amont du nid et le creux indique un creusement moyen de  $8,7 \pm 4,3$  cm et un différentiel de vitesse de  $30,15 \pm 17,98$  cm/s. Ces valeurs correspondent à l'effet moyen de l'action des lamproies marines sur la zone considérée.

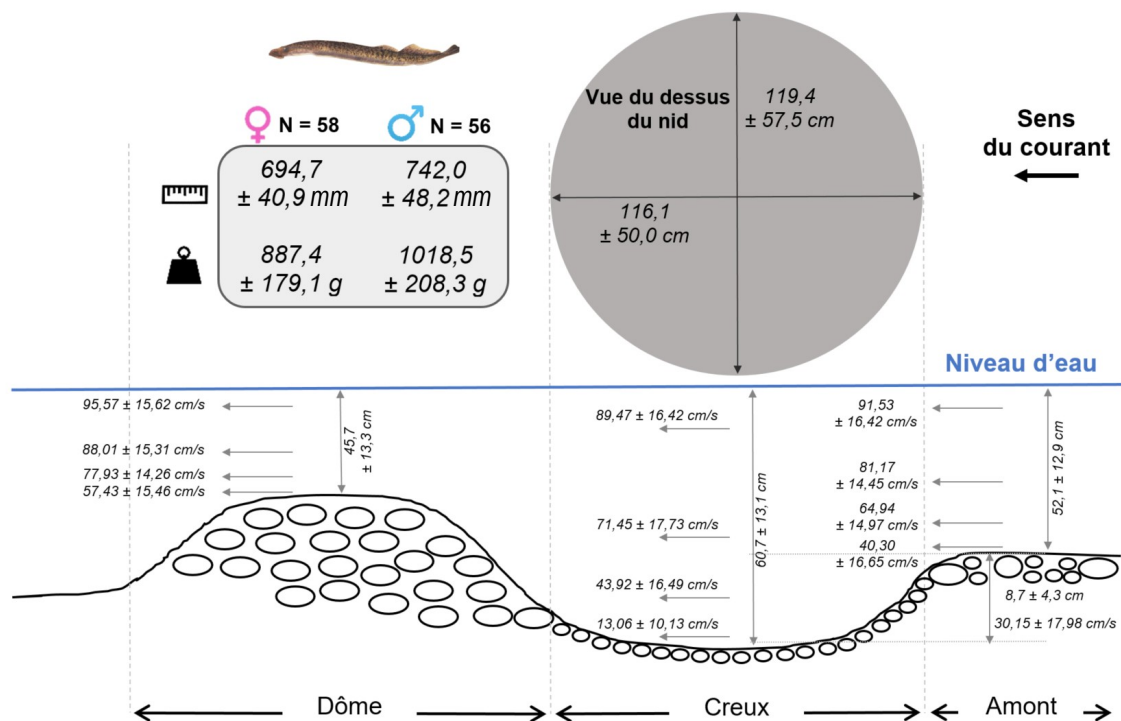


Figure 2 : Valeurs moyennes et variabilité (écart-type) des mesures prises sur les nids et les individus.

La classification ascendante hiérarchique a abouti à une partition en 13 classes, selon le critère de Rand qui indique une stabilité augmentant continuellement jusqu'à 13 classes (0,8101960). La valeur maximale, atteinte pour 15 clusters (0,8177642) étant très proche de la précédente, le choix de 13 classes apparaît comme un bon compromis entre la stabilité et un regroupement en un nombre de clusters suffisamment restreint.

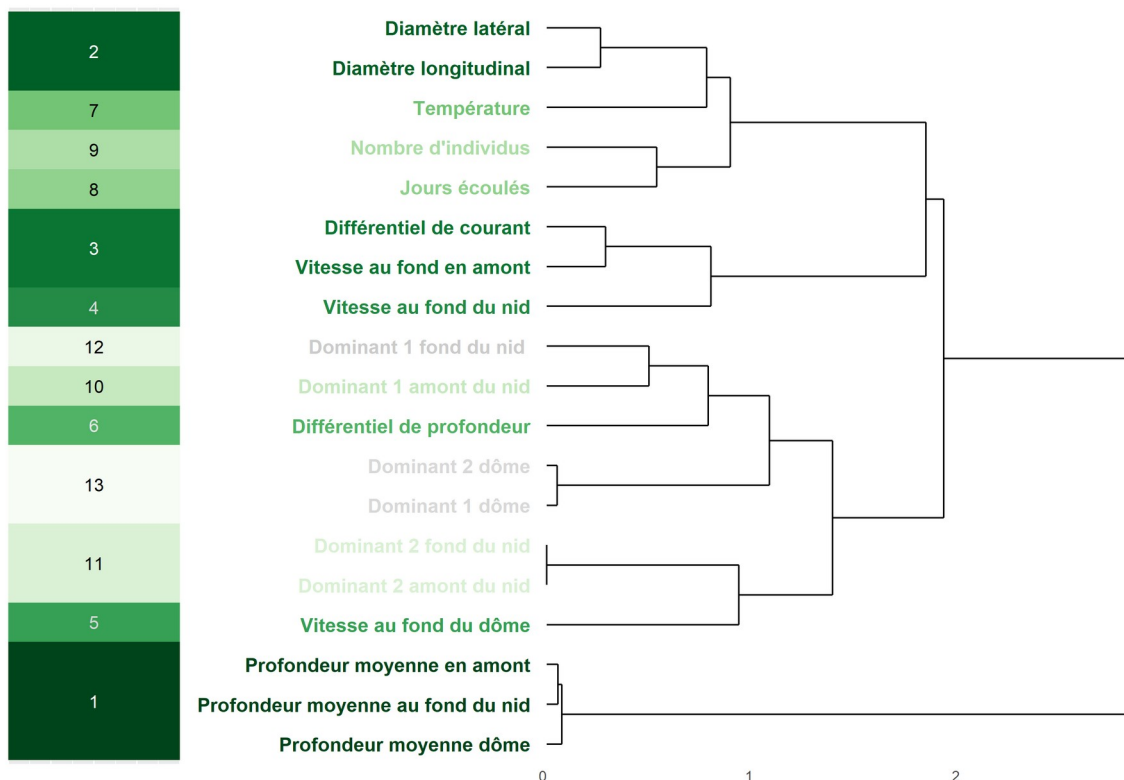


Figure 3. Arbre de classification ascendante hiérarchique réalisé sur les variables mesurées sur les nids. L'axe des abscisses indique le poids de chacune des dichotomies. Les clusters sont numérotés en fonction de leur poids dans la classification. Une couleur vert foncé indique un poids de cluster important relativement aux autres alors qu'une couleur vert pâle voire grise indique un poids de cluster relativement faible.

L'arbre de classification résultant (Figure 3) montre une première dichotomie discriminant les profondeurs en amont, au niveau du creux et au niveau du dôme. Ces trois variables étant fortement corrélées (Pearson's product-moment correlation  $t = 21.557$ ,  $df = 75$ ,  $p\text{-value} < 2.2e-16$ ,  $cor = 0.92$  pour profondeur moyenne en amont ~ profondeur moyenne dôme ;  $t = 25.103$ ,  $df = 75$ ,  $p\text{-value} < 2.2e-16$ ,  $cor = 0.95$  pour profondeur moyenne en amont ~ profondeur moyenne au fond du nid ; Pearson's product-moment correlation  $t = 23.059$ ,  $df = 75$ ,  $p\text{-value} < 2.2e-16$ ,  $cor = 0.94$  pour profondeur moyenne au fond du nid ~ profondeur moyenne dôme) il est raisonnable de ne conserver qu'une seule de ces variables. La profondeur en amont apportant l'information de la profondeur sans le creusement du nid, celle-ci est sélectionnée.

Le second cluster comprend les diamètres latéral et longitudinal. De manière analogue, la liaison entre ces deux mesures est forte (Pearson's product-moment correlation  $t = 9.4941$ ,  $df = 75$ ,  $p\text{-value} = 1.719e-14$ ,  $cor = 0.74$ ). Le diamètre longitudinal est ainsi conservé comme un proxy des dimensions du nid, mais le diamètre latéral aurait également pu être choisi. Le troisième groupe sélectionné correspond au différentiel de courant et à la vitesse au fond en amont du nid (Pearson's product-moment correlation  $t = 10.837$ ,  $df = 57$ ,  $p\text{-value} = 1.822e-15$ ,  $cor = 0.82$ ). Bien que ces variables soient fortement corrélées, elles sont toutes deux conservées, conformément à l'hypothèse concernant leur lien éventuel.

