



**HAL**  
open science

**DUSTT : Déterminer l'utilisation du substrat par les  
migrateurs et les macroinvertébrés - Approches  
photogrammétrique subaquatique et multicritère.  
Rapport scientifique et technique final**

Alan Bazin, Guillaume Forget, Karl Kreutzenberger, Olivier Dézerald

► **To cite this version:**

Alan Bazin, Guillaume Forget, Karl Kreutzenberger, Olivier Dézerald. DUSTT : Déterminer l'utilisation du substrat par les migrateurs et les macroinvertébrés - Approches photogrammétrique subaquatique et multicritère. Rapport scientifique et technique final. OFB; INRAE; Institut Agro; UPPA. 2022, 32 p. hal-04058317

**HAL Id: hal-04058317**

**<https://hal.science/hal-04058317>**

Submitted on 4 Apr 2023

**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.



Open licence - etalab

# DUSTT : Déterminer l'utilisation du substrat par les migrateurs et les macroinvertébrés – Approches photogrammétrique subaquatique et multicritère

Rapport scientifique et technique final 2022

Alan Bazin<sup>1</sup>  
Guillaume Forget<sup>1</sup>  
Karl Kreutzenberger<sup>2,3</sup>  
Olivier Dézerald<sup>1</sup>

<sup>1</sup> UMR DECOD, Dynamique et Durabilité des Écosystèmes, INRAE, Institut Agro, Ifremer, 35042 Rennes

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

<sup>3</sup> OFB, Direction générale, Service « Eau et Milieux Aquatiques »

Décembre 2022

- **AUTEURS**

**Alan Bazin**, Assistant Ingénieur (INRAE), alan.bazin [a] inrae.fr

**Guillaume Forget**, Assistant Ingénieur (INRAE), guillaume.forget [a] inrae.fr

**Karl Kreutzenberger**, Chargé de mission (OFB), karl.kreutzenberger [a] ofb.gouv.fr

**Olivier Dézerald**, Chargé de recherche (INRAE), olivier.dezerald [a] inrae.fr

**Droits d'usage** : Accès libre

**Niveau géographique** : National

**Couverture géographique** : France entière

**Niveau de lecture** : Experts, professionnels, citoyens

- **CITATION**

Bazin A., Forget G., Kreutzenberger K. & Dézerald O., 2022. DUSTT : Déterminer l'utilisation du substrat par les migrateurs et les macroinvertébrés – Approches photogrammétrique subaquatique et multicritère. Rapport scientifique et technique final. OFB-INRAE-Institut Agro-UPPA. 32 pages.

- **RESUME**

Les connaissances sur l'utilisation du substrat par les juvéniles des migrateurs, en particulier celles de lamproies (ammocètes), restent parcellaires. En effet, les dimensions abiotiques (e.g. profondeurs, vitesses, granulométries des substrats, morphologies des chenaux actifs) et biotiques (e.g. interactions biologiques avec les macroinvertébrés) de l'habitat sont souvent étudiées isolément lors de la caractérisation des zones de nourriceries (banquettes à ammocètes). Le projet DUSTT propose de s'appuyer sur les compétences déjà acquises par notre équipe et d'aider au développement d'une méthode de photogrammétrie subaquatique (immergée), en y intégrant une composante biotique à l'étude des habitats propices au développement des stades critiques : les juvéniles de lamproies. Nos résultats montrent que la technique de photogrammétrie a été déployée avec un taux de réussite de 63%. Ce pourcentage de réussite, tout comme les densités des ammocètes au sein des banquettes et la composition des communautés de macroinvertébrés benthiques étaient variables dans l'espace (i.e., différents cours d'eau) et dans le temps (i.e., différentes périodes d'échantillonnage). La photogrammétrie a permis de générer, avec une précision millimétrique, des descripteurs statistiques et empiriques des variations surfaciques des banquettes. Le modèle prédictif final de la colonisation des banquettes par les ammocètes inclut, notamment, des descripteurs photogrammétriques (e.g., épaisseur moyenne du substrat) couplés à des métriques biologiques (e.g., pourcentage d'éphémères dans la communautés). *In fine*, les connaissances acquises via le projet DUSTT sur les relations entre les espèces et leur environnement (abiotiques comme biotiques) permettent de mettre en évidence un nouvel indicateur d'habitabilité des milieux à l'échelle du microhabitat. Cet indicateur pourrait être ainsi utile à la prise de décisions sur la mise en place d'actions de suivi et de gestion des populations migratrices amphihalines à destination des gestionnaires et des acteurs de l'environnement.

- **MOTS CLES (THEMATIQUES ET GEOGRAPHIQUES)**

Migrateurs amphihalins, ammocètes, hydromorphologie, substrats, photogrammétrie, Sélune, macroinvertébrés benthiques, indicateur d'habitabilité

- **SYNTHESE POUR L'ACTION OPERATIONNELLE : VOIR LA FICHE DE SYNTHESE ANNEXEE AU RAPPORT**

## • SOMMAIRE

<b><u>I. CONTEXTE &amp; OBJECTIFS DE L'ETUDE.....</u></b>	<b><u>5</u></b>
I.1. CONTEXTE GENERAL .....	5
I.2. PROGRAMME DE TRAVAIL .....	6
<b><u>II. MATERIELS ET METHODES .....</u></b>	<b><u>9</u></b>
II.1. ZONE D'ETUDE .....	9
II.2. ACQUISITION DES DONNEES NUMERIQUES ET FAUNISTIQUES.....	10
II.3. TRAITEMENT DES DONNEES DE PHOTOGRAMMETRIE .....	11
II.4. DONNEES INVERTEBRES .....	14
II.5. ANALYSES STATISTIQUES.....	15
<b><u>III. RESULTATS.....</u></b>	<b><u>16</u></b>
III.1. DONNEES DE PHOTOGRAMMETRIE .....	16
III.2. DONNEES SUR LES AMMOCETES.....	19
III.3. DONNEES SUR LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES .....	19
III.4. RESULTATS DES ANALYSES STATISTIQUES : LES MODELES MIXTES A EFFETS ALEATOIRES.....	20
<b><u>IV. DISCUSSION .....</u></b>	<b><u>21</u></b>
IV.1. UTILISATION DE LA PHOTOGRAMMETRIE POUR L'ETUDE DES BANQUETTES A AMMOCETES .....	21
IV.2. FACTEURS ABIOTIQUES DETERMINANT LA COLONISATION DES BANQUETTES PAR LES AMMOCETES .....	22
IV.3. FACTEURS BIOTIQUES DETERMINANT LA COLONISATION DES BANQUETTES PAR LES AMMOCETES.....	23
IV.4. CHANGEMENTS TEMPORELS DES COMMUNAUTES BIOLOGIQUES .....	24
IV.5. DISTRIBUTION DES AMMOCETES : DU MICRO- AU MACRO-HABITAT .....	25
<b><u>V. CONCLUSION ET PERSPECTIVES .....</u></b>	<b><u>25</u></b>
<b><u>VI. REFERENCES.....</u></b>	<b><u>27</u></b>
<b><u>VII. ANNEXE .....</u></b>	<b><u>31</u></b>

## I. Contexte & objectifs de l'étude

### I.1. Contexte général

La modification des habitats s'intensifie sous la contrainte des activités humaines et constitue une menace majeure pour la biodiversité (IPBES 2019). Dans les écosystèmes fluviaux, cette menace est particulièrement marquée par la fragmentation des habitats via la présence de nombreux ouvrages transversaux et latéraux qui perturbent l'écoulement naturel des eaux et le mouvement des espèces aquatiques hôtes. Afin de préserver les espèces, de prédire leur abondance et leur distribution ou encore de restaurer les écosystèmes, une partie de la communauté scientifique s'attèle au développement de nombreux modèles prédictifs de la qualité des habitats qui abritent ces espèces (Yi et al 2017). Le choix de l'échelle d'étude pour mettre en place ces modèles est alors d'une importance majeure (Habersack et al 2012).

En écologie aquatique, différentes échelles spatiales sont utilisées pour appréhender les causes de changement des individus aux écosystèmes : échelle micro-, méso- et macrohabitat (Rosenfeld 2003). Le macrohabitat regroupe les habitats d'une région donnée (e.g. bassin versant, hydroécocoréion ; Rosenfeld 2003) tandis que le mésohabitat correspond aux habitats situés à l'échelle intermédiaire d'une rivière (e.g. faciès, tronçons de cours d'eau ; Belletti et al 2017). Les microhabitats concernent une échelle spatiale fine de l'ordre de 1 à 50 cm (e.g. substrats, interstices, banquette ; Belletti et al. 2017). Si de nombreuses études s'intéressant aux populations de poissons ont démontré l'importance et la complémentarité de ces échelles spatiales (Zeni et al 2019 ; Symoons 1979 ; Bardonnet and Baglinière 2000 ; Hedger et al 2005), l'échelle du microhabitat est cruciale car elle constitue le point de départ de la collecte de données fiables, précises et potentiellement extrapolables aux échelles plus grandes. C'est ainsi que, par exemple, une étude menée en Norvège visait à relier les caractéristiques du microhabitat à celles du bassin versant afin de mieux comprendre la distribution du saumon en rivière (Foldvik et al 2017). Il est donc essentiel de relier les caractéristiques spécifiques des habitats aux caractéristiques des espèces (e.g. présence/absence, assemblage, abondance) pour améliorer les modèles prédictifs et envisager des mesures de restauration et de conservation appropriées (Hitchman et al 2018 ; Romero and Casatti 2012).

La granulométrie du lit de la rivière est un facteur déterminant des microhabitats pour la reproduction des poissons et des macroinvertébrés (Armstrong et al. 2003 ; Fryirs 2015). Mesurer avec précision et rapidité la granulométrie de substrats immergés (e.g. distribution des tailles, porosité interstitielle, rugosité de surface), et ce, directement sur site, représente tant un enjeu qu'un défi majeur dans la compréhension des processus physiques (e.g. dynamique hydro-sédimentaire, évolution et réajustement des lits fluviaux) et de leurs impacts sur la biologie (e.g. habitabilité en fonction des besoins du cycle biologique propre à chaque espèce). Il est donc essentiel de développer des méthodes pour évaluer les caractéristiques de ces microhabitats afin de relier les caractéristiques abiotiques et biotiques dans les modèles prédictifs. Une définition à haute résolution du lit de la rivière, tant horizontale que verticale, est importante pour comprendre le rôle de l'hydromorphologie et de la structure des lits fluviaux sur les communautés biologiques.

La photogrammétrie est un outil de traitement d'images qui génère un nuage de points 3D précis à partir d'une multitude de photographies 2D ou d'une vidéo d'un objet donné (Westoby et al. 2012). Utilisée en milieu exondé, cette méthode a déjà montré son efficacité dans de nombreuses études (Javernick et al. 2013 ; Marteau et al. 2016) telles que l'étude du chenal (Lasne et al. 2001), l'étude de l'érosion des berges (Jugie et al. 2018) ou l'estimation de la granulométrie dans les bancs de gravier (Vasquez-Tarrio et al. 2017). En milieu immergé, la photogrammétrie a été principalement utilisée au sein des milieux marins ou en eau claire (Drap et al. 2015 ; Figueira et al. 2015). Pacheco-Ruiz et al. (2018) ont démontré son potentiel pour des fouilles archéologiques en eau à faible visibilité. Avec sa précision de haute résolution, son faible coût et sa rapidité de

mise en œuvre comme d'analyse des données, la photogrammétrie est un outil puissant et prometteur pour étudier les microhabitats dans les rivières peu profondes, notamment ceux où vivent les stades juvéniles de lamproies.

Si l'écologie des stades adultes des poissons migrateurs est relativement bien documentée dans la littérature scientifique, celle de leurs stades juvéniles l'est en revanche beaucoup moins. En particulier, les relations entre les caractéristiques physiques du substrat et les juvéniles de lamproies dit « ammocètes » n'ont reçu que peu d'attention. Notre étude s'intéresse aux caractéristiques des habitats de la lamproie pendant son stade larvaire. Lors de l'accouplement, les lamproies adultes déposent leurs œufs dans un substrat de gravier ; après une quinzaine de jours, les ammocètes écloses s'enfouissent alors dans le sable du nid pendant environ un mois, puis se déplacent vers un substrat plus meuble et plus organique dans lesquels elles vont rester pendant une longue période (jusqu'à 7 ans selon les espèces). Ces zones de refuge ou nourriceries des ammocètes sont appelés « banquettes », et permettent leur développement via l'absorption de nutriments présents en abondance dans les sédiments (Evans and Weber 2020). Ainsi, les lamproies vivent la majeure partie du stade larvaire dans des microhabitats spécifiques.

Pouvoir définir finement ces habitats aiderait ainsi à comprendre la distribution spatiale de ces espèces. Les lamproies étant enfouies dans le substrat, l'échantillonnage dans une multitude de microhabitats pour évaluer la composition granulométrique peut nuire à la population présente. Ainsi, l'exploration du milieu par la photogrammétrie s'avère intéressante comme outil d'étude non invasif permettant de développer de nouveaux descripteurs abiotiques de la qualité des microhabitats, propices au développement des populations de lamproies.

De même que les ammocètes interagissent avec la partie physique de l'habitat, les interactions sont potentiellement aussi nombreuses avec les organismes qui colonisent les banquettes. En particulier, les macroinvertébrés benthiques sont des organismes réputés et reconnus sensibles aux variations des caractéristiques physiques des microhabitats (Beisel et al. 1998 ; Usseglio-Polatera et al. 2000 ; Forcellini et al. 2020) et plus largement aux pressions anthropiques qui s'exercent sur les cours d'eau (Mondy et al. 2012 ; Mondy and Usseglio-polatera 2013 ; Alric et al. 2021 ; Omoniyi et al. 2022). Les macroinvertébrés benthiques peuvent interagir avec les lamproies au stade adulte notamment lors des périodes de pontes (Hogg et al. 2014 ; Weaver et al. 2018a ; Weaver et al. 2018b). En revanche, les interactions entre les macroinvertébrés benthiques et les stades critiques de juvéniles de lamproies restent méconnues.

