

COLLÈGE SCIENCES & TECHNOLOGIES POUR
L'ENVIRONNEMENT DE LA CÔTE BASQUE
Université de Pau et des Pays de l'Adour

Licence Biologie des Organismes – année 2019/2020



Comportement de construction collective du nid
chez la lamproie marine (*Petromyzon marinus*) et
son implication dans la survie des individus

INÇABY Laure et MARTIN Valentine



Stage effectué du 18/05/2020 au 17/07/2020 à l'INRAE, Saint-Pée-sur-Nivelle,
sous la direction scientifique de M. Tentelier



"Le présent rapport constitue un exercice pédagogique qui ne peut en aucun cas engager la
responsabilité de l'Entreprise ou du Laboratoire d'accueil"

REMERCIEMENTS

Nous tenons tout d'abord à remercier Étienne Prévost, directeur de l'unité UMR ECOBIOP de l'INRAE de Saint-Pée-sur-Nivelle, pour nous avoir permis d'intégrer sa structure dans le cadre de notre stage de troisième année en licence de Biologie des Organismes.

Nous souhaitons ensuite remercier chaleureusement Cédric Tentelier, notre maître de stage, et Marius Dhamelin court, doctorant à l'UPPA et à l'UMR ECOBIOP, pour nous avoir accompagnées, guidées et conseillées durant ce stage.

Sans oublier Jacques Rives et Frédéric Lange, techniciens à l'UMR ECOBIOP, pour leur implication sur le terrain et leur bonne humeur.

Une pensée pour Arturo Elo segi, professeur titulaire en Écologie et Biologie végétale à l'Université des Sciences et Technologies du Pays Basque à Bilbao et co-maître de stage de Marius Dhamelin court. Ainsi que Phil Crowley, professeur titulaire en Biologie évolutive au Collège des Arts et des Sciences de l'Université du Kentucky pour nous avoir accompagnées et conseillées lors de ce stage.

Ainsi, que Stéphane Glise pour nous avoir accompagnées sur le terrain et réalisé de nombreux clichés.

Pour finir, nous tenons à remercier l'ensemble des personnes que nous avons eu l'occasion de croiser, avec qui nous avons pu échanger et qui ont fait de notre stage une expérience enrichissante.

AVANT-PROPOS

Notre stage de troisième année de Licence Biologie des organismes (UPPA), a été réalisé au sein de l'INRAE, l'Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement, à Saint-Pée-sur-Nivelle (64). Cet institut est le résultat du rapprochement de l'INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) et de l'IRSTEA (Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture). L'aquapôle est constitué de deux unités mixtes de recherche : l'UMR NuMéA (Nutrition, Métabolisme et Aquaculture) et l'UMR ECOBIOP (Écologie Comportementale et Biologie des Populations de Poissons) dans laquelle s'est déroulé notre stage.

Notre travail s'inscrit dans le cadre de la thèse de Marius Dhamelincourt, doctorant de l'Université de Pau et des Pays de l'Adour (UPPA) supervisée par M. Cédric Tentelier et M. Arturo Elosegui ; travaillant au sein du pôle OFB-INRAE-UPPA AgroCampusOuest dans l'unité ECOBIOP.

Notre rôle lors de ces huit semaines était de l'assister dans ses expérimentations tant au niveau de la collecte de données que de l'analyse. Ainsi, nous avons travaillé sur 3 axes différents. Le premier consistait en l'observation du comportement reproducteur de la lamproie marine sur les nids et d'identifier les différentes interactions intra et intersexuelles. Par la suite, la viabilité des nids a été estimée via 3 indicateurs : l'érosion du nid, ainsi que la rétention et la survie des œufs dans le nid. Enfin, une dernière phase d'étude de l'influence des nids sur la biodiversité de micro-organismes et de macro-invertébrés au niveau local ainsi que de la décomposition de la matière organique associée a pu être initiée. Néanmoins, les données seront obtenues après la fin de notre stage. De ce fait, cette partie sera incluse dans l'annexe du rapport (CHAPITRE 3 : BIODIVERSITÉ DE MACRO-INVERTÉBRÉS ET MICRO-ORGANISMES)

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1 : COMPORTEMENT REPRODUCTEUR.....	4
MATÉRIEL ET MÉTHODES	4
1.1 Hypothèses	4
1.2 Contexte d'étude	4
1.3 Détection des nids	4
1.4 Matériel et logiciel utilisé.....	4
1.5 Analyse statistiques	5
RÉSULTATS ET DISCUSSION.....	6
2.1 Investissement des individus sur chaque nid	6
b. 2 mâles et 1 femelle	7
c. 1 mâle et 2 femelles	8
d. 1 mâle et 3 femelles OU 3 mâles et 1 femelles.....	9
e. 2 mâles et 2 femelles	10
f. 2 mâles et 3 femelles	10
2.2 Efficacité de la coopération entre individus	11
2.3 Biais dans les manipulations	12
CONCLUSION.....	13
CHAPITRE 2 : ÉROSION DES NIDS, SURVIE ET RÉTENTION DES ŒUFS	14
MATÉRIEL ET MÉTHODES	14
1.2 Détection et mesure des nids	14
1.3 Capture des individus et fécondation <i>in vitro</i>	15
1.4 Manipulation RÉTENTION	15
1.5 Manipulation SURVIE	16
1.6 Manipulation ÉROSION	16
RÉSULTATS ET DISCUSSION.....	17
2.1 Caractéristiques générales des nids	17
2.2 Résultats obtenus pour la manipulation « RETENTION ».....	18
2.3 Résultats obtenus pour la manipulation « ÉROSION ».....	24
RÉFÉRENCES.....	28
ANNEXE	29
CHAPITRE 1 : COMPORTEMENT REPRODUCTEUR	29
CHAPITRE 2 : ÉROSION DES NIDS, SURVIE ET RÉTENTION DES ŒUFS	33
CHAPITRE 3 : BIODIVERSITÉ DE MACRO-INVERTÉBRÉS ET MICRO-ORGANISMES.....	38
RÉSUMÉ	42

INTRODUCTION

Le succès reproducteur ou *fitness* en anglais est un concept essentiel en théorie de l'évolution et en biologie évolutive. La *fitness* correspond à la capacité d'un individu à se reproduire. Elle peut être décomposée en plusieurs composantes, dont chacune peut être elle-même décomposée (Figure 1) (Arnold, 1994). La *fitness* correspond au produit de la survie des parents en fonction de leur fécondité. Elle peut également se mesurer par rapport au nombre de descendants qui atteignent la maturité sexuelle (Hunt and Hodgson, 2016) ou par le nombre d'accouplement. En général, si des compromis émergent entre les différentes composantes, alors une stratégie optimale d'investissement peut apparaître.

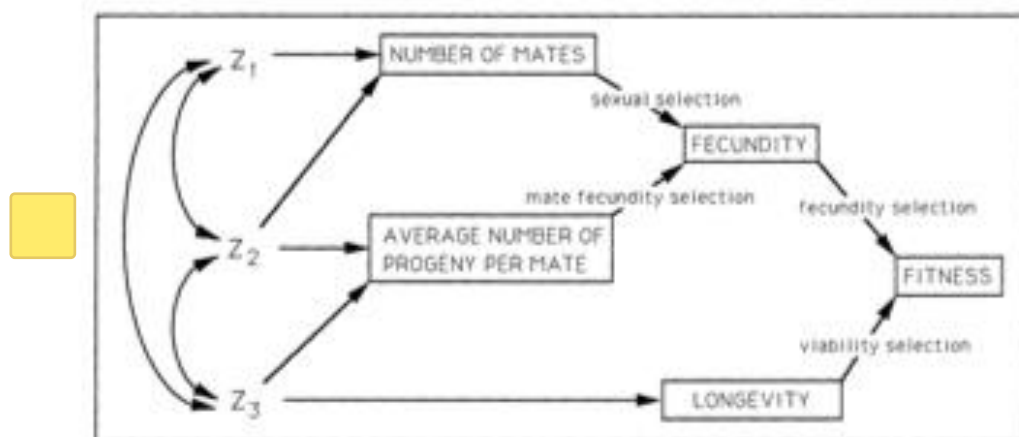


Figure 1 : Schéma décrivant les différentes composantes qui entrent dans le calcul de la fitness d'un individu qui procède à la reproduction sexuée

Néanmoins, la reproduction sexuée ajoute de la complexité à ce principe. En effet, certaines composantes comme la survie des descendants sont partagées entre les partenaires sexuels alors que le nombre de partenaires **lui est propre** à chaque individu. De ce fait, les individus peuvent tirer des avantages en coopérant afin de maximiser leurs composantes communes. À l'inverse, des conflits d'intérêts peuvent apparaître lorsque les composantes inégalement réparties sont prises en compte. Il peut donc en ressortir un contexte où la *fitness* devient individuelle. Chez les espèces nidificatrices, le principe de conflit intersexuel s'illustre pleinement lors de la phase de construction de nid. En effet, la construction du nid se fait parfois aux dépens d'autres fonctions qui maximisent la *fitness*. Les nids représentent alors de bons supports pour étudier les mécanismes de sélection sexuelle chez une espèce.

Un nid est un microhabitat destiné à accueillir des œufs. De plus, celui-ci peut remplir plusieurs rôles, mais sa fonction première est de fournir un environnement stable et favorable à leur production, leur survie et leur développement (Sonnenberg **et al.**, 2020). Il permet aussi d'éviter la prédation et de résister aux contraintes que l'environnement peut exercer sur lui. Ainsi, sa forme, ses capacités d'isolation thermique, son emplacement ainsi que les matériaux utilisés vont directement impacter la survie des œufs. En suivant ce principe, on comprend rapidement que chacune de ces caractéristiques, ainsi que leur évolution et pérennité dans le temps sont susceptible d'affecter la survie des œufs.

Néanmoins, d'un point de vue écologique, les nids ne sont pas de simples habitats destinés aux œufs, mais peuvent constituer un élément important de la parade nuptiale. En effet, les caractéristiques des nids construits par les mâles peuvent servir de critère de choix du partenaire par les femelles (Collias and Collias, 2014). La construction de nids reste largement étudiée

chez les oiseaux alors qu'elle est répandue chez d'autres groupes tels que les mammifères, les reptiles, les insectes sociaux, mais également chez les poissons.

Dans le cadre de notre stage, nous nous sommes donc intéressées à la construction des nids par les lamproies marines, *Petromyzon marinus*. L'espèce possède un fort intérêt d'un point de vue pratique. En effet, les individus sont facilement observables, et en particulier lors de la période de reproduction, car peu craintifs à l'approche de l'Homme (Applegate, 1950). Par ailleurs, les frayères se situent dans des zones peu profondes donc facilement accessibles à pied (Taverny and Elie, 2010). De plus, les lamproies marines sont la plupart du temps monogames avec des tendances polygynandres. Enfin, il existe un dimorphisme sexuel entre les mâles et les femelles (Applegate, 1950), ce qui facilite l'identification des partenaires lors de l'accouplement. La lamproie marine est donc un bon modèle biologique lorsque l'on s'intéresse aux nids.

La lamproie marine est une espèce anadrome (Docker, 2015). Celle-ci naît et connaît une phase de croissance en eau douce, en adoptant un mode de vie filtreur (Hardisty and Potter), avant de rejoindre le milieu marin et d'adopter un mode de vie parasite (Docker, 2015) jusqu'à la maturité sexuelle. Les individus retournent ensuite en eau douce pour se reproduire une seule fois avant de mourir, l'espèce étant semelpare (Applegate, 1950). Concernant son statut de conservation, l'espèce est classée comme « vulnérable » et « d'intérêt communautaire » en Europe (Taverny and Elie, 2010). En effet, elle est notamment sensible face aux barrages et modifications du lit mineur (Johnson et al., 2015 ; Tuunainen et al., 2011), aux fluctuations de débit (Andrade et al., 2007), à une mauvaise qualité de l'eau (Myllynen et al., 1997) ou encore à la surpêche (Docker, 2015).

Ainsi, nous avons suivi la période de reproduction et plus particulièrement la construction des nids de lamproie marine dans un premier temps via l'observation des individus sur les nids. Dans un second temps, nous avons étudié la survie et la rétention des œufs dans le nid. Dans un souci de clarté, nous avons donc fait le choix de scinder notre rapport en 2 chapitres.

La première étape de notre stage consistait à analyser le comportement reproducteur des lamproies marines en milieu naturel. Cette problématique est elle-même scindée en deux axes : mesurer l'investissement de chacun des partenaires présents sur le nid (deux partenaires ou plus) et constater si les conflits entre individus sont résolus par la violence ou à l'inverse par la coopération. Chez la lamproie marine, le succès reproducteur d'un individu correspond au produit du nombre de ces partenaires sexuels par le nombre de descendants produits avec chaque partenaire. De ce fait, le bénéfice lié à la deuxième composante est partagé entre les deux partenaires. À l'inverse, celui associé à la première composante est lui inégalement réparti.

Dans notre cas, on peut s'attendre à ce que pour s'accoupler, les individus doivent montrer leur implication dans la construction. Or, si l'un des individus s'investit davantage dans la construction, il subira une perte d'énergie supérieure, qui ne sera pas allouée à l'accouplement. Il est alors envisageable que certains individus profitent des bénéfices apportés par l'accouplement sans investir beaucoup d'énergie individuelle dans la construction. En parallèle, un individu qui déserte un nid peut accroître son nombre de partenaire mais diminuer la survie des descendants produits avec chacun des partenaires. Dans notre cas, on peut supposer qu'il existe un compromis entre ces deux composantes et qu'un conflit d'intérêts peut émerger entre

les deux partenaires. Néanmoins, on pourrait penser que lorsque les individus coopèrent, l'efficacité de construction du nid augmente.

Pour régler ces inégalités et ainsi résoudre ces intérêts divergents, il est possible d'envisager plusieurs alternatives : la coopération, la désertion, la manipulation (par exemple, la femelle peut multiplier les accouplements pour garder un mâle motivé pour construire le nid) ou enfin par la violence.

Nous nous sommes intéressés ensuite au devenir des œufs une fois fécondés. L'objectif est d'évaluer les coûts et les bénéfices associés à la construction du nid pour la descendance. Ainsi, la *fitness* des parents évaluée au travers de la survie de la descendance jusqu'à la sortie du nid est découpée en plusieurs composantes :

- La rétention des œufs dans le nid,
- Le degré d'érosion des nids pendant l'incubation,
- La survie des embryons dans le nid.

Ces 3 composantes dépendent directement de 2 types de décisions comportementales : le choix d'un bon site de nidification et de la construction du nid. Ainsi, les géniteurs doivent choisir un site propice composé de certains types de substrats, avec une configuration courant/profondeur particulière qui reste à étudier plus en détail. Ces variables pourraient avoir des effets différents sur les 3 composantes. Par exemple, un courant rapide pourrait avoir un effet négatif sur la sédimentation des œufs et sur la stabilité du nid, mais positif sur l'oxygénation et la survie de la descendance. Par la suite, les géniteurs doivent veiller à réaliser une modification efficace du site avec une profondeur de creusement suffisante du nid (en particulier sur le différentiel hauteur dôme/creux, (Tableau 4 : Tableau représentant les hypothèses correspondant à la manipulation sur la "survie des œufs" afin que la vitesse dans le creux soit faible et que le substrat soit fin. Ici, nous pouvons donc voir émerger l'idée de soins parentaux anticipés.

CHAPITRE 1 : COMPORTEMENT REPRODUCTEUR

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1 Hypothèses

Pour la première partie sur le comportement reproducteur, nous avons pu établir plusieurs hypothèses reposant sur l'analyse de certains comportements particuliers. Ici, il existerait des conflits intersexuels pouvant refléter une « volonté » du mâle ou de la femelle de s'accoupler avec un individu jugé plus apte à garantir une descendance viable et assurant à leur tour un renouvellement de l'espèce. Il peut aussi être intéressant de vérifier si des agressions visibles (traduisant explicitement un conflit) sont observées entre des individus du même sexe. De plus, concernant le conflit intrasexuel, il existerait une compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles se réglant soit par la coopération soit par l'agressivité.

1.2 Contexte d'étude

Dans le but de répondre à ces hypothèses, il a été nécessaire d'établir un protocole qui nous permettrait d'observer de près le comportement reproducteur de l'ensemble des individus. Pour ce faire, nous avons cherché des sites d'étude avec de la reproduction permettant la pose de caméras sur les nids sans risque de perturbation humaine. La vitesse du courant de ces zones se trouve réduite par des radiers et des centrales et/ou barrages. De plus, les sites devaient présenter des habitats hétérogènes pour qu'il y ait de la variabilité dans les données récoltées. Ces sites adaptés sont situés sur les communes d'Halsou, d'Ustaritz et de Saint-Martin-d'Arrossa (Pyrénées-Atlantiques, 64). Afin d'enrichir notre base de données, nous avons eu accès à quelques vidéos de caméras placées l'année précédente, en 2019, sur le site d'Halsou. Afin d'enrichir notre base de données, nous avons eu accès à des enregistrements de 2019 obtenus sur le site d'Halsou.

En ce qui concerne la période d'expérimentation, elle devait correspondre à la période de reproduction de la lamproie marine sur la Nive. Celle-ci s'est étalée de mi-mai à début juillet. Ainsi, à partir du moment où nous n'avons plus observé d'individu sur les sites sélectionnés, la période d'expérimentation a pris fin.

1.3 Détection des nids

Pour détecter les nids présents dans la Nive, nous inspections de l'aval vers l'amont le cours d'eau. Ainsi, dès lors qu'un nid avec au minimum un individu présent sur celui-ci était découvert, le nid était considéré comme actif.

1.4 Matériel et logiciel utilisé

Nous avons placé des caméras subaquatiques sur le pourtour des nids, de manière à pouvoir identifier clairement les différents comportements. Pour s'assurer d'obtenir des images pertinentes, nous placions nos caméras sur des nids déjà occupés, contenant au minimum un mâle, un couple, ou plusieurs individus. En effet, chez les lamproies, le mâle est la plupart du temps le premier arrivé sur la zone de fraie et commence la construction en attendant une femelle. Cette procédure est réalisée jusqu'à ce que le dernier individu quitte le nid. À ce moment, la caméra est désinstallée et les dernières données récupérées.

Les vidéos ont par la suite été analysées sur le logiciel BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software). Nous avons établi un éthogramme qui nous a permis de comptabiliser le nombre d'accouplements, de comportements de construction (nettoyage par la caudale et déplacement buccal du substrat) et d'agression (Tableau 1) en fonction des individus présents sur le nid et de regarder la répartition temporelle des activités.