Le quatrième cluster ne comprend qu'une seule variable : la vitesse au fond du nid. Celle-ci étant différenciée elle est conservée pour la suite des analyses. De même, le cinquième cluster isole la vitesse au fond du dôme qui est également conservée tout

comme le différentiel de profondeur constituant le sixième cluster. Les clusters 7, 8 et 9 comprennent respectivement la température, le nombre de jours écoulés depuis le début du suivi de terrain et le nombre d'individus par nid. A ce stade de l'analyse, ces variables différenciées sont conservées. Les derniers clusters comprennent les variables indiquant la granulométrie, qui est très peu variable entre les nids. Ces variables se révélant moins bien discriminées si l'on se réfère au poids des dichotomies, seule la granulométrie en amont du nid est conservée, étant par ailleurs la mieux différenciée. De plus, cette variable donne des informations sur les conditions initiales avant creusement, de la même manière que la profondeur en amont du nid, qui a été conservée pour la même raison.

La vitesse de courant au fond du nid est plus faible que sur le bord amont (moyenne de 13,06 cm/s au fond contre 40,3 cm/s en amont ; Test Mann-Whitney,  $W=348$ ,  $p\text{-value}<0.001$ ). Elle est aussi moins variable au fond du nid que sur le bord amont (variance de 102 au fond contre 277 en amont ; Test de Brown-Forsythe,  $F=125,52$ ,  $p\text{-value} < 0.0001$ ). Pour un même nid, la vitesse de courant au fond du nid est toujours plus faible qu'en amont et ces deux variables sont statistiquement indépendantes (Corrélation de Spearman,  $S = 47\ 198$ ,  $p\text{-value}=0,527$ , Figure 4), ce qui indique que même les nids creusés dans des endroits où le courant est rapide ont une vitesse faible au fond du creux.

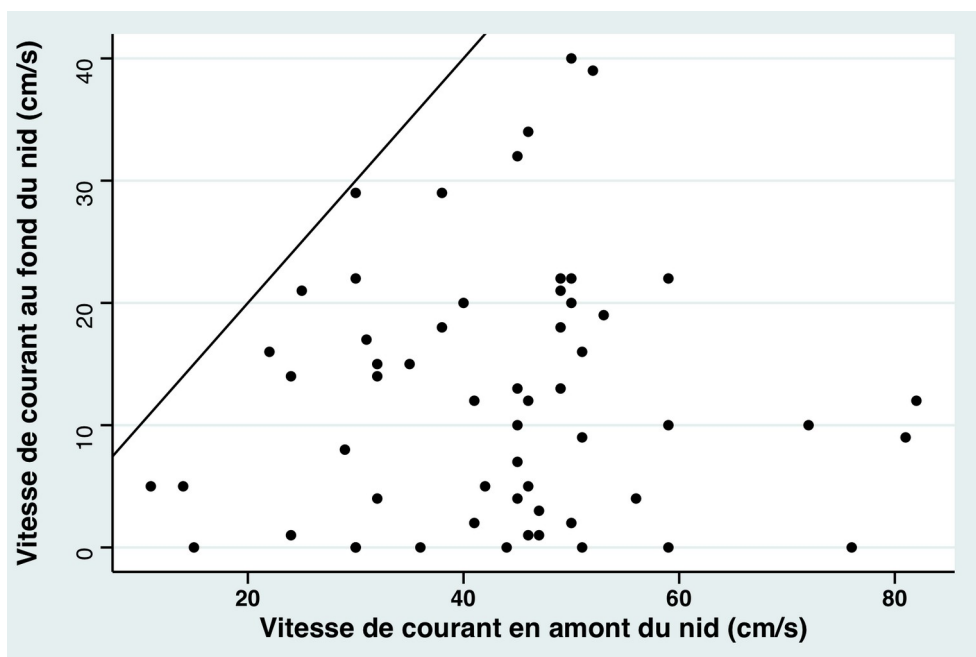


Figure 4. Vitesse du courant au fond des nids de lamproie marine en fonction de la vitesse sur le bord amont du nid. La droite bleue correspond à la régression (pente non significativement différente de zéro) et son intervalle de confiance. La droite noire d'équation  $y=x$  correspond à la situation où la vitesse au fond est la même qu'en amont.

### III.2. Nombre et caractéristiques des individus

Sur l'ensemble de l'expérience, 114 individus ont été capturés (58 femelles et 56 mâles). Les mâles étaient en moyenne 6,4% plus longs et 12,9 % plus massifs que les femelles. Sur ces 114 individus, 61 ont été recapturés avec les 2 marques restantes. A ces individus s'ajoutent 8 lamproies ayant perdu une des marques sans que cela ne

pose un problème pour l'identification. Enfin, deux lamproies avaient perdu les deux marques (trous visibles). Ces individus n'ont pas été inclus dans le modèle de capture-marquage recapture, leur historique complet (avant perte de marque) n'étant pas connu.

D'après le calcul du DIC, le modèle de capture-marquage recapture qui a été retenu est le modèle complet, incluant l'effet du sexe et de la longueur de l'individu sur les probabilités d'entrée, de survie et de capture, et l'effet du temps sur la probabilité d'entrée. Si l'on regarde l'effet des covariables sur les paramètres (Tableau 1), on voit que  $\alpha_1$  et  $\alpha_2$  sont égaux, et que les autres  $\alpha$  contiennent la valeur zéro dans leur intervalle de confiance *a posteriori*, ce qui signifie qu'aucune variable testée n'affecte la probabilité d'entrée dans le système. Concernant la probabilité de survie apparente  $\varphi$ , le  $\theta_2$  positif ( $1,12 \pm 0,29$ ) indique une probabilité supérieure pour les mâles (codés 1) par rapport aux femelles (mâles :  $0,84 \pm 0,02$  ; femelles :  $0,62 \pm 0,02$ ). La valeur de  $\theta_3$  ( $0,00 \pm 0,00$ ) indique en revanche qu'il ne semble pas y'avoir d'influence de la longueur sur la probabilité de survie. Enfin, la valeur négative du paramètre  $\beta_2$  ( $-0,61 \pm 0,34$ ) indique que la probabilité de capture est plus faible pour les mâles que pour les femelles (mâles :  $0,61 \pm 0,05$  ; femelles :  $0,78 \pm 0,03$ ), et la valeur de  $\beta_3$  ( $-0,00 \pm 0,00$ ) montre que la longueur n'a pas non plus d'influence sur la probabilité de capture.

**Tableau 1. Paramètres du modèle de Capture-Marquage-Recapture avec leur distribution *a posteriori*. Pour tous les paramètres la distribution *a priori* était une Normale de moyenne 0 et d'écart-type 1000, sauf Nsuper qui est calculé à partir des autres paramètres et n'a donc pas d'*a priori*. L'intervalle de confiance à 95 % est indiqué entre parenthèses.**

Paramètre	Signification (voir équations 1, 2 et 3)		Distribution <i>a posteriori</i>	
	Processus	Effet	Moyenne	Ecart-type
$\alpha_1$	Entrée dans la zone	Femelles	-5,03 [-6.00 ; -4,18]	0,46
$\alpha_2$	Entrée dans la zone	Mâles	-4,81 [-5.77 ; -3.97]	0,46
$\alpha_3$	Entrée dans la zone	Jour de la saison	-0,03 [-0.10 ; 0.06]	0,04
$\alpha_4$	Entrée dans la zone	Carré du jour de la saison	0,00 [0.00 ; 0.00]	0
$\alpha_5$	Entrée dans la zone	Longueur	0,00 [-0.00 ; 0.01]	0
$\theta_1$	Survie	Intercept	0,51 [0.12 ; 0.90]	0,2
$\theta_2$	Survie	Mâles	1,12 [0.55 ; 1.68]	0,29
$\theta_3$	Survie	Longueur	0,00 [-0.00 ; 0.01]	0
$\beta_1$	Capture	Intercept	1,18 [0.68 ; 1.72]	0,26
$\beta_2$	Capture	Mâles	-0,61 [-1.29 ; 0.05]	0,34
$\beta_3$	Capture	Longueur	0,00 [-0.01 ; 0.00]	0
Nsuper	Taille de la population		154,55 [146 ; 165]	5,48

Ce modèle estime l'effectif de la population à 155 individus, avec un intervalle de confiance à 95 % compris entre 146 et 165 individus. Concernant le nombre d'entrées « B » estimé par le modèle (Figure 5), on remarque que les estimations prennent en compte les pics de marquage observés lors de la phase terrain, puisque le 3 juin et le 12 juin – jours où le nombre d'entrées estimées dans la population est le plus important – correspondent de manière cohérente aux occasions de capture où le plus d'individus ont été marqués (respectivement 14 et 12 individus).