## *1.2. Programme de travail*

L'objectif principal de cette étude est d'évaluer l'importance des caractéristiques des microhabitats sur la présence et l'abondance des juvéniles de lamproies, en ayant recours à des procédés tels que la photogrammétrie immergée. Nous étudions l'interaction entre les caractéristiques abiotiques et biotiques de ces habitats sur les populations de juvéniles de lamproies. Nous envisageons plusieurs questions interconnectées :

- Dans quelle mesure peut-on utiliser les caractéristiques du substrat comme un indicateur d'habitabilité des milieux par les juvéniles de lamproies (i.e. les ammocètes) ?
- Ces lamproies partageant leur environnement avec des macroinvertébrés, quel est le rôle des interactions biologiques dans le processus de colonisation des habitats ?

L'hypothèse de travail sous-jacente à ce projet est qu'un habitat, a priori favorable sur la base des caractéristiques physiques du substrat, ne permet pas forcément le maintien des populations d'ammocètes en présence d'espèces prédatrices ou compétitrices et/ou en l'absence de

potentielles espèces facilitatrices. Par exemple, certains taxons de macroinvertébrés sont potentiellement prédateurs des très jeunes ammocètes (e.g. odonates, dytiscidae). De même, les pattes prothoraciques des espèces du genre *Ephemera* (Ephemeroidea, Ephemeroptera) sont fouisseuses, permettant une activité de bioturbation dans les milieux meubles où vivent les ammocètes (Lopez-Rodriguez et al. 2009). Ces macroinvertébrés pourraient alors remettre en suspension les particules détritiques dont se nourrissent les ammocètes par filtration, ou entrer en compétition avec celles-ci pour l'utilisation des mêmes substrats. Déterminer les patrons de co-occurrence des ammocètes et des macroinvertébrés représente alors une étape initiale, mais essentielle, pour appréhender les potentielles interactions entre espèces.

Ce projet est concentré sur les zones de nourriceries des stades juvéniles de lamproies sur le bassin versant du fleuve Sélune. L'ouverture et la reconnexion amont du linéaire de la Sélune, suite à la suppression des barrages qu'elle porte, va entraîner une modification profonde des caractéristiques physiques et fonctionnelles des écosystèmes aquatiques précédemment fragmentés. La modification des processus physiques va ainsi redéfinir ou affecter les habitats des flores et des faunes au sein des écosystèmes aquatiques et de leurs marges, et avoir de probables répercussions sur les communautés biologiques. Le retour à l'état lotique d'habitats précédemment lenticques et ennoyés pourrait favoriser à la fois les remaniements et flux sédimentaires, mais aussi la recolonisation de ces nouveaux habitats par différentes espèces de poissons migrateurs amphihalins et de macroinvertébrés aquatiques. Dans ce contexte d'ailleurs, le projet « Espèces ingénieuses » (co-portage : E. Lasne et A.-J. Rollet; AESN-OFB, 2019-2021) a proposé de lever certaines zones d'ombres dans la compréhension du lien entre les substrats remaniés et le comportement reproducteur des adultes de lamproies et de saumons.

De plus, nous évaluons les possibilités d'analyse offertes par la photogrammétrie sur les caractéristiques physiques microhabitats des rivières peu profondes. Ce projet participe ainsi au développement d'une méthode de photogrammétrie immergée (en complément du projet « petites études et expertise » : « photogrammétrie » ; portage G. Forget; 2018-2019) et intègre de l'information sur l'ensemble de la communauté de macroinvertébrés aquatiques présente dans ces zones clefs.

Pour répondre à cet objectif, le programme de travail se décline en trois étapes :

1. Calibration de la méthode de photogrammétrie sur des habitats à présence avérée d'ammocètes
2. Déploiement sur l'ensemble des stations et application du protocole de prélèvement d'invertébrés
3. Choix des descripteurs statistiques pertinents et mise au point du modèle

Notons que le contexte de la Sélune offre une opportunité unique de réunir au sein d'un même bassin versant des habitats avec des conditions environnementales très contrastées (turbidité, débits et vitesses de courant, variabilités des types de substrat et des zones de dépôts/érosions, variabilité dans les gabarits de chenaux) avec et sans ammocètes.

**Etape 1 : Calibration de la méthode sur des habitats à présence avérée d'ammocètes**

Cette phase de calibration consiste principalement à transposer l'application de la photogrammétrie immergée depuis des milieux contrôlés vers des milieux naturels. Les tests en conditions contrôlées ont permis d'identifier les enjeux techniques et conceptuels pouvant influencer l'application de cette méthode *in natura*.

**Etape 2 : Déploiement sur les stations et prélèvement d'invertébrés**

Le principal enjeu est technique et concerne la prise en compte de la variabilité naturelle des facteurs environnementaux qui influencent la qualité des images stéréoscopiques : la turbidité, la profondeur, la luminosité, et les vitesses du courant.

Le second enjeu est lui plus conceptuel et concerne la définition de l'échelle spatiale d'acquisition des données stéréoscopiques permettant de couvrir l'échelle d'utilisation du substrat par les ammocètes (forte mobilité) et les macroinvertébrés (faible mobilité). L'étude des macroinvertébrés est effectuée selon un protocole d'échantillonnage standardisé (i.e., une surface échantillonnée de 0.05 m<sup>2</sup> avec un filet troubleau de dimension 25 x 20 cm et une maille de 500 µm). Plusieurs surfaces sont ensuite échantillonnées au sein d'un même faciès et dans plusieurs faciès distincts. Sur le même principe, le protocole d'échantillonnage appliqué pour cette étude consiste à prendre de multiples images stéréoscopiques de plusieurs banquettes et à associer, à chaque image stéréoscopique, les données biologiques (diversités taxonomiques et fonctionnelles) issues des prélèvements de macroinvertébrés.

Enfin, les prélèvements au filet troubleau permettent aussi d'estimer la présence ou l'absence ainsi que l'abondance des juvéniles de lamproies. Les données d'abondance serviront à quantifier l'intensité de la relation entre ammocètes et substrats en comparant les milieux faiblement versus fortement peuplés.

Ce travail permettra i) d'évaluer l'effet de différentes échelles spatiales sur le lien substrats-ammocètes-macroinvertébrés par agrégation des points d'échantillonnage des données stéréoscopiques et biologiques et ii) de caractériser les habitats favorables (Type 1) à la colonisation par les juvéniles.

**Etape 3 : Mise au point des modèles**

L'ensemble des données acquises, à l'issue de ces deux étapes, permettront alors de construire des modèles statistiques (Modèles Linéaires Généralisés Mixtes - GLMM) pour déterminer l'habitabilité des milieux lotiques par les juvéniles de lamproies. Ces modèles présenteront les variables suivantes : présence, absence et abondance des juvéniles de lamproies (variables réponses), métriques décrivant l'habitat (substrat) de surface et les diversités taxonomiques et fonctionnelles des communautés de macroinvertébrés benthiques (variables explicatives). Ces modèles seront à la base d'un indicateur de l'habitabilité des milieux par les ammocètes.

## II. Matériels et méthodes

### II.1. Zone d'étude

La zone d'étude est située au sein du bassin versant du fleuve Sélune (environ 1038 km<sup>2</sup>) qui s'étend sur trois départements : la Manche (région Normandie), l'Ille-et-Vilaine (région Bretagne) et la Mayenne (région Pays de la Loire). Ce fleuve, d'une longueur d'environ 85 km, prend sa source dans une commune du département de la Manche (Saint-Cyr-du-Bailleul) et se jette dans la baie du Mont-Saint-Michel. Ce bassin versant est étudié par plusieurs instituts de recherche impliqués dans le programme Sélune concernant le suivi de l'arasement de deux barrages hydroélectriques présents dans le lit de la Sélune. Le programme Sélune (<https://programme-selune.com/fr/>) a débuté en 2012 et s'interroge sur l'effet de la destruction de ces ouvrages, construits il y a presque 100 ans, sur les compartiments biotiques et abiotiques (e.g., poissons migrateurs, composition floristique des berges, flux physico-chimiques, dynamiques sédimentaires). L'arasement de Vezins (36 m de hauteur), situé en amont, a eu lieu en 2020. Le second, celui de la Roche-qui-boit (16 m de hauteur), est en cours d'arasement et devrait être complètement détruit en 2023. Notre étude s'inscrit en parallèle de ce programme scientifique : l'objectif principal est de déterminer, par recours à la photogrammétrie, l'utilisation du substrat par les lamproies et les effets des interactions biologiques avec les macroinvertébrés, incluant les potentiels effets des barrages tels que le remaniement des substrats et/ou encore la diminution de l'abondance des lamproies en amont des deux ouvrages.

Les sites d'échantillonnage ont été sélectionnés en se basant sur des données historiques de suivi de lamproies par nos collaborateurs de l'Unité Expérimentale d'Ecologie et d'Ecotoxicologie aquatique (U3E ; INRAE). Pour notre étude, nous avons sélectionné trois rivières affluentes de la Sélune : l'Oir (affluent rive droite), le Beuvron (affluent rive gauche) et la Cance (affluent rive droite ; Figure 1). A noter que les deux premières rivières sont en aval des deux barrages, et la dernière est située en amont. Deux campagnes d'échantillonnage ont été réalisées sur les années 2020 et 2021, de Juin à Juillet et de Juin à Septembre respectivement. Tous les sites de 2020 ont été ré-échantillonnés en 2021. En 2021, de nouveaux sites ont été échantillonnés (trois sur le Beuvron et deux sur la Cance).

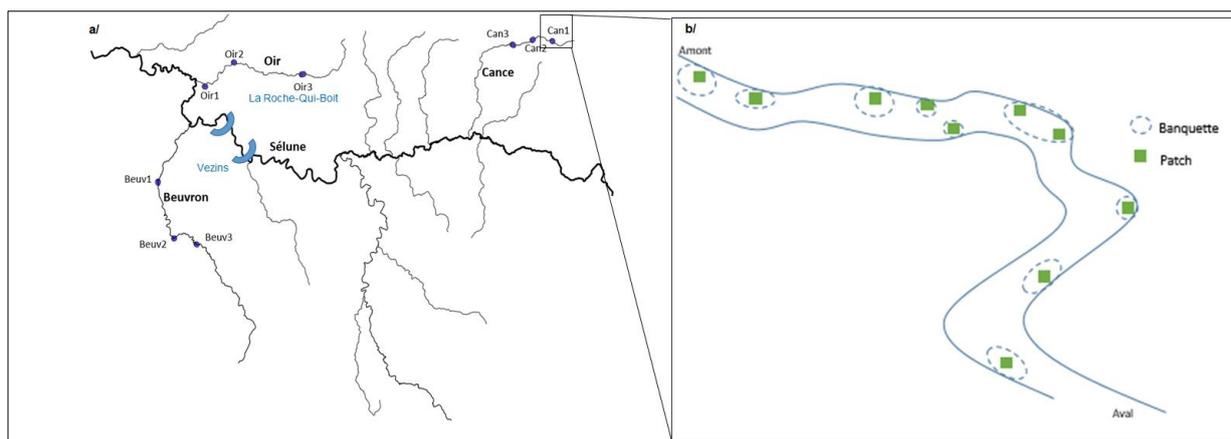


Figure 1 : a) Carte représentant le bassin versant de la Sélune et ses affluents. Les points représentent nos sites d'échantillonnage. Les polygones bleus indiquent l'emplacement des barrages. b) Exemple de la distribution des banquettes et des patchs échantillonnés d'un site de la Cance.

Trois sites par rivière ont été sélectionnés avec, pour chaque site, dix banquettes échantillonnées. Le choix des banquettes se fait visuellement depuis la berge. Après avoir identifié dix potentielles banquettes, nous procédons à l'échantillonnage numérique et faunistique de la banquette la plus en aval du site puis échantillonnons les banquettes restantes en remontant vers l'amont du site. En ce sens, les longueurs des sites peuvent varier si les dix banquettes sont plus ou moins éloignées les unes des autres (longueur minimum et maximum des sites : 50 - 80 m ; N = 130).

## II.2. Acquisition des données numériques et faunistiques

Toutes les photographies des habitats échantillonnés ont été réalisées à l'aide de cinq caméras GoPro (GoPro Woodman Labs, Inc.). Ces caméras sont fixées sur un dispositif flottant rectangulaire réalisé au laboratoire, permettant une immersion des 5 caméras face au substrat avec cinq angles de vue différents : quatre caméras ont un angle de 30° par rapport à la surface de l'eau alors que la cinquième caméra centrale est placée de manière parallèle à la surface de l'eau. Quatre cibles numérotées sont placées autour de la zone à échantillonner. Ces zones à échantillonner seront appelées « patch » dans la suite de ce rapport. En ce sens les patches correspondent à une fraction de la taille d'une banquette donnée (Figure 1b). La profondeur des cibles par rapport à la surface de l'eau et la distance entre chaque cible sont ensuite mesurées (Figure 2).