Accouplement	Le mâle se fixe sur la tête de la femelle à l'aide de sa ventouse et il enlace sa queue autour d'elle en la tenant fermement.
Déplacement buccal	Déplacement de pierres à l'aide de la ventouse.
Nettoyage par la caudale	Nettoyage, creusement du nid en utilisant la nageoire caudale (en la faisant bouger de gauche à droite).
Conflit	Conflit entre 2 ou plusieurs individus. Un des individus se fixe sur celui qu'il éjecte.
Entrée	Présence d'un individu dans le nid.
Sortie	Absence d'un individu dans le nid.

Tableau 1 : Tableau représentant les comportements étudiés

1.5 Analyse statistiques

Une fois les données traitées, nous avons essentiellement réalisé des graphiques et des statistiques descriptives ainsi que des tableaux récapitulatifs à l'aide d'Excel.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

2.1 Investissement des individus sur chaque nid

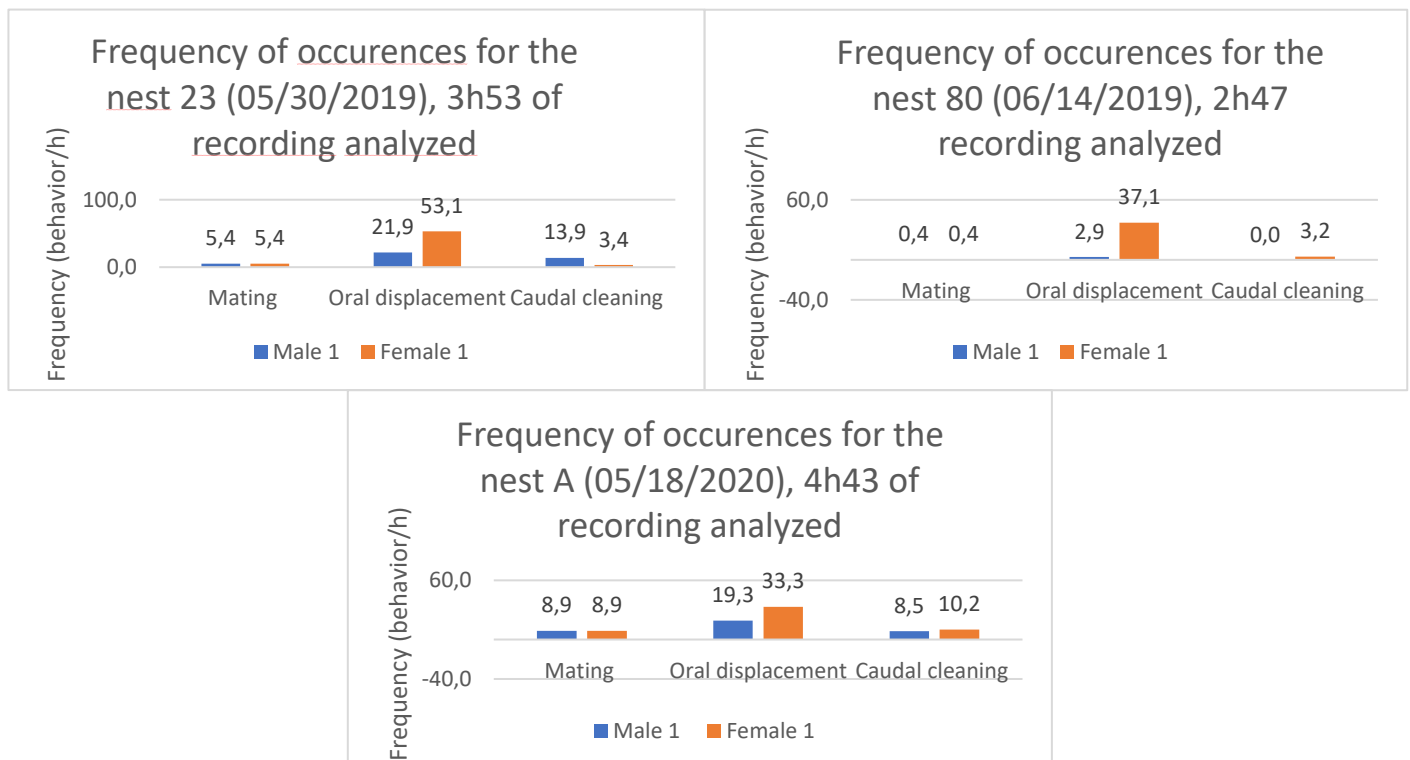
Tout d'abord, sur le Tableau 2 nous avons regroupé les caractéristiques générales des vidéos :

Nombre de nids	11
Durée minimum de vidéos à analyser	25 minutes (problème technique, nid E)
Durée maximum de vidéos à analyser	12 heures 31 minutes
Moyenne	4 heures 16 minutes
Durée totale cumulée de vidéos à analyser	59 heures 19 minutes

Tableau 2 : Tableau descriptif des informations générales sur les nids

La saison de reproduction des lamproies marines peut être visualisée sur les graphiques situés en Annexe (CHAPITRE 1 : COMPORTEMENT REPRODUCTEUR). Ceux-ci retranscrivent également la fréquence du comportement reproducteur des lamproies mais ils permettent de voir la répartition de ces comportements au cours du temps. Nous avons fait le choix de nous appuyer uniquement sur des notions de fréquences car cela traduit *la fitness* des individus.

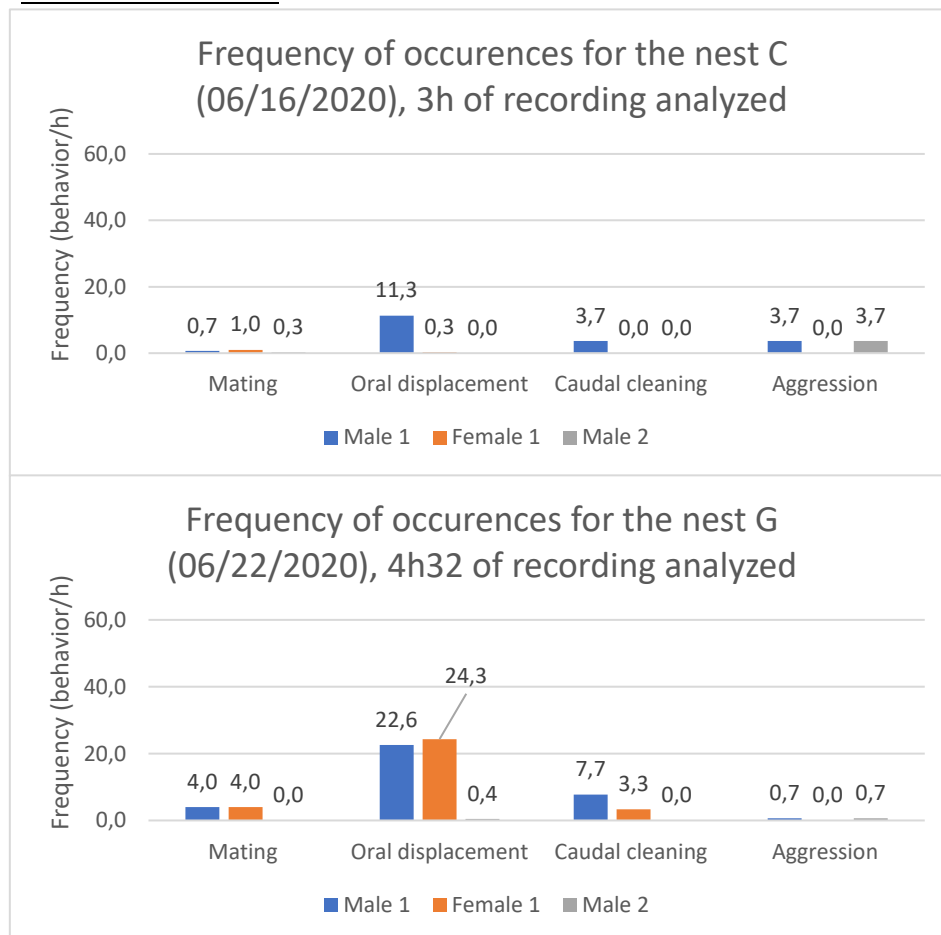
a. 1 mâle et 1 femelle



Figures 2, 3 et 4 : Graphiques en barres de la fréquence de chacun des comportements observés pour chaque individu et dans le contexte : 1 mâle et 1 femelle (nid 23, 80 et A)

Grâce aux Figures 2, 3 et 4 : Graphiques en barres de la fréquence de chacun des comportements observés pour chaque individu et dans le contexte : 1 mâle et 1 femelle (nid 23, 80 et A), nous constatons que dans le cas où il n'y a qu'un mâle et qu'une femelle sur le nid, la femelle (en orange) est la plus active. En effet, elle réalise plus de tâches de construction que le mâle (notamment pour le nid 80), en particulier pour le déplacement buccal. Pour ce qu'il en est du nettoyage par la caudale, les résultats sont plus nuancés, le mâle s'investissant plus sur cette tâche que la femelle, comme dans le nid 23 par exemple.

b. 2 mâles et 1 femelle



Figures 5 et 6 : Graphiques en barres de la fréquence de chacun des comportements observés pour chaque individu et dans le contexte : 2 mâles et 1 femelle (nid C et G)

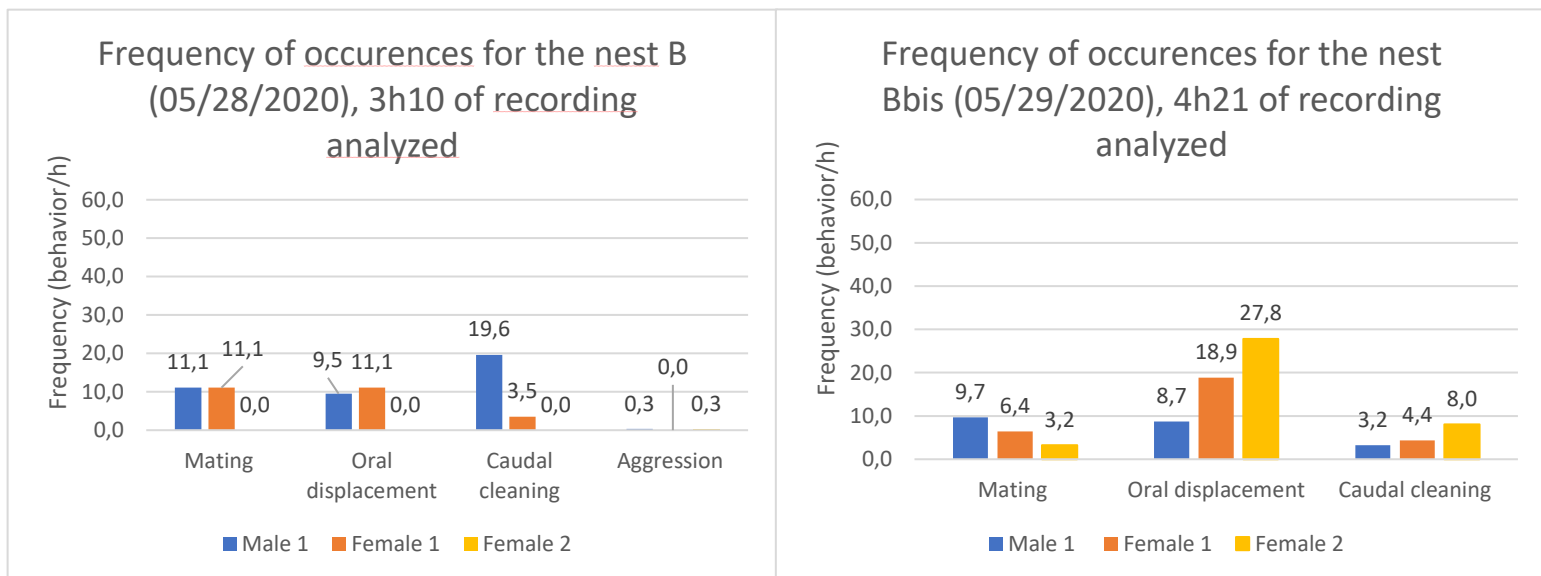
À présent, nous allons nous intéresser aux cas où le nid est composé de 2 mâles et d'une femelle (Figures 5 et 6 : Graphiques en barres de la fréquence de chacun des comportements observés pour chaque individu et dans le contexte : 2 mâles et 1 femelle (nid C et G). Tout d'abord, on constate qu'un nouveau type de colonne fait son apparition : les « conflits » ; qui correspond aux agressions entre individus. Les agressions, ici, sont toujours provoquées par le mâle 1 envers le mâle 2. De ce fait, il est possible d'invoquer les termes de mâle « dominant » ou « territorial » lorsque l'on décrit le mâle 1.

De plus, à l'inverse des résultats du cas précédent (un mâle, une femelle), on constate ici que le mâle 1 s'investit davantage dans les activités de construction, voire plus que la femelle. Nous pouvons même dire que la femelle reste quasiment passive lors de la construction du nid (en particulier dans le nid C). Une hypothèse expliquant ce principe serait que le mâle en réalisant

ces tâches cherche à attirer la femelle et à la garder auprès de lui dans le nid afin de s'assurer une descendance.

Ensuite, l'arrivée d'un nouveau mâle dans le nid pourrait s'expliquer par l'existence de comportement opportuniste de la part de mâles qui ne trouvent pas de femelles ou qui cherchent donc à s'accoupler sans investir d'énergie dans la construction (comportement sneaker). On voit que cette stratégie semble fonctionner dans certains cas (nid C) car le deuxième mâle arrive à s'accoupler avec la femelle 1. Malgré tout, on constate que le mâle « opportuniste » finit toujours par se faire chasser du nid par le mâle « dominant ».

c. 1 mâle et 2 femelles



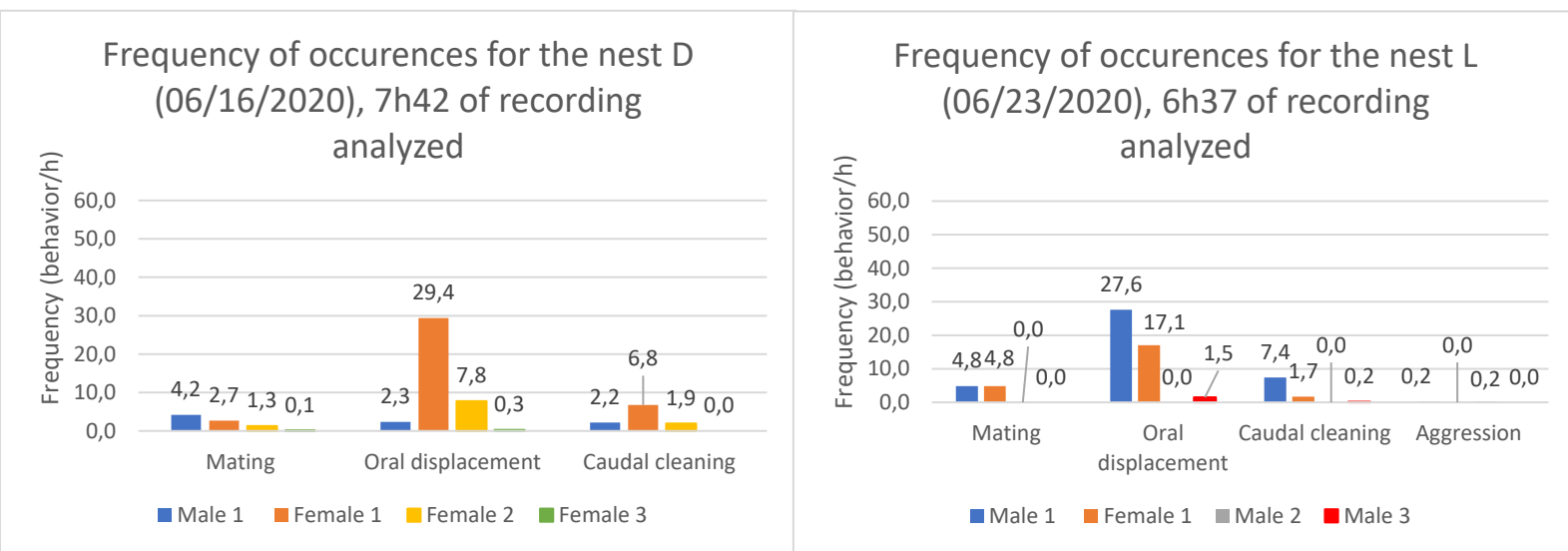
Figures 7 et 8 : Graphiques en barres de la fréquence de chacun des comportements observés pour chaque individu et dans le contexte : 1 mâle et 2 femelles (nid B et Bbis)

Dans les nids où nous observons un mâle et deux femelles (Figures 7 et 8 : Graphiques en barres de la fréquence de chacun des comportements observés pour chaque individu et dans le contexte : 1 mâle et 2 femelles (nid B et Bbis), nous avons rencontré deux cas de figure. Dans le premier, le nid B, lors de l'entrée de la femelle 2 sur le nid, le mâle 1 la chasse directement. Elle ne réalise alors aucune tâche de construction sur le nid, et ne s'accouple pas avec le mâle. Au vu des images, on peut penser que le mâle choisit d'expulser la femelle 2 car cette dernière présente de nombreuses tâches de dégénérescence sur le corps. À noter qu'après que la femelle 2 se soit faite expulser, le profil des actions ressemble fortement à celui des cas « 1 mâle, 1 femelle » avec un mâle qui s'investit dans la construction via le nettoyage par la caudale.

À l'inverse, dans le cas du nid Bbis, la deuxième femelle semble totalement intégrée au nid et réalise autant, voire plus d'actions de construction que le mâle et que la femelle 1. Néanmoins, même si la femelle 2 s'occupe intensément de la construction, elle ne réalise que très peu d'accouplement. Ainsi, la femelle 1 profite sûrement du fait que la femelle 2 se concentre sur les tâches de construction afin d'entreprendre plus de phases d'accouplement avec le mâle et délaisser la construction.

Ainsi, dans le nid B, le mâle semble être « dominant » alors que dans le nid Bbis, on peut parler de mâle « tolérant ».

d. 1 mâle et 3 femelles OU 3 mâles et 1 femelles



Figures 9 et 10 : Graphiques en barres de la fréquence de chacun des comportements observés pour chaque individu et dans le contexte : 1 mâle et 3 femelles (nid D et L)

Ici, nous avons rassemblé deux cas de figure (

Figures 9 et 10 : Graphiques en barres de la fréquence de chacun des comportements observés pour chaque individu et dans le contexte : 1 mâle et 3 femelles (nid D et L) différents en termes de sex-ratio. Ainsi sur ces deux nids, il semblerait que nous ayons affaire à chaque fois à une femelle et un mâle dominant.