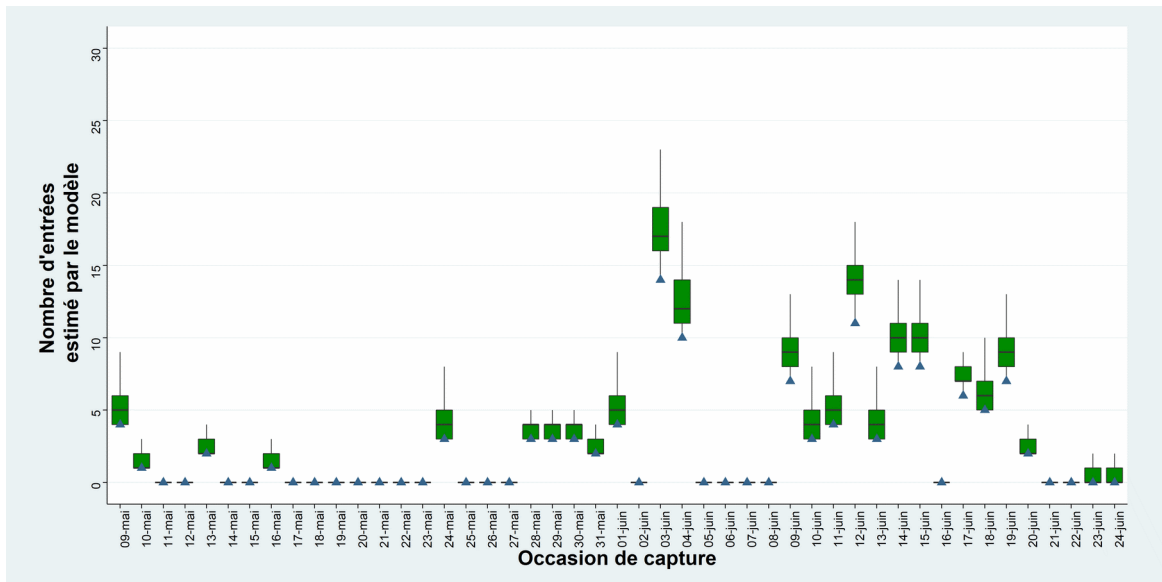


Figure 5. Nombre d'entrées journalier estimé par le modèle. Les boxplots représentent les estimations du modèle. Les triangles bleus correspondent au nombre de nouveaux individus (non marqués) détectés sur le terrain.

### III.3. Relations entre les nids et les individus

#### III.3.1. Relation entre nombre de nids et nombre de géniteurs

D'après nos données et le modèle de capture-marquage-recapture, notre zone d'étude abritait pour la saison 2019, 202 nids et 155 individus. Une recherche bibliographique nous a permis de trouver sept autres études où, pour une même zone, le nombre de nids avait été comptabilisé et le nombre de géniteurs estimé (en général par CMR). Une de ces études (Hogg *et al.* 2013) renouvelant cette opération pour trois années, nous avons obtenu dix points sur lesquels la relation entre le nombre de géniteurs et le nombre de nids pouvait être évaluée (Tableau 2).



Tableau 2. Etudes ayant à la fois compté les nids et estimé le nombre de géniteurs de lamproie marine sur la même portion de cours d'eau.

Nombre d'individus	Nombre de nids	Rivière	Référence
600	95	Big Garlic (USA)	Hanson & Manion 1978
1700	1240	?	Chiotti in Purvis & McDonald (1987)
9390	1468	Cayuga (USA)	Wigley (1959)
722	206	Big Garlic (USA)	Manion & McLain (1971)
300	107	Big Garlic (USA)	Manion et al (1988)
370	213	Big Garlic (USA)	Hanson & Manion (1980)
59, 223, 242	31, 128, 131	Sedgeunkedunk (USA)	Hogg et al. 2013

La figure 6 montre l'ajustement de deux formes de relation entre le nombre de nids et le nombre d'individus. Une régression linéaire (Figure 6.A) appliquée aux données brute indique une relation d'équation  $N_{\text{géniteurs}} = -370,476 (\pm 677,44) + N_{\text{nids}} \times 4,571 (\pm 1,088)$  avec un  $R^2 = 0,688$ . Une régression linéaire entre le logarithme népérien du nombre de nids et le logarithme népérien du nombre de géniteurs, indique une relation puissance d'équation  $\ln(N_{\text{géniteurs}}) = 0,5023 (\pm 1,0888) + \ln(N_{\text{nids}}) \times 1,0639 (\pm 0,2019)$  avec un  $R^2 = 0,776$ . Cette deuxième relation s'ajuste mieux aux données, et elle ressemble énormément à la méthode courante consistant à multiplier le nombre de nids par 2,5 pour estimer le nombre de géniteurs.

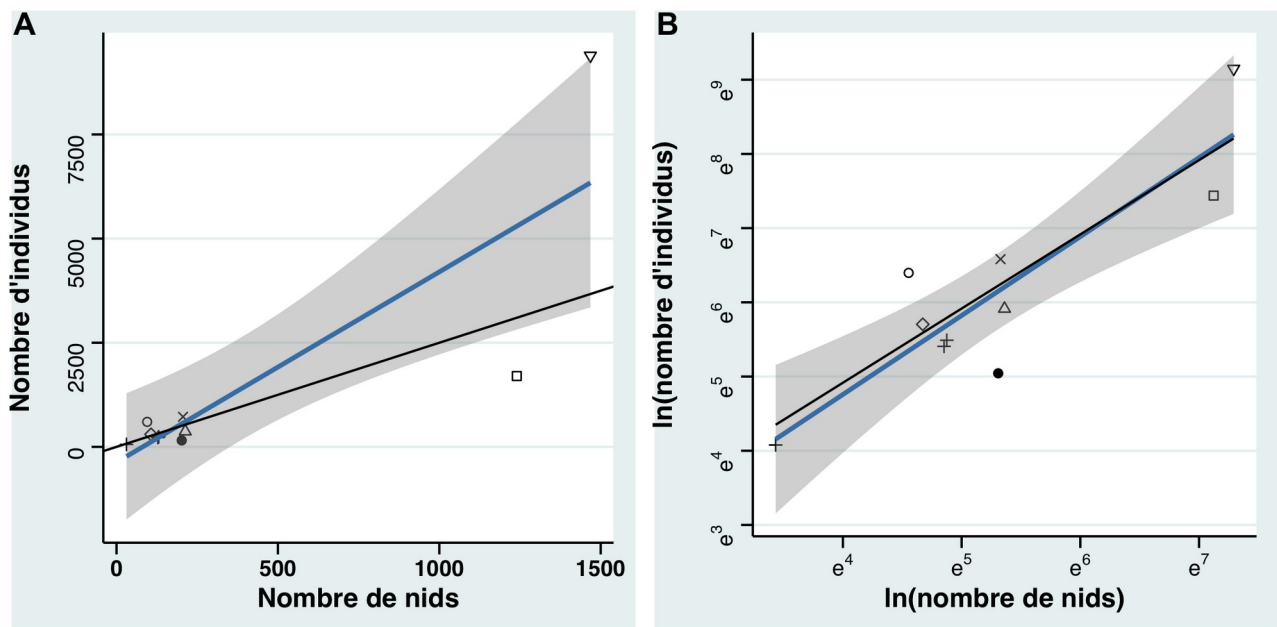


Figure 6. Relation entre le nombre de nids comptabilisés dans une portion de cours d'eau et le nombre de géniteurs sur cette zone. A) Représentation en échelle linéaire. B) Représentation en double échelle logarithmique. En A) et B) la droite bleue représente la régression linéaire, avec son intervalle de confiance et la droite noire correspond à la relation  $y=2,5x$ , parfois utilisée pour estimer le nombre d'individus à partir du nombre de nids. Chaque symbole représente une étude :  $\nabla$  (Wigley 1959),  $\square$  (Chiotti in Purvis & McDonald 1987),  $\Delta$  (Hanson & Manion 1980),  $\times$  (Manion & McLain 1971),  $\diamond$  (Manion *et al.* 1988),  $\circ$  (Hanson & Manion 1978),  $+$  (Hogg *et al.* 2013),  $\bullet$  nos données.