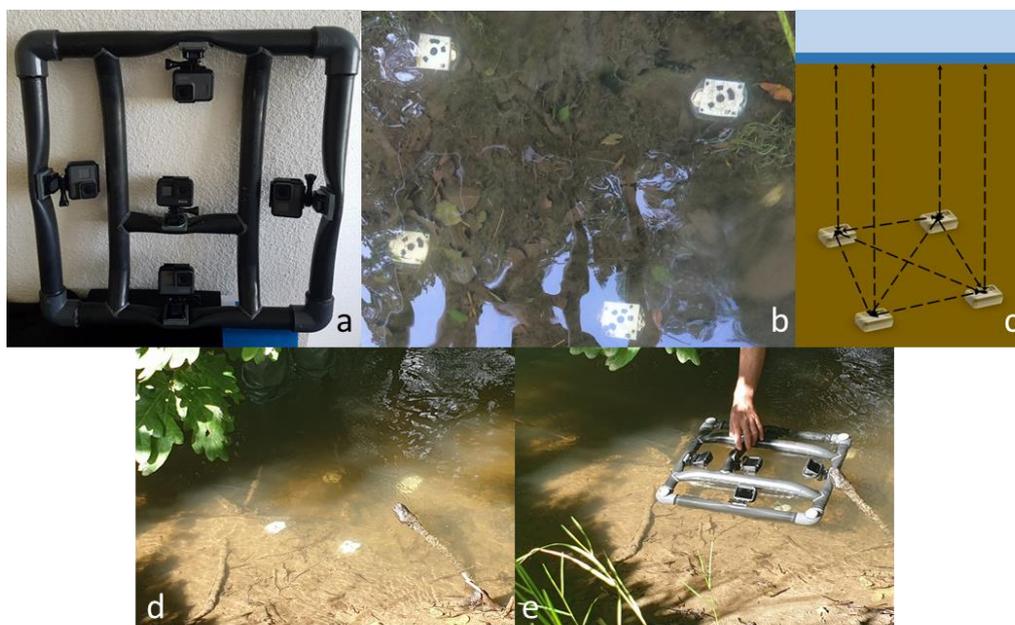


Figure 2 : a) Photo du dispositif de prises de vues ; b) Photo émergée des quatre cibles permettant de délimiter le patch (Rivière Oir3, patch n°2, en 2021) ; c) Schéma des mesures prises de la profondeur de chaque cible et des distances entre chaque cible et des distances entre chaque cible (lignes discontinues) ; d et e) Positionnement des cibles *in situ* et déploiement du dispositif sur une banquette (Rivière Oir).

Les photos sont prises avant les prélèvements biologiques afin de préserver l'intégrité de la surface des banquettes et éviter la mise en suspension des sédiments fins pouvant altérer la qualité des photos. Le dispositif est déplacé au-dessus du patch en suivant une trajectoire de type spirale afin de maximiser le recouvrement entre chaque photos voisine qui est un paramètre essentiel pour générer un nuage de point exploitable. Le temps de latence entre chaque photo est fixé à deux secondes. En moyenne,  $577 \pm 149$  photos sont prises sur chaque patch. Afin de limiter les reflets et les variations de luminosité, nous avons utilisé un dispositif d'ombrage. L'amélioration des performances de la méthode de photogrammétrie suite à l'utilisation de ce dispositif n'a cependant pas été quantifiée. Suite à l'échantillonnage numérique, chaque patch est géo-

référéncée à l'aide d'un GPS (Trimble TDC 150) équipé d'une antenne (i.e., précision < 1 m). Après la prise de vues, les macroinvertébrés et les lamproies sont échantillonnés au même endroit à l'aide d'un filet troubleau (maille 500  $\mu\text{m}$ ) sur une surface d'environ 500  $\text{cm}^2$  (diamètre du cercle :  $\sim 25$  cm), et une épaisseur de substrat comprise entre 3 et 8 cm selon la nature de celui-ci. Le substrat est ensuite placé sur un tamis (maille 500  $\mu\text{m}$ ) afin de trouver les lamproies qui sont ensuite placées dans une bassine, photographiées et relâchées (Figure 3). Le substrat contenant les macroinvertébrés est stocké dans des pots remplis d'éthanol à 70% pour être ensuite analysé au laboratoire. Le volume de substrat prélevé et stocké était limité au maximum à 500 ml.



Figure 3 : Exemples de juvéniles de lamproies prélevés sur un site de l'Oir.

D'après les données historiques de suivi des lamproies sur le bassin versant de la Sélune, trois espèces de lamproies sont présentes : la lamproie de Planer (*Lampetra planeri*), la lamproie fluviatile (*Lampetra fluviatilis*) et la lamproie marine (*Petromyzon marinus*). Au stade juvénile, l'identification des espèces de lamproies est cependant ardue voire impossible. Les résultats d'une étude génétique annexe indiquent que sur 37 individus prélevés sur 8 banquettes différentes, 35 étaient des *L. planeri* et deux des hybrides *L. planeri* – *L. fluviatilis*. Les données historiques indiquent que les trois espèces sont présentes en aval des barrages (Oir et Beuvron) mais seule *L. planeri* est présente sur la Cance située en amont des barrages. En dépit d'une dominance de *L. planeri* sur le bassin versant de la Sélune, mais en l'absence de certitude sur les densités relatives des trois espèces sur chaque banquette, nous utiliserons pour la suite de ce rapport le terme générique de « lamproie », sans distinction des différentes espèces.

### II.3. Traitement des données de photogrammétrie

Toutes les photos ont été traitées avec le logiciel *Agisoft Photoscan* en plusieurs étapes. Les photos floues sont supprimées manuellement. Les cibles présentes sur les photos sont identifiées automatiquement mais aussi manuellement pour permettre au logiciel de les reconnaître et améliorer la qualité des nuages de points. Les mesures de profondeur et de distance entre cibles sont également renseignées dans le logiciel afin que l'échelle soit respectée. L'ensemble des photos sont alors alignées deux à deux en fonction de leurs points communs et du taux de recouvrement entre photos. Un nuage de points est alors généré en trois dimensions représentant les variations de la surface du patch (Figure 4a). Renseigner les mesures prises sur le terrain et repérer les cibles sur les photos permet une mise à l'échelle des nuages de points dans un système de coordonnées X, Y, et Z exprimé en cm. Le nuage est ensuite exporté au format « .txt » pour être analysé avec les logiciels *CloudCompare* (2.11.3, 2021) et *R* (*R CoreTeam* 2021).

Notre hypothèse de travail repose sur le fait que ces nuages de point 3D reflètent les micro-variations de la surface des banquettes, que ces variations peuvent être quantifiées de manière objective, standardisée et automatique sous forme de descripteurs hydromorphologiques de la surface du substrat, et que ceux-ci, représentatifs des mosaïques d'habitats de surface, peuvent aider à mieux comprendre les processus de sélection et de colonisation des banquettes par les ammocètes.

Pour analyser uniquement la zone du substrat qui a été prélevée avec le filet troubleau (i.e., échantillons faunistiques), les nuages de points sont découpés à l'aide du logiciel *R* (*R CoreTeam* 2021), sous forme de disque ayant pour point central le centre des quatre cibles et une aire correspondant à la surface prélevée au filet troubleau (500 cm<sup>2</sup> ; Figure 4b et 4c).

Sachant que les banquettes peuvent être inclinées, les variations de profondeur entre points peuvent être confondues avec les variations de surface du substrat (Figure 4d). Afin d'analyser uniquement les variations de surface des banquettes (i.e., indépendamment de l'inclinaison) nous avons projeté les nuages dans un plan médian horizontal en utilisant le logiciel *CloudCompare* (Figure 4e). Dans la suite de ce rapport nous utiliserons le terme  $Z_p$  ( $Z_{projetées}$ ) pour parler des coordonnées de points pour lesquelles nous avons corrigé l'inclinaison du nuage.

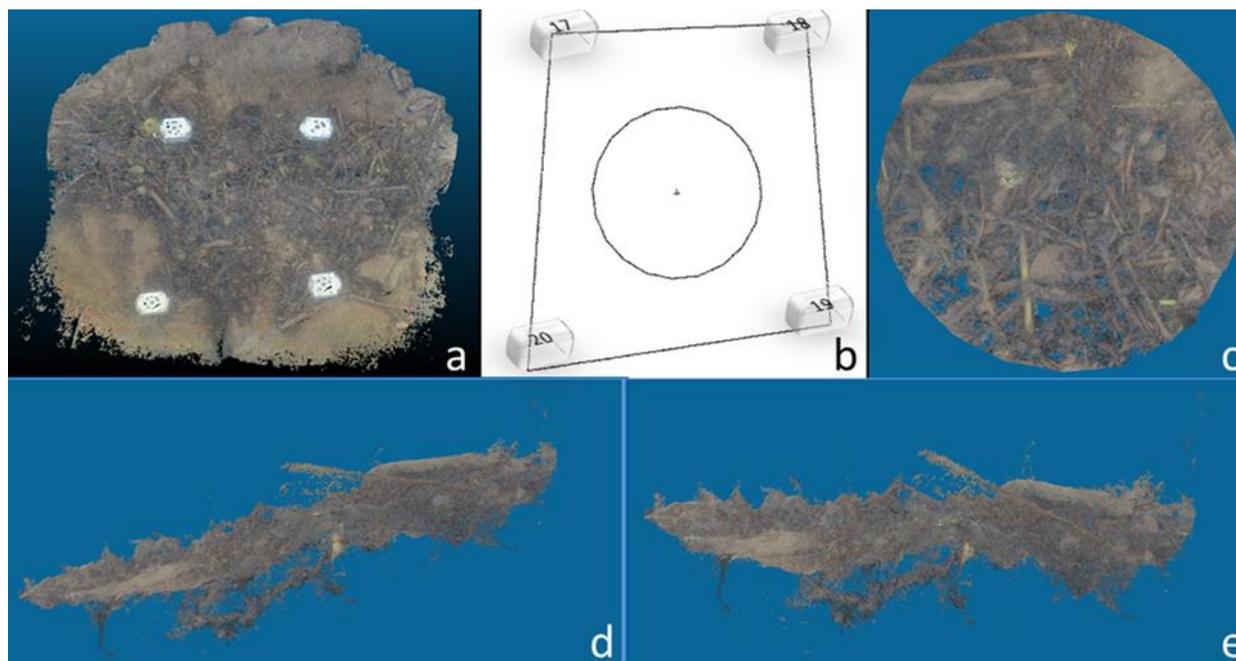


Figure 4 : Etapes de modifications d'un nuage de points avant le calcul de descripteurs de variations de surface (Rivière Cance, patch n°07, en 2021). a) Nuage de points entier généré par *Agisoft*; b) Découpage du patch circulaire au centre des quatre cibles ; c) Représentation du patch en vue du dessus d) Vue latérale du patch incliné ; e) Correction de l'inclinaison du patch dans le nouveau système de coordonnées ( $Z_p$ ). Les images a), c), d) et e) sont réalisées sous *CloudCompare*. L'image b) est extraite du logiciel *Agisoft Photoscan*.

Après des analyses visuelles et préliminaires des nuages de points générés, nous avons remarqué que le logiciel *Agisoft Photoscan* produit des nuages de points plus ou moins denses (nombre moyen de points par nuage  $\pm$  SD : 26 342 204,1  $\pm$  19 392 139,3 (min = 85 297 ; max = 72 072 430)). De plus, le logiciel produit des points extrêmes, anormaux et éloignés du plan médian, qui ne correspondent à aucun élément du substrat (i.e., « *outliers* ») mais qui peuvent être liés à des micro-débris situés dans la colonne d'eau et ainsi apparaître sur une photo. Pour pallier aux biais induits par ces *outliers* (i.e., différentes densités), nous avons donc sélectionné aléatoirement 50 000 points selon les coordonnées X et Y. Nous avons ensuite créé des buffers de 1 mm autour de chaque point sélectionné et moyenné les variations de surface (i.e.,  $Z_{projetées}$ ) des points au sein de ces buffers. Le choix du nombre de points et de la taille des buffers a été motivé par la volonté d'intégrer, *a minima*, les potentielles variations granulométriques des éléments du substrat les plus fins qui pouvaient être évalués par photogrammétrie dans une surface de 500 cm<sup>2</sup> comme des grains de sable d'un diamètre approximatif de 1 mm par exemple.

Pour quantifier les variations de surface du substrat, nous avons calculé cinq descripteurs regroupés en deux grandes catégories : les descripteurs statistiques et ceux empiriques. Les descripteurs statistiques comprennent la déviation standard, l'asymétrie et la *kurtosis* de la distribution des valeurs de  $Z_p$ . Le premier, la déviation standard des valeurs de  $Z_p$ , donne une information sur l'hétérogénéité générale du substrat. Plus la déviation standard est faible plus le substrat est homogène. Le second indicateur, l'asymétrie (i.e., « *skewness* » en anglais) des valeurs de  $Z_p$ , indique la présence de rares creux (valeurs négatives) ou de rares éléments grossiers (e.g., pierre et cailloux grossiers ; valeurs positives ; Brys et al. 2004). Le troisième indicateur, la *kurtosis*, aura des valeurs d'autant plus fortes que les valeurs de  $Z_p$  sont homogènes (i.e., présence de peu d'éléments particuliers du substrat ; Westfall 2014).

Les descripteurs empiriques comprennent l'étendue et l'épaisseur moyenne des éléments identifiés au niveau du substrat. Pour identifier des éléments du substrat à partir d'un nuage de points 3D, nous avons procédé par découpages successifs des nuages tous les centimètres en partant de la valeur minimale des  $Z_p$  (Figure 5). Les descripteurs empiriques sont ensuite calculés pour l'étape à partir de laquelle des éléments du substrat sont identifiables (e.g., feuilles, branches, cailloux, creux et bosses dans du substrat fin). L'étendue des éléments identifiés correspond au pourcentage de points identifiés comme appartenant à un élément (i.e., points verts) rapporté au nombre total de points dans le patch ( $N_{tot} = 50000$  ; Figure 5-étape 3). L'épaisseur moyenne correspond à la moyenne des hauteurs des points identifiés comme appartenant à un élément (i.e., points verts). Ces deux descripteurs se rapprochent de la quantification volumétrique précise des éléments du substrat. Cette méthode empirique a été utilisée comme un compromis entre le temps à disposition et la complexité des analyses nécessaires à la quantification automatique des éléments constitutifs du substrat (e.g., feuilles, branches, cailloux, pierres, sables).