Dans le premier cas, on a pu observer, 1 mâle ainsi que 3 femelles. On peut seulement remarquer que la femelle principale, n°1, réalise le plus gros des tâches de construction et d'accouplement (plus que les autres femelles et que le mâle 1). Pour justifier ce comportement, on peut penser que la femelle cherche à attirer les faveurs du mâle sur elle, en s'investissant grandement dans la construction.

Enfin, dans le deuxième cas, sur le nid L, il y avait 3 mâles et 1 femelle. Les 2 mâles étrangers vont tenter de s'introduire à plusieurs reprises dans le nid sans succès. Le mâle 2 se fera d'ailleurs chasser du nid par le mâle 1. De plus, nous constatons que le mâle 1 s'investit fortement dans les activités de construction, même plus que la femelle. Il est probable que le mâle 1 cherche à courtoiser la femelle et écarter la concurrence afin de concentrer tous les accouplements avec elle.

e. 2 mâles et 2 femelles

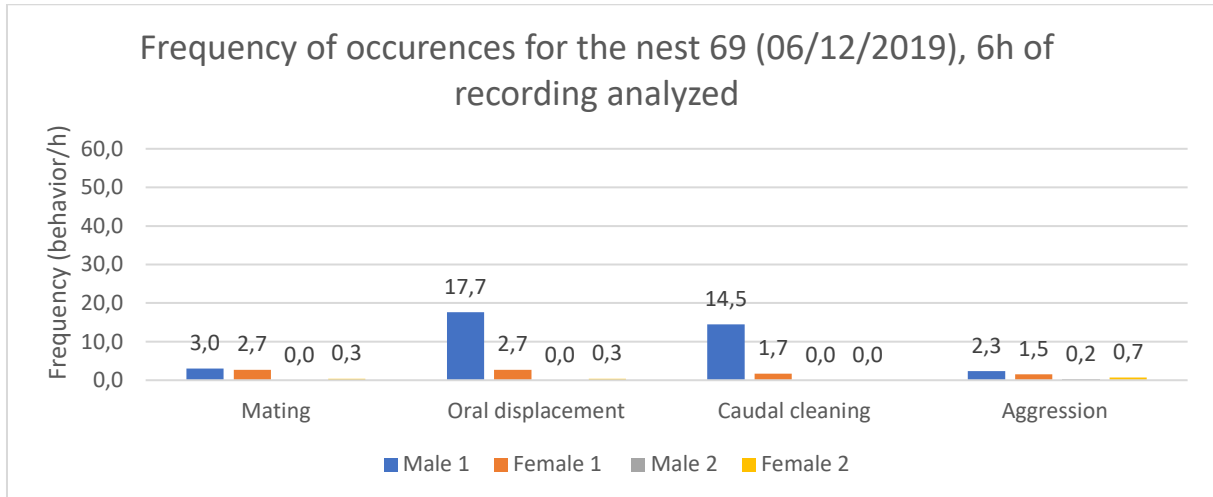


Figure 11 : Graphique en barres de la fréquence de chacun des comportements observés pour chaque individu et dans le contexte : 2 mâles et 2 femelles (nid 69)

Enfin, ici nous nous trouvons dans un cas de figure, où 2 mâles et 2 femelles sont visibles sur le nid (Figure 11). De la même manière que dans les cas précédents, on voit se détacher une femelle et un mâle dominants le mâle 1 et la femelle 1). Néanmoins, le mâle 1 va venir éjecter à plusieurs reprises le mâle 2 . Par ailleurs, on remarque que le mâle dominant réalise le plus gros des tâches de construction (en bleu). Il est possible d'expliquer ces phénomènes, par le fait que le mâle cherche à éviter la concurrence et garder la femelle 1. Néanmoins, une caractéristique qui peut sembler étrange est que le mâle 1 va également venir chasser la femelle 1 à maintes reprises. On peut penser qu'après plusieurs intrusions étrangères, le mâle ne cherche plus à distinguer le sexe et le statut des intrus et cherche à éliminer toute menace.

f. 2 mâles et 3 femelles

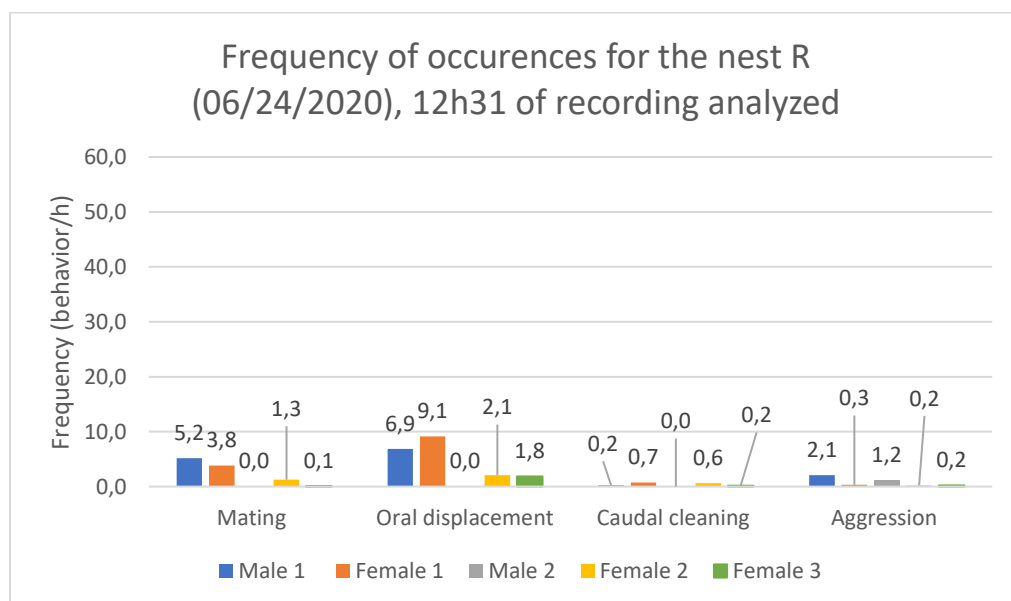


Figure 12 : Graphique en barres de la fréquence de chacun des comportements observés pour chaque individu et dans le contexte : 2 mâles et 3 femelles (nid R)

Dans le cas où 2 mâles et 3 femelles sont présents sur le nid (Figure 12), il apparaît que la femelle 1 et le mâle 1 sont les individus « dominants » de ce nid. En effet, ce couple d'individus réalise le plus d'accouplement et de comportement de construction (déplacement oral et caudal). De plus, le mâle 1 semble particulièrement territorial : dès que le mâle 2 s'introduit dans le nid, celui-ci est agressé par le mâle 1. De plus, le mâle 1 s'en est pris aux 3 femelles à plusieurs reprises. Les femelles vont tout de même tenter de s'introduire à nouveau dans le nid. Néanmoins, seules les femelles 1 et 2 pourront rester sur le nid jusqu'à la fin de l'enregistrement.

Dans cet enregistrement, nous constatons également que peu de comportements de construction, en particulier de nettoyage par la caudale. Cela peut s'expliquer par la présence de nombreux individus sur le nid. Ceux-ci privilégieraient donc l'accouplement et la défense du nid plutôt que sa construction. Notons que dans cet enregistrement, lorsque le mâle 1 reste seul sur le nid, un barbeau et une truite se sont introduits et le mâle 1 a attaqué cette dernière.

2.2 Efficacité de la coopération entre individus



Nombre de partenaires de chaque sexe	Nombre total de partenaires	Numéro du nid	Diamètres latéraux et longitudinal (Mesurés après le départ de tous les individus) (cm)	Aire de l'ellipse (cm ²)	Rang du nid en fonction de son aire (Ordre décroissant)	Vitesse au fond du creux (m.s ⁻¹)	Rang du nid en fonction de sa vitesse au fond du creux (Ordre croissant)
1 mâle, 1 femelle	2	23 (2019)	51 (latéral)	2042,8	8	/	
		80 (2019)	50 (longitudinal)	1963,5	9	/	
		A	160x140	17592,9	3	3	1
2 mâles, 1 femelle	3	C	110x110	9503,3	6	8	2
		G	130x120	12252,2	4	11	3
1 mâle, 2 femelles	3	B	100x130	10210,2	5	3	1
		Bbis	/	/	/	/	
1 mâle, 3 femelles,	4	D	200x210	32986,7	1	21	5
3 mâles, 1 femelle	4	L	110x100	8639,4	7	24	6
2 mâles, 2 femelles	4	69 (2019)	50 (latéral)	1963,5	9	/	
2 mâles, 3 femelles	5	R	210x155	25564,7	2	17	4

Tableau 3 : Tableau regroupant le nombre de partenaires, ainsi que leur sexe sur chaque nid et diverses informations sur la surface et la vitesse au fond de chaque nid

Ce Tableau 3 permet de visualiser que les nids avec le plus de femelle (3 femelles) semblent être ceux avec les plus grands gabarits (rang 1 et 2). En parallèle, les nids les plus petits sont ceux avec des sex-ratio égale à 1. Néanmoins, il faut prendre en considération pour ce dernier résultat que les nids avec les plus petits diamètres sont les nids observés et mesurés l'année dernière. Il est alors probable, que l'année passée, le comportement des lamproies ait été différent car il y avait à cette époque plus d'affluence de lamproies sur le cours d'eau (ou que les mesures ait été prise différemment).

Ensuite, on constate que la vitesse au fond du creux ne semble pas varier selon le nombre d'individus, ni avec le nombre de femelle ou de mâle. De ce fait, dans notre cas la coopération entre individus semble augmenter l'efficacité de construction de nid mais seulement quand un grand nombre de femelles sont impliquées.

Enfin, nous avons remarqué qu'en début de saison 2020 nous observions plus de nids avec peu d'individus : 1 mâle, 1 femelle ou 1 mâle, 2 femelles. Par la suite, nous trouvions des nids comportant plus d'individus et en particulier plus de mâles. Nous supposons qu'en fin de saison les individus se sont en quelque sorte précipités dans les nids disponibles pour assurer au minimum leur reproduction.

2.3 Biais dans les manipulations

Il est important de préciser, qu'en raison des intempéries ayant duré 1 semaine et demie (fin mai) et ont rendu le terrain impraticable, nous n'avons pas pu nous rendre sur sites pendant cette durée-là (eau trouble donc nids non visibles et terrain impraticable).

De plus, en raison de l'épidémie de Covid-19, le stage a été repoussé de 2 semaines. Au vu des résultats récoltés, nous supposons qu'une bonne quantité d'individus se sont reproduits à ce moment-là, le pic de reproduction semblant dépassé lorsque nous avons commencé le stage. Nous supposons avoir manqué des individus en raison de ce report.

Enfin, il nous semble important de préciser que dans cette partie, nous avons fait le choix de ne pas réaliser de test statistique ayant un jeu de données ne comportant que très peu de données.

À cela s'ajoute le fait que nous avons malheureusement perdu certains enregistrements suite à des problèmes de caméra, de résolution d'image et/ou de stockage sur les cartes SD.

CONCLUSION

Pour terminer, cette analyse du comportement nous aura apporté de nombreux détails sur les comportements des partenaires sur le nid ainsi que sur les interactions et les conflits qui émergent entre eux. Nous avons notamment pu déceler les différentes solutions trouvées par les individus afin de régler les conflits. Ces observations nous ont d'ailleurs permis de comprendre que les agressions sont toujours intentées par des mâles envers d'autres mâles ou envers des femelles. Ainsi, les femelles ne chercheraient pas à régler les conflits par la violence et semblent privilégier une solution plus pacifiste, comme la coopération. À noter tout de même qu'il n'est pas rare de rencontrer sur les nids des mâles « tolérants » qui restent pacifistes aux intrusions.

Pour commencer, il semble qu'il existe des cas où le conflit se règle uniquement par coopération. Ce phénomène est observable lorsqu'il n'y a qu'un mâle et une femelle sur le nid. Les partenaires se partagent les tâches sans violence. Néanmoins, si des phénomènes d'intrusion se produisent, nous observons que les individus semblent multiplier les comportements de construction. Nous pouvons penser que ces derniers sentent les menaces.

Ainsi, en ce qui concerne le conflit intrasexuel, nous pouvons simplement constater que l'usage de la violence semble privilégié, mais uniquement chez les mâles. L'expulsion d'un individu du même sexe permettrait d'éviter la compétition dans l'accession à la femelle, ainsi que la compétition spermatique.

Pour ce qu'il en est des conflits, l'usage de la violence n'est pas toujours envisagé. Néanmoins, dans certains cas, l'expulsion d'une femelle présente dans le nid serait, pour un mâle, un moyen d'éviter de se disperser entre plusieurs femelles et donc de maximiser son implication sur le nid. Parfois, il est aussi probable que le mâle préfère expulser une femelle qui semble malade, affaiblie et ayant potentiellement un stock d'œufs plus faible et/ou peu viable.

Enfin, cette réaction pourrait correspondre à une réponse non adaptative qui traduirait un comportement territorial où l'expulsion d'un individu étranger se fait sans même identifier son sexe ou son statut (la dominance d'une femelle). De plus, l'expulsion d'un individu pourrait être une réaction anticipée qui permettrait au mâle d'éviter que la femelle initialement présente fuie le nid en identifiant une situation d'insécurité et/ou de compétition. Notons également que, parfois, les mâles « dominants » s'en prennent à d'autres espèces.

Pour conclure, chez les lamproies marines, il semble qu'il existe des mâles dits « tolérants ». En effet, dans de rares cas, certains mâles semblent profiter de l'inattention du mâle dominant afin de s'accoupler avec une femelle sans allouer beaucoup d'énergie à la construction. Néanmoins, nous ne pouvons parler ici de la stratégie de sneaker, car les coûts ne sont pas absents, mais simplement réduits, car chaque partenaire semble être obligé de s'investir un minimum pour espérer avoir une chance de s'accoupler.

CHAPITRE 2 : ÉROSION DES NIDS, SURVIE ET RÉTENTION DES ŒUFS

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1 Hypothèses (Tableau 4)

	Rétention des œufs	Survie des embryons	Pérennité du nid
Vitesse du courant importante à l'amont	- (Œufs emportés)	+ (Oxygénation)	- (Aplanissement)
Vitesse du courant proche de 0 m.s ⁻¹ sur le creux	+ (Stagnation des œufs)	+ (Stabilité des œufs)	- (Sortie des œufs)
Profondeur dans le creux	+ (Diminution de la vitesse)	+ (Conditions stables)	Prédiction impossible
Différentiel de profondeur entre le dôme et le creux	+ (Diminution de la vitesse)	+ (Diminution de la vitesse)	Prédiction impossible
Diamètre	+ (Espace de rétention important)	Prédiction impossible	Prédiction impossible
Variabilité importante dans la granulométrie entre le creux et le dôme	Agglomération avec le sable et ajustement dans les interstices des galets	Protection contre les prédateurs et les intempéries	Prédiction impossible

Tableau 4 : Tableau représentant les hypothèses correspondant à la manipulation sur la "survie des œufs"

Ici, l'hypothèse globale serait qu'il existe certains types de nids plus favorables à une bonne rétention et une survie des œufs, mais également une faible érosion. Pour comprendre l'influence de ces paramètres, nous cherchons à prédire l'effet de ces variables spécifiques sur la survie des œufs.

1.2 Détection et mesure des nids

Voir chapitre 1, matériel et méthodes, 1.3 Détection des nids

Tout d'abord, nous avons réalisé sur chacun des nids, différentes mesures sur plusieurs jours : le 23 juin, le 1^{er} juillet et le 8 juillet 2020.

- Le diamètre longitudinal (perpendiculaire au courant) et latéral (dans le sens du courant) à l'aide d'un mètre.
- La profondeur du nid (en début et fin de construction). La profondeur est mesurée à 3 niveaux du nid : en amont, dans le creux et sur le dôme, à l'aide d'un vernier Figure 13 : Schéma d'un nid de lamproie marine avec les différentes structures par Ducasse et Leprince (1980) (Figure 13).

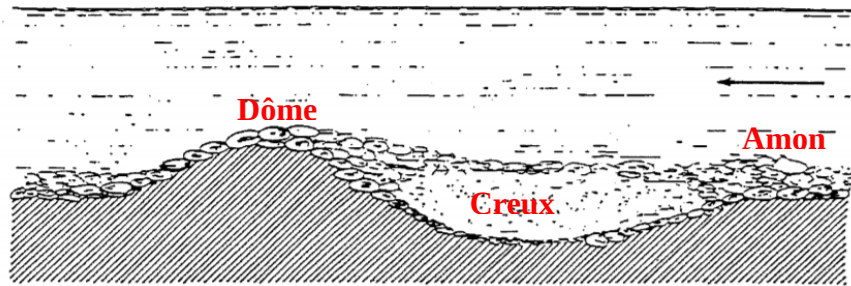


Figure 13 : Schéma d'un nid de lamproie marine avec les différentes structures par Ducasse et Leprince (1980)

- La vitesse du courant (à l'aide d'un courantomètre) sur ces mêmes zones, au fond de l'eau mais également à 20, 40 et 80% de la profondeur pour obtenir un gradient de vitesse de courant.
- En ce qui concerne la granulométrie, elle a été mesurée sur ces 3 mêmes zones du nid. Des photos ont été réalisées sur chacune des 3 zones à l'aide d'un repère d'échelle. Les photos ont par la suite été analysées sur ImageJ afin de faire une approximation de la granulométrie.

À l'aide de ces données, le différentiel de vitesse du courant entre le creux du nid et l'amont, entre le creux du nid et le dôme a pu être calculé. De la même façon, le différentiel de profondeur a pu être établi.

1.3 Capture des individus et fécondation *in vitro*

Pour ces manipulations, il a fallu rechercher et capturer des individus mâles et femelles actifs afin de récupérer leurs semences et leurs ovules. Par la suite, nous avons réalisé une fécondation *in vitro*. Une fois fécondés, une partie des œufs a été réservée pour la manipulation RÉTENTION (1300 œufs environ par injection) ou placée dans des capsules en plastique perforées pour la manipulation SURVIE (environ 5 mL/capsules).