On peut alors prédire le logarithme du nombre de géniteurs connaissant le nombre de nids en appliquant la relation, puis calculer l'exponentielle de cette valeur pour obtenir l'estimation du nombre de géniteurs. Par exemple, admettons qu'on compte de 500 nids sur une zone, on a alors

$$\ln(N_{\text{géniteurs}}) = 0,5023 + \ln(500) \times 1,0639 = 7,114022$$

$$\text{donc } N_{\text{géniteurs}} = \exp^{7,114022} = 1229 \text{ géniteurs.}$$

Si deux variables  $y$  et  $x$  sont reliées par une relation linéaire et qu'on suppose une erreur Normale, l'intervalle de prédiction à 95 % d'une valeur  $\hat{y}_0$  à partir d'une valeur  $x_0$  peut être calculé par la formule suivante :

$$IC_{95\%} = \hat{y}_0 \pm t_{\alpha} \times s_{xy} \sqrt{1 + \frac{1}{n} + \frac{(x_0 - \bar{x})^2}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}}$$

où  $t_{\alpha}$  est la valeur de la table de  $t$  de Student correspondant au seuil  $\alpha$  pour  $(n-1)$  degrés de liberté (ici  $\alpha = 0,05$  pour 9 degrés de liberté,  $t = 1,833$ ),  $s_{xy}$  est l'écart-type des résidus de la régression linéaire (dans notre cas  $s_{xy} = 0,7023$ ),  $\bar{x}$  est la moyenne de la variable  $x$  (dans notre cas, la moyenne des logarithmes du nombre de nids est 5,2800), et  $n$  est l'effectif sur lequel la régression a été faite (dans notre cas  $n = 10$ ).

Comme dans notre cas la régression linéaire est faite sur le logarithme de nids et le logarithme des géniteurs, on doit appliquer la formule en utilisant les logarithmes du nombre de nids pour valeurs de  $x$ . On calcule alors les bornes inférieure et supérieure de l'intervalle de confiance à 95 % du logarithme du nombre de géniteurs, puis calculer l'exponentielle des ces bornes pour obtenir l'intervalle de confiance du nombre de géniteurs.

Par exemple pour  $x_0 = \ln(500)$  nids :

$$IC_{95\%}(7,114022) = 7,114022 \pm 1,833 \times 0,7023 \sqrt{1 + \frac{1}{10} + \frac{(\ln(500) - 5,28)^2}{\sum_{i=1}^n (x_i - 5,28)^2}} = [5,763873 ; 8,46417]$$

donc

$$IC_{95\%}(\exp(7,114022)) = [\exp(5,763873) ; \exp(8,46417)] = 1229 [319 ; 4742]$$

ce qui est très imprécis.

### III.3.2. Nombre de nids par individu et nombre d'individus par nid

Les individus des deux sexes peuvent fréquenter plusieurs nids (Figure 8). Les mâles fréquentent plus de nids que les femelles (test de Kruskal-Wallis,  $\chi^2 = 5,4533$ ,  $df = 1$ ,  $p$ -value = 0,01953). Ainsi, les femelles ont été retrouvées sur 1,67 nids en moyenne et 7 au maximum, contre une moyenne de 2,25 et un maximum de 10 pour les mâles.

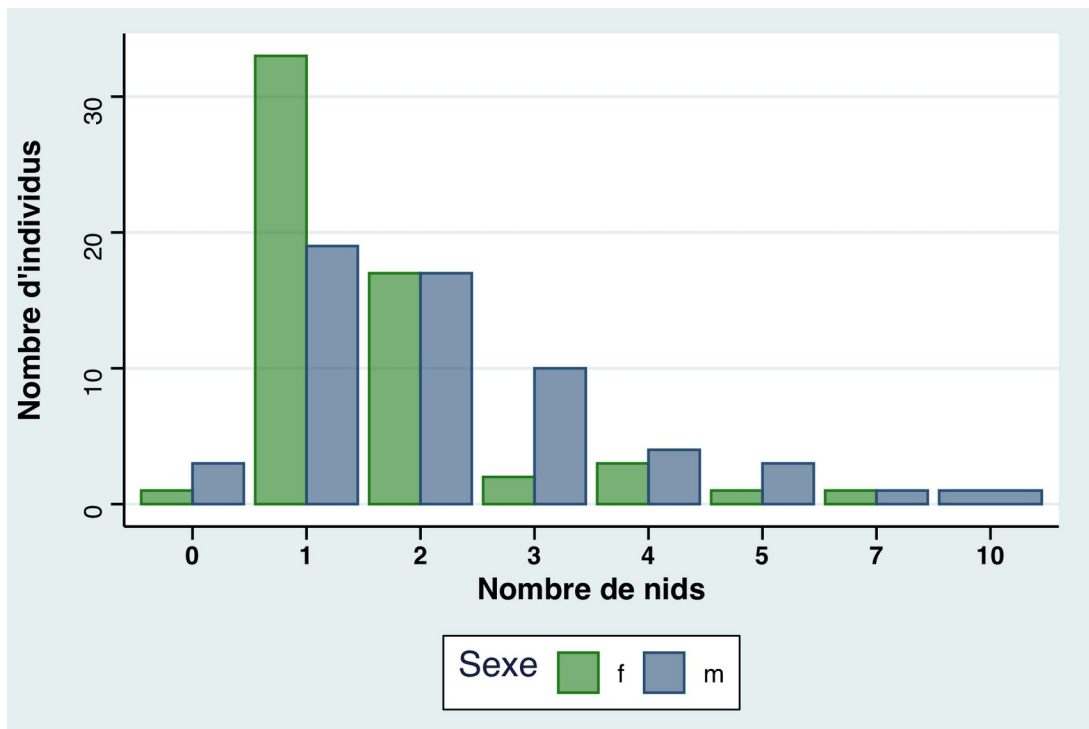


Figure 8. Nombre de nids sur lesquels les femelles (vert, n=58) et les mâles (bleu, n=56) ont été détectés.

De manière cohérente avec l'absence de lien mise en évidence sur l'AFDM, les individus les plus longs ne fréquentent pas plus de nids (Figure 9), que ce soit pour les femelles (Corrélation de Spearman,  $\rho=0.06$ , p-value=0.653) ou pour les mâles (Corrélation de Spearman,  $\rho=-0.006$ , p-value=0.963).

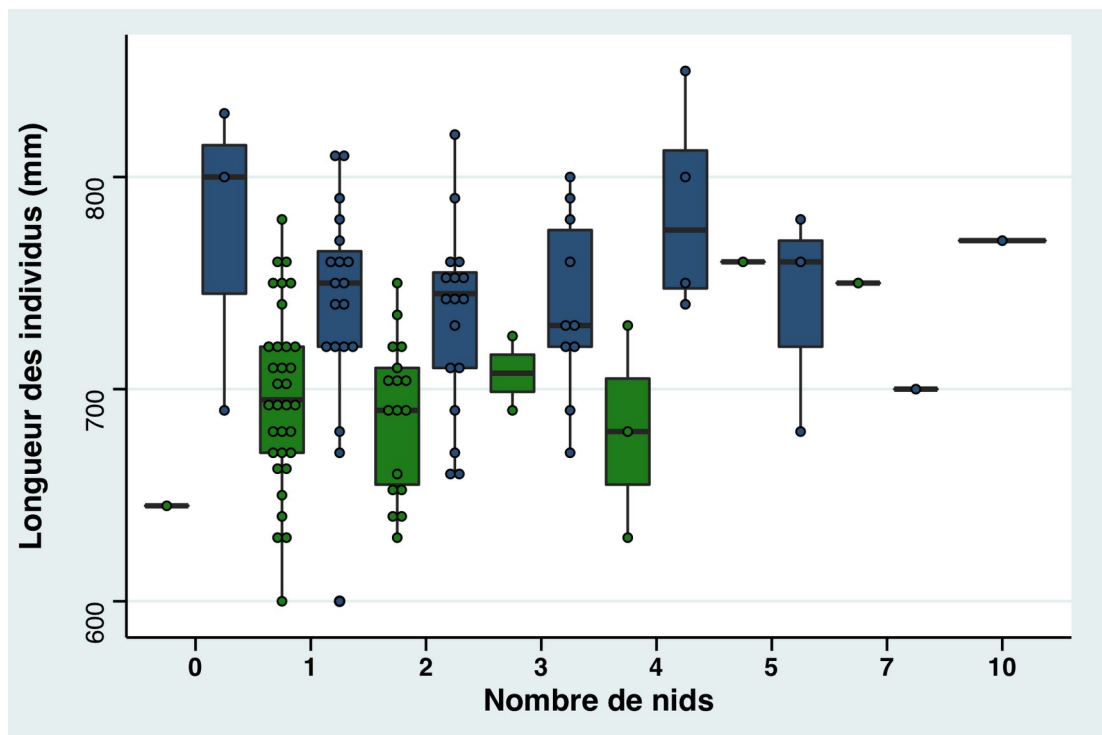


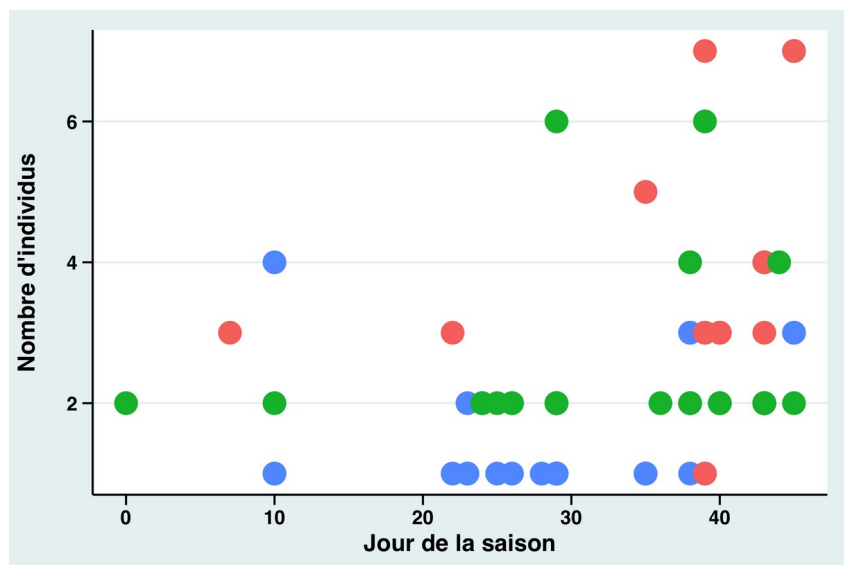
Figure 9. Longueurs individuelles de femelles (vert, n=58) et des mâles (bleu, n=56) en fonction du nombre de nids fréquentés par ces individus. Les boxplots sont centrés sur la médiane des observations ; chaque point représente un individu.