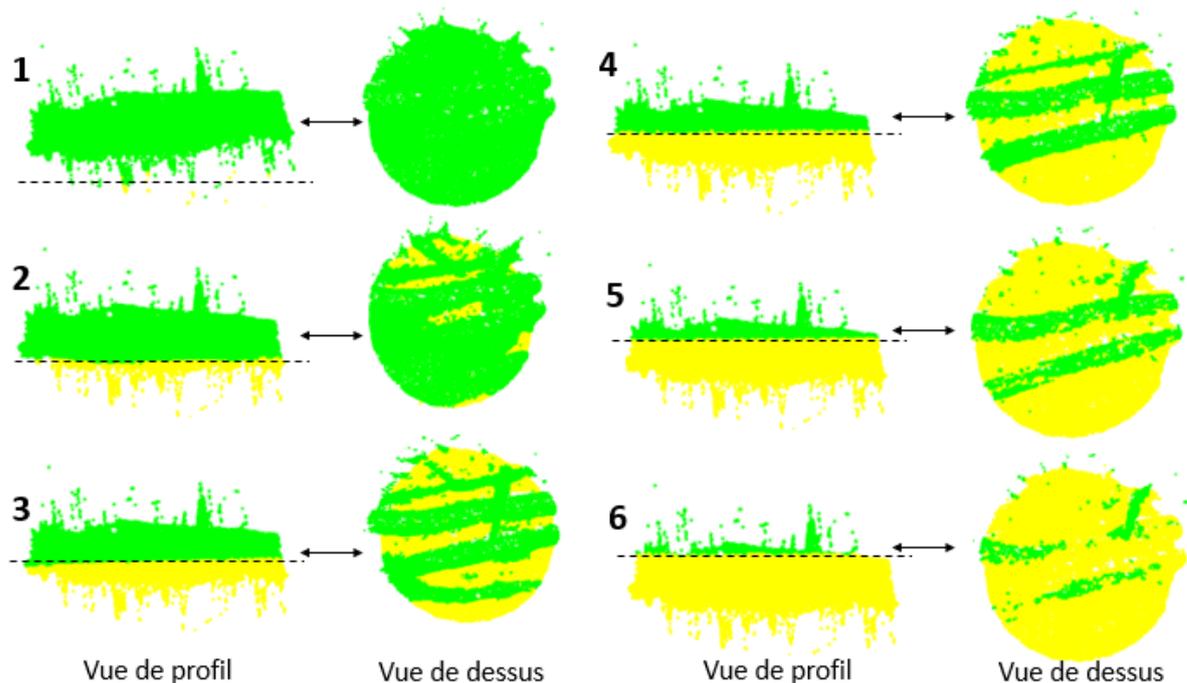


Figure 5 : Exemple des six étapes de découpage d'un patch pour générer les descripteurs empiriques des variations du substrat. Les traits pointillés représentent les découpages successifs des nuages de points tous les centimètres. La troisième étape dans cet exemple permet d'identifier des branches (i.e., points verts). A partir de cette étape, l'étendue et l'épaisseur moyenne des points verts (i.e., branches) sont calculées (cf texte pour la méthode de calcul). Exemple du patch O203\_21, échantillonné sur l'Oir.

## II.4. Données invertébrés

Au laboratoire, les macroinvertébrés sont extraits du substrat, triés et identifiés sous loupe binoculaire. Pour chaque échantillon, la nature du substrat grossier et majoritaire — minérale ou organique — a été renseignée. Ce substrat est considéré comme « grossier » par rapport au substrat « fin » (e.g., limon, sable fin) non préservé qui est passé entre les mailles de notre filet. Chaque macroinvertébré est déterminé à la famille ou au genre suivant les normes en vigueur. Ils sont ensuite stockés dans de l'éthanol à 70% et placés dans la collection de référence.

Notre autre hypothèse de travail suppose que les espèces de macroinvertébrés peuvent avoir une influence sur la sélection et la colonisation des banquettes par les ammocètes au travers de leurs traits fonctionnels (Tableau 1) : c'est-à-dire les caractéristiques morphologiques, physiologiques et comportementales des macroinvertébrés qui reflètent des interactions avec leur environnement biotique et abiotique. Chaque trait peut être composé de deux ou plusieurs modalités. Trois traits fonctionnels ont été sélectionnés (Tachet et al. 2000, Usseglio-Polatera et al. 2000) et identifiés pour l'ensemble des macroinvertébrés échantillonnés au sein des banquettes, chaque trait comprenant de 6 à 7 modalités (Tableau 1). Ces 3 traits ont été sélectionnés sur la base de nos hypothèses concernant les potentielles interactions entre les lamproies et les différents groupes fonctionnels (Tableau 1). Par exemple, nous supposons que la présence d'ammocètes dans les banquettes serait associée à des macroinvertébrés dont le mode de locomotion (i.e. trait) est de type fouisseur (i.e., modalité) facilitant le déplacement de ces organismes au sein des banquettes et/ou dont le type de nourriture correspond à des détritits (i.e., ressource abondante au sein des banquettes Tableau 1).

Tableau 1 : Traits sélectionnés et des hypothèses associées

Traits biologiques Modalités	Intitulé de la modalité	Hypothèses de travail
<b>Mode de locomotion</b>		
Vol	Locomotion_1	HP1 : Les modes 'Fouisseur' et 'Interstitiel' seraient positivement corrélés à la présence de juvéniles de lamproies dans les banquettes
Nage	Locomotion_2	
Reptation	Locomotion_3	
Fouisseur	Locomotion_4	
Interstitiel	Locomotion_5	
Fixation	Locomotion_6	
<b>Type de nourriture</b>		
Micro-organismes/détritits(<1mm)	Nourriture_1	HP2 : Les organismes se nourrissant de micro-organismes, de détritits, et/ou d'animaux et végétaux morts seraient présent dans les mêmes habitats que les ammocètes (i.e., zones d'accumulation de matière organique détrititique)
Végétaux morts (>=1mm)	Nourriture_2	
Microphytes vivants	Nourriture_3	
Macrophytes vivants	Nourriture_4	
Animaux morts (>=1mm)	Nourriture_5	
Macroinvertébrés vivants	Nourriture_6	
Grands animaux	Nourriture_7	
<b>Acquisition des ressources</b>		
Absorbeur/détritivore	Alimentation_1	HP3 : Les gros prédateurs (e.g., odonates, <i>dytiscidae</i> ) pourraient nuire (corrélation négative) aux ammocètes
Broyeur	Alimentation_2	
Racleur	Alimentation_3	
Filtreur	Alimentation_4	
Perceur	Alimentation_5	
Prédateur	Alimentation_6	
Parasite	Alimentation_7	

Nous avons ensuite calculé plusieurs métriques biologiques, à différentes échelles biologiques, en couplant les données de composition des communautés de macroinvertébrés avec l'information sur les traits fonctionnels et la taxonomie des organismes. A l'échelle des modalités de trait, nous avons calculé les *Community Weighted Mean* (Garnier et al. 2007 ; Ackerly and Cornell 2007). A l'échelle de la communauté, nous avons estimé trois indices de diversité fonctionnelle : la Richesse Fonctionnelle (Fric), la Dispersion Fonctionnelle (FDis), et la Divergence Fonctionnelle (FDiv) en utilisant le *package FD* (Laliberté et al. 2014). En plus de ces métriques, nous avons calculé les indices de diversité de Simpson et de Shannon à l'échelle de la communauté en utilisant le *package vegan* (Oksanen et al. 2022). Enfin, nous avons calculé le pourcentage d'*Ephemera* et de *Chironomidae* au sein de chaque patch car nous faisons l'hypothèse que ces espèces seraient des indicateurs de la présence/densité des ammocètes au sein des banquettes.

## II.5. Analyses statistiques

Pour mieux comprendre les déterminants de la sélection/colonisation des banquettes par les ammocètes, nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé avec effets mixtes (GLMM ; *package lme4*). La variable à expliquer est l'abondance ou la présence/absence des ammocètes au sein de chaque patch. Ces variables ont été modélisées selon les distributions de « Poisson » et « binomiale », respectivement. Les prédicteurs sont regroupés en quatre catégories principales: la position des patchs (i.e., pentes et profondeurs des patchs), la nature du substrat grossier majoritaire (i.e., organique ou minérale), les descripteurs statistiques et empiriques de surface issus des données de photogrammétrie (i.e., déviation standard, *skewness*, *kurtosis*, étendue, épaisseur moyenne), et les métriques biologiques (e.g., *community weighted means*, indices de diversité spécifique et fonctionnelle).

Afin de limiter l'influence des potentielles corrélations entre prédicteurs biologiques, nous les avons sélectionnés en utilisant une analyse en composante principale (ACP ; *package ade4* ; Figure 6), un test de corrélation de Spearman entre chaque prédicteur (Annexe 1) et selon nos hypothèses. Le prédicteur est intégré au modèle final si  $r^2 \leq 0,5$ . Les co-variables 'année d'échantillonnage' et 'sites emboîtés au sein des rivières' ont été placés en effets aléatoires.

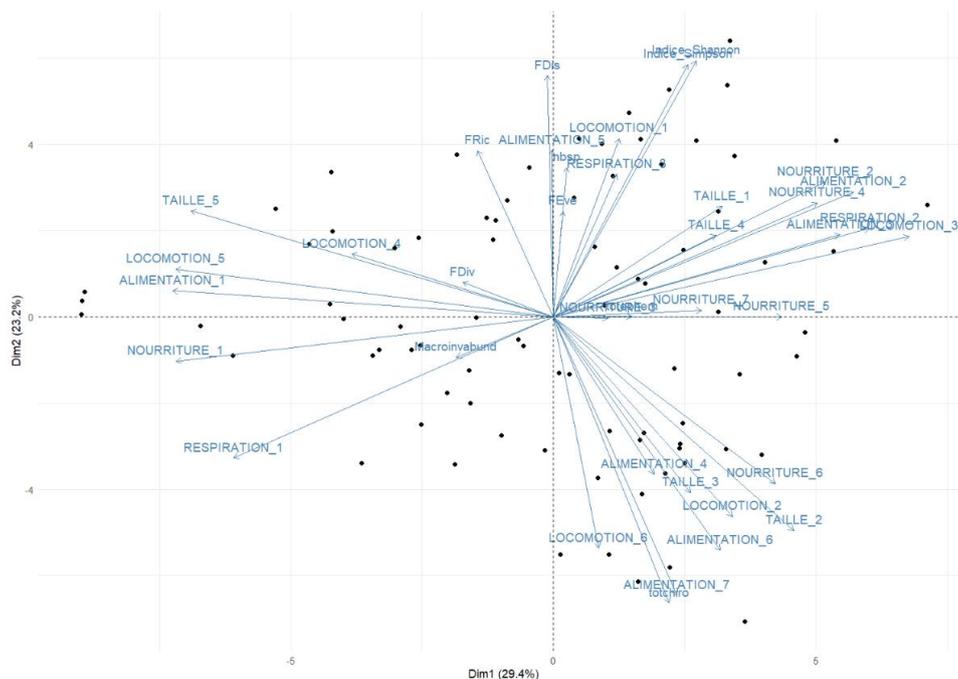
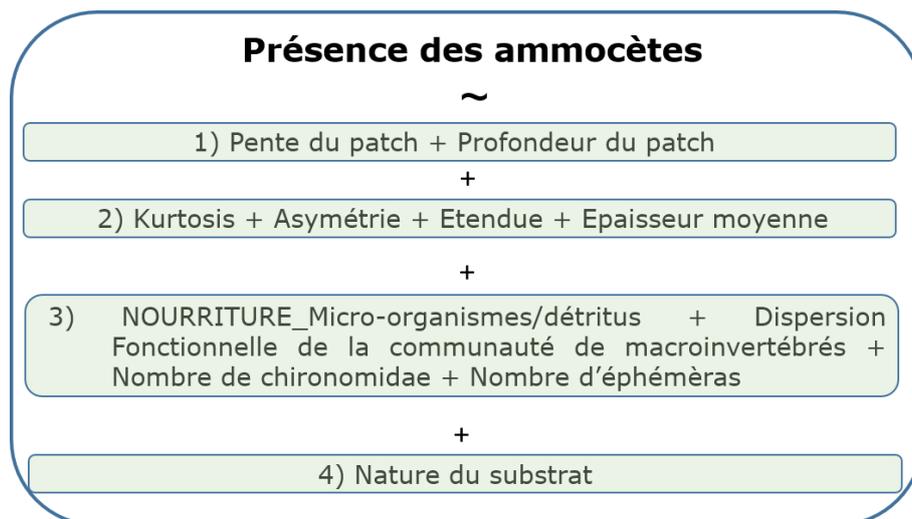


Figure 6 : Graphe de l'ACP réunissant l'ensemble des potentiels prédicteurs de la densité de lamproies au sein des banquettes.

Notre modèle final est donc construit avec les prédicteurs fixes suivants :



où les blocs de variables 1/ à 4/ correspondent respectivement aux variables de contexte des patches (1/), de photogrammétrie (2/), biologiques (3/), et de nature du substrat (4/).

Toutes les prédicteurs continus ont été centrés et réduits avant inclusion dans les modèles. Les problèmes d'écart à la normalité et de sur-dispersion des résidus du modèle ont été vérifiés (*package Dharma*). Les facteurs d'inflation de la variance (VIF) ont été calculés afin de détecter la présence d'une multi colinéarité dans notre analyse (*package car*). Aucun VIF n'a dépassé la valeur de 5, confirmant une faible corrélation entre les prédicteurs choisies (Gareth et al. 2013).