1.4 Manipulation RÉTENTION

Une fois les œufs fécondés, nous les avons placés sur des boîtes de Pétri que nous avons prises en photo. À l'aide du logiciel ImageJ, nous avons pu les compter (et ainsi savoir combien d'œufs ont été déversés à chaque manipulation). Pour recréer l'émission de gamètes émis par les partenaires lors de l'accouplement, un système d'éjection a été utilisé. Ce système est constitué d'un tuyau en PVC coudé, placé dans le creux du nid et dans lequel sont versés les œufs qui seront ensuite évacués grâce à un poussoir (Figure 14 : Schéma décrivant les différentes étapes de la manipulation « Rétention »).

Ensuite, un filet de rétention a été disposé au niveau du dôme. Une fois les œufs éjectés par le système, une partie d'entre eux se retrouvent soit coincés dans le dôme, soit éjectés et perdus dans le filet. Les œufs récupérés dans le filet ont par la suite été stockés et comptés. Ainsi, nous avons pu établir un différentiel entre le nombre d'œufs éjectés et le nombre d'œufs récupérés afin de connaître le nombre d'œufs « perdus » lors de la ponte.

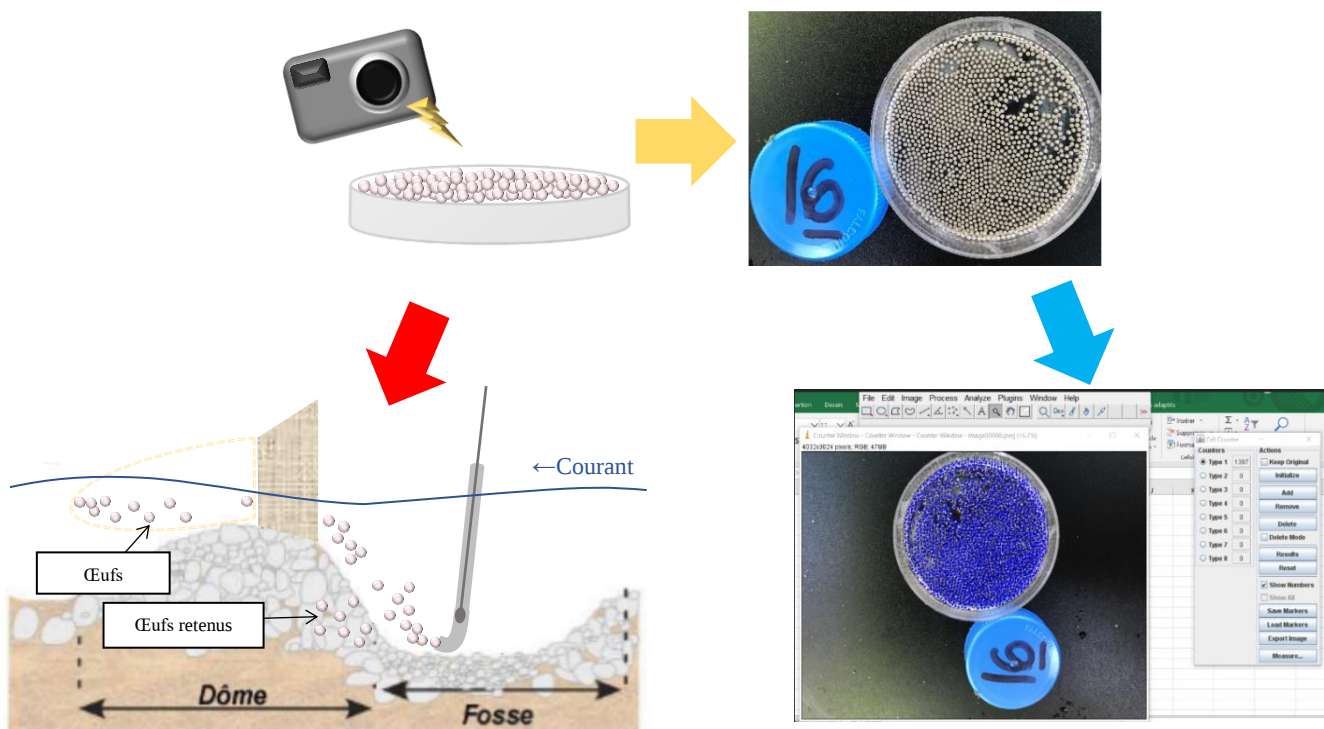


Figure 14 : Schéma décrivant les différentes étapes de la manipulation « Rétention »

1. 5 Manipulation SURVIE

Tout d'abord, il nous semble important de préciser que cette manipulation a échoué. Néanmoins, pour cette manipulation, des œufs avaient été placés dans des capsules, disposées par la suite dans les nids à 3 endroits : au niveau du dôme, dans le creux et en amont. Ces capsules ont été laissées 15 jours afin que les œufs puissent se développer avant de les récupérer. Malheureusement, des mycètes se sont développés dans les œufs tuant l'intégralité du contenu des échantillons et rendant l'identification des stades de développement impossible.

1. 6 Manipulation EROSION

Les mesures du diamètre longitudinal et latéral ont été utilisées afin de calculer le différentiel de courant entre le creux du nid et l'amont, entre le creux du nid et le dôme.

1.7 Analyse statistiques

En premier lieu, pour la manipulation « rétention », afin de visualiser nos différentes données ainsi que leur distribution nous avons fait le choix de réaliser des graphiques univariés des variables (Annexe : CHAPITRE 2 : ÉROSION DES NIDS, SURVIE ET RÉTENTION DES ŒUFS) ainsi que certains des indicateurs de position à l'aide du logiciel R.

Par la suite, nous avons tracé divers graphiques et procédé à une régression logistique (GLM) ainsi qu'une matrice des corrélations afin de visualiser le potentiel de rétention des nids ainsi que les corrélations potentielles entre les paramètres des nids et leur potentiel de rétention.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

2. 1 Caractéristiques générales des nids

Les diagrammes en barres ainsi que les tableaux nous ont permis de constater :

	Diamètre latéral (cm)	Diamètre longitudinal (cm)	Profondeur dôme (cm)	Profondeur creux (cm)	Profondeur amont (cm)	Différence profondeur entre le dôme et le creux (cm)
Minimum	80.0	70.0	22.00	45.00	35.00	14.00
Médiane	140.0	130.0	40.00	66.00	58.00	25.00
Moyenne	146.2	139.8	41.78	66.52	56.83	24.74
Maximum	260.0	230.0	63.00	92.00	94.00	40.00

Tableau 5 : Tableau regroupant les indicateurs de position de diverses mesures métriques sur les nids

- Pour la variable « Diamètre latéral » (Tableau 5) : les valeurs varient entre 80 et 260 cm. Néanmoins, en moyenne les nids mesurent latéralement 140 cm. À noter que les mesures effectuées sur l'année 2019 affichaient des valeurs oscillant aux alentours de 50 cm. Ainsi, les nids de cette année semblent bien plus larges que l'année passée.
- Pour la variable « Diamètre longitudinal » (Tableau 5) : les diamètres longitudinaux varient entre 70 et 230 cm avec une moyenne aux alentours de 130 cm.

De ce fait, pour l'année 2020, nous pouvons conclure qu'en règle générale les nids ont des diamètres latéraux (perpendiculaire au sens du courant) supérieurs aux diamètres longitudinaux (dans le sens du courant). En effet, ce phénomène s'observe notamment lorsque nous regardons les valeurs extrêmes. On peut supposer que les diamètres latéraux sont plus larges que les diamètres longitudinaux, car les lamproies favorisent l'élargissement de la zone au centre du nid situé entre le dôme et le creux (là où la mesure de diamètre latéral était effectuée).

- Pour la variable « Profondeur amont » (Tableau 5) : cette donnée nous renseigne sur la profondeur de rivière, choisie par les lamproies pour construire leur nid. En effet, cette valeur correspond approximativement à la profondeur initiale du cours d'eau à cet endroit. Ainsi, on peut en déduire que les lamproies privilégient des zones peu profondes pour procéder à la nidification. Elles se placent donc en moyenne sur des radiers à environ 60 cm de profondeur.
- Pour la variable « Profondeur creux » (Tableau 5) : les valeurs du creux varient entre 45 et 92 cm avec une moyenne de 67 cm. Ces valeurs nous permettent de comprendre que les lamproies marines creusent le substrat en moyenne de 10 cm (même principe sur les minimums).
- Pour la variable « Profondeur dôme » (Tableau 5) : les valeurs du dôme varient entre 22 et 63 cm avec une moyenne de 42 cm. Ces valeurs nous informent sur la quantité de substrat que les lamproies accumulent sur le dôme. Elles rehaussent donc le substrat de la rivière d'environ 16 cm sur le dôme en accumulant les galets. De plus, la variable « Différence profondeur entre le dôme et le creux » (Tableau 5) nous indique que les lamproies provoquent une différence de profondeur très importante entre le dôme et le creux de leur nid afin de garantir un bon espace de rétention pour leurs œufs.

Ainsi, en moyenne, après construction, il existe une différence de profondeur de 24,74 cm entre le dôme et le creux. Cette différence permettrait d'assurer le fait que les œufs soient piégés dans le dôme. En effet, lors de l'émission des œufs, ces derniers vont être projetés sur le dôme par le courant. De ce fait, il est possible que si le dôme est suffisamment haut et dispose d'une surface importante, les œufs aient plus de chance d'être retenus.

	Vitesse au fond du dôme (cm.s ⁻¹)	Vitesse dôme (cm.s ⁻¹)			Vitesse au fond du creux (cm.s ⁻¹)	Vitesse creux (cm.s ⁻¹)			Vitesse au fond de l'amont (cm.s ⁻¹)	Vitesse amont (cm.s ⁻¹)		
		20% du fond	40% du fond	80% du fond		20% du fond	40% du fond	80% du fond		20% du fond	40% du fond	80% du fond
Minimum	14.00	33.00	40.0	44.00	0.0	10.00	30.00	32.00	6.00	14.00	30.00	29.0
Médiane	37.00	54.00	56.0	60.00	10.0	30.00	40.00	53.00	23.00	37.00	45.00	58.0
Moyenne	39.17	54.96	57.0	62.74	10.3	30.48	41.96	52.39	21.43	37.35	46.48	55.3
Maximum	65.00	70.00	80.0	87.00	23.0	48.00	58.00	74.00	45.00	66.00	65.00	80.0

Tableau 6 : Tableau regroupant les indicateurs de position de toutes mesures de vitesse sur les nids

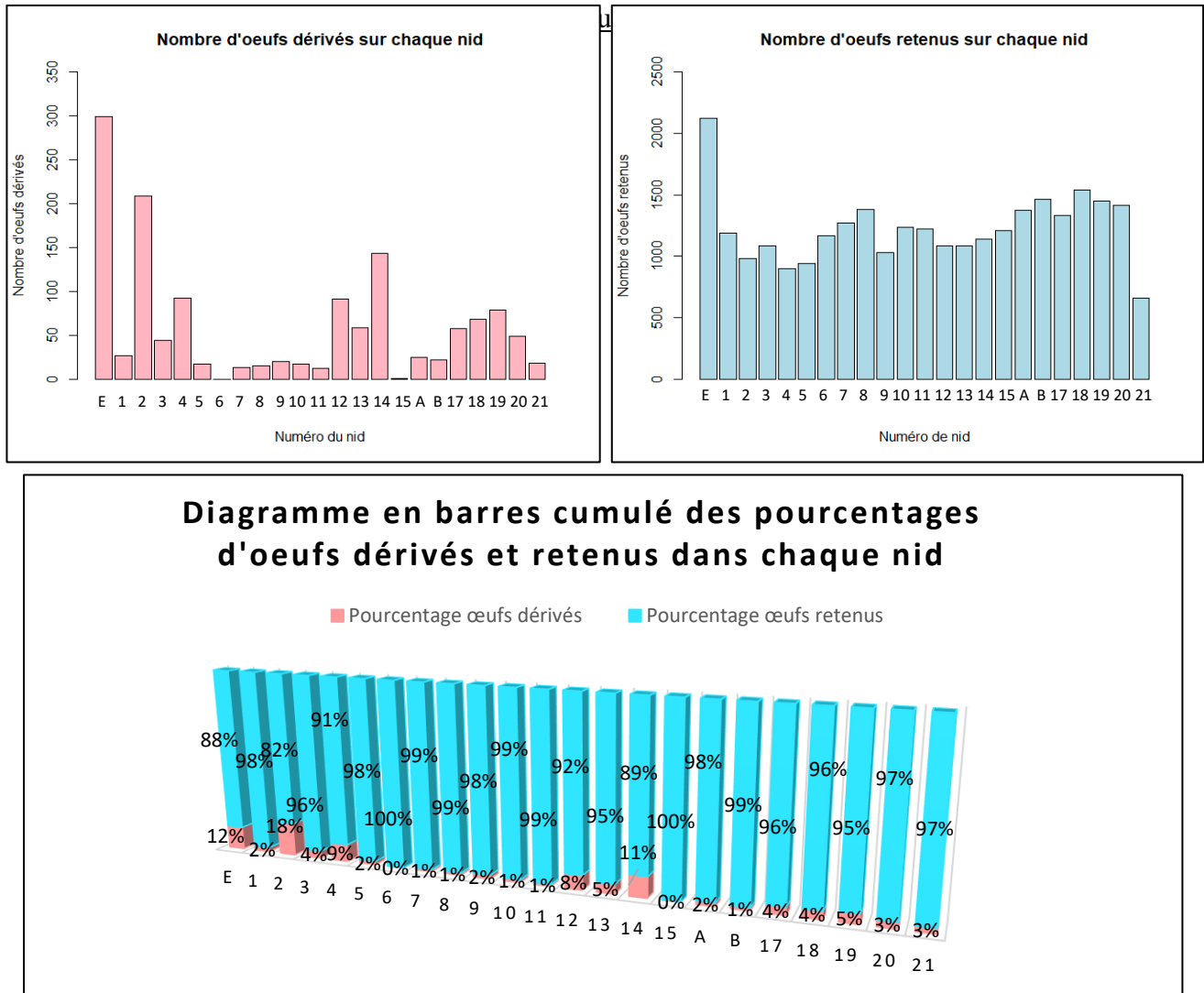
- Pour ce qu'il en est des variables de vitesse (Tableau 6) ces valeurs nous permettent simplement de remarquer que les vitesses au fond de l'amont ; soit la vitesse initiale observable sur le cours d'eau avant la construction du nid ; varient entre 6 et 45 cm.s⁻¹. Ainsi, on peut donc en déduire que les lamproies privilégient des zones avec un courant modéré oscillant aux alentours d'environ 22 cm.s⁻¹, soit 0,22 m.s⁻¹. On peut aussi constater que la vitesse au fond du creux est en moyenne de 10, 3 cm.s⁻¹, soit 0,103 m.s⁻¹ et au minimum à 0 m.s⁻¹. Ainsi pour faciliter la rétention des œufs dans le nid, les lamproies doivent privilégier la vitesse la plus basse au fond du creux de leur nid.

2.2 Résultats obtenus pour la manipulation « RETENTION »

	Nombre d'œufs total	Nombre d'œufs dérivés	Nombre d'œufs retenus
Minimum	673	0.00	655
Médiane	1237	27.00	1210
Moyenne	1289	59.83	1229
Maximum	2424	299.00	2125

Tableau 7 : Tableau regroupant les indicateurs de position du nombre d'œufs des différentes étapes de la manipulation « rétention »

Tout d'abord, grâce au Tableau 7, nous pouvons constater qu'en moyenne des échantillons d'œufs fécondés injectés dans les nids pour la manipulation « rétention » contenaient 1289 œufs.



Figures 15, 16 : Graphiques en barres représentant le nombre d'œufs retenus (à gauche) et dérivés (à droite) pour chaque nid lors de la manipulation « Rétention » et Figure 17 : Diagramme en barres cumulé des pourcentage d'œufs dérivés et retenus dans chaque nid (en bas)

Les Figures 15, 16 et 17 permettent d'appuyer le fait que le nombre d'œufs dérivés des nids est très inférieur au nombre d'œufs retenus par le nid. En effet, nous remarquons qu'en moyenne, environ 96% des œufs sont retenus dans le nid, le reste dérivant dans le courant, hors du nid. Les nids semblent donc en général avoir un haut potentiel de rétention des œufs.

Numéro du nids	Diamètre latéral	Diamètre longitudinal	Vitesse au fond du creux	Différence de profondeur entre l'amon et le creux	Pourcentage d'œufs retenus
E	110	140	20	23	88
1	193	205	13	29	98
2	120	100	7	16	82
3	180	110	13	25	96
4	170	160	17	22	91
5	120	110	18	19	98
6	150	140	3	23	100
7	105	120	11	26	99
8	180	140	4	23	98
9	160	140	0	25	99
10	140	230	6	31	99
11	230	180	14	25	99
12	170	130	12	24	92
13	170	180	0	40	95
14	110	120	9	17	89
15	105	90	8	28	100
A	160	140	3	30	98
B	100	130	3	30	99
17	80	70	15	14	96
18	110	130	6	23	96
19	260	230	22	29	95
20	140	130	23	29	97
21	100	90	10	18	97

Tableau 8 : Tableau regroupant la variable d'intérêt (le pourcentage de rétention du nid) et les variables qui semblent être explicatives (les 2 diamètres, la vitesse au fond du nid et la différence de profondeur entre le dôme et le creux) sur chaque nid

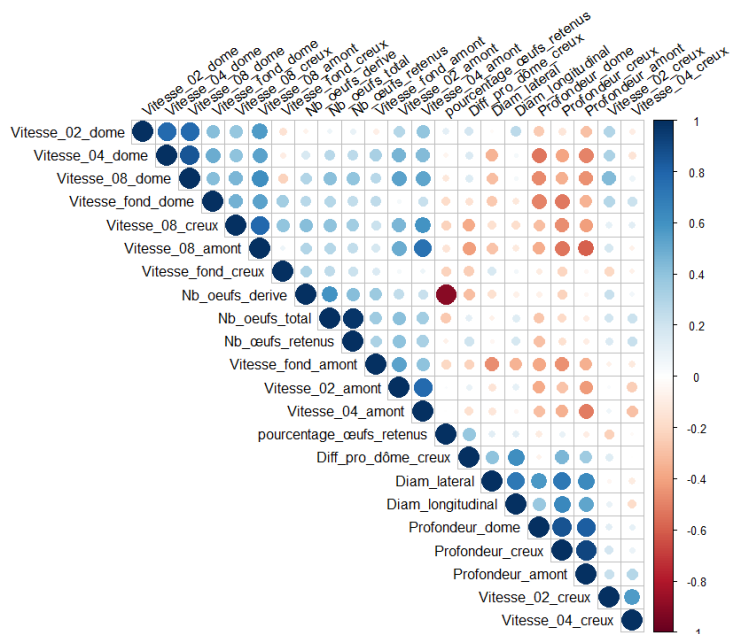


Figure 18 : Matrice de corrélations rassemblant l'ensemble de nos variables pour la manipulation « Rétention »

Écart-type du nombre d'œufs injectés : 322,1688

La Figure 18 et le Tableau 8 nous permettent de visualiser les potentielles corrélations entre les variables d'intérêt. Ainsi, il semble qu'il existe une corrélation positive entre la différence de profondeur entre le dôme et le creux et le pourcentage d'œufs retenus. De plus, il est possible qu'il existe aussi une corrélation négative entre le pourcentage d'œufs retenus et la vitesse au sur le creux, au fond, à 20% et à 80% ainsi qu'avec la vitesse à l'amont, au fond. Néanmoins, à l'inverse de ce que l'on pouvait penser, il n'existe quasiment pas de corrélation entre le nombre d'œufs retenus et les diamètres latéraux.