La majorité des nids détectés étaient inoccupés au moment de la détection (128/202). Sur les 74 nids occupés, la majorité l'étaient par des mâles seuls ou des couples (Tableau 3). Sur les 22 nids contenant plus de deux individus, 5 avaient un sex ratio équilibré, 12 avaient plus de femelles que de mâles, et 5 avaient plus de mâles que de femelles.

**Tableau 3. Nombre d'individus de chaque sexe présents sur les 202 nids de lamproie marine détectés pendant l'étude.**

	0 mâle	1 mâle	2 mâles	3 mâles	4 mâles
0 femelle	128	22	2	0	0
1 femelle	1	20	3	1	0
2 femelles	1	9	3	0	0
3 femelles	0	0	0	2	1
4 femelles	0	1	0	0	0
5 femelles	0	1	2	0	0

Au fil de la saison, les nids étaient occupés par un nombre de plus en plus grand d'individus (Figure 10, rho de Spearman = 0,43, p-value = 0,0002), mais le sex ratio ne changeait pas (effet de la date dans une régression binomiale,  $z = -0,735$ , p-value = 0,462).



**Figure 10. Nombre d'individus détectés sur les nids de lamproie marine en fonction du jour de la saison. Les points bleus représentent des nids avec un sex ratio biaisé vers les mâles, les rouges un sex ratio biaisé vers les femelles, les verts un sex ratio équilibré.**

Le nombre moyen de partenaires sexuel était de 2,14 pour les mâles comme pour les femelles, mais la variance était plus élevée pour les mâles (4,65) que pour les femelles (1,94). Pour les deux sexes, on remarque une relation positive entre le nombre de nids fréquentés et le nombre de partenaires sexuels rencontrés (mâles Figure 11.A, rho de Spearman=0,39, p-value = 0,005 ; femelles Figure 11.B, rho de Spearman=0,55, p-

value<0,001).

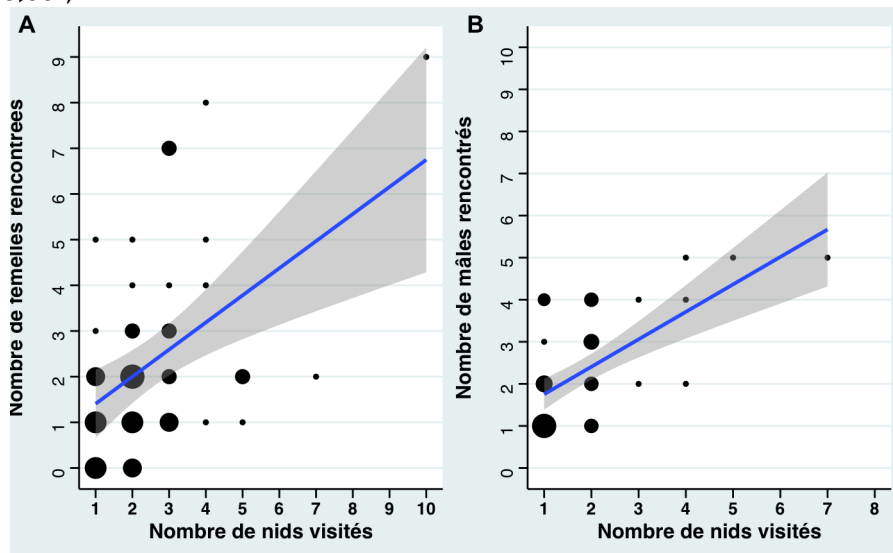


Figure 11. Nombre de partenaires sexuels rencontrés en fonction du nombre de nids sur lesquels les mâles (A) et les femelles (B) ont été détectés. La taille des points indique le nombre d'individus.

### III.3.3. Liens entre caractéristiques physiques des nids et des individus

Nous avons testé sur le diamètre (ici longitudinal) du nid l'effet du nombre de mâles, nombre de femelles, longueur moyenne des individus, jour de la saison, vitesse de courant à l'amont du nid et profondeur d'eau au bord du nid. Le modèle final indiquait que le diamètre du nid augmentait avec le nombre de femelles observées dessus (Figure 12,  $t=2,12$ ,  $p\text{-value}=0,04$ ), mais aussi avec le nombre de jours depuis le début de la saison ( $t=2,784$ ,  $p\text{-value}=0,007$ ), et diminuait avec la vitesse de courant à l'amont ( $t=-2,224$ ,  $p\text{-value}=0,03$ ). En revanche, ni le nombre de mâles, ni la longueur moyenne des individus, ni la profondeur n'était retenus dans le modèle final.

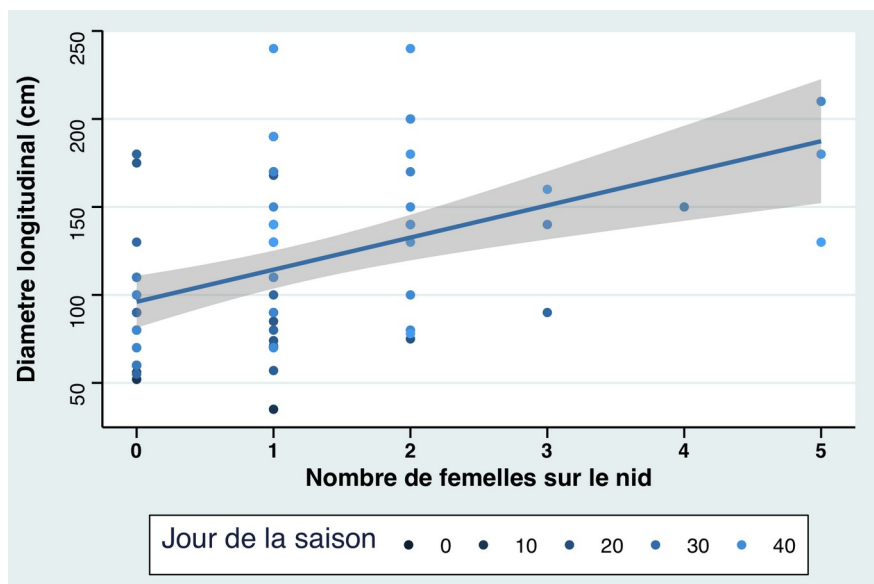


Figure 12. Diamètre longitudinal des nids de lamproie marine en fonction du nombre de femelles détectées sur le nid et du jour de la saison.

Par ailleurs, ni la profondeur de creusement des nids, ni la vitesse au fond du nid, ni la différence de vitesse du courant entre le bord amont et le fond du nid, ni les conditions

d'habitat où ils ont été creusés (vitesse du courant sur le bord amont, granulométrie dominante sur le bord amont), ne sont influencées par le nombre de mâles, de femelles, leur longueur moyenne ou la date de construction du nid.

## IV. Discussion

Le travail réalisé cette année est en grande partie exploratoire. Par conséquent, cette discussion porte en particulier sur les limites et les perspectives dégagées par les résultats de cette année. La structure de la discussion suivra les quatre objectifs annoncés en introduction : 1) estimation du nombre de nids et d'individus sur la même zone, 2) nombre de nids fréquentés par individu, 3) nombre d'individus fréquentant chaque nid, 4) relation entre les caractéristiques des nids et celles des individus les ayant construits.