L'indicateur d'habitabilité est au final construit à partir des variables des modèles les plus performants ( $\Delta AICc < 2$  ; *package MuMIn*). La significativité des prédicteurs du modèle a été testée avec une Anova de type « II » (*package car*). L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé avec le logiciel R (*R CoreTeam 2021*). Toutes nos analyses statistiques ont été évaluées avec un indice de confiance de 95%.

### III. Résultats

#### III.1. Données de photogrammétrie

Nous avons échantillonné au total 130 banquettes, sur trois rivières et neuf sites, dont 40 échantillonnées deux ans de suite (Tableau 2). Seule une partie des patchs pris en photos ont pu permettre de générer des nuages de points exploitables pour le calcul des descripteurs de surface (i.e., statistiques et empiriques). Sur 130 patchs étudiés, suite à plusieurs étapes décrites dans les figures 2 et 4, 82 nuages de points ont été obtenus (i.e., 63% de succès). Le taux de réussite de l'application de la méthode de photogrammétrie est cependant variable d'un site à l'autre, nous en détaillerons les causes dans la discussion. En moyenne,  $6.3 \pm 3.1$  (moyenne  $\pm$  écart-type) nuages sont obtenus par site, avec un taux de réussite allant de 20 à 100% selon les sites (Figure 7). Ces taux diffèrent suivant les rivières (Oir 75%, Cance 63%, Beuvron 40%). Concernant, les patchs échantillonnés en 2020 et 2021, les taux de réussite sont similaires et respectivement de 77.5% et 80%. Les analyses suivantes sont donc uniquement basées sur les 82 patchs pour lesquels nous avons pu calculer les descripteurs de surface (Tableau 2).

Tableau 2 : Synthèse des données obtenues selon la rivière, le site et l'année.

Rivières	Sites	% Réussite Photogrammétrie		Abondances moyennes des ammocètes ( $\pm$ SD)	
		2020	2021	2020	2021
Oir	Oir1	50%	20%	4.9 (3.07)	1.1 (0.74)
	Oir2	100%	100%	6.9 (8.08)	1.6 (2.07)
	Oir3	80%	100%	2.2 (2.1)	0.8 (1.32)
Cance	Cance1	80%	100%	0.7(1.06)	0.5 (0.7)
	Cance2	/	40%	/	1.2 (1.32)
	Cance3	/	30%	/	0.2 (0.42)
Beuvron	Beuvron1	/	40%	/	2.1 (1.6)
	Beuvron2	/	30%	/	1.6 (2.12)
	Beuvron3	/	50%	/	0.3 (0.67)

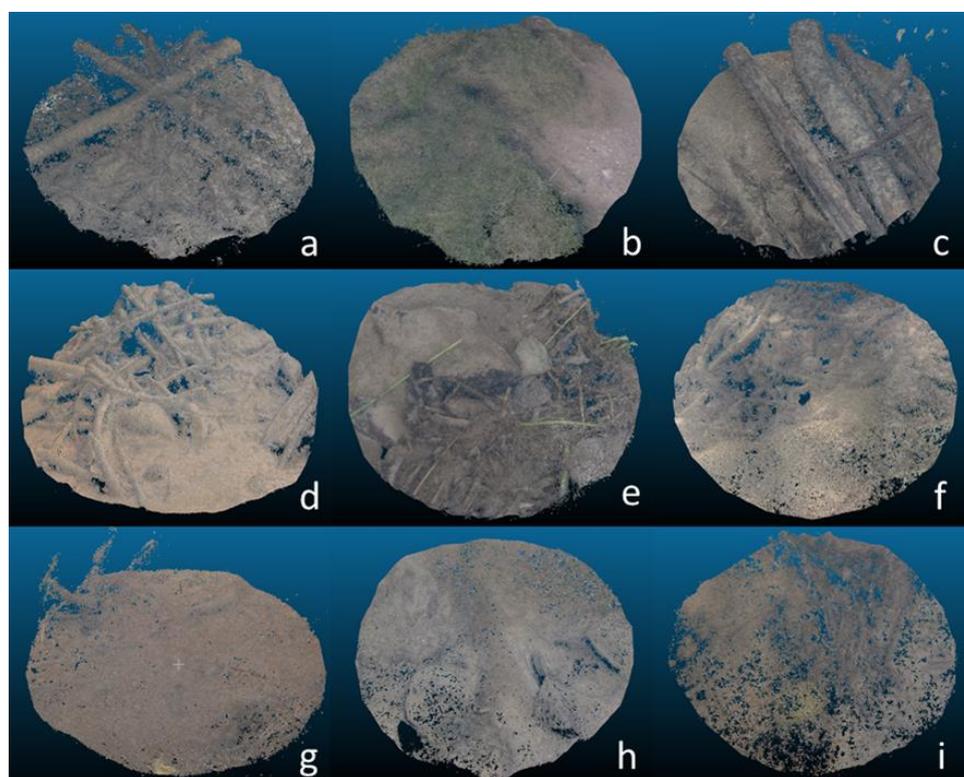


Figure 7 : Exemples de neuf nuages de points obtenus sous *CloudCompare* représentant les patches échantillonnés. Patches échantillonnés sur les sites de l'Oir (a-c ; OL10 - O301-21 - O203-21), la Cance (d-f ; C308 - C07 - C206) et le Beuvron (g-i ; BC08 - BF09 - BM10).

Les descripteurs statistiques et empiriques ont donc pu être calculés pour 82 patches. Les valeurs moyennes des descripteurs statistiques sont respectivement de  $0.80 \pm 0.45$  (min.-max. : 0.18-2.11),  $1.10 \pm 1.24$  (min.-max. : -0.62-5.96), et  $10.76 \pm 17.05$  (min.-max. : 2.37-79.11) pour l'écart-type, l'asymétrie et la *kurtosis* (Figure 8). Les valeurs moyennes des descripteurs empiriques sont respectivement de  $43.15 \pm 19.78$  (min.-max. : 0.00-75.00), et  $0.62 \pm 0.37$  (min.-max. : 0.03-1.82) pour l'étendue et l'épaisseur moyenne (Figure 9). Ces valeurs peuvent être variables selon les sites d'étude (Tableau 3).

Tableau 3 : Variations des valeurs des descripteurs statistiques et empiriques sur les différentes rivières.

Rivières	Descripteurs				
	Statistiques			Empiriques	
	Ecart-type	Asymétrie	Kurtosis	Etendue	Epaisseur
Beuvron	$0.80 \pm 0.49$	$2.01 \pm 1.70$	$22.20 \pm 28.30$	$45.20 \pm 18.80$	$0.66 \pm 0.41$
Cance	$0.76 \pm 0.36$	$0.99 \pm 1.26$	$8.39 \pm 13.90$	$45.40 \pm 20.60$	$0.63 \pm 0.37$
Oir	$0.82 \pm 0.50$	$0.92 \pm 0.99$	$9.01 \pm 13.70$	$41.40 \pm 19.80$	$0.59 \pm 0.36$

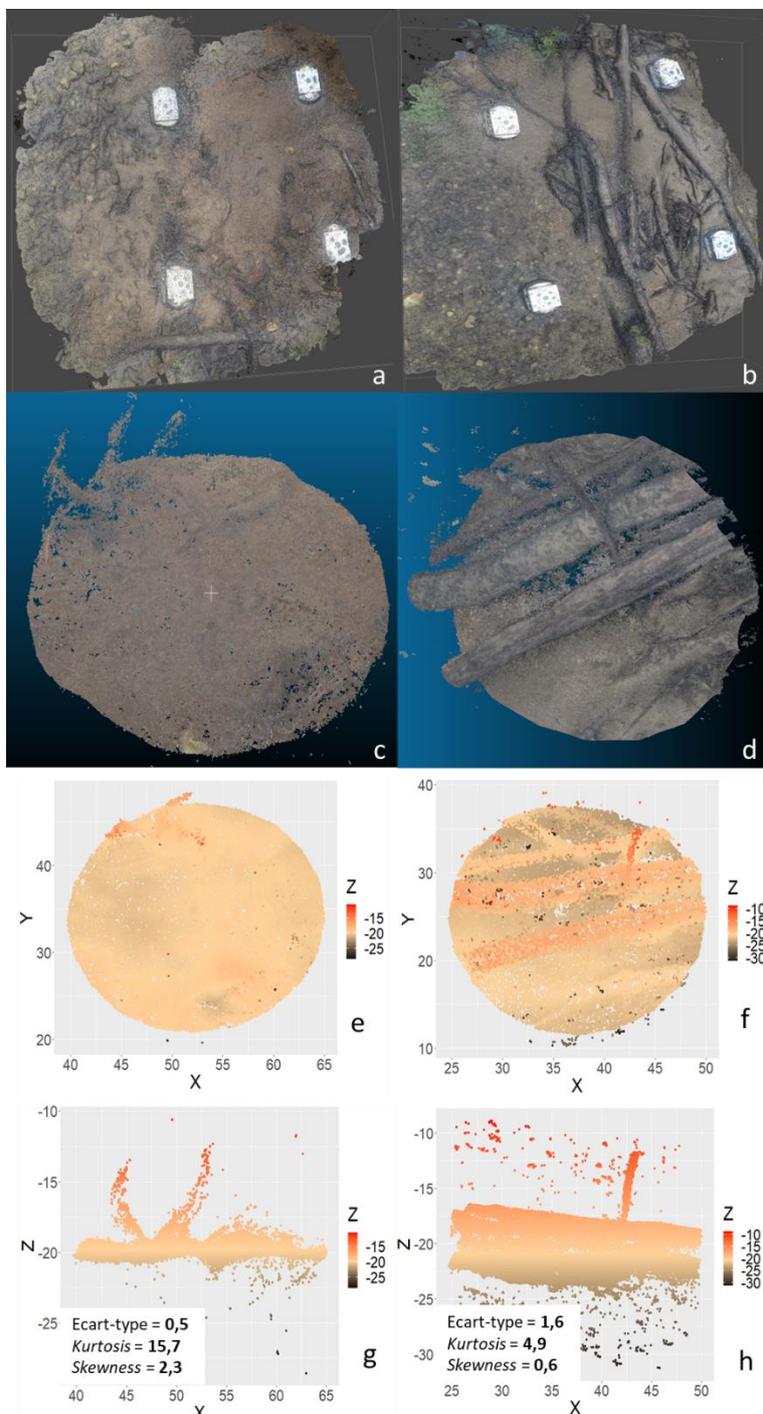


Figure 8 : Exemples de deux patches échantillonnés sur le Beuvron (a, c, e, et g ; BC08) et sur l'Oir (b, d, f, et h ; O203\_21). Vue de dessus des nuages de points représentant les banquettes (a et b) ; vue de dessus des patches découpés (c et d) ; vue de dessus des micro-variations de surface après standardisation par les 50000 buffers (e et f) ; vue latérale de ces micro-variations et valeurs des descripteurs statistiques associés (g et h). Nuages de points obtenus avec les logiciels *CloudCompare* (a-d) et R (e-h).

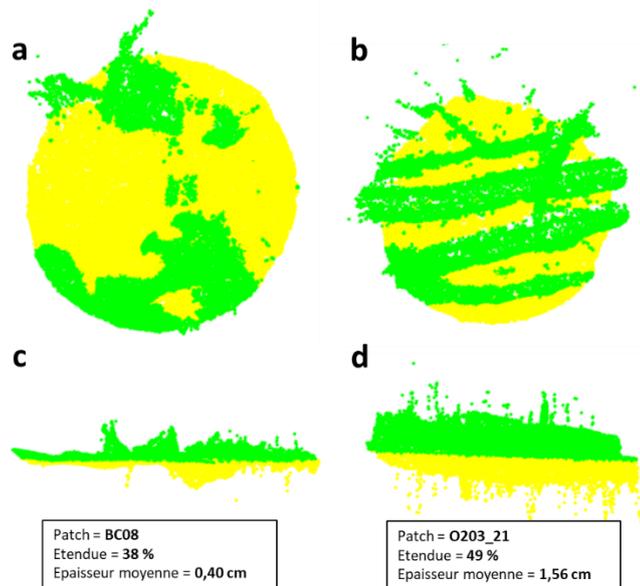


Figure 9 : Exemples de deux patchs échantillonnés sur le Beuvron (a, c ; BC08 ; cf Figure 8) et sur l’Oir (b, d ; O203\_21). Vue de dessus des nuages de points représentant les banquettes (a et b). Vue latérale de ces micro-variations et valeurs des descripteurs empiriques associés (c et d). Nuages de points obtenus avec le logiciel *R*.

### III.2. Données sur les ammocètes

Nous avons trouvé un total de 166 ammocètes réparties sur l’ensemble des patchs et sur les deux années 2020-2021 (Tableau 2). En moyenne,  $2.0 \pm 3.7$  (moyenne  $\pm$  écart-type) ammocètes sont trouvées par patch, avec des densités allant de 0 à 22 juvéniles de lamproies par patch. Les sites de la Cance (i.e., affluent de la Sélune en amont des deux barrages ; Figure 1) présentent les plus faibles densités de lamproies. A l’inverse, le Beuvron (i.e., affluent rive gauche en aval des barrages) présente les densités de lamproies les plus élevées. Les sites de l’Oir montrent des densités intermédiaires entre ceux de la Cance et du Beuvron. Nous pouvons noter une diminution au cours du temps des densités d’ammocètes sur les sites échantillonnés entre 2020 et 2021.

### III.3. Données sur les communautés de macroinvertébrés

Suivant les patchs, on observe une variation du nombre d’invertébrés échantillonnés, allant de 4 à 716 individus, avec une moyenne de  $127.0 \pm 99.54$  (moyenne  $\pm$  écart-type) individus par patchs. En termes de richesse spécifique, les sites du Beuvron sont plus diversifiés (nombre total d’espèce =  $9.0 \pm 4.65$ ) que ceux de la Cance (nombre total d’espèces =  $8.6 \pm 4.14$ ) mais moins que ceux de l’Oir (nombre total d’espèces =  $13.6 \pm 5.30$ ) ; ces données correspondent aux valeurs prises sur les deux campagnes de terrain.