Pour conclure, il semblerait donc que les nids comportant une grande différence de profondeur entre le dôme et le creux, ainsi qu'une faible vitesse au niveau du creux (au fond, à 20%, et à 80%) et au fond de l'amont favorisent la rétention des œufs.

Pour vérifier cette théorie, nous avons réalisé un modèle GLM (Generalized Linear Model). Une première étape consistait à vérifier que les conditions d'applications sont satisfaisantes et que les données de rétention suivent une loi normale. Nous avons donc réalisé un test de normalité de Shapiro-Wilk ainsi qu'un diagramme quantile-quantile. Le test de normalité de Shapiro-Wilk nous fournit la p-valeur associée qui est de 0.07 (p-valeur non significative). Cette valeur étant supérieure au seuil α de 5%, nous pouvons affirmer que l'échantillon suit la loi normale. Nous pouvons réaliser un GLM.

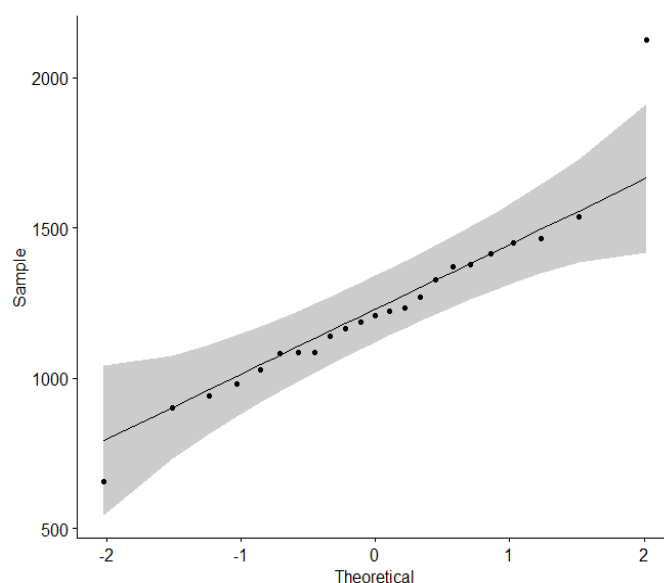


Figure 19 : Diagramme quantile-quantile établi avec l'ensemble des variables « Rétention »

Le GLM employé afin d'analyser ces données est une régression logistique. Nous avons donc utilisé la fonction `glm()` ainsi que l'argument `family = quasibinomial`. Nous souhaitons utiliser l'AIC afin de sélectionner le modèle présentant le meilleur compromis entre un nombre de paramètre limité et la variabilité expliquée, or cette l'AIC ne peut être calculée sur un modèle binomial. Nous avons donc appliqué un test de χ^2 à l'ensemble du modèle puis retiré les variables qui expliquent le moins de variance jusqu'à n'avoir que des effets significatifs. Notre modèle contient un grand nombre de variables explicatives, dont certaines très corrélées entres-elles. Avec le peu d'observations dont nous disposons, nous avons fait le choix de rester parcimonieuses et de ne tester que les variables pour lesquelles nous avons une prédiction claire. Ainsi, nous retirons dans un premier temps la variable correspondant à la vitesse au fond du dôme, car elle présente la déviance résiduelle la plus faible (33.659) et nous testons le modèle

sans cette variable. De la même façon, nous retirons la variable correspondant au quantile 90 du creux (69.041) puis la vitesse au fond du creux (122.78). À la fin, il ne reste plus que les variables de la différence de profondeur entre le dôme et le creux ainsi que le quantile 90 du dôme. Ces variables expliqueraient donc une proportion significative de la variance. À l'aide de la fonction `summary()`, nous regardons la valeur des paramètres. Ainsi, nous observons que la différence de profondeur entre le dôme et le creux a un effet positif sur la rétention alors que le quantile 90 du dôme a un effet négatif.

Ensuite, afin d'illustrer ces prédictions, nous avons réalisé un graphique illustrant la probabilité de rétention en fonction de la différence de profondeur entre le creux et le dôme. Il est important de préciser que l'autre variable explicative, le quantile 90 du dôme, a été fixé à sa moyenne (8,7). Nous avons réalisé le même graphique, mais en calculant les prédictions pour la gamme du quantile 90, tout en gardant la différence de profondeur à sa valeur moyenne (24,7 cm). D'après la figure 20, plus la différence de profondeur entre le creux et le dôme augmente, plus la probabilité de rétention des œufs augmente. À l'inverse, plus le quantile 90 du dôme augmente, plus la probabilité de rétention des œufs dans le nid diminue.

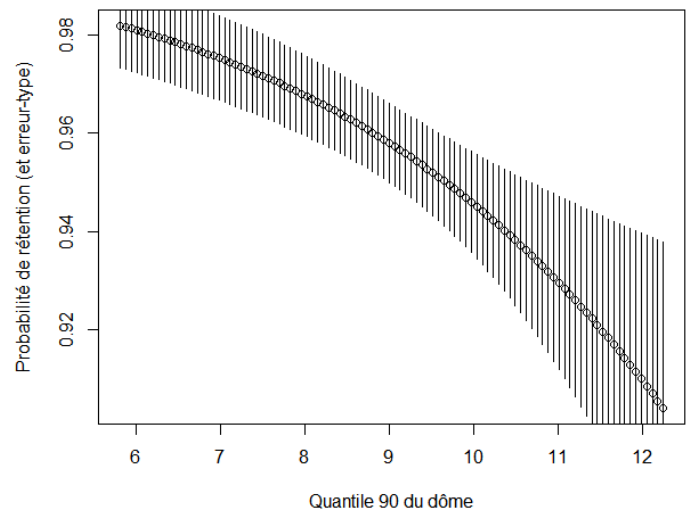
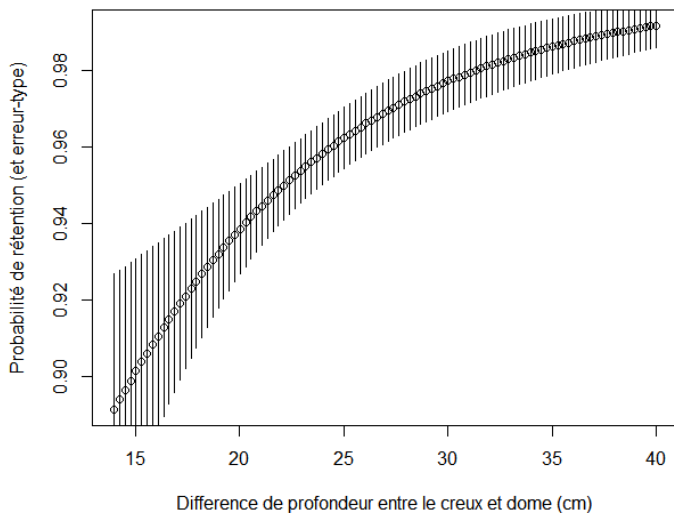
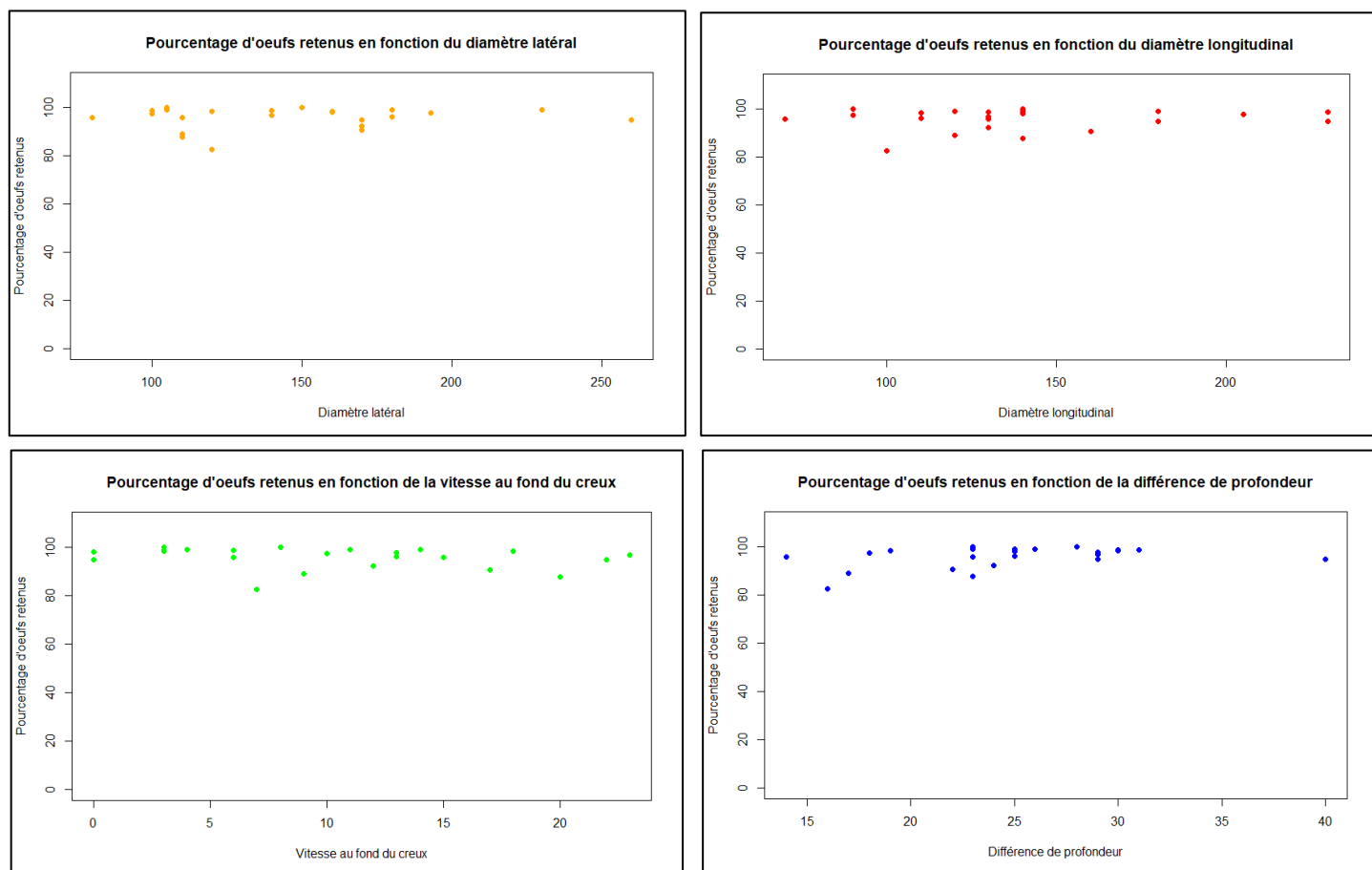


Figure 20 : Probabilité de rétention en fonction de la différence de profondeur entre le creux et le dôme
Figure 21 : Probabilité de rétention en fonction du quantile 90 du dôme

Ensuite, nous avons réalisé des graphiques bivariés entre la variable d'intérêt (rétention) et les variables explicatives significatives :



Figures 22, 23, 24 et 25 : Nuages de points bivariés du nombre d'œufs retenus en fonction du diamètre longitudinal (en haut à gauche), du diamètre latéral (en haut à droite), de la différence de profondeur entre le dôme et le creux (en bas à gauche) et de la vitesse au fond du creux (en bas à droite)

Les graphiques 22, 23, 24 et 25 nous permettent de visualiser le lien entre les différentes variables explicatives et la variable d'intérêt (Pourcentage d'œufs retenus). À l'inverse, nous constatons, ici, qu'il ne semble pas y avoir de lien/corrélation entre chaque variable explicative et la variable d'intérêt.

2.3 Résultats obtenus pour la manipulation « EROSION »

À présent, nous pouvons passer à la partie érosion. Dans un premier temps, nous avons réalisé une ANOVA non-paramétrique (test de Kruskal-Wallis).

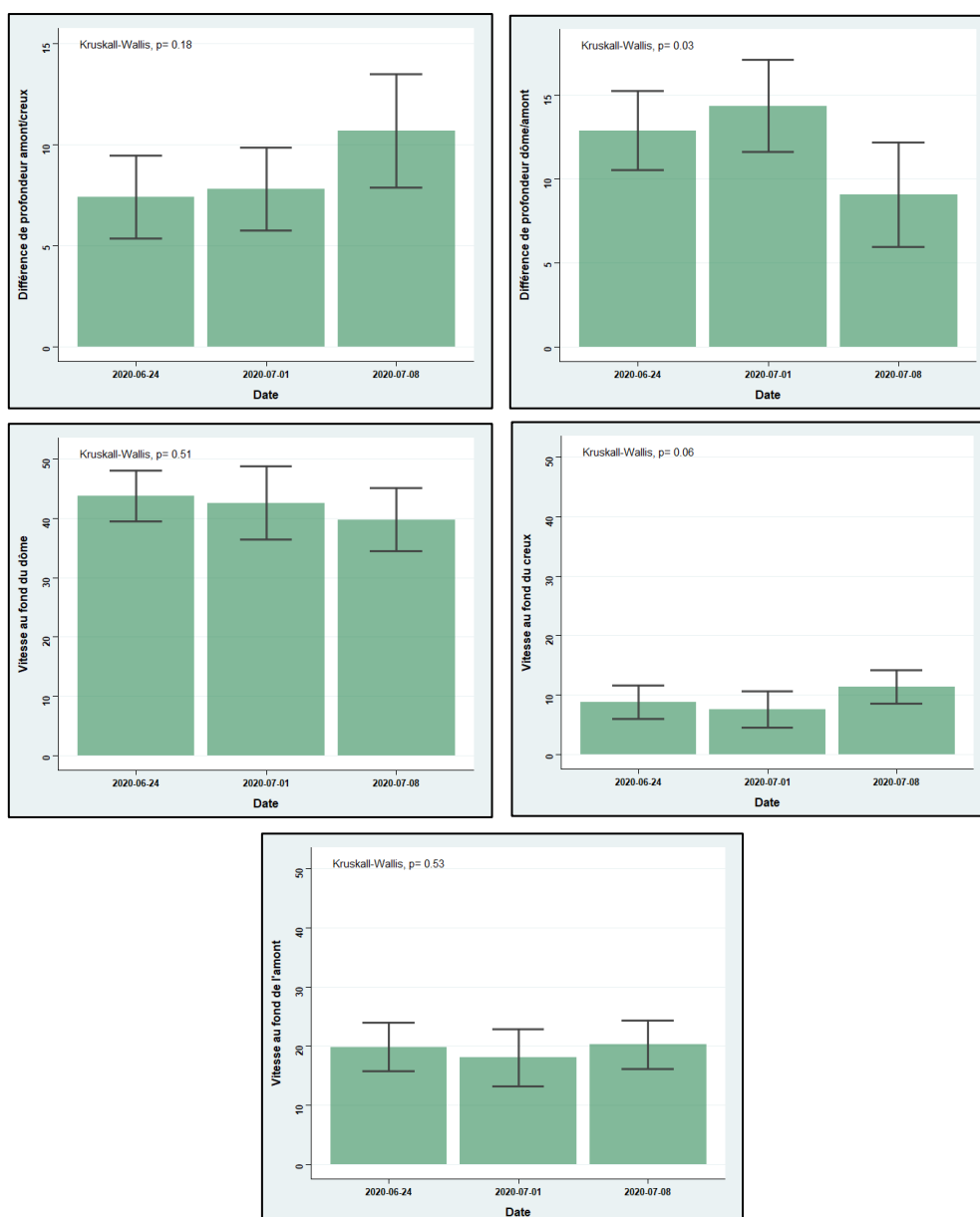


Figure 26 : Diagrammes en barres (de droite à gauche et de haut en bas) de l'évolution de la différence de profondeur entre l'amont et le creux ; de la différence de profondeur entre l'amont et le dôme ; de la vitesse du courant au fond du dôme ; de la vitesse du courant au fond du creux ; vitesse du courant au fond de l'amont en fonction de la campagne de mesure

Les diagrammes de la Figure 26 : Diagrammes en barres (de droite à gauche et de haut en bas) de l'évolution de la différence de profondeur entre l'amont et le creux ; de la différence de profondeur entre l'amont et le dôme ; de la vitesse du courant au fond du dôme ; de la vitesse du courant au fond du creux ; vitesse du courant au fond de l'amont en fonction de la campagne de mesure, nous permettent de constater qu'au fil des campagnes de mesures, les paramètres physiques des nids ont évolué :

- Pour la variable « Différence de profondeur entre l'amont et le creux », on peut observer que cette différence s'agrandit au fil du temps. Ainsi, il semblerait que la profondeur du creux par rapport à l'amont augmente. Cela est sûrement induit par le courant entrant dans le nid qui creuse le nid et l'érode progressivement, en particulier dans le dôme jusqu'à atteindre une différence de profondeur d'environ 12 cm en moyenne.
- Pour la variable « Différence de profondeur entre l'amont et le dôme », nous pouvons constater que les valeurs vont tout d'abord augmenter légèrement puis fortement diminuer. Tout d'abord, le phénomène d'augmentation de cette différence peut s'expliquer par l'accumulation progressive de substrat sur le dôme par les lamproies et le courant ; ce qui augmente la taille du dôme. Par la suite, la diminution progressive est sûrement induite, comme évoquée précédemment, par l'érosion engendrée par le courant qui doit finir par aplanir les nids jusqu'à redonner au substrat son faciès d'origine.
- Concernant les variables de vitesse sur le dôme et dans le creux, on constate que la « vitesse du fond du dôme » a progressivement diminué, alors que celle au fond du creux a progressivement augmenté. Ce principe est sûrement en lien avec l'érosion du nid par le courant. En effet, le phénomène d'aplanissement du nid doit provoquer une linéarisation progressive des vitesses aux 3 points du nid (dôme, creux, amont) jusqu'au retour à la vitesse initiale du cours d'eau à cet endroit. Ainsi, la vitesse au fond du nid qui était très basse après la nidification va progressivement remonter.
- Enfin, pour la variable « vitesse au fond de l'amont », le graphique illustre simplement le fait que cette vitesse varie peu en fonction des campagnes de mesures. La raison vient sûrement du fait que l'amont du nid est l'endroit du nid qui subit le moins de modifications physiques par les lamproies, les valeurs de vitesse doivent donc peu évoluer.