### *IV.1. Corrélation entre le nombre d'individus et de nids sur une même zone*

L'estimation conjointe du nombre de géniteurs et du nombre de nids implique un effort d'échantillonnage conséquent. D'une part, la précision de l'estimation des modèles de capture-marquage-recapture (CMR) est directement liée à la proportion d'individus marqués dans la population. D'autre part, le comptage des nids doit être assez fréquent pour ne pas manquer des nids qui pourraient être effacés par des crues, et assez minutieux pour éviter le double comptage. En travaillant quasiment tous les jours sur une zone relativement réduite avec des marques tenant bien sur les individus, notre effort de capture a été conséquent, puisque nous avons capturé 114 individus sur les 155 que notre modèle estime être présents sur la zone de reproduction. L'intervalle de confiance à 95 % de l'estimation d'effectif qui en résulte est assez étroit, avec des bornes entre 146 et 165 individus. De la même manière, notre effort d'observation et les conditions favorables d'observation (accessibilité de la zone, météo correcte) nous ont certainement permis de comptabiliser tous les nids ou presque. Enfin, la capacité d'identifier les individus grâce à leur code couleur sans les recapturer a probablement limité la perturbation du comportement de reproduction.

À partir de nos données combinées à celles de sept autres études ayant estimé conjointement le nombre de nids et le nombre de géniteurs, nous avons établi qu'une relation puissance était plus adaptée qu'une relation linéaire entre les deux variables. En effet, quand de nombreux individus sont présents, le nombre de nids est moindre que ce qui serait attendu selon une relation linéaire. Cette diminution du ratio nids/individus peut être un artefact d'observation ou une réalité biologique. Dans le premier cas, l'hypothèse est qu'une très grande densité de nids limite la capacité des observateurs à les dénombrer, amenant à une sous-estimation du nombre de nids quand celui-ci est grand. Cette hypothèse est probable dans le cas des lamproies, où la construction de nouveaux nids peut conduire à l'agrandissement et à la fusion de nids précédemment construits, brouillant le dénombrement (Applegate 1950; Purvis & McDonald 1987). Cependant, Wigley (1959), la source de l'effectif le plus élevé dans le jeu de données utilisé (1468 nids pour 9390 individus sur la rivière Cayuga en 1951), ne mentionne pas de difficulté rencontrée dans le dénombrement des nids. Outre ce possible artefact, il se peut aussi que le comportement de nidification des lamproies dépende de la densité, et que les densités élevées d'individus favorisent la coopération dans la construction de nid, aboutissant à un nombre plus élevé d'individus par nid.

Partant de plusieurs observations indiquant que le nombre moyen d'individus par nid est entre 2 et 2,5 (Applegate 1950; Manion & Hanson 1980; Migradour 2010; Migado 2017), une

méthode couramment utilisée pour estimer le nombre de géniteurs à partir du dénombrement des nids consiste à multiplier le nombre de nids par une valeur située entre 2 et 2,5. Ainsi, Migradour (2010) multiplie par 2,46 les 5 829 nids comptabilisés sur la Nive et les Gaves pour estimer à 14 339 l'effectif de géniteurs, quand Migado (2017) multiplie par 2,27 les 106 nids détectés sur la Dordogne en aval de Bergerac et les 147 nids de l'Isle et de la Dronne pour obtenir 241 et 334 individus sur ces secteurs. Le modèle basé sur la relation puissance entre le nombre de nids et le nombre de géniteurs observés dans cette étude et sept autres donne des estimations respectives de 16 763 [2 654 ; 105 877], 235 [60 ; 927] et 334 [86 ; 1294]. On remarque que les valeurs prédites par le modèle sont extrêmement proche de celles calculées avec le coefficient de proportionalité. Cependant, on se rend compte que le faible nombre de points sur lesquels est construite la régression génère une incertitude d'estimation immense, et biaise éventuellement l'estimation. A titre d'exemple, à partir des 202 nids détectés sur notre zone d'étude, le modèle de régression prédit un effectif de 469 géniteurs, et un intervalle de confiance à 95 % allant de 121 à 1808. L'effectif de 155 individus estimé par CMR est certes compris dans l'intervalle extrêmement large, mais est bien loin de la valeur estimée

Une telle méthode n'est donc pas satisfaisante pour l'instant, mais pourrait être grandement améliorée grâce à la réplication de ce type d'étude où l'effectif de géniteurs est estimé (par CMR, ou par comptage à des dispositifs de franchissement) conjointement au dénombrement des nids. Il est très probable que d'autres études de ce type existent déjà et puissent rapidement être intégrées à notre jeu de données, ce genre de travaux étant typiquement présentés dans des rapports dont la diffusion est plus restreinte que des articles publiés dans des revues internationales. Si le lecteur, connaît de telles études, les auteurs de ce rapport lui seront reconnaissant de les leur transmettre. Avec plus de points, le modèle pourrait intégrer des covariables liées à l'environnement, pour affiner les estimations par exemple selon le débit de la rivière ou la zone géographique.

Par ailleurs, l'ajustement d'un modèle de CMR nous a permis d'estimer des paramètres d'intérêt sur la biologie de la lamproie, notamment la probabilité quotidienne de survie, elle-même dépendante du sexe. La durée de survie pouvant être calculée comme  $1/(1 - \text{probabilité de survie})$ , les mâles ayant une probabilité quotidienne de survie estimée à 0,84 contre 0,62 pour les femelles, leur durée moyenne d'activité sur la zone est estimée à 6,25 jours contre 2,63 jours pour les femelles. Ces valeurs sont cohérentes avec les résultats de Gardner et al. (2012) qui retrouvaient pendant 2,5 jours en moyenne (entre 1 et 6) les individus marqués sur leur zone d'étude. De même, la probabilité quotidienne d'entrée dans le système peut être liée à des facteurs individuels ou environnementaux. Dans nos données, aucun effet du sexe, de la longueur des individus ou du niveau d'avancement de la saison n'a été trouvé, mais la réplication de ce type d'étude permettrait de tester l'effet de facteurs environnementaux et individuels, voire de l'interaction des deux (par exemple effet du débit plus ou moins fort selon la taille des individus).

#### *IV.2. Nombre d'individus par nid et nombre de nids par individu*

Le nombre d'individus trouvés sur les nids observés est cohérent avec ce qui est habituellement trouvé (Johnson *et al.* 2015). Parmi les 74 nids occupés, les modalités les plus fréquentes étaient un mâle seul (22/74) et un couple (20/74). Le nombre maximum était de sept individus (deux mâles et cinq femelles), en accord avec des observations antérieures (par exemple Applegate 1950; Morman 1979). D'après nos données, le nombre d'individus par nid était plus grand en fin de saison qu'au début de la saison mais le sex ratio était le même tout au long de la saison. Ces observations sont en accord avec une hypothèse de saturation du milieu conduisant au partage de nid entre plusieurs individus et à une plus grande

promiscuité sexuelle.

Comme la plupart des études antérieures, notre dénombrement des individus sur les nids a été très ponctuel : nous observions le comportement des individus pendant environ 30 minutes seulement, alors que la construction d'un nid peut prendre jusqu'à trois jours (Applegate 1950). Il est alors possible que le nombre d'individus vus simultanément sur le nid sous-estime le nombre réel d'individus qui se succèdent lors de sa construction. Des observations de longue durée, avec des caméras, donneront accès à ce type d'information, en plus de nous renseigner sur les interactions entre individus.

Grâce au marquage des individus et à l'effort important de recapture, nous avons pu aussi compter le nombre de nids fréquentés pour chaque individu. Comme observé par Gardner et al. (2012) les mâles étaient vus sur un nombre plus grand de nids que les femelles, avec une moyenne de 2,25 et un maximum de 10 nids pour les mâles, contre une moyenne de 1,67 et un maximum de 7 nids pour les femelles. Dans la mesure où ce sont les mâles qui initient la construction des nids, la différence du nombre de nids fréquentés par les mâles et les femelles est à nuancer. En effet, une grande partie des nids n'étaient occupés que par un mâle seul, qui soit aura été rejoint par une femelle par la suite, soit aura abandonné le nid pour en construire un autre ailleurs. De plus le nombre de nids par individu est certainement sous-estimé, dans la mesure où les individus ont été observés sur seulement 74 nids sur 202 (36%), alors que d'après notre modèle de CMR 114 individus sur 155 (73%) ont été marqués. Il est fortement improbable que les 17 % d'individus jamais vus soient responsables des 64 % de nids inoccupés au moment de nos prospections. Dans l'avenir, des suivis plus intensifs sur quelques individus, par exemple avec du radiopistage, devraient donner une vision plus réaliste du nombre de nids fréquentés par les individus.