En ce qui concerne la temporalité, on observe une différence sur la rivière Cance avec un nombre d’espèces de  $10.2 \pm 2.67$  pour 2020 et de  $6.6 \pm 2.67$ . En revanche, on observe une très faible différence pour l’Oir, avec des valeurs de  $13.6 \pm 4.51$  espèces pour 2020 et de  $13.5 \pm 6.07$  espèces pour 2021. Ces valeurs comparées au cours du temps concernent uniquement les sites ayant été échantillonnés les deux années.

Les valeurs de l’indice de Shannon et de Simpson fluctuent aussi suivant les patchs, avec une moyenne de  $1.4 \pm 0.53$  et un intervalle de 0 à 2.5 pour l’indice de Shannon et une moyenne de  $0.6 \pm 0.18$  (moyenne  $\pm$  écart-type) avec un intervalle de 0 à 0.9 pour celui de Simpson.

### III.4. Résultats des analyses statistiques : les modèles mixtes à effets aléatoires

Nos premières analyses incluaient l'abondance des ammocètes comme variable réponse. Cependant, leurs faibles abondances au sein des patchs ne permettaient pas d'obtenir des modèles robustes, performants et bien ajustés aux données (i.e., problèmes de surdispersion détectés). Nous avons donc opté pour se concentrer à identifier les facteurs à l'origine des variations de présence/absence des ammocètes au sein des patchs/banquettes.

Le modèle final obtenu comprend une variable liée à la photogrammétrie (descripteur empirique : Epaisseur moyenne des Zp), trois variables biologiques (pourcentage d'*Ephemera* et de *Chironomidae*, et les organismes se nourrissant de microorganismes et de détritiques ; NOURRITURE\_1 ; Tableau 1) et une variable liée au contexte hydromorphologique des banquettes à ammocètes (la profondeur des patchs ; Tableau 3). L'épaisseur moyenne des Zp (corrélacion positive) et le pourcentage d'*Ephemera* (corrélacion négative) sont les seules variables corrélées significativement à la présence de lamproies (Figure 10). Le maintien de variables non significatives dans le modèle permet néanmoins d'améliorer les prédictions des probabilités de présence des ammocètes au sein des patchs. On note une forte proportion de la variance du modèle expliquée par les effets aléatoires, avec une valeur de 0.56 pour le R<sup>2</sup> conditionnel et une valeur de 0.27 pour le R<sup>2</sup> marginal.

Tableau 4 : Modèle mesurant l'effet des variables biotiques et abiotiques sur la probabilité de présence des lamproies.

	Pente ± sd	RVI	Chisq	p
Intercept	0.41 ± 0.69	-	-	
Epaisseur	0.82 ± 0.33	1	6.06	0.01
% <i>Ephemeridae</i>	-1.11 ± 0.55	1	4.06	0.04
Nourriture_1 Microorganismes_détritiques	0.57 ± 0.36	0.45	2.55	0.11
% <i>Chironomidae</i>	0.74 ± 0.45	0.39	2.75	0.10
Profondeur	0.48 ± 0.40	0.38	1.49	0.22

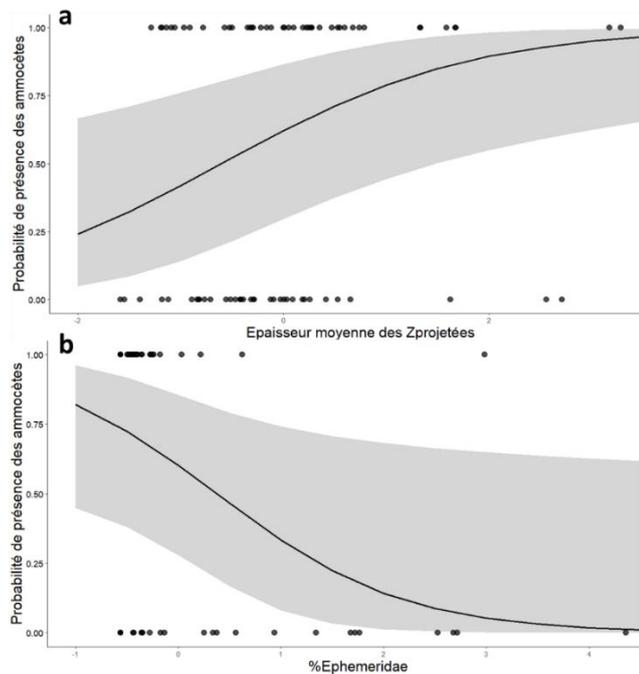


Figure 10 : Prédiction du modèle final concernant la probabilité de présence des ammocètes en fonction de : l'épaisseur moyenne des Zprojectées (a), et du pourcentage d'*Ephemera* dans la communauté de macroinvertébrés (b). Les valeurs des deux variables explicatrices ont été centrées puis réduites avant les analyses.

## IV. Discussion

### IV.1. Utilisation de la photogrammétrie pour l'étude des banquettes à ammocètes

Dans cette étude, nous avons utilisé pour la première fois la technique de photogrammétrie en rivière, immergée, afin de caractériser rapidement et sur un grand nombre de sites, le substrat superficiel des banquettes à ammocètes. Notre indicateur d'habitabilité des banquettes, construit à partir de notre modèle statistique final, est ainsi constitué des variables d'épaisseur moyenne du substrat, de la profondeur des patches, du pourcentage d'*Ephemera* et de chironomes et le trait fonctionnel lié au mode d'alimentation (i.e., détritus) des macroinvertébrés.

La faisabilité de cette méthode de photogrammétrie subaquatique a été améliorée grâce à l'utilisation et au couplage de plusieurs caméras *GoPro*. Ce choix s'est fait dans l'optique de déployer cette méthode à moindre coût pour des collectivités et/ou organismes investis dans l'étude et la gestion environnementales, afin de déterminer les zones possibles où les stades critiques des juvéniles de lamproies pourraient se développer. D'autres études ont déjà mises en place une approche scientifique participative et à faible coût, où des *GoPro* ont été utilisées pour le suivi d'un récif corallien (Raoult et al. 2016). De plus, ces caméras offrent une qualité de photo non négligeable par rapport à d'autres appareils plus perfectionnés ce qui améliore l'aspect opérationnel de la présente étude (Neyer et al. 2019). Enfin, si la photogrammétrie en rivière est encore au stade expérimental, lorsque toutes les conditions environnementales sont réunies (voir ci-dessous), cette approche apporte à son utilisateur des nuages de points en 3D particulièrement fidèles (au millimètre près) et représentatifs de la partie superficielle du substrat.

Sur l'ensemble de l'étude, nous avons obtenu un total de 82 nuages de points sur 130 patches échantillonnés, soit un pourcentage de 63% de réussite de création de nuages de points. Sur les sites échantillonnés en 2020 et en 2021, ce taux de réussite était relativement constant (77,5% et 80% respectivement), démontrant une assez bonne répétabilité de cette approche. Cependant ce

taux était aussi variable selon les sites et rivières échantillonnés, allant de seulement 20% jusqu'à 100% de réussite. Nous supposons que trois grandes catégories de facteurs environnementaux peuvent faire varier ce taux de réussite en agissant notamment sur la turbidité, la profondeur de l'eau, et la luminosité ambiante : la météorologie, l'hydrologie, ainsi que la nature et l'utilisation des sols dans le bassin versant.

La turbidité, par exemple, dont les variations peuvent résulter de l'interaction entre des événements de pluie, le débit naturel des cours d'eau, et un sol friable caractéristique des bassins ruraux agricoles comme celui de la Sélune, est un paramètre clef pour la réussite de la création de nuages de points. On peut ajouter à cela la facilité qu'ont certains cours d'eau par rapport à d'autres à se charger de matières en suspension et devenir turbides très rapidement, et ce après des événements météorologiques plus ou moins importants. Sur la campagne d'échantillonnage 2021, par exemple, nous avons observé que le Beuvron est devenu turbide bien plus vite que l'Oir et la Cance, et avec des variations de débits très rapides au moment des crues. De manière similaire, Woodget et al. (2017) utilisent un drone afin de prendre des photos pour déterminer la nature du substrat présent dans la rivière, et démontrent que le succès de leur étude dépend de la turbidité de l'eau. La présence de sédiments et autres éléments organiques ou minéraux dérivants poussés par le courant peuvent ainsi empêcher la création de nuages de points.

Les variations de profondeur ou de luminosité peuvent aussi résulter de l'interaction entre plusieurs facteurs environnementaux (e.g. précipitations, processus d'érosion, couverture nuageuse, présence de ripisylve), influençant la création des nuages de points et donc la quantification des caractéristiques du substrat. Contrairement à d'autres études, en archéologie ou en biologie, où la photogrammétrie est réalisée en milieu marin (Damme 2015 ; Urbina-Barreto et al. 2021) la turbidité dans cette étude était variable selon les hauteurs d'eau. Une manière d'améliorer le taux de réussite serait potentiellement de fixer la hauteur du dispositif de prise d'image par rapport au substrat, diminuant ainsi l'impact de la turbidité sur la création de nuage (i.e. à turbidité constante, la création du nuage est plus difficile avec la profondeur qui augmente). D'un autre côté, la création des nuages est dépendante de la luminosité et des potentiels reflets dans l'eau. Nous avons pallié ce biais grâce à l'utilisation d'un dispositif occultant partiellement la lumière afin d'obtenir une luminosité homogène sur l'ensemble du patch.

Cette étude pionnière sur l'utilisation de la photogrammétrie immergée souligne la nécessité de bien connaître la météorologie, l'hydromorphologie et les caractéristiques des sols dans le bassin versant pour pouvoir appliquer cette méthode. Nous conseillons ainsi aux futurs études et utilisateurs d'appliquer la photogrammétrie en dehors des périodes de fortes précipitations, lors d'un temps, *a minima*, modérément couvert (i.e. bonne luminosité) et pouvoir avoir une visibilité suffisante pour voir le fond de la rivière (i.e. faible turbidité et profondeur entre 15 cm et 80 cm).

#### *IV.2. Facteurs abiotiques déterminant la colonisation des banquettes par les ammocètes*

Les modèles prédictifs démontrent un effet significatif et positif de l'épaisseur moyenne des substrats identifiés sur la présence des ammocètes au sein des patches (Tableau 3 ; Figure 10).

L'épaisseur moyenne des substrats identifiés correspond à la quantification précise, via photogrammétrie, de la couche superficielle du substrat. Les substrats que nous avons échantillonnés étaient principalement composés de débris organiques (e.g., feuilles, brindilles, branches), distribués en couches plus ou moins épaisses. Nos résultats montrent ainsi que, plus cette couche organique est épaisse, plus la probabilité de trouver des juvéniles de lamproies enfouis est importante. Les juvéniles de lamproies semblent préférer les zones de cours d'eau plus lentes où l'accumulation de débris est importante et favorable à l'alimentation des jeunes stades (Goodwin et al. 2008).

De manière similaire, le modèle final comprend la variable « profondeur » des patches, correspondant à la valeur médiane de toutes les valeurs de Z non projetées, et montre une relation positive et non significative entre cette variable et la présence de lamproie. Nous supposons ainsi qu'il existe potentiellement un lien entre la profondeur des banquettes échantillonnées, la turbidité de l'eau, et la présence des lamproies. Ce résultat est cohérent avec nos connaissances du mode d'alimentation des ammocètes qui se nourrissent par filtration des particules fines contenues dans la partie basse de la colonne d'eau ou des sédiments (Goodwin et al. 2008). La variable profondeur était aussi positivement et significativement corrélée à l'abondance des lamproies dans nos analyses préliminaires. Nos analyses corroborent les résultats montrant que l'abondance des ammocètes est positivement corrélée à la profondeur des patches échantillonnés (Goodwin et al. 2008).

A noter, qu'aucun descripteur statistique n'est présent dans le modèle final. Nos analyses préliminaires sur l'abondance des juvéniles de lamproies montraient cependant un effet positif significatif de la *kurtosis*. Ce descripteur statistique reflète la distribution des valeurs de Zp et est d'autant plus forte que ces valeurs sont homogènes, i.e., présence de peu d'éléments grossiers dans le substrat (e.g., gros blocs ou grosses branches) et présence de nombreuses valeurs marginales ou 'outliers' (Westfall, 2014). Dans des conditions environnementales proches entre deux patches (e.g., type de substrat, turbidité, luminosité), la densité des nuages de points et la variabilité du nombre d'*outliers* associées peuvent varier artificiellement pour des raisons propres à l'acquisition des images sur le terrain (e.g., prises d'images légèrement décalées) et aux logiciels de traitement d'images photogrammétriques (e.g. processus d'assemblage des images). Pour atténuer ces biais, nous avons sélectionné un nombre fini de points (N = 50 000) et avons calculé la moyenne des Zp au sein des zones tampons autour de ces points. Les *outliers* identifiés dans nos modèles (i.e., valeurs élevées et positives de *kurtosis*) n'étaient donc probablement pas des biais mais plutôt des points créés par le logiciel *Agisoft*, potentiellement à cause d'éléments dérivants et d'une turbidité accrue de l'eau lors des prises d'images. En ce sens, en 2021, le Beuvron est la rivière pour laquelle nous avons le taux de réussite en photogrammétrie le plus bas (40% en moyenne) à cause d'une forte turbidité observée mais aussi les abondances d'ammocètes les plus élevées (1.3 en moyenne) comparé aux autres sites et rivières (Annexe 1).