Pour finir, nous avons réalisé un GLM pour visualiser la relation entre la vitesse au fond en amont du nid et l'érosion du nid. Nous avons donc utilisé les différences de profondeur entre les différentes occasions. Comme précédemment, nous vérifions la normalité des données à l'aide du test de normalité de Shapiro-Wilk. Nous obtenons une p-valeur de 0.0007. La p-valeur est significative : les données ne suivent pas la loi normale.

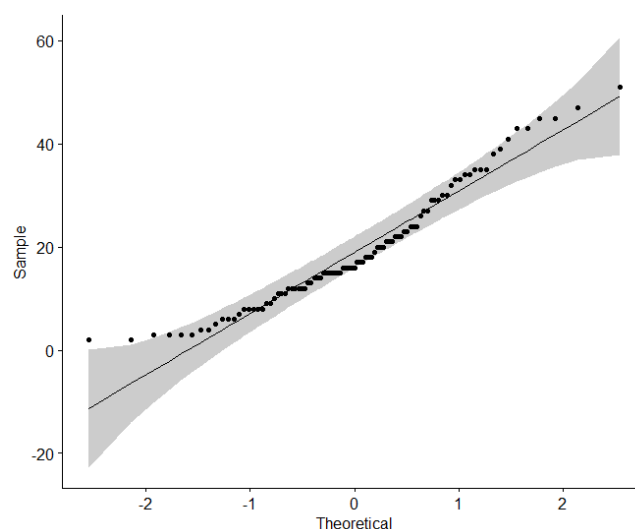


Figure 27 : Diagramme quantile-quantile établi avec l'ensemble des variables « Érosion »

Puisque nos données ne suivent pas la loi normale, nous utilisons l'argument family=Gamma (link= « inverse »). Ici, nous nous sommes contentées d'interpréter les p-valeur. Ainsi, d'après le modèle, la différence de profondeur entre le dôme et l'amont a un effet positif sur l'érosion alors que la différence de profondeur entre l'amont et le creux a un effet négatif.

CONCLUSION

L'objectif final de cette partie était de déterminer les nids les plus à même d'assurer une descendance maximale. Nous avons pu établir quelques pistes notamment à l'aide des manipulations « RÉTENTION » et « ÉROSION ». Cependant, il faut garder à l'esprit que cette partie doit être complétée par la composante « SURVIE ».

D'après nos analyses, nous avons supposé que les lamproies marines avaient privilégié un élargissement de la zone situé entre le creux et le dôme du nid. De plus, ces nids seraient situés dans des zones peu profondes d'environ 60 cm de profondeur et sur des radiers.

Il ressort également que, lors de la construction du nid, les lamproies induisent une importante différence de profondeur entre le dôme et le creux du nid. Cette différence permettrait d'assurer une bonne rétention des œufs dans le dôme. C'est ce que nous avons cherché à vérifier avec la manipulation « RÉTENTION ».

D'après cette manipulation, environ 96% des œufs sont retenus dans le nid, le reste dérivant hors du nid. Il apparaît que les nids sur lesquels nous sommes basés possèdent un haut potentiel de rétention des œufs. Ensuite, nous avons analysé les corrélations entre nos différentes variables pour déterminer l'influence de chacune d'elles sur la rétention. D'après nos analyses, seules 2 variables expliqueraient une proportion significative de la variance. Ainsi, les variables « quantile 90 du dôme » et « différence de profondeur entre le dôme et le creux » impacteraient le plus la rétention, mais pas de la même façon. En effet, le quantile 90 du dôme aurait des effets négatifs sur la rétention alors que la différence de profondeur entre le dôme et le creux favorise la rétention des œufs.

Afin de compléter ces données, nous avons tenu à analyser les paramètres qui favorisent l'érosion du nid. Ici, il s'agit plus d'une partie où l'on a visualisé des données avec des premiers tests sur des variables sélectionnées, car jugées pertinentes. D'après nos analyses, il semblerait que la vitesse du courant aurait des effets sur le creux et le dôme, celui-ci tendrait à s'aplatir progressivement, alors que l'amont serait le moins impacté en raison du peu de modification qu'il a subi. Enfin, nous avons visualisé la relation entre la vitesse au fond en amont du nid et l'érosion de celui-ci. Il semblerait qu'un nid avec une grande différence de profondeur entre l'amont et le dôme serait érodé plus facilement qu'un nid avec une différence de profondeur entre l'amont et le creux.

RÉFÉRENCES

- Bibliographie

Arnold, S. J., & Duvall, D., 1994, Animal Mating Systems: A Synthesis Based on Selection Theory, *The American Naturalist*, **143**(2), 317–348.

Applegate, V.C , 1950, *Natural history of the sea lamprey, Petromyzon marinus*, in *Michigan*

Collias, N.E., Collias, E.C., 2014, *Nest Building and Bird Behavior*, Princeton University Press

Ducasse, J., LePrince, Y., 1980, *Etude préliminaire de la biologie des lamproies dans les bassins de la Garonne et de la Dordogne*, Mémoire de fin d'études, ENITEF, CEMAGREF, division ALA, Bordeaux 160 p.

Docker, M.F., 2015, *Lampreys: Biology, Conservation and Control: Volume 1*, Fish & Fisheries Series, <https://doi.org/10.1007/978-94-017-9306-3>

Hardisty, MW et Potter, IC (1971) *Le comportement, l'écologie et la croissance des lamproies larvaires*. Dans: Hardisty, MW et Potter, IC , (éd.) *La biologie des lamproies*. Academic Press, Londres, V1: 85-125.

Hunt, J., Hodgson, D., 2010, What is fitness, and how do we measure it?, *Evolutionary Behavioral Ecology*, p. 46-70.

Sonnenberg, B.R., Branch, C.L., Benedict, L.M, Pitera, ., A.M., Pravosudov, V.V, 2020, Nest construction, ambient temperature and reproductive success in a cavity-nesting bird, *Animal Behaviour*, **165**, <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.04.011>

Tachet, H., Bournaud, M., & Richoux, P., 1987, *Introduction à l'étude des macroinvertébrés des eaux douces* (systématique élémentaire et aperçu écologique). Ministère de l'Environnement, Université de Lyon 1, Biologie Animale et Ecologie et Association Française de Limnologie

Taverny, C., Elie, P., 2010, *Les lamproies en Europe de l'Ouest: Écophases, espèces et habitats*, Quae. Versailles

- Sitographie

SUEZ-WATER-HANDBOOK : Statut des macro-invertébrés et micro-organismes dans les cours d'eau

➔ <https://www.suezwaterhandbook.fr/eau-et-generalites/organismes-aquatiques/importance-des-micro-organismes-pour-le-traiteur-d-eau/micro-organismes-dont-l-eau-douce-est-l-habitat-naturel#:~:text=Il%20existe%20tout%20ensemble,et%20la%20faune%20des%20eau.>

ANNEXE

CHAPITRE 1 : COMPORTEMENT REPRODUCTEUR

- 1 mâle, 1 femelle

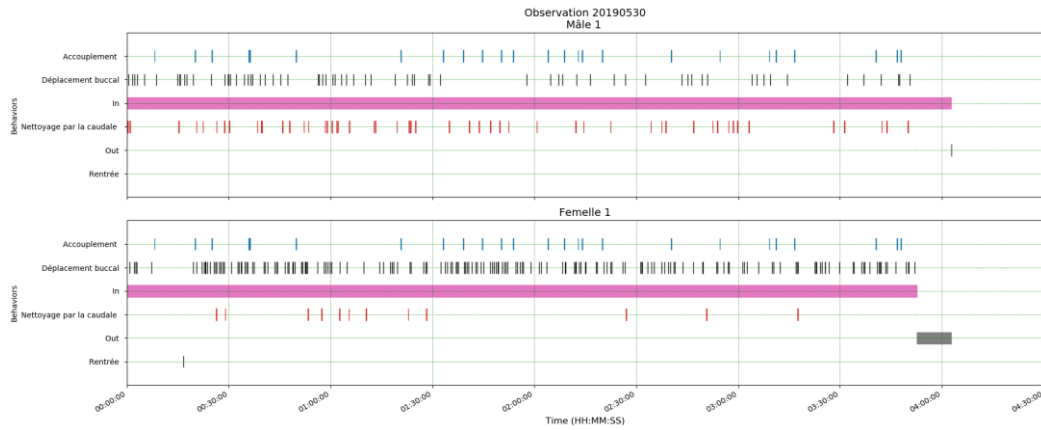


Figure 28 : Time budget du nid 23 (30/05/2019)

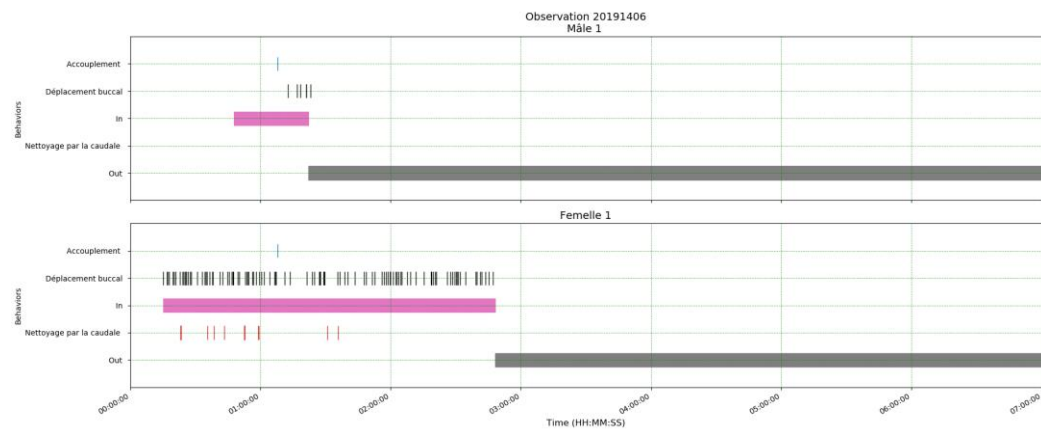


Figure 29 : Time budget du nid 80 (14/06/2019)

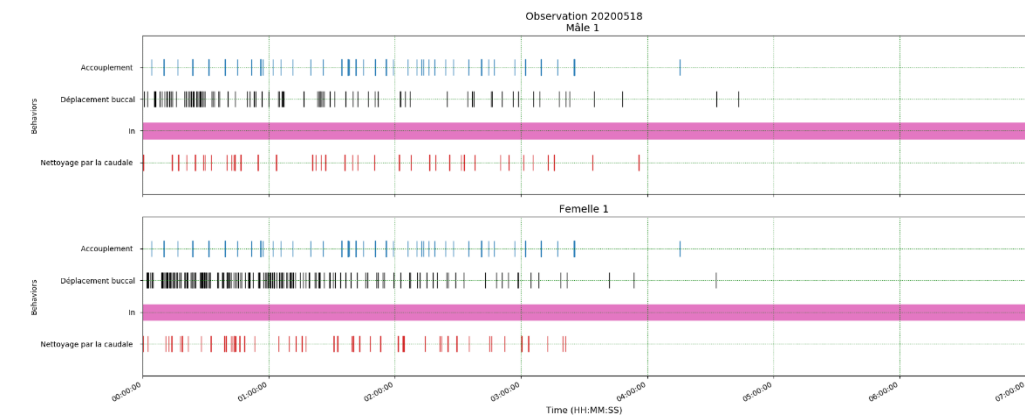


Figure 30 : Time budget du nid A (18/05/2020)

- 2 mâles, 2 femelles

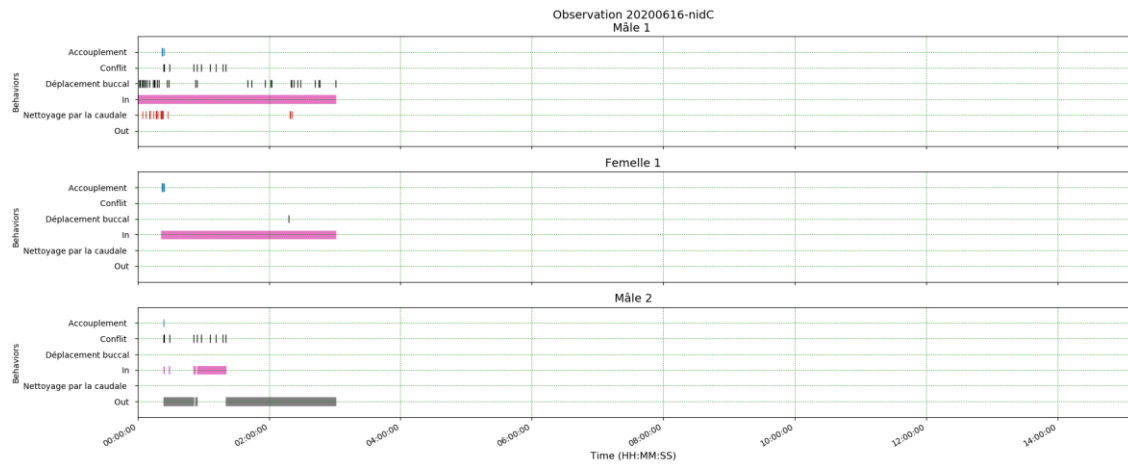


Figure 31 : Time budget du nid C (16/06/2020)

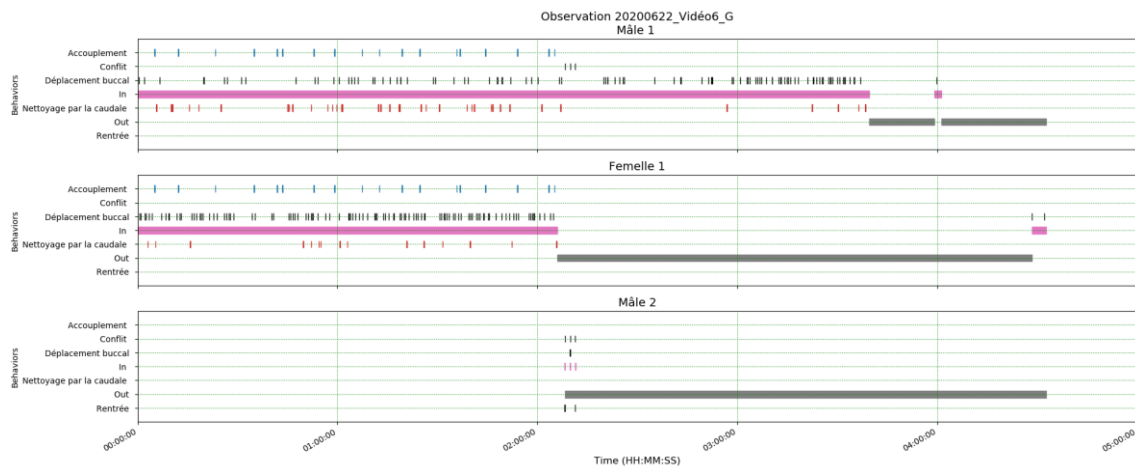


Figure 32 : Time budget du nid G (22/06/2020)

- 1 mâle, 2 femelles

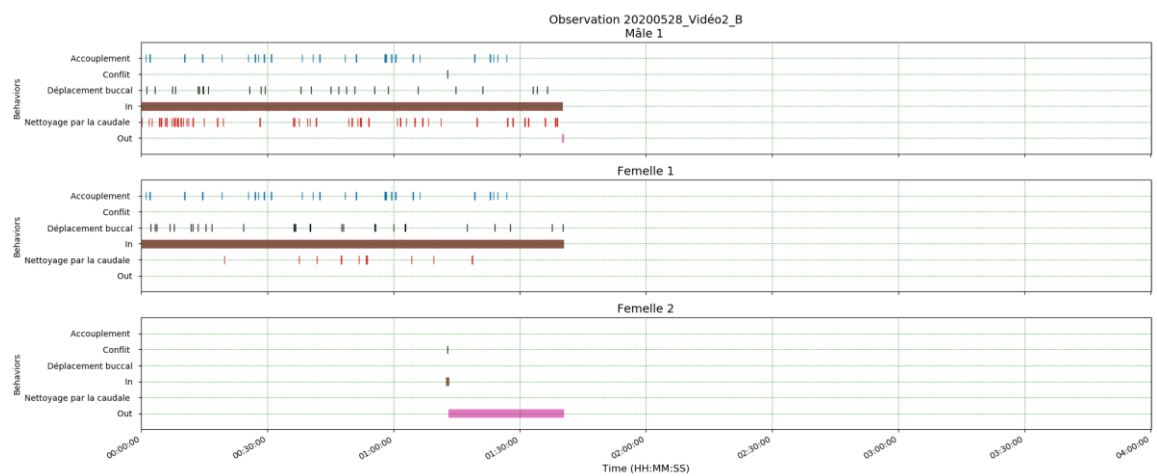


Figure 33 : Time budget du nid B (28/05/2020)

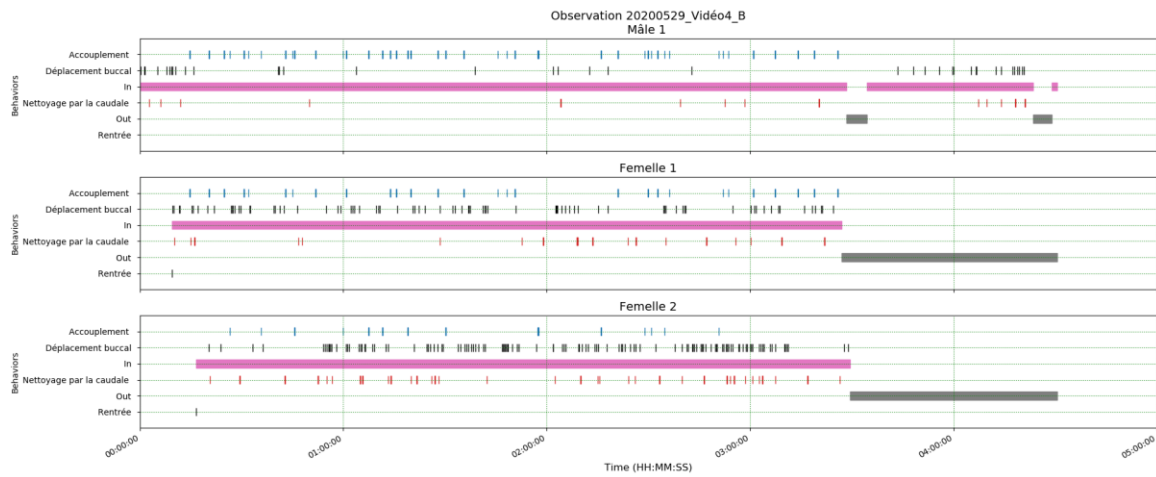


Figure 34 : Time budget du nid Bbis (29/05/2020)

- 1 mâle, 3 femelles

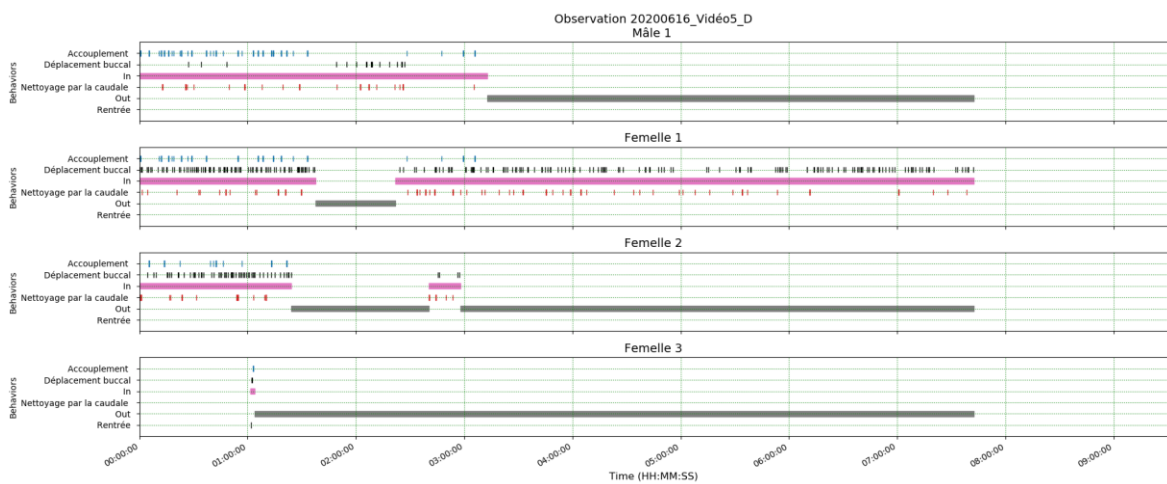


Figure 35 : Time budget du nid D (22/06/2020)

- 3 mâles, 1 femelle

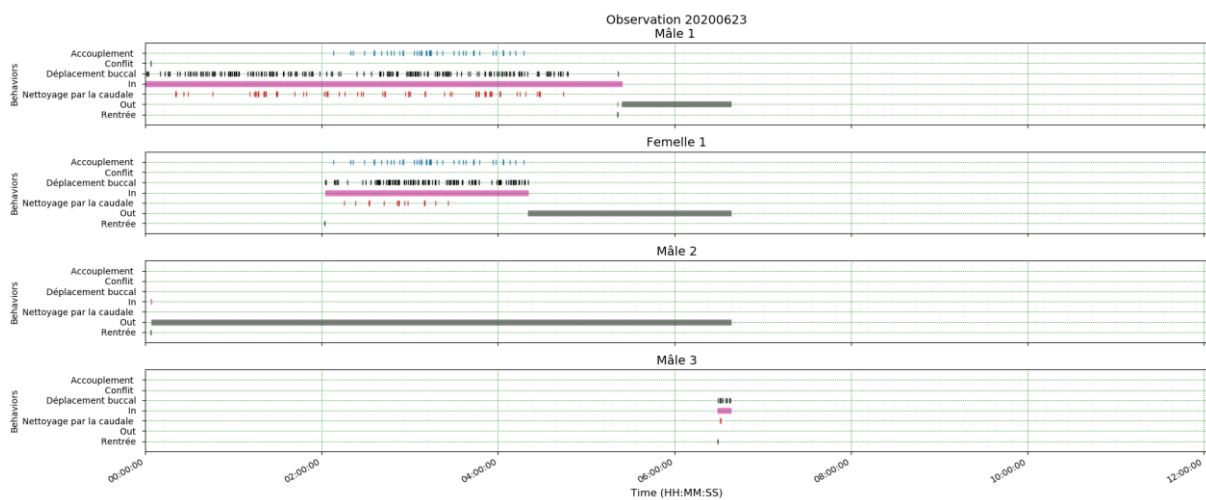


Figure 36 : Time budget du nid L (23/06/2020)

- 2 mâles, 2 femelles

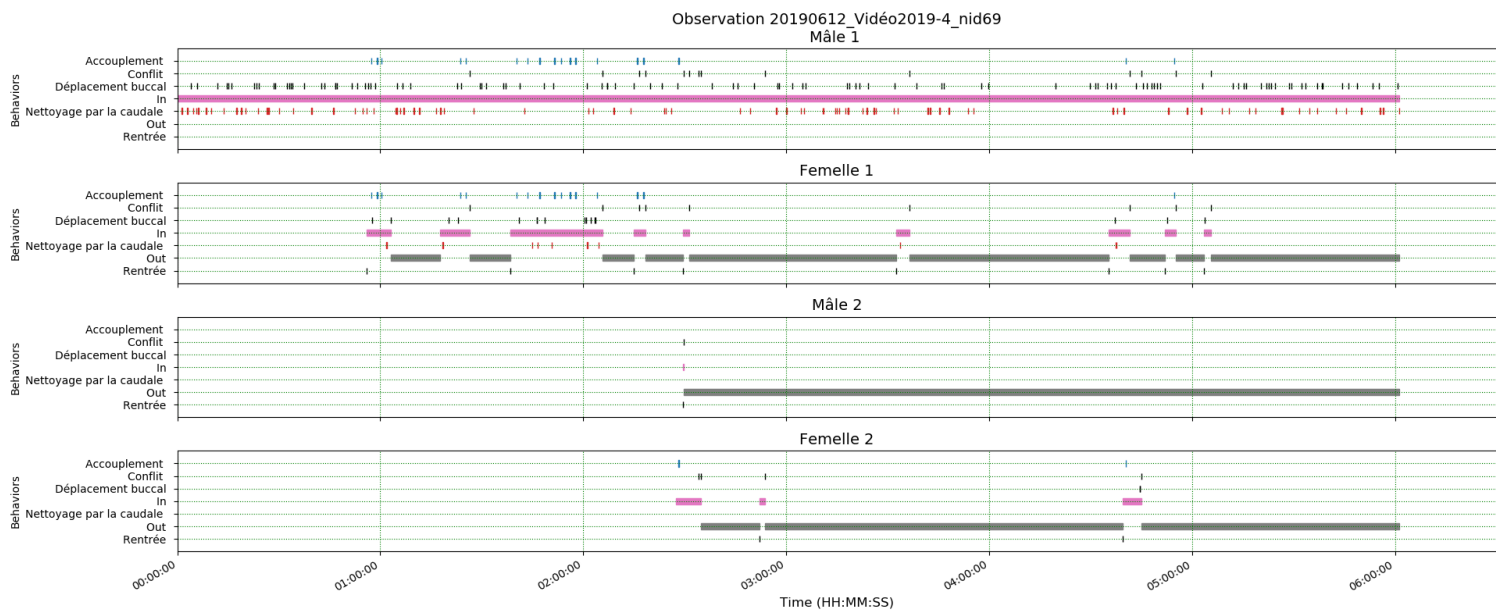


Figure 37 : Time budget du nid 69 (12/06/2019)

- 2 mâles, 3 femelles

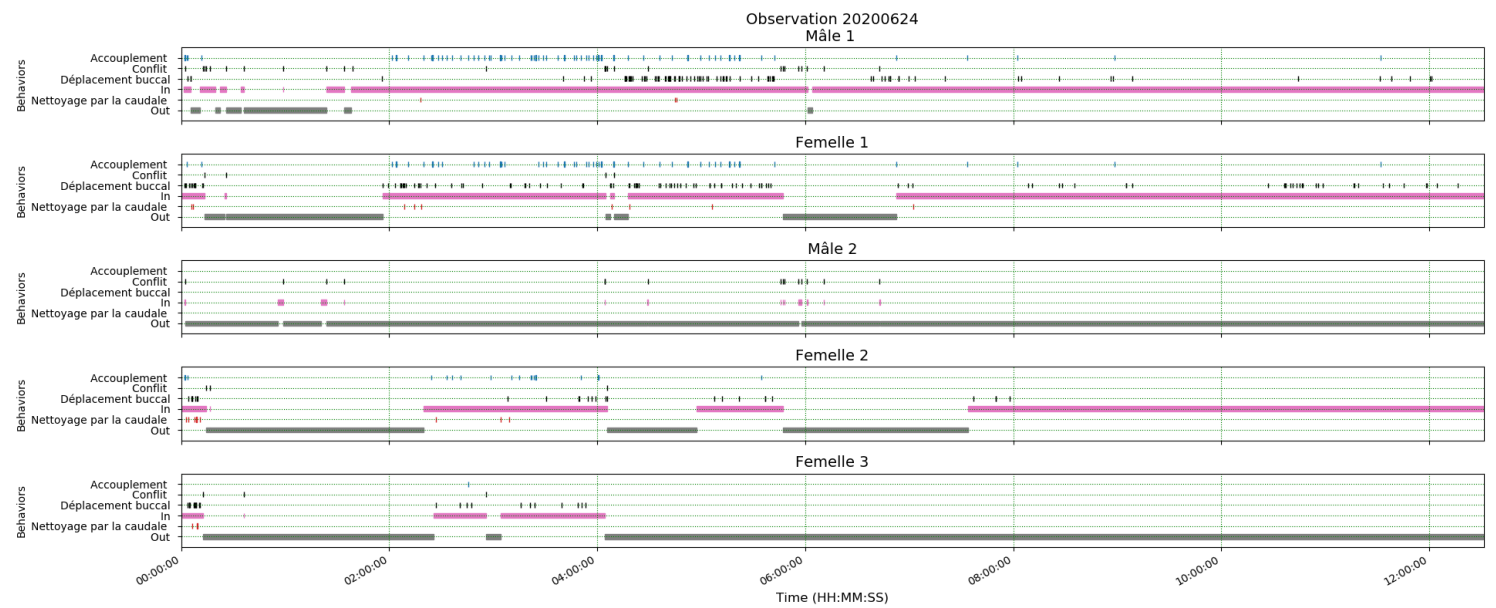


Figure 38 : Time budget du nid R (24/06/2020)

ANNEXE

CHAPITRE 2 : ÉROSION DES NIDS, SURVIE ET RÉTENTION DES ŒUFS

- Diamètre longitudinal et latéral :

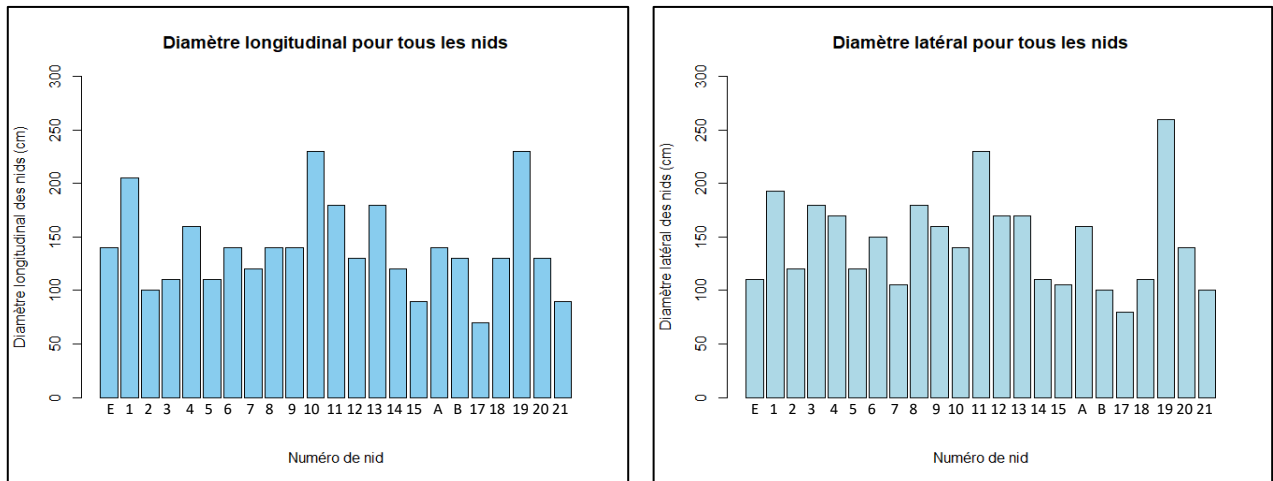


Figure 39 : Diagrammes en barres regroupant les différentes valeurs des diamètres longitudinal (à gauche) et latéral (à droite) de chaque nid

- Profondeur dôme, creux et amont + Différence profondeur entre dôme et creux

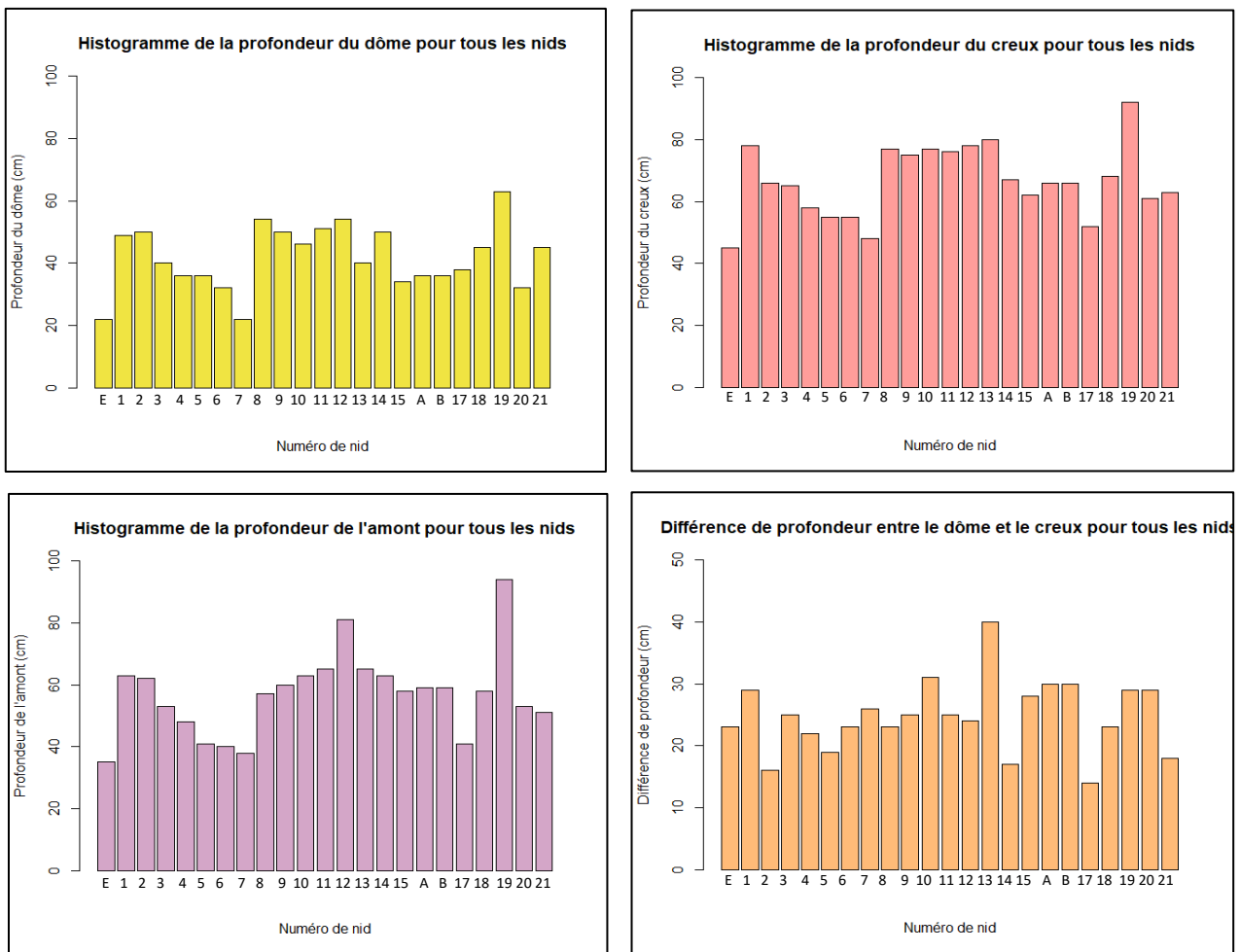


Figure 40 : Diagrammes en barres regroupant les différentes valeurs de profondeur à différents endroits du nid (dôme, creux et amont), ainsi que la différence de profondeur entre le dôme et le creux de chaque nid (de gauche à droite et de haut en bas)

- Vitesse du courant à différents points du dôme :