Enfin, en combinant le nombre de nids visités par chaque individu et l'identité des individus présents sur chaque nid, nos données fournissent un aperçu du système d'appariement des lamproies marines. Ce système d'appariement a été qualifié de polygynandre, sur la base de la présence occasionnelle de plusieurs individus des deux sexes sur un même nid, et d'analyses génétique de parenté (Scribner & Jones 2002). Dans nos données, les mâles comme les femelles avaient en moyenne 2,14 partenaires mais la variance pour les mâles était bien plus élevée que pour les femelles, conformément avec ce qui est observé en général chez les animaux, où la compétition sexuelle entre mâles est plus intense qu'entre femelles (Shuster & Wade 2003). Pour les deux sexes, le nombre de partenaires rencontrés augmentait avec le nombre de nids visités, mais la corrélation n'étant pas totale. Ces observations suggèrent que plusieurs tactiques pourraient être utilisées pour augmenter le nombre de partenaires, comme la multiplication du nombre de nids visités ou la participation à des nids impliquant de nombreux individus.

#### *IV.3. Caractéristiques des nids et des individus qui les construisent*

De nombreuses caractéristiques peuvent être mesurées sur les nids. La classification ascendante hiérarchique a montré, comme on pouvait s'en douter, que plusieurs d'entre elles étaient fortement corrélées, et que certaines variaient peu entre les nids et n'étaient donc pas très informatives. Par exemple, le choix d'habitat de reproduction parmi les microhabitats disponibles est tel que la granulométrie dans les différents points du nid ne varie pas tellement entre les nids.

Une variable relativement facile à mesurer lors de prospections de terrain est le diamètre du nid. Une hypothèse de départ était que des lamproies grandes et nombreuses seraient capables de déplacer une grande quantité de substrat pour construire de grands nids dans des conditions plus drastiques. On prédisait alors que le diamètre du nid augmenterait avec le nombre d'individus qui le construisent, et avec leur taille. Cette



prédiction a été partiellement vérifiée, car la taille des individus ne semble pas affecter le diamètre du nid, et le nombre de femelles trouvées sur le nid est lié positivement à son diamètre. Par ailleurs, la vitesse de courant sur le bord amont du nid influençait négativement le diamètre du nid. Enfin, le temps passé depuis le début de la saison, dont on a vu précédemment qu'il était lié au nombre d'individus sur le nid, avait aussi un effet positif sur le diamètre du nid. Au final, les nids construits vers la fin de la saison et accueillant plus de femelles étaient plus grands. On pourrait suspecter que la réutilisation des nids génère l'effet date, mais dans nos données, seuls trois nids ont été réutilisés (construits puis abandonnés, puis repris plusieurs jours après par d'autres individus) et les mesures prises après réutilisation ont été retirées de l'analyse. Comme le suggérait Applegate (1950), la plus forte occurrence de grands nids construits par plusieurs individus pourrait être un moyen de gagner du temps dans la construction en fin de saison. Les contraintes énergétiques semblent également jouer, dans la mesure où un courant rapide en amont, demandant aux individus un effort pour rester en place, est associé à un nid plus petit.

L'effet du nombre de femelles, et l'absence d'effet du nombre de mâles, sur le diamètre des nids, suscite des hypothèses sur le comportement reproducteur et donne des pistes de réflexion pour l'estimation du nombre de géniteurs à partir de l'observation des nids. Concernant le comportement reproducteur, la situation classique est que le mâle initie la construction du nid puis soit rejoint par la femelle, qui contribue à la construction (Hussakof 1912). Dans le cas où les occupants ne sont pas seulement un couple, il semble que tous les individus participent à la construction, bien que l'investissement relatif de chacun n'ait pas été quantifié. Un nombre plus grand de femelles sur un nid implique un nombre plus grand d'œufs déposés dans le nid, ce qui pourrait pousser les individus à construire un nid plus grand. Pour l'instant, n'ayant pas quantifié l'effort individuel de construction, on ne peut pas savoir si ce sont les femelles additionnelles elles-mêmes qui agrandissent le nid ou si les mâles augmentent leur investissement quand le nombre de femelles augmente. Le suivi vidéo évoqué précédemment devrait permettre de tester ces hypothèses, en plus de donner une image plus précise du nombre d'individus impliqués dans la construction d'un nid.

Du côté de l'estimation du nombre d'individus par l'observation des nids, la relation entre le diamètre du nid et le nombre de femelles suggère qu'en plus du dénombrement des nids, leur diamètre pourrait apporter de l'information supplémentaire. Cependant la dispersion des points autour de la régression entre les deux variables indique que d'autres facteurs sont en jeu, notamment la vitesse de courant, discutée plus haut. Dans nos données, le substrat était très peu variable entre les nids, mais un échantillonnage dans des habitats plus contrastés permettrait peut-être de mieux cerner les autres facteurs. Cependant, lors du dénombrement des nids, la rapidité d'exécution est une grosse contrainte, et il paraît irréaliste de demander aux opérateurs chargés de compter les nids de mesurer précisément, en plus du diamètre, la vitesse de courant ou la granulométrie du substrat.

Une variable potentiellement intéressante en termes de fonctionnalité du nid est la vitesse de courant sur le bord amont et au fond du nid. En effet, les deux fonctions principales du nid sont la fécondation des gamètes et l'incubation des embryons. Or, la vitesse de courant conditionne probablement deux contraintes liées à ces fonctions. D'une part, la survie des embryons dans le nid est conditionnée à l'apport d'eau bien oxygénée (Smith 1979; Silva *et al.* 2015), correspondant à un courant relativement rapide à l'entrée du nid. En fait, le courant entrant dans le nid semble s'infiltrer au niveau du trou et remonter dans le dôme (White 1990; Fixler 2017). D'autre part, pour que les gamètes se fécondent, ils doivent rester suffisamment longtemps à proximité les uns des autres, ce qui semble incompatible avec une vitesse élevée de courant. De plus, lors de la ponte, les œufs adhérents agrègent le sable situé au fond du trou, et ainsi lestés, sédimentent dans la partie amont du dôme (Applegate 1950). Le défaut de sédimentation des œufs semble être une

cause de mortalité importante, et un taux très élevé de dérive a été observé dans certain cas (Manion & Hanson 1980; Silva *et al.* 2015). Au fond du trou, là où les lamproies se trouvent quand elles expulsent leurs gamètes, la vitesse est très faible, ce qui devrait logiquement limiter les dépenses énergétiques des individus et favoriser la rencontre des gamètes et la sédimentation des œufs. On peut donc supposer qu'un nid efficace devrait se trouver dans une zone de courant rapide, mais être construit de manière à obtenir une vitesse de courant très lente au fond du creux. Nos résultats montrent que la vitesse du courant au fond du nid est inférieure, moins variable et indépendante de la vitesse sur le bord amont du nid. Cela signifie que même dans des courants rapides (jusqu'à 0,8 m/s), les lamproies ont réussi à construire des nids au fond desquels la vitesse était faible (en moyenne 0,13 m/s). Cependant, ni la vitesse en amont du nid, ni la vitesse au fond, ni la différence entre ces deux vitesses n'étaient influencées par le nombre ou la longueur moyenne des individus dans le nid ou par la profondeur de creusement. Cette absence de relation suggère qu'une plus grande taille corporelle et que la construction collective de nid ne confèrent pas d'avantages en termes d'efficacité du nid. Comme mentionné auparavant, nos mesures ponctuelles (nombre et taille des individus observés pendant quelques minutes et nids mesurés à la fin de la construction) ne représentent peut-être pas fidèlement tout ce qui se passe dans les nids. En effet, une fois qu'au moins un mâle et une femelle sont sur un nid, les lamproies alternent continuellement les accouplements (environ un toutes les 5 minutes) et la construction du nid, pendant plusieurs heures, parfois jusqu'à trois jours (Applegate 1950). La grande taille ou le grand nombre d'individus permet donc peut-être d'obtenir un « bon » nid plus rapidement, pour qu'une plus grande proportion des pontes soient réalisées dans un environnement favorable.

#### *IV.4. Conclusion*

Le suivi de la reproduction des lamproies marines sur notre zone d'étude a dégagé des résultats nouveaux, mais en accord avec les connaissances actuelles. L'utilisation d'une régression entre le nombre de nids et le nombre de géniteurs pour estimer le deuxième à partir du premier n'est pas encore satisfaisante car trop peu de données sont disponibles à ce jour pour construire une estimation juste et fidèle. D'autres expériences où l'on mesurerait conjointement les deux variables seraient nécessaires, surtout que des protocoles de capture-marquage-recapture apporteraient des informations supplémentaires, sur la mobilité des géniteurs et le système d'appariement. Cependant, d'autres types de mesures, comme de longs enregistrements vidéo sur les nids ou du radiopistage, fourniraient des densités de données plus appropriées pour quantifier le nombre d'individus contribuant à la construction des nids et le nombre de nids visités par individu. Des données fiables sur ces variables sont nécessaires pour produire un modèle de simulation de la reproduction des lamproies, une autre approche pour estimer le nombre de géniteurs à partir du nombre de nids. L'augmentation du diamètre des nids avec le nombre de femelles détectées dessus, suggère que le diamètre du nid pourrait apporter de l'information dans un modèle d'estimation des géniteurs à partir de l'observation des nids, bien que d'autres variables agissent sur le diamètre des nids.