Pour aller plus loin dans notre étude, il serait intéressant d'ajouter de nouvelles mesures à prendre lors de l'échantillonnage et aussi de nouveaux indicateurs décrivant les variations de surface issues des nuages de points. Concernant le substrat, il serait intéressant de prélever des carottes à des profondeurs dans le substrat plus importantes que celles atteintes avec un filet troubleau (i.e., 3-8 cm de profondeur) afin de pouvoir observer une potentielle stratification de l'abondance/présence des populations de lamproies. Enfin, par soucis de simplicité des calculs d'indicateurs, nous avons utilisé des descripteurs statistiques (e.g., asymétrie, *kurtosis*) et empiriques (e.g., étendue, épaisseur) des micro-variations de la surface du substrat. Cependant d'autres indicateurs plus en lien avec la détermination du type de substrat (e.g. cailloux, feuilles mortes, branches, blocs) et la quantification de leur taille et densité pourraient venir compléter notre compréhension de l'influence des caractéristiques des micro-habitats sur les populations de lamproies.

#### IV.3. Facteurs biotiques déterminant la colonisation des banquettes par les ammocètes

Du point de vue des communautés de macroinvertébrés benthiques, on note que le pourcentage d'*Ephemera*, le trait fonctionnel lié au type de nourriture « microorganismes/détritus » ainsi que le pourcentage de chironomes, sont corrélés avec la présence de juvéniles de lamproie dans les patches échantillonnés.

Contrairement à notre hypothèse de travail, l'abondance des *Ephemera* dans la communauté impacte significativement et de manière négative la présence des ammocètes au sein des patches. Notre hypothèse supposait que le caractère fouisseur de ces larves pouvait permettre aux lamproies, principalement les jeux stades, de s'insérer plus facilement dans le substrat, de se mouvoir en son sein (Lopez-Rodriguez et al., 2009) et d'avoir accès plus facilement aux ressources nutritives. Les habitats sablo-limoneux sont considérés comme essentiels au développement des *Ephemera* (Tachet et al. 2000). La relation négative entre le pourcentage d'*Ephemera* et la présence d'ammocètes pourrait donc provenir d'une compétition pour l'habitat ou de la colonisation d'habitats différents: sableux vs. limoneux. Il a été établi que les lamproies, selon leur taille et donc leur âge, ont une préférence pour certains types de substrat et certaines tailles de sédiments ; les lamproies les plus grandes privilégient les substrats plus grossiers comme du sable, tandis que les ammocètes les plus petites privilégient un substrat meuble et fin, comme le limon ou la vase (Almeida & Quintella, 2002 ; Quintella et al., 2007). Si l'on recoupe ces informations et nos résultats, nous supposons que l'hypothèse de colonisation d'habitats différents entre les *Ephemera* (plutôt sableux) et les ammocètes (plutôt limoneux) est la plus probable pour expliquer la relation négative entre ces deux organismes. De même, nos résultats préliminaires montraient une corrélation positive entre la taille des lamproies et la profondeur des banquettes, ce qui démontrerait que non seulement leur préférence d'habitat varie suivant la granulométrie du substrat mais aussi suivant la position de leur habitat dans la colonne d'eau et leur stade ontogénique. Aussi, pour pallier le manque d'information quantitative concernant la partie fine du substrat (e.g. limon ; Clemens et al. 2022) et l'influence trophique du substrat sur le développement des lamproies, l'utilisation d'un filet à maille plus fines pourrait être une piste à explorer lors d'études futures.

Si l'on se réfère à nos résultats, le pourcentage de *Chironomidae* dans la communauté et le trait d'alimentation « micro-organismes/détritus » n'impactent pas significativement la présence/absence des ammocètes. Cette information peut se traduire par une absence de compétition et autres interactions entre les ammocètes et les invertébrés ayant pour trait d'alimentation « micro-organismes/détritus ». Malgré cela, l'étude de Baranov et al. (2016) met en lumière que les *Chironomidae* ont un impact sur les flux d'oxygène au sein du substrat, ce qui dans notre cas pourrait faciliter le recrutement d'ammocètes au sein des banquettes. A l'instar des *Ephemera*, que l'on pourrait qualifier d' « espèce ingénieure », ce phénomène de bioirrigation amènerait à une ventilation du sédiment et à un apport important d'oxygène.

#### IV.4. Changements temporels des communautés biologiques

Il ressort de nos campagnes d'échantillonnage un nombre variable de lamproies selon les rivières et selon les années. De manière similaire, on observe aussi une baisse des effectifs et des espèces de macroinvertébrés sur la rivière Cance entre 2020 et 2021.

Une première hypothèse suppose que le fait d'avoir légèrement creusé pour les prélèvements puisse déloger les lamproies et les macroinvertébrés en présence et détruire leurs habitats, menant les organismes à la recherche d'une nouvelle banquette. Cependant, notre protocole d'échantillonnage a été développé pour limiter ces effets : notamment en creusant sur une faible profondeur (i.e., < 10 cm) et en creusant sur un autre patch de la même banquette sur les sites échantillonnés sur deux années consécutives.

En seconde hypothèse, on peut supposer que la différence d'hydrologie par rapport à l'année 2020 pourrait expliquer ces changements dans les communautés. En effet, les mois de juin et de juillet 2021 ont été bien plus pluvieux qu'en 2020, d'où de nombreux reports des journées d'échantillonnage et des prélèvements réalisés jusqu'à fin septembre. Une augmentation du débit des cours d'eau a pu favoriser le lessivage des banquettes à échantillonner, délogeant les ammocètes et les macroinvertébrés présents.

Une dernière hypothèse enfin suppose une différence de recrutement/dynamique des populations

suivant les années. Des observations similaires aux nôtres faites par l'U3E, qui sont en charge des suivis de populations de lamproies sur le bassin de la Sélune, confortent nos observations d'une diminution du nombre de lamproies mais ne nous permet pas de discriminer la seconde de cette dernière hypothèse.

Si comme le montrent nos résultats, il existe un lien entre lamproies, et certains macroinvertébrés (i.e. les *Ephemera*), un décalage de la phénologie des différents organismes de la communauté pourrait impacter les interactions biotiques et donc les lamproies de manière disproportionnelle. Nous encourageons à l'avenir des études plus poussées qui viserait à mieux comprendre la dynamique temporelle des interactions entre les lamproies, les communautés de macroinvertébrés et les variations des caractéristiques des micro-habitats.

#### IV.5. Distribution des ammocètes : du micro- au macro-habitat

Dans cette étude, nous nous sommes placés à l'échelle du micro-habitat pour déterminer l'utilisation du substrat par les ammocètes, ainsi que les interactions avec les macroinvertébrés présents dans la communauté. Il serait aussi intéressant de se placer à l'échelle du méso-habitat (e.g., tronçon ou linéaire plus grand de cours d'eau) et/ou du macro-habitat (e.g., bassin versant) pour mieux comprendre les mécanismes qui sous-tendent la distribution des lamproies au sein des banquettes. Par exemple, à l'échelle d'un site donné nous avons identifié et échantillonné les dix premières banquettes mais à l'échelle du cours d'eau ou du bassin versant nous supposons des différences dans le nombre total de banquettes qui pourraient contraindre la présence et l'abondance des lamproies à l'échelle locale. Une étude montre par exemple une corrélation négative entre la distance à la mer ou les grandes masses d'eau et l'abondance des lamproies (Goodwin, et al 2008).

En ce sens, tester notre indicateur sur d'autres bassins versants (par exemple sur le Scorff ; Etape envisagée dans le projet initial) pourrait s'avérer complexe. Nos analyses montrent en effet une grande variabilité entre sites (Cance, Beuvron et Oir) au sein du bassin versant de la Sélune. Pour réaliser ce type d'étude multi-échelle spatiale, nous encourageons alors à intégrer dans les analyses des indicateurs mesurés aux différentes échelles. C'est-à-dire de prendre en compte à la fois les variations des caractéristiques des micro-habitats (e.g., via la photogrammétrie ; cette étude), et des mesures réalisables à des échelles plus larges : sur l'hydrologie (e.g. débits, volumes des retenues), la morphologie (e.g., topographie du cours d'eau, débits, pentes distances à la mer) et la physico-chimie des cours d'eau (e.g., turbidité, pH, nutriments, pollutions chimiques organiques et inorganiques).

## V. Conclusion et perspectives

Cette étude a permis de mettre en avant l'apport de la photogrammétrie subaquatique en rivière pour l'étude des habitats nécessaires au développement des stades critiques d'espèces piscicoles clefs des cours d'eau de France métropolitaine : les juvéniles de lamproie. A l'échelle des micro-habitats, nos résultats démontrent l'importance d'intégrer en parallèle des informations sur les caractéristiques physiques mais aussi biologiques des habitats qui pourraient favoriser la colonisation des banquettes par les ammocètes, notamment, des milieux riches en éléments organiques grossiers (e.g., feuilles, brindilles, branches), riches en particules fines (e.g., forte turbidité à cause de limon, et matière organique fine), relativement profonds (> 20 cm). Notre indicateur d'habitabilité des banquettes est ainsi constitué des variables d'épaisseur moyenne du substrat, de la profondeur des patchs, du pourcentage d'*Ephemera* et de chironomes et le trait fonctionnel lié au mode d'alimentation (i.e., détritus) des macroinvertébrés. Concernant nos objectifs initiaux, nous avons donc réussi à adapter la méthode de photogrammétrie en milieu

subaquatique (et dulçaquicole), et à calibrer cette méthode sur des habitats avec et sans lamproies pour construire des modèles prédictifs de leur présence. Une perspective intéressante de ce projet, couplée aux avancées récentes dans le domaine de l'intelligence artificielle et des technologies de pointe serait de combiner une approche d'apprentissage profond (« *deep learning* ») aux données de photogrammétrie immergée pour la détection et l'identification automatique des éléments du substrat (e.g., feuilles, branches, cailloux, pierres). Enfin, les analyses sur les facteurs de contrôle de l'abondance des ammocètes, bien que potentiellement intéressantes et cohérentes avec nos connaissances actuelles, ne permettaient pas de tirer des conclusions fiables et robustes. De plus, nous n'avons pas pu tester la robustesse de nos modèles en utilisant des observations faites sur d'autres bassins versants que celui de la Sélune. En d'autres termes, dans quelle mesure les modèles prédictifs sont-ils applicables sur d'autres cours d'eau avec des caractéristiques physiques et biologiques différentes ? Pour poursuivre l'étude, et dans une optique de gestion des populations piscicoles, nous encourageons des études futures à confronter nos résultats avec des données issues d'échantillonnages réalisés sur d'autres cours d'eau dans des contextes hydromorphologiques et physico-chimiques contrastés.

## VI. Références

- Ackerly D.D., & Cornwell W.K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within and among community components. *Ecology letters*, 10(2), 135-145.
- AgiSoft PhotoScan Professional (Version 1.2.6) (Software). (2020) Retrieved from <http://www.agisoft.com/downloads/installer/>
- Almeida P.R., & Quintella B.R. (2002). Larval habitat of the sea lamprey (*Petromyzon marinus* L.) in the River Mondego (Portugal). *Freshwater fish conservation: options for the future*, 121-130.
- Alric B., Dézerald O., Meyer A., Billoir E., Coulaud R., Larras F., Mondy C.P., & Usseglio-Polatera P. (2021). How diatom-, invertebrate- and fish-based diagnostic tools can support the ecological assessment of rivers in a multi-pressure context: Temporal trends over the past two decades in France. *Science of The Total Environment*, 762, 143915.
- Armstrong J.D., Kemp P.S., Kennedy G.J.A., Ladle M., & Milner N.J. (2003). Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research*, 62(2), 143-170.
- Baranov V., Lewandowski J., Romeijn P., Singer G., & Krause S. (2016). Effects of bioirrigation of non-biting midges (Diptera: Chironomidae) on lake sediment respiration. *Scientific reports*, 6(1), 1-10.
- Bardonnet A., & Baglinière J.-L. (2000). Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(2), 497-506.
- Beisel J.-N., Usseglio-Polatera P., Thomas S., & Moreteau J.C. (1998). Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of mesohabitat characteristics. *Hydrobiologia*, 389(1), 73-88.
- Belletti B., Rinaldi M., Bussetini M., Comiti F., Gurnell A.M., Mao L., Nardi L., & Vezza P. (2017). Characterising physical habitats and fluvial hydromorphology: A new system for the survey and classification of river geomorphic units. *Geomorphology*, 283, 143-157.
- Bertin S., & Friedrich H. (2014). Measurement of gravel-bed topography: evaluation study applying statistical roughness analysis. *Journal of Hydraulic Engineering*, 140(3), 269-279.
- Brys G., Hubert M., & Struyf A. (2004). A robust measure of skewness. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 13(4), 996-1017.
- Clemens B., Harris J.E., Starceвич S.J., Evans T.M., Skalicky J.J., Neave F., Lampman R.T. (2022). Sampling Methods and Survey Designs for Larval Lamprey. *North American Journal of Fisheries Management*, 42(2), 455-474.
- Drap P., Merad D., Hijazi B., Gaoua L., Nawaf M.M., Saccone M., Chemisky B., Seinturier J., Sourisseau J.-C., Gambin T., & Castro F. (2015). Underwater photogrammetry and object modeling: a case study of Xlendi Wreck in Malta. *Sensors*, 15(12), 30351-30384.
- Evans T.M., & Weber A.M. (2020). Multiple stable isotopes identify sediment organic matter as the primary nutritional source to American brook lamprey larvae along a stream gradient. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77(1), 81-89.
- Figueira W., Ferrari R., Weatherby E., Porter A., Hawes S., & Byrne M. (2015). Accuracy and precision of habitat structural complexity metrics derived from underwater photogrammetry. *Remote Sensing*, 7(12), 16883-16900.
- Foldvik A., Einum S., Finstad A.G., & Ugedal O. (2017). Linking watershed and microhabitat characteristics: Effects on production of Atlantic salmonids (*Salmo salar* and *Salmo trutta*). *Ecology of Freshwater Fish*, 26(2), 260-270.
- Forcellini M., Plichard L., Dolédec S., Méricoux S., Olivier J.M., Cauvy-Fraunié S., & Lamouroux N. (2020). Microhabitat selection by macroinvertebrates: generality among rivers and functional interpretation. *Journal of Ecohydraulics*, 1-14.

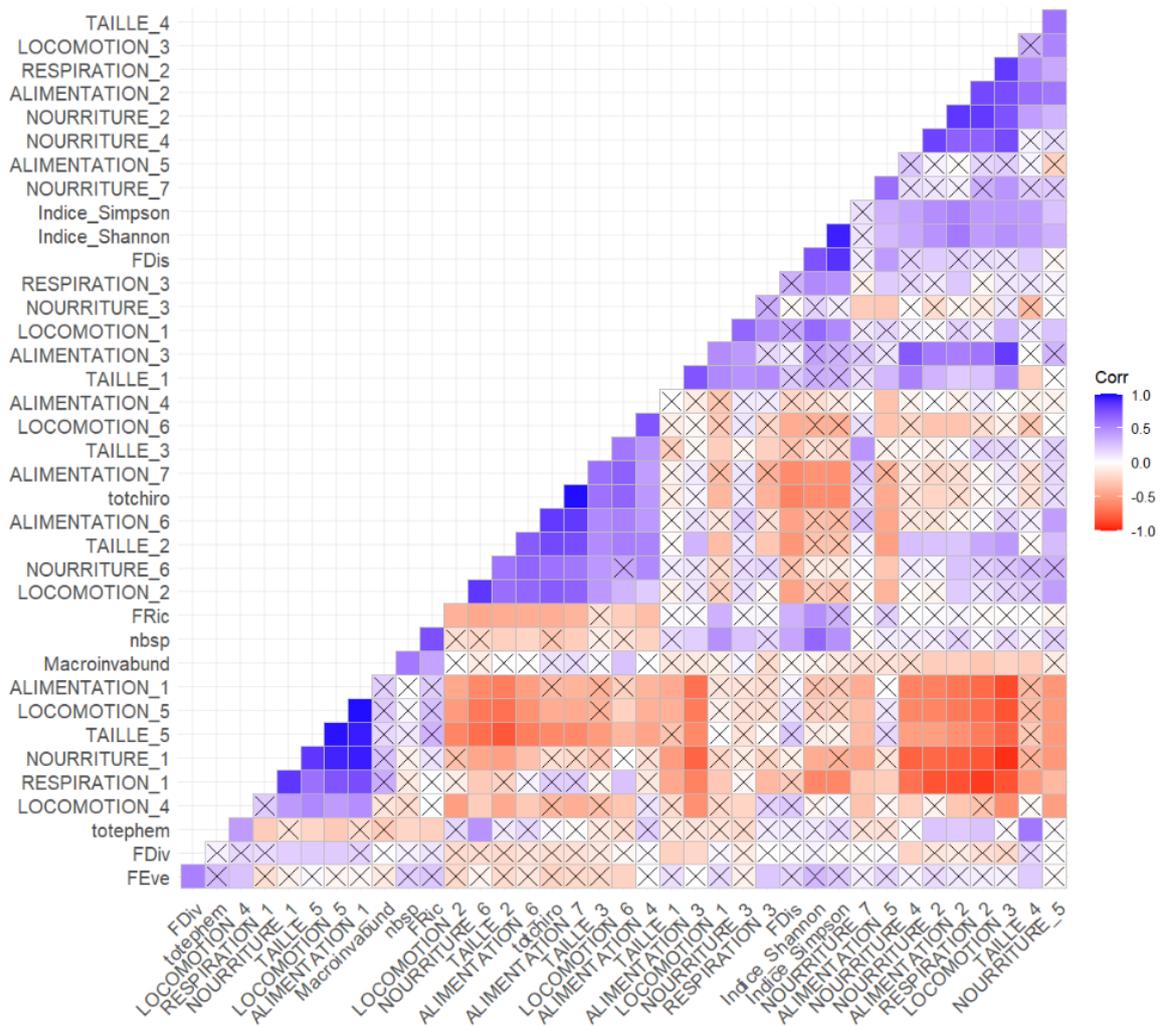
- Forget G., Baglinière J.-L., Marchand F., Richard A., & Nevoux M. (2018). A new method to estimate habitat potential for Atlantic salmon (*Salmo salar*): Predicting the influence of dam removal on the Sélune Rivière (France) as a case study. *ICES Journal of Marine Science*, 75(6), 2172-2181.
- Fryirs K.A. (2015). Developing and using geomorphic condition assessments for river rehabilitation planning, implementation and monitoring. *Wiley interdisciplinary Reviews*, 2, 649-667.
- Hogg R.S., Coghlan Jr S.M., Zydlewski J., & Simon K.S. (2014). Anadromous sea lampreys (*Petromyzon marinus*) are ecosystem engineers in a spawning tributary. *Freshwater Biology*, 59(6), 1294-1307.
- IPBES (2019): Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Brondizio E.S., Settele J., Díaz S., & Ngo H.T. IPBES secretariat, Bonn, Germany. 1148 pages.
- Gareth J., Daniela W., Trevor H., & Robert T. (2013). An introduction to statistical learning: with applications in R. Springer.
- Garnier E., Lavorel S., Ansquer P., Castro H., Cruz P., Dolezal J., ..., & Zarovali, M.P. (2007). Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of botany*, 99(5), 967-985.
- Goodwin C.E., Dick J.T.A., Rogowski D.L., & Elwood R.W. (2008). Lamprey (*Lampetra fluviatilis* and *Lampetra planeri*) ammocoete habitat associations at regional, catchment and microhabitat scales in Northern Ireland. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(4), 542-553.
- Habersack H., Tritthart M., Liedermann M., & Hauer C. (2014). Efficiency and uncertainties in micro- and mesoscale habitat modelling in large rivers. *Hydrobiologia*, 729, 33-48.
- Hitchman S.M., Mather M.E., Smith J.M., & Fencel J.S. (2018). Identifying keystone habitats with a mosaic approach can improve biodiversity conservation in disturbed ecosystems. *Global Change Biology*, 24, 308-321.
- 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. *Freshwater Biology*, 59, 1294-1307.
- Javernick L., Brasington J., & Caruso B. (2014). Modeling the topography of shallow braided rivières using Structure-from-Motion photogrammetry. *Geomorphology*, 213, 166-182.
- Jugie M., Gob F., Vermoux C., Brunstein D., Tamisier V., Le Coeur C., & Grancher D. (2018). Characterizing and quantifying the discontinuous bank erosion of a small low energy river using Structure-from-Motion Photogrammetry and erosion pins. *Journal of Hydrology*, 563, 418-434.
- Laliberté E., Legendre P., & Shipley B. (2014). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.
- Lane S.N., Chandler J.H., & Porfiri K. (2001). Monitoring river channel and flume surfaces with digital photogrammetry. *Journal of hydraulic engineering*, 127(10), 871-877.
- Lopez-Rodriguez M. J., Tierno de Figueroa J. M., & Alba-Tercedor J. (2009). Life history of two burrowing aquatic insects in southern Europe: *Leuctra geniculata* (Insecta: Plecoptera) and *Ephemera danica* (Insecta: Ephemeroptera). *Aquatic Insects*, 31(2), 99-110.
- Marteau B., Vericat D., Gibbins C., Batalla R. J., & Green D. R. (2017). Application of Structure-from-Motion photogrammetry to rivière restoration. *Earth Surface Processes and Landforms*, 42(3), 503-515.
- Maul J. D., Farris J. L., Milam C. D., Cooper C. M., Testa S. I. I. I., & Feldman D. L. (2004). The influence of stream habitat and water quality on macroinvertebrate communities in degraded streams of northwest Mississippi. *Hydrobiologia*, 518(1), 79-94.
- Mondy C. P., Villeneuve B., Archaimbault V., & Usseglio-Polatera P. (2012). A new macroinvertebrate-based multimetric index (I2M2) to evaluate ecological quality of French wadeable streams fulfilling the WFD demands: A taxonomical and trait approach. *Ecological Indicators*, 18, 452-467.

- Mondy C.P., & Usseglio-Polatera P. (2013). Using conditional tree forests and life history traits to assess specific risks of stream degradation under multiple pressure scenario. *Science of the Total Environment*, 461, 750-760.
- Neyer F., Nocerino E., & Grün A. (2019). Image quality improvements in low-cost underwater photogrammetry. *International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 42(2/W10), 135-142.
- Oksanen J., Simpson G.L., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Solymos P., Henry M., Stevens H., Szoecs E., Wagner H., Barbour M., Bedward M, Bolker B., Borcard D., Carvalho G., Chirico M, De Caceres M., Durand S., Beatriz H., Evangelista A., FitzJohn R., Friendly M., Furneaux B., Hannigan G., Hill M.O., Lahti L., McGlenn D., Ouellette Eduardo Ribeiro Cunha M.-H., Smith T., Stier A., Ter Braak C.J.F., & Weedon J. (2022). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-2.
- Omoniyi G. E., Piscart C., Pellan L., & Bergerot B. (2022). Responses of macroinvertebrate communities to hydromorphological restoration of headwater streams in Brittany. *Water*, 14(4), 553.
- Pacheco-Ruiz R., Adams J., & Pedrotti F. (2018). 4D modelling of low visibility Underwater Archaeological excavations using multi-source photogrammetry in the Bulgarian Black Sea. *Journal of Archaeological Science*, 100, 120–129.
- Pearson E., Smith M.W., Klaar M.J., & Brown L. E. (2017). Can high resolution 3D topographic surveys provide reliable grain size estimates in gravel bed rivers? *Geomorphology*, 293, 143-155.
- Pinder L.C.V. (1986). Biology of freshwater Chironomidae. *Annual review of entomology*, 31(1), 1-23.
- Quintella B.R., Andrade N.O., Dias N.M., & Almeida P.R. (2007). Laboratory assessment of sea lamprey larvae burrowing performance. *Ecology of Freshwater Fish*, 16(2), 177-182.
- Raoult V., David P.A., Dupont S.F., Mathewson C.P., O'Neill S.J., Powell N.N., & Williamson J.E. (2016). GoPros™ as an underwater photogrammetry tool for citizen science. *PeerJ*, 4, e1960.
- Romero R.M., & Casatti L. (2012). Identification of key microhabitats for fish assemblages in tropical Brazilian savanna streams. *International Review of Hydrobiology*, 97, 526-541.
- Rosenfeld J. (2003). Assessing the habitat requirements of stream fishes: An overview and evaluation of different approaches. *Transaction of the American Fisheries Society*, 132, 953-968.
- Symons P.E.K. (1979). Estimated escapement of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) for maximum smolt production in rivers of different productivity. *Journal of the fisheries research board of Canada*, 36(2), 132-140.
- Urbina-Barreto I., Chiroleu F., Pinel R., Fréchon L., Mahamadaly V., Elise S., & Adjeroud M. (2021). Quantifying the shelter capacity of coral reefs using photogrammetric 3D modeling: From colonies to reefscape. *Ecological Indicators*, 121, 107151.
- Usseglio-Polatera P., Bournaud M., Richoux P., & Tachet H. (2000). Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology*, 43(2), 175-205.
- Van Damme T. (2015). Computer vision photogrammetry for underwater archaeological site recording in a low-visibility environment. *The International Archives of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 40(5), 231.
- Weaver D.M., Coghlan S.M., & Zydlewski J. (2018). Effects of sea lamprey substrate modification and carcass nutrients on macroinvertebrate assemblages in a small Atlantic coastal stream. *Journal of Freshwater Ecology*, 33(1), 19-30.
- Weaver D.M., Coghlan Jr S.M., Greig H.S., Klemmer A.J., Perkins L.B., & Zydlewski J. (2018). Subsidies from anadromous sea lamprey (*Petromyzon marinus*) carcasses function as a reciprocal nutrient exchange between marine and freshwaters. *River Research and Applications*, 34(7), 824-833.

- Westfall P.H. (2014). Kurtosis as peakedness, 1905–2014. RIP. *The American Statistician*, 68(3), 191-195.
- Westoby M.J., Brasington J., Glasser N.F., Hambrey M.J., & Reynolds J.M. (2012). ‘Structure-from-Motion’ photogrammetry: A low-cost, effective tool for geoscience applications. *Geomorphology*, 179, 300-314.
- Wolman M.G. (1954). A method of sampling coarse river-bed material. *Transactions, American Geophysical Union*, 35, 951-956.
- Woodget A.S., Austrums R., Maddock I.P., & Habit E. (2017). Drones and digital photogrammetry: from classifications to continuums for monitoring river habitat and hydromorphology. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 4(4), e1222.
- Yi Y., Cheng X., Yang Z., Wieprecht S., Zhang S., & Wu Y. (2017). Evaluating the ecological influence of hydraulic projects: A review of aquatic habitat suitability models. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 68, 748-762.
- Zeni J.O., Pérez-Mayorga M.A., Roa-Fuentes C.A., Brejão G.L., & Casatti L. (2019). How deforestation drives stream habitat changes and the functional structure of fish assemblages in different tropical regions. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29, 1238-1252.

## VII. Annexe

Annexe 1 : Matrice de corrélation entre les catégories de traits fonctionnels pondérés par les abondances relatives des macroinvertébrés dans les communautés ('Community Weighted Means'). Les croix correspondent à un test non significatif.





**RÉPUBLIQUE  
FRANÇAISE**

*Liberté  
Égalité  
Fraternité*

Avec le soutien financier de :



[www.ofb.gouv.fr](http://www.ofb.gouv.fr)



<http://www.inrae.fr/>



<https://www.institut-agro-rennes-angers.fr/>



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