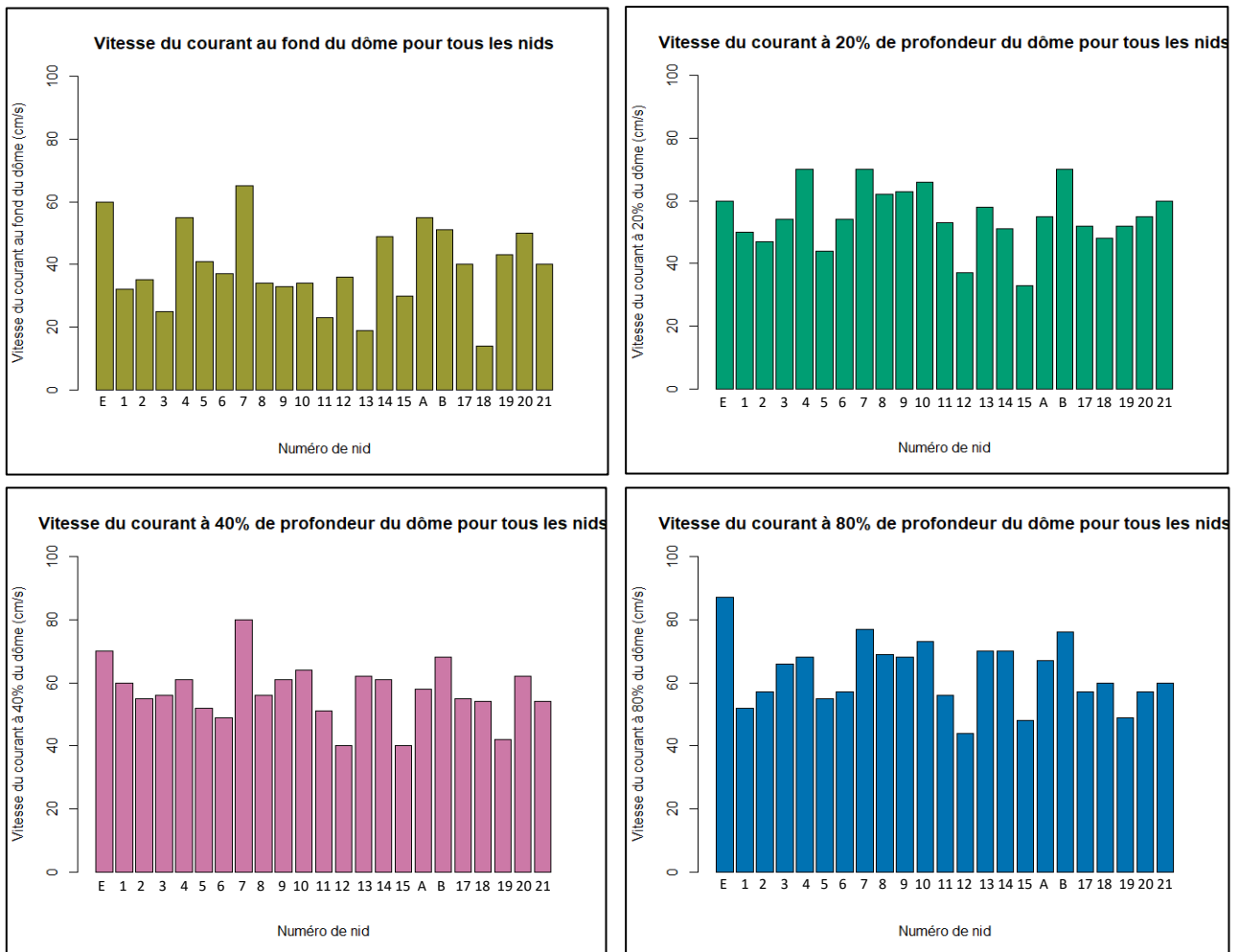


Figure 41 : Diagrammes en barres regroupant les différentes valeurs de vitesse sur le dôme en différents points (fond, 20%, 40% et 80%) de chaque nid (de gauche à droite et de haut en bas)

- Vitesse du courant à différents points du creux :

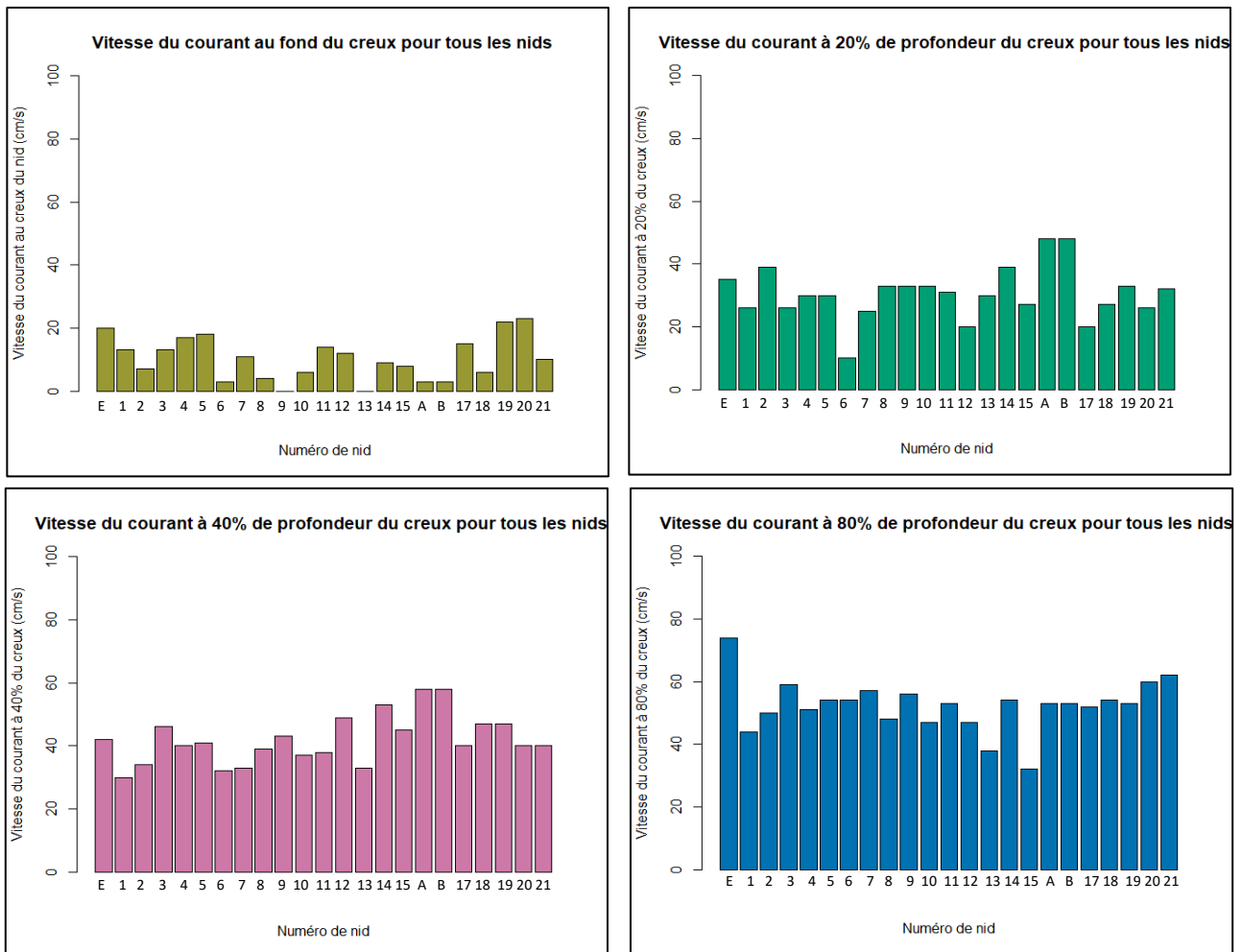


Figure 42 : Diagrammes en barres regroupant les différentes valeurs de vitesse sur le creux en différents points (fond, 20%, 40% et 80%) de chaque nid (de gauche à droite et de haut en bas)

- Vitesse du courant à différents points de l'amont :

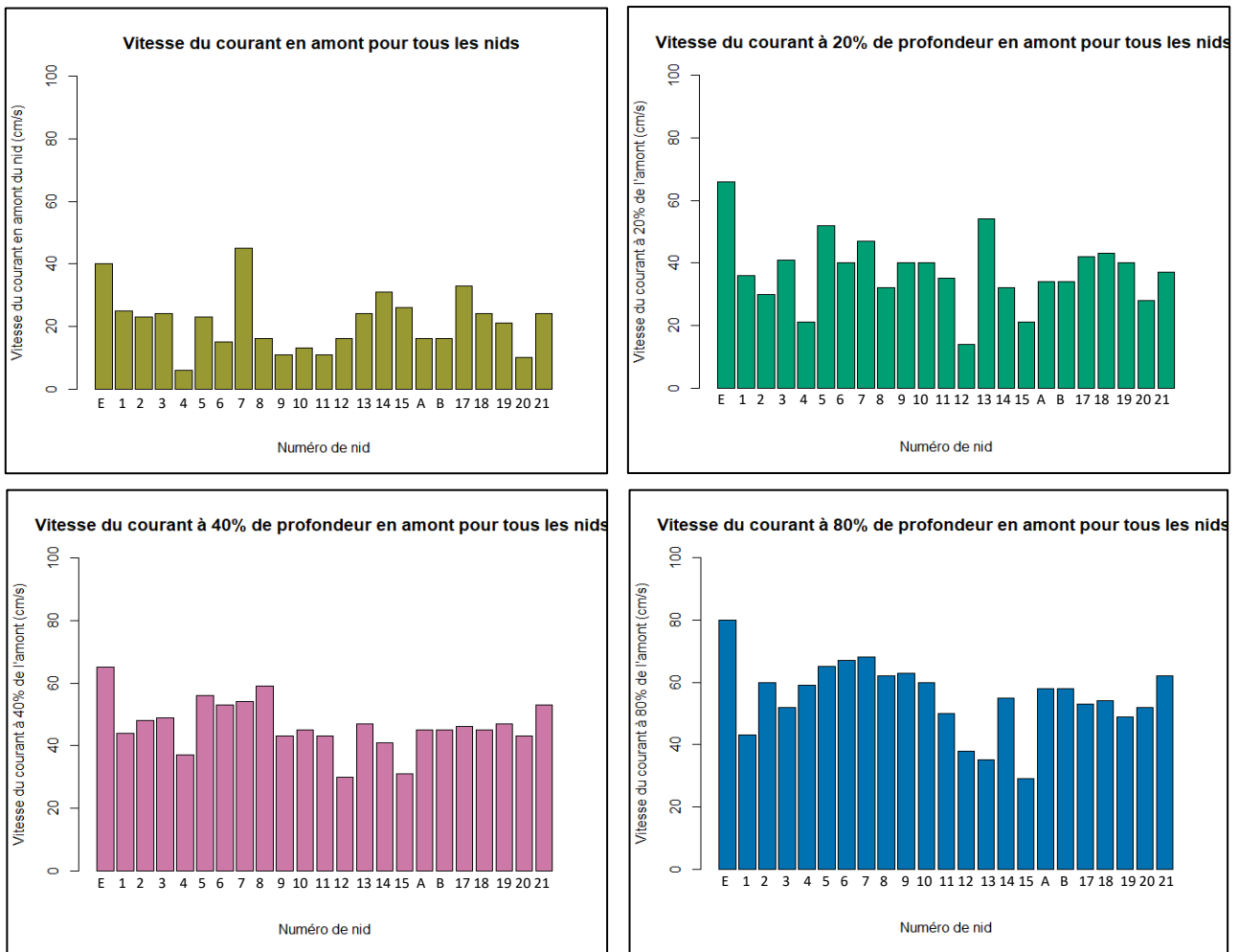
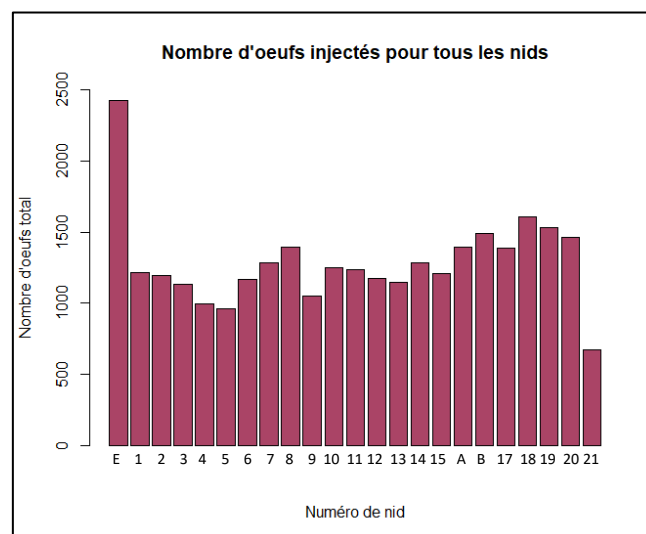


Figure 43 : Diagrammes en barres regroupant les différentes valeurs de vitesse sur à l'amont en différents points (fond, 20%, 40% et 80%) de chaque nid (de gauche à droite et de haut en bas)

- Manipulation « Rétention »



ANNEXE

CHAPITRE 3 : BIODIVERSITÉ DE MACRO-INVERTÉBRÉS ET MICRO-ORGANISMES

INTRODUCTION

Comme énoncé plus tôt, pour étoffer notre étude sur les nids de lamproie, nous avons entamé une manipulation nommée “Biodiversité”. Cette expérience avait pour objectif de collecter et d'identifier la diversité de macro-invertébrés et de micro-organismes présente à différents points du nid. Le but étant, par la suite, d'observer l'évolution de cette biodiversité au fil de l'érosion des nids.

D'un point de vue fonctionnel, les lamproies sont reconnues pour leur rôle en tant qu'espèces ingénieuses via la construction de nids qui modifient le substrat (Sousa et al., 2012) et augmentent localement les densités d'invertébrés (Hogg et al., 2014). Nous sommes alors partis du principe qu'en construisant leur nid les lamproies modifient le faciès du substrat en créant un microhabitat différent, propice à la colonisation par de nouvelles populations d'organismes benthiques. Il est possible d'imaginer que ces populations allaient évoluer entre $t=0$ (début de la construction du nid) et le moment où le fond du court d'eau retrouve sa morphologie et ses caractéristiques initiales.

Pour rappel, les macro-invertébrés benthiques d'eau douce appelés dulcicole font partie du benthos. Leur habitat de prédilection est un donc le substrat présent sur le fond des cours d'eau composée de la litière, d'algues et de débris de bois (Tachet et al., 1987). De plus, à une échelle plus restreinte, il existe tout un ensemble de micro-organismes adaptés à la vie aquatique. Il s'agit d'un ensemble de bactéries, d'algues et de cyanobactéries qui constitue la flore et la faune.

Ces organismes ont une place intégrante dans la chaîne alimentaire aquatique, car ils consomment une grande des déchets organiques (majoritairement végétaux) présents dans le cours d'eau et font partie du régime alimentaire de nombreuses espèces de poissons, d'oiseaux et d'amphibiens. Pour résumer, ces organismes contribuent à l'équilibre qui régit les biotopes aquatiques en occupant les statuts de producteurs et consommateurs primaires (RÉFÉRENCES : SUEZ-WATER-HANDBOOK).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Ainsi pour identifier l'évolution des espèces de macro-invertébrés et de micro-organismes, nous avons réalisé une manipulation en 2 étapes.

Tout d'abord, nous avons effectué un échantillonnage des « macro-invertébrés » à l'aide d'un filet de Surber. Cette méthode permet de récupérer la majorité des individus présents sur le substrat ainsi que sur les roches et cailloux recouvrant le fond du nid. Cette manipulation a été pratiquée à 3 points du nid : sur le dôme, sur le creux et à l'amont. Par la suite, les organismes ont été récupérés et placés dans des boîtes numérotées. Ces boîtes ont ensuite été envoyés à un laboratoire espagnol spécialisé dans l'identification des micro-organismes et macro-invertébrés.

La deuxième étape consistait à placer des sacs grillagés contenant des feuilles mortes sur le fond du nid en 3 points (à l'amont, dans le creux et sur le dôme). Le sac le plus volumineux contenait donc des feuilles ainsi qu'une pochette avec une maille plus fine contenant elles aussi des feuilles. De ce fait, les sacs à mailles plus grossières permettent d'accueillir et d'héberger des organismes plus volumineux tels que les macro-invertébrés. À l'inverse, les mailles plus fines de la petite pochette permettent de ne laisser passer que les micro-organismes dont la taille était inférieure à 1 μm . Les sacs ont ensuite été envoyés dans le même laboratoire cité plus haut.

En élaborant ces manipulations, nous avons pu faire immerger diverses hypothèses. Tout d'abord, nous sommes partis du principe que la présence/construction des nids pouvait favoriser l'émergence de nouveaux clades, ou espèces et augmenter ainsi la diversité alpha. De plus, il semble probable que les différences de paramètres entre les nids peuvent avoir une incidence sur la diversité alpha et bêta en favorisant la diversité entre les différents microhabitat.

Paramètre physique	Impact sur la biodiversité
Vitesse du courant	-
Taille/ diamètre	+
Profondeur	+ ou -
Granulométrie (plus fine)	+ (car granulométrie différente du substrat initialement présent)

Tableau 9 : Tableau regroupant les hypothèses à propos de l'influence des paramètres physiques des nids sur la biodiversité en macro-invertébrés et micro-organismes

RÉSULTATS

Par la suite, si nous avions eu les données relatives à cette manipulation sur la biodiversité, nous aurions pu réaliser différentes statistiques bivariées et multivariées. En premier lieu, il aurait été possible de réaliser une Analyse en Composantes Principales (ACP) ou Multi Dimensional Scalling (MDS); car nous aurions eu en notre possession un jeu de données comportant plus de variables quantitatives que qualitatives : mesures de diamètre, vitesse, profondeur... et nombres d'espèces de micro-organismes et de macro-invertébrés. Ces dernières nous auraient donné une idée plus précise des liaisons qui relient les variables entre elles. Par la suite, il aurait été envisageable de construire une matrice de nuage de points avec l'ensemble de nos variables afin d'identifier de potentielles liaisons linéaires pour procéder par la suite à des tests corrélations du coefficient Pearson pour identifier la force de ces corrélations.

RÉSUMÉ

Ce rapport présente deux expériences sur le comportement de construction collective du nid chez la lamproie marine, *Petromyzon marinus*, et le rôle de ce dernier dans la survie des individus. Cette espèce, semelpare et anadrome, est en outre connue pour remonter les cours d'eau au printemps afin de s'y reproduire. De ce fait les expérimentations ont été réalisées sur la Nive, un cours d'eau du sud-ouest de la France, de mai à juillet 2020. L'une des expérimentations consiste à observer le comportement reproducteur des lamproies en milieu naturel lors de la nidification et ainsi de mesurer l'investissement de chacun des partenaires. Cette analyse nous permettra d'identifier les différentes options qui s'offrent aux lamproies pour régler les conflits intra et intersexuels qui s'articulent autour de la reproduction. De plus, l'analyse de l'ensemble des vidéos permettra de connaître de manière plus détaillée le comportement reproducteur de l'espèce. La seconde expérimentation a pour objectif de comprendre et d'identifier le type de nid qui maximise la rétention et la survie des œufs. À cela s'ajoute une troisième composante qui garantit la conformité d'un nid : l'érosion. En effet, le bon développement des ammocètes dépend de nombreux paramètres qui assurent un environnement stable et favorable à leur intégrité.

Mots-clés : Lamproie marine, conflit intersexuel, fitness, nid, survie des œufs, GLM