## Références bibliographiques

- Applegate, V.C. (1950). *Natural history of the sea lamprey (Petromyzon marinus) in Michigan*. ( No. Special Scientific Report 55). US Fish and Wildlife Service.
- Beaulaton, L., Taverny, C. & Castelnaud, G. (2008). Fishing, abundance and life history traits of the anadromous sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in Europe. *Fish. Res.*, 92, 90–101.
- Chavent, M., Kuentz-Simonet, V., Liquet, B. & Saracco, J. (2012). ClustOfVar: An R Package for the Clustering of Variables. *J. Stat. Softw.*, 50, 1–16.
- Docker, M.F. (2015). *Lampreys: Biology, conservation and control: Volume 1*. Springer.
- Elie, P. & Taverny, C. (2010). *Les lamproies en Europe de l'Ouest: Écophases, espèces et habitats*. 1st edn. Quae.
- Fixler, S. (2017). Hyporheic Flow Possibilities within Lamprey (*Petromyzon marinus*) Redds on the BlackledgeRiver in Marlborough Connecticut. *Environ. Stud. Honors Pap.*
- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). *An R Companion to Applied Regression*. 2nd Revised edition. SAGE Publications, Inc, Thousand Oaks, Calif.
- Gardner, C., Coghlan, S.M.J. & Zydlewski, J. (2012). Distribution and Abundance of Anadromous Sea Lamprey Spawners in a Fragmented Stream: Current Status and Potential Range Expansion Following Barrier Removal. *Northeast. Nat.*, 19, 99–110.
- Hansen, M.J., Madenjian, C.P., Slade, J.W., Steeves, T.B., Almeida, P.R. & Quintella, B.R. (2016). Population ecology of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) as an invasive species in the Laurentian Great Lakes and an imperiled species in Europe. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 26, 509–535.
- Hanson, L.H. & Manion, P.J. (1978). *Chemosterilization of the sea lamprey (Petromyzon marinus)* (Organization Series No. 29). *Chemosterilization Sea Lamprey Petromyzon Mar.*, Technical Report. Great Lakes Fishery Commission.
- Hanson, L.H. & Manion, P.J. (1980). Sterility method of pest control and its potential role in an integrated sea lamprey (*Petromyzon marinus*) control program. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- Harvey, J. & Cowx, I. (2003). *Monitoring the River, Brook and Sea Lamprey, Lampetra fluviatilis, L. planeri and Petromyzon marinus*. Conserving Natura 2000 Rivers Monitoring Series No. 5. English Nature, Peterborough.
- Hogg, R.S., Coghlan, S.M.J., Zydlewski, J. & Simon, K.S. (2014). Anadromous sea lampreys (*Petromyzon marinus*) are ecosystem engineers in a spawning tributary. *Freshw. Biol.*, 59, 1294–1307.
- Hogg, R.S., Coghlan, S.M.J. & Zydlewski, J.D. (2013). Anadromous sea lampreys recolonize a Maine coastal river tributary after dam removal. *Trans. Am. Fish. Soc.*
- Hussakof, L. (1912). The Spawning Habits of the Sea Lamprey, *Petromyzon marinus*. *Am. Nat.*, 46, 729–740.
- Johnson, N.S., Buchinger, T.J. & Li, W. (2015). Reproductive ecology of lampreys. In: *Lampreys: Biology, Conservation and Control: Volume 1*, Fish & Fisheries Series (ed. Docker, M.F.). Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 265–303.
- Kery, M. & Schaub, M. (2011). *Bayesian Population Analysis Using Winbugs: A Hierarchical Perspective*. Academic Press Inc, Boston.
- Kynard, B. & Horgan, M. (2019). Long-term studies on restoration of Connecticut River anadromous sea lamprey, *Petromyzon marinus* Linnaeus 1758: Trend in annual adult runs, abundance cycle, and nesting. *J. Appl. Ichthyol.*, 35, 1154–1163.
- Lasne, E. & Sabatié, R. (2009). *Flux migratoires et indices d'abondance des populations de lamproies du Scorff, de l'Oir et de la Bresle (Petromyzon marinus, Lampetra fluviatilis et L. Planeri)* (Rapport final). Pôle INRA-ONEMA Gest'Aqua.
- Manion, P.J., Hanson, J.L.H. & Fodale, M.F. (1988). Sterilizing effect of cesium-137 irradiation on male sea lampreys released in the Big Garlic River, Michigan.
- Manion, P.J. & Hanson, L.H. (1980). Spawning Behavior and Fecundity of Lampreys from the Upper Three Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 1635–1640.
- Manion, P.J. & McLain, A.L. (1971). *Biology of larval sea lampreys (Petromyzon marinus) of the 1960 year class, isolated in the Big Garlic river, Michigan, 1960-65* ( No. 16). Great Lakes Fisheries Commission.
- Mateus, C., Rodríguez-Muñoz, R., Quintella, B., Alves, M. & Almeida, P. (2012). Lampreys of the Iberian Peninsula: distribution, population status and conservation. *Endanger. Species Res.*, 16, 183–198.
- Migado. (2017). *Suivi de la lamproie marine sur la Dordogne et la Garonne*.

- Migradour. (2010). *Suivi de la reproduction de la lamproie marine sur le bassin de l'Adour. Tranche 1/3, gaves et nives*. Migradour.
- Morman, R.H. (1979). Distribution and ecology of lampreys in the lower peninsula of Michigan, 1957-75.
- Plummer, M., Best, N., Cowles, K. & Vines, K. (2006). CODA: Convergence Diagnosis and Output Analysis for MCMC. *R News*, 6, 7–11.
- Plummer, M., Plummer, M., Hornik, K., Leisch, F., Zeileis, A., Zeileis, A., et al. (2003). JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling.
- Purvis, H.A. & McDonald, R.B. (1987). Summary of evaluation methods and population studies of spawning phase sea lamprey. In: *Workshop to Evaluate Sea Lamprey Populations "WESLP": Background Papers and Proceedings of the August 1985 Workshop* (ed. Johnson, B.G.H.). Great Lakes Fishery Commission, pp. 143–258.
- Scribner, K.T. & Jones, M.L. (2002). *Genetic assignment of larval parentage as a means of assessing mechanisms underlying adult reproductive success and larval dispersal* (Project completion report). Great Lakes Fishery Commission.
- Shuster, S.M. & Wade, M.J. (2003). *Mating systems and strategies*. Princeton University Press.
- Silva, S., Gooderham, A., Forty, M., Morland, B. & Lucas, M.C. (2015). Egg drift and hatching success in European river lamprey *Lampetra fluviatilis*: is egg deposition in gravel vital to spawning success? *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, 25, 534–543.
- Smith, R.H. (1979). On selection for inbreeding in polygynous animals. *Heredity*, 43, 205–211.
- Sousa, R., Araújo, M.J. & Antunes, C. (2012). Habitat modifications by sea lampreys (*Petromyzon marinus*) during the spawning season: effects on sediments. *J. Appl. Ichthyol.*, 28, 766–771.
- UICN Comité Français, MNHN, SFI & AFB. (2019). *La liste rouge des espèces menacées en France. Poissons d'eau douce de France métropolitaine*. Paris.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. Statistics and Computing, Statistics, Computing Venables, W.N.: Statistics w.S-PLUS. 4th edn. Springer-Verlag, New York.
- Weaver, D.M., Coghlan, S.M.J. & Zydlewski, J. (2018). Effects of sea lamprey substrate modification and carcass nutrients on macroinvertebrate assemblages in a small Atlantic coastal stream. *J. Freshw. Ecol.*, 33, 19–30.
- White, D.S. (1990). Biological relationships to convective flow patterns within stream beds. *Hydrobiologia*, 196, 149–158.
- Wickham, H., François, R., Henry, L. & Müller, K. (2019). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*.
- Wigley, R.L. (1959). Life history of the sea lamprey of Cayuga Lake, New York. *Fish. Bull. Fish Wildl. Serv.*, 59, 561–617.

Avec le soutien financier de

**AGENCE FRANÇAISE  
POUR LA BIODIVERSITÉ**  
ÉTABLISSEMENT PUBLIC DE L'ÉTAT

[www.afbiodiversite.fr](http://www.afbiodiversite.fr)

**INRAE**  
la science pour la vie, l'humain, la terre

[www.inrae.fr](http://www.inrae.fr)



[www.agrocampus-ouest.fr](http://www.agrocampus-ouest.fr)



[www.univ-pau.fr](http://www.univ-pau.fr)