
Étude des effets de la prédation du Rat musqué (*Ondatra zibethicus*) sur la Mulette épaisse (*Unio crassus*) dans la Semois à la Vanne des Moines.

Auteur : Lecuivre, Christine

Promoteur(s) : Delcourt, Johann; 1933

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité spécialisée en biologie de la conservation : biodiversité et gestion

Année académique : 2019-2020

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/9828>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Étude des effets de la prédation du Rat musqué (*Ondatra zibethicus*) sur la Mulette épaisse (*Unio crassus*) dans la Semois à la Vanne des Moines.

Mémoire présenté par **LECUIVRE Christine**, en vue de l'obtention du grade de Master en Biologie des Organismes et Écologie, à finalité spécialisée en Biologie de la Conservation : Biodiversité et Gestion.

Septembre 2020



Promoteur : Johann Delcourt

Encadrant externe : Grégory Motte (DEMNA)

Remerciements

Avant tout, je souhaite exprimer ma gratitude envers l'ensemble des personnes qui ont contribué au bon déroulement de ce mémoire.

En premier lieu, je tiens à remercier Grégory Motte pour son implication continue depuis la mise en place du projet jusqu'à l'aboutissement de ce travail. Je lui suis reconnaissante pour son suivi, son enthousiasme, sa bienveillance à ce que je ne manque d'aucune ressource pour assurer un mémoire complet malgré les conditions exceptionnelles, ses conseils et sa disponibilité.

Ensuite, j'adresse mes sincères remerciements à mon promoteur, Johann Delcourt, pour son suivi, ses conseils quant à l'optimisation du timing, sa relecture attentive et ses encouragements tout au long de la rédaction de ce mémoire.

Je remercie également Vinciane Schockert, sans qui je n'aurais pas eu connaissance de ce sujet aux multiples facettes et qui m'a aiguillée vers les bonnes personnes. Merci également pour sa relecture attentive et les pistes de réflexion.

J'adresse ma reconnaissance à Quintia Vaessen, pour le partage de ses connaissances sur la Mulette épaisse. Je désire aussi remercier Adrien Latly pour ses conseils en statistiques et sa disponibilité, ainsi que toute l'équipe du DEMNA pour leur accueil et leur encadrement lors des journées de terrain.

Merci à Benoit Leuris pour son expérience du terrain et ses connaissances relatives au Rat musqué, et à toutes les personnes ayant témoigné de leurs expériences et de leur ressenti face à la problématique.

Enfin, je remercie ma famille et mes amis pour leur patience et leur soutien moral au quotidien et dans les moments de doute et de stress. En particulier, merci à mon frère pour sa relecture et ses conseils judicieux quant à la mise en forme de ce travail, merci à ma maman pour les soirs d'affût au bord de la Semois et les clichés qui m'ont permis d'illustrer ce mémoire, et merci à mon copain d'avoir cru en moi et de m'avoir épaulée.

Résumé : Étude des effets de la prédation du Rat musqué (*Ondatra zibethicus*) sur la Mulette épaisse (*Unio crassus*) dans la Semois à la Vanne des Moines.

Mémoire réalisé par Christine Lecuire, sous la direction de Johann Delcourt (service de Biologie du Comportement de l'Université de Liège) et en collaboration avec le Département de l'Étude du Milieu Naturel et Agricole (DEMNA), encadrée par Grégory Motte. Année académique 2019-2020.

La Mulette épaisse (*Unio crassus*) est un bivalve d'eau douce indigène de nos rivières, en danger d'extinction et ayant déjà disparu de nombreux cours d'eau wallons. Diverses menaces sont responsables de cet état, telles que la destruction de leur habitat, la pollution, les changements climatiques ou encore l'introduction d'espèces exotiques envahissantes. Notamment, le Rat musqué (*Ondatra zibethicus*), introduit en Europe au début du 20^{ème} siècle pour le commerce de sa fourrure et aujourd'hui omniprésent en Wallonie est un friand consommateur de mulettes. Principalement piégé pour les dégâts occasionnés dans les berges, peu de données sont disponibles quant à l'impact de la prédation sur les populations de mulettes, et aucune mesure n'est prise en conséquence. La Mulette épaisse, espèce filtrante assurant la qualité de l'eau mais aussi bio-indicatrice ou encore « espèce parapluie », est pourtant indispensable aux écosystèmes aquatiques.

Pour ces raisons, la présente étude avait pour but d'objectiver la pression de prédation du Rat musqué et de déterminer s'il constitue une menace pour les Mulettes épaisses dans la Semois, à la Vanne des Moines. Plusieurs objectifs spécifiques ont permis de répondre à cette question : (1) quantification de la consommation annuelle de moules et détermination de sa saisonnalité via la collecte périodique des coquilles prédatées ; (2) évaluation de la disponibilité en proies, grâce à un recensement de la population vivante s'ajoutant aux données d'inventaires existantes ; (3) estimation de la densité de Rats musqués sur le site, via l'expertise d'un piégeur du SPW ; (4) détermination de la stratégie de prédation du Rat musqué par la comparaison des structures de taille des mulettes prédatées et vivantes du site ; (5) détermination de la technique de consommation des moules par le rat, grâce à des pièges photographiques ; (6) analyse de la perception de la problématique par les différents acteurs de terrain en leur soumettant un questionnaire.

Sur la zone d'étude, la consommation annuelle du rat représente 39% de la part des moules détectables par celui-ci. Les moules enfouies dans le substrat sont épargnées, et ne sont pas prise en compte dans l'estimation de la densité des mulettes sur le site, qui est de 0,26 individus/m². La consommation est continue entre avril et novembre, avec une augmentation ponctuelle aux périodes de mise bas, qui induisent des besoins énergétiques plus conséquents. En hiver, par contre, la prédation est réduite. Le rat est plutôt opportuniste, et consomme d'abord les mulettes disponibles avant d'éventuellement les sélectionner sur base de leur taille et de leur forme. Cette sélection n'entravant pas le renouvellement des populations, l'impact est dès lors déterminé par la quantité d'individus consommés. À la Vanne des Moines, cet impact semble limité à court terme au vu de la stabilité de la population entre 2012 et 2018, mais le nombre de mulettes consommées reste considérable (n=3027 en un an pour un foyer de rats). À long terme et combinée à d'autres causes, la prédation peut s'avérer significativement impactante et mener à une décroissance populationnelle. Le Rat musqué constitue donc une menace importante envers les populations de Mulette épaisse, et une gestion doit être instaurée afin de limiter la prédation et d'assurer la sauvegarde de ces populations.

Abstract: Study of the effects of Muskrat (*Ondatra zibethicus*) predation on the Thick-shelled river mussel *Unio crassus* in the Semois at the « Vanne des Moines » site.

The Thick-shelled river mussel *Unio crassus*, native from our rivers, is one of the most endangered species among freshwater bivalves. In Wallonia, several populations are already extinct, because of multiple causes such as destruction of habitats, pollution, climate change or the introduction of exotic species. For example, the Muskrat (*Ondatra zibethicus*), introduced at the beginning of the 20th century for its fur, is today established in Wallonia and is known to be an important predator of mussels. Muskrats are mostly trapped for the damage they can make along the shores, but there is a lack of data about the impact caused by predation on the populations of *Unio crassus*. Nevertheless, the Thick-shelled mussel provides many services (filtration, substratum aeration...) and therefore is an essential species for aquatic ecosystems.

For these reasons, this study aimed to objectify the predation pressure of the Muskrat on the Thick-shelled river mussel, and to determine whether it constitutes a threat to the conservation of this mussel in the Semois, at the “Vanne des Moines” site. Some specific points were needed to answer this question: (1) quantification of the annual consumption of mussels by muskrats, and determination of the seasonal pattern of the predation by periodic collects of shells left on the shore; (2) assessment of prey availability thanks to a monitoring of living mussels at the study site and thanks to previous inventory data; (3) estimation of muskrats density at the study site by a qualified trapper’s expertise from the SPW; (4) determination of the strategy used by muskrats to consume freshwater mussels (selection vs. opportunism), by the comparison of the length of consumed and living mussels; (5) Identification of the way of consumption of muskrats using camera traps; (6) analysis of how the subject is perceived by different actors in the field, by submitting them a survey.

On the study site, the annual consumption of mussels by muskrats was estimated at 39% of the detectable portion of mussels by muskrat. The mussels that are buried in the sediments are spared from predation, and are not counted in the estimation of *Unio crassus* density, which is 0.26 mussels/m². The consumption seems to be continuous between April and November, with a punctual increase at birthing periods, when muskrats need more energy. Conversely, the predation pressure is decreasing in winter. The muskrats are quite opportunistic and eat what they find first. Among the most available mussels, they are able to make a selection based on the length or the shape of the shell, but this selection does not hinder the population renewal. Since, the impact is mainly determined by the number of mussels eaten. At the “Vanne des Moines” site, this impact is limited in the short term, as the population shows stability between 2012 and 2018, but the number of mussels consumed is still significant (n=3027 in a year for a family of muskrats). In the long-term and combined with several causes, this impact can be exacerbated, and lead to a decrease in the populations of *Unio crassus*. Therefore, the Muskrat must be considered as a serious threat towards the populations of Thick-shelled river mussel, and needs to be controlled in order to ensure the protection and the conservation of these populations.

Table des matières

I. INTRODUCTION	1
I.1. PROBLÉMATIQUE DES ESPÈCES EXOTIQUES ENVAHISSANTES	1
I.1.1. Définition et impacts	1
I.1.2. Lutte	3
I.2. LE RAT MUSQUÉ (<i>ONDATRA ZIBETHICUS</i> , LINNÉ 1766)	3
I.2.1. Description et introduction	4
I.2.2. Impacts sociaux et environnementaux ; mesures actuelles en Europe et en Wallonie	5
I.3. LA MULETTE ÉPAISSE (<i>UNIO CRASSUS</i> , PHILIPSSON 1788)	6
I.3.1. Statut et importance de l'espèce	6
I.3.2. Cycle de vie et déclin	8
I.3.3. Conservation de l'espèce	10
I.4. OBJECTIFS SCIENTIFIQUES	10
II. MATÉRIEL ET MÉTHODES	12
II.1. PRÉSENTATION DU SITE D'ÉTUDE	12
II.1.1. Prospection du site d'étude sur 4 kilomètres	13
II.1.2. Délimitation d'un secteur de collecte au sein de la zone de prospection	13
II.2. PROTOCOLE D'ÉCHANTILLONNAGE, IDENTIFICATION ET MESURE DES COQUILLES	14
II.2.1. Collecte des coquilles sur la Semois	14
II.2.2. Identification des coquilles de bivalves	14
II.2.3. Mesure des coquilles	16
II.2.4. Distinction des prédateurs potentiels sur base de l'état des coquilles	16
II.3. QUANTIFICATION DU NOMBRE DE MULETTES ÉPAISSES CONSOMMÉES	17
II.4. RECENSEMENT ET QUANTIFICATION DES MULETTES ÉPAISSES VIVANTES	17
II.4.1. Méthode de recensement	17
II.4.2. Calcul de la densité de la population de mulettes	19
II.5. TRAITEMENT STATISTIQUE DES DONNÉES	19
II.5.1. Temporalité de la prédation	20
II.5.2. Évolution de la population vivante des Mulettes épaisses de la Vanne des Moines	20
II.5.3. Distribution des classes de taille des Mulettes épaisses prédatées par le Rat musqué	20
II.5.4. Comparaison de la taille des mulettes consommées avec la taille des mulettes vivantes	21
II.5.5. Relation entre la taille et l'âge des individus	21
II.5.6. Recherche d'écotypes parmi les différentes rivières wallonnes	22
II.7. ESTIMATION DE LA DENSITÉ DE RATS MUSQUÉS SUR LE SITE D'ÉTUDE	23
II.8. MISE EN PLACE DE PIÈGES PHOTOGRAPHIQUES	23
II.9. ASPECT SOCIÉTAL	23
III. RÉSULTATS	24
III.1. QUANTIFICATION DE LA CONSOMMATION	24
III.2. ESTIMATION DU NOMBRE DE MULETTES ÉPAISSES DISPONIBLES POUR LE RAT MUSQUÉ SUR LA ZONE D'ÉTUDE	25
III.3. RELATION ENTRE LA PRÉDATION ET LA DISPONIBILITÉ EN PROIES	26
III.4. TECHNIQUES DE CONSOMMATION DU RAT MUSQUÉ	26
III.5. STRUCTURE DE TAILLE DES MULETTES ÉPAISSES PRÉDATÉES	27
III.6. STRUCTURE DE TAILLE DE LA POPULATION VIVANTE DES MULETTES ÉPAISSES DE LA VANNE DES MOINES EN 2018	28
III.7. SÉLECTION DES MULETTES CONSOMMÉES SUR BASE DE LEUR TAILLE	29
III.8. RELATION ENTRE LA TAILLE ET L'ÂGE DES MULETTES CONSOMMÉES À LA VANNE DES MOINES	30
III.9. COMPARAISON DES STRUCTURES DE TAILLE ET DE LA CROISSANCE DES MULETTES ÉPAISSES VIVANTES DE PLUSIEURS RIVIÈRES WALLONNES	30

III.9.1. Comparaison de la taille des mulettes.....	30
III.9.2. Différences de croissance entre les cours d'eau	32
III.10. ASPECT SOCIÉTAL	32
IV. DISCUSSION.....	33
IV.1. QUANTIFICATION DE L'IMPACT DE LA PRÉDATION DU RAT MUSQUÉ SUR LA POPULATION DE MULETTE ÉPAISSE	33
IV.1.1. Estimation de la population vivante de Mulette épaisse et du taux de prédation	33
IV.1.2 Évaluation de l'impact et interprétation biologique.....	33
IV.1.3. Sous-estimation de la consommation de mulettes par le Rat musqué.....	36
IV.2. TEMPORALITÉ DE LA PRÉDATION	37
IV.2.1. Consommation hivernale.....	37
IV.2.2. Lien entre la consommation et les besoins du Rat musqué	38
IV.3. CARACTÈRE SÉLECTIF DE LA PRÉDATION SUR BASE DE LA TAILLE ET DE LA FORME DES PROIES.....	39
IV.4. SÉLECTION SUR L'ESPÈCE	41
IV.5. AUTRES RIVIÈRES DE WALLONIE	43
IV.5.1. Causes probables de la plasticité morphologique des moules entre différents cours d'eau	43
IV.5.2. Mécanismes de défense des moules face aux prédateurs	44
IV.6. ASPECT SOCIÉTAL	45
V. CONCLUSION ET PERSPECTIVES	47
V.1. CONCLUSION	47
V.2. PERSPECTIVES DE CONSERVATION DE LA MULETTE ÉPAISSE ET AMÉLIORATION DE L'ÉTUDE	48
VI. BIBLIOGRAPHIE	51
VII. ANNEXES	58
ANNEXE 1 : COORDONNÉES EXACTES DU SITE D'ÉTUDE.....	58
ANNEXE 2 : QUESTIONNAIRE SOUMIS AUX ACTEURS DE TERRAIN	58
ANNEXE 3 : DÉTAIL DES COLLECTES RÉALISÉES ET COMPLÉMENTS D'INFORMATION	62
ANNEXE 4 : STRUCTURE DE TAILLE DE LA POPULATION VIVANTE ET DES INDIVIDUS CONSOMMÉS D'ANODONTA ANATINA À LA VANNE DES MOINES	62
ANNEXE 5 : RÉSULTATS DES TESTS STATISTIQUES UTILISÉS POUR LA RECHERCHE D'ÉCOTYPES ENTRE DIFFÉRENTES RIVIÈRES WALLONNES ET AU SEIN D'UNE MÊME RIVIÈRE	63
ANNEXE 6 : COMPARAISON DE LA PRÉDATION SUR LA SEMOIS AVEC LES DONNÉES DISPONIBLES POUR L'OURTHE ET LA LESSE	64

I. Introduction

I.1. Problématique des espèces exotiques envahissantes

À l'heure de la sixième extinction de masse, de nombreuses espèces tendent à disparaître de manière exceptionnelle et extrêmement rapide, particulièrement au sein des écosystèmes aquatiques qui sont parmi les plus menacés de la planète (Lopes-Lima *et al.*, 2018). Une des causes principales de cette perte de biodiversité (la deuxième en importance après la dégradation des habitats), est l'introduction d'espèces exotiques envahissantes (IUCN, 2018).

I.1.1. Définition et impacts

Les espèces exotiques envahissantes sont des espèces qui, indépendamment de leur appartenance à un groupe taxonomique, impactent négativement les régions dont elles ne sont pas originaires (Branquart *et al.*, 2016). De telles espèces sont également appelées « invasives », si l'on s'accorde à la définition donnée par la Convention sur la Diversité Biologique, qui les considère comme nocives en raison de leur caractère envahissant (Genovesi *et al.*, 2012). Pourtant, de toutes les espèces exotiques présentes dans l'Union Européenne, 10 à 15 % seulement s'avèrent être envahissantes (Branquart *et al.*, 2016). Il y a donc une part d'espèces exotiques qui n'occasionne pour l'instant aucun dommage évident sur les écosystèmes qu'elles occupent. Avant de devenir invasive, une espèce exotique doit franchir différentes barrières. D'abord, leur introduction en dehors de leur aire d'origine force une barrière géographique. S'en suit une phase d'acclimatation qui ne sera possible que si les espèces sont capables de s'adapter aux nouvelles conditions environnementales. Une fois acclimatées, les espèces seront alors en mesure de se reproduire, dépassant ainsi une barrière reproductive. À partir de ce moment, les espèces sont dites naturalisées et peuvent devenir invasives, si plus aucune barrière de dispersion n'empêche leur expansion (Richardson *et al.*, 2000; Vanderhoeven *et al.*, 2007). Notons cependant que des espèces indigènes peuvent également devenir envahissantes, bien que leur impact soit moins prononcé (Branquart *et al.*, 2016).

Le caractère envahissant des espèces invasives s'explique par leurs capacités dispersives et prolifiques importantes qui font qu'en un temps très court, elles sont capables d'envahir le territoire sur lequel elles se trouvent. Elles ont également la faculté de s'adapter aux milieux perturbés par l'Homme, ce qui les prédispose à prendre possession de niches à priori inoccupées et d'étendre leur distribution en conséquence. Tous les habitats sont susceptibles d'être colonisés, aussi bien les habitats terrestres, d'eaux douces ou marins (Branquart *et al.*, 2016).

Cependant, les eaux douces semblent être les plus susceptibles d'accueillir de nombreuses espèces invasives, et présentent des vitesses de colonisation impressionnantes. Cela peut s'expliquer par les divers gradients existant au sein des cours d'eau (profondeurs, vitesses de courant etc.) qui offrent un large choix de niches pour les espèces invasives. De plus, les variations saisonnières des niveaux d'eau et de débit permettent une dispersion facilitée de certaines espèces via un phénomène d'hydrochorie, en particulier dans les systèmes lotiques (Haury & Damien, 2014). Une tendance à l'eutrophisation peut aussi se démarquer dans les milieux aquatiques, provoquant un enrichissement du substrat des cours d'eau et permettant ainsi une croissance accélérée de

certaines plantes invasives. Enfin, les eaux douces semblent plus vulnérables que d'autres habitats face à l'introduction de prédateurs exotiques, en raison d'un manque de défense des espèces natives d'eau douce qui n'ont généralement pas évolué en présence de tels prédateurs, tandis que les écosystèmes terrestres présentent un archétype de prédateurs commun entre les différents continents (Cox & Lima, 2006; Zahner-meike & Hanson, 2001).

Leur présence n'étant généralement pas le résultat du hasard, les espèces invasives peuvent être introduites par l'Homme selon trois grandes voies (Branquart *et al.*, 2016):

- 1) Introductions volontaires; à des fins commerciales, d'élevage ou de loisir.
- 2) Introductions accidentelles; principalement via les transports (certains mollusques, par exemple, voyagent accrochés à la coque des bateaux ou dans les eaux de ballast).
- 3) Dispersion à partir d'espèces introduites dans des régions limitrophes; lors d'évasion d'animaux d'élevage ou par différentes stratégies de dispersion des plantes à graines (hydrochorie, zoochorie, anémochorie).

Se basant sur des jeux de données anciens et actuels (postérieurs à 2007), Genovesi *et al.*, (2012) ont pu montrer que de telles introductions d'espèces, et en l'occurrence de mammifères, ont lieu en Europe depuis le Néolithique et continuent encore aujourd'hui (European Environment Agency, 2012). En 2012, le nombre moyen d'introductions de mammifères en Europe était estimé à 14 espèces par pays dont 10 établies, les îles étant les plus touchées. Le taux d'introduction étant en constante augmentation depuis le début du 20^{ème} siècle, aucun signe de réduction n'a été détecté à ce jour (Seebens *et al.*, 2017). Ce taux croissant peut être mis en relation avec le développement du transport des biens et des gens, qui permet aux espèces de parcourir de longues distances et d'ainsi traverser les barrières géographiques qui, à première vue, les empêchaient de se disperser (Luque *et al.*, 2013). Dans nos régions, les dernières introductions connues datent de 2010 et concernent l'introduction du Castor canadien (*Castor canadensis*) en Belgique et au Luxembourg (Genovesi *et al.*, 2012). D'autres introductions récentes ont probablement eu lieu, mais sont encore inconnues actuellement en raison d'un décalage entre la date d'introduction d'une espèce et les premières observations de celle-ci sur son nouveau territoire (Luque *et al.*, 2013).

Par définition, les espèces exotiques envahissantes possèdent un impact négatif sur l'écosystème qu'elles occupent. Deux grands types d'impacts se distinguent :

- 1) Impacts socio-économiques :** ce sont les plus connus en Europe, étant donné qu'ils touchent directement l'Homme et ses activités, et sont de ce fait rapidement détectés. Ce type d'impact est d'autant plus connu chez les mammifères ou les insectes ravageurs, considérés comme les plus influents sur l'écosystème simplement car leurs incidences sont généralement visibles et dommageables pour l'Homme (Vilà *et al.*, 2010). Les impacts socio-économiques peuvent se traduire par l'introduction de maladies diverses, la destruction des cultures, des structures anthropiques ou encore du paysage (European Environment Agency, 2012).

- 2) **Impacts écologiques** : moins connus, mais non moins sévères, ils ne sont documentés que pour 11% des espèces introduites en Europe, tous taxons confondus (Vilà *et al.*, 2010). Il s'agit de l'ensemble des menaces pouvant exister envers la biodiversité indigène, se manifestant de différentes façons. Parmi ces impacts, on retrouve, entre autres, la destruction des habitats, la compétition interspécifique entre espèces invasives et natives menant à une accapuration des niches (Ruys *et al.*, 2011; Shea & Chesson 2002), la transmission de maladies, l'empoisonnement secondaire (si l'on cherche à éliminer les espèces invasives et que ce sont les espèces natives qui sont touchées) ou encore l'hybridation. Enfin, la prédation est la menace la plus commune envers les espèces natives, et particulièrement envers les espèces en voie d'extinction selon la liste rouge de l'UICN (Genovesi *et al.*, 2012).

L'impact, quel qu'il soit, est pourtant difficile à quantifier puisqu'il dépend de chaque espèce introduite et, plus largement, de son groupe taxonomique. L'appartenance à un groupe influencera notamment la distribution plus ou moins large d'une espèce invasive. De plus, une seule espèce invasive peut impacter plusieurs services écosystémiques, ce qui rend la mesure de l'impact d'autant plus compliquée à évaluer (Bacher *et al.*, 2018; Vilà *et al.*, 2010).

1.1.2. Lutte

Puisque les impacts socio-économiques sont les plus reconnus, ce sont aussi ceux pour lesquels l'Homme agit principalement. Or, les incidences écologiques pesant sur les écosystèmes et la biodiversité indigène étant bien réelles, il est important d'approfondir l'étude des menaces des espèces invasives envers les espèces natives, et principalement envers les espèces menacées. De cette manière, il sera possible d'agir en conséquence, en faveur de la protection des espèces natives menacées afin de limiter leur extinction. La première étape d'une telle démarche est de déterminer quelles espèces invasives sont les plus problématiques et donc prioritaires en terme de gestion (Genovesi *et al.*, 2012). À l'échelle européenne, une liste non exhaustive a été établie et reprend certaines espèces exotiques envahissantes (animales comme végétales), dans le but d'adopter une gestion de ces espèces via des mesures imposées aux différents états membres de l'Union Européenne en vertu du Règlement (UE) n°1143/2014, pour limiter leurs impacts (Branquart *et al.*, 2016). La mise en place de ces mesures est également importante dans le cadre de la Convention sur la Diversité Biologique, qui a comme objectif (Aichi Target 9) d'identifier pour 2020 les espèces invasives prioritaires à contrôler ou à éradiquer. S'ajoutent à cela des actions de prévention, qui ont pour but de limiter leur introduction et leur établissement (Bacher *et al.*, 2018; Biodiversity Indicators Partnership, 2017; Genovesi *et al.*, 2012).

1.2. Le Rat musqué (*Ondatra zibethicus*, Linné 1766)

La liste européenne non exhaustive compte à ce jour 66 espèces invasives, et bénéficie régulièrement de mises à jour afin d'y ajouter des espèces si nécessaire. C'est le cas du Rat musqué (*Ondatra zibethicus*), qui a rejoint la liste en 2017 (Sarat, 2017). Pour cause, le Rat musqué (avec le Raton laveur (*Procyon lotor*)) est connu pour engendrer des problèmes dans plus de 50 régions européennes (Vilà *et al.*, 2010).

1.2.1. Description et introduction

Le Rat musqué est un rongeur semi-aquatique, pesant généralement moins d'un kilogramme pour un corps d'environ 30-40 cm et une queue de plus ou moins 25 cm, nue et comprimée latéralement (Danell, 1996; Errington, 1963). On peut quelquefois le confondre avec le Ragondin (*Myocastor coypus*), mais ce dernier est généralement bien plus grand et plus gros, et possède une queue à section arrondie.



Figure 1 : Photo d'un Rat musqué sur la Semois.
(Photo : C. Merveille)

Originaire d'Amérique du Nord, ce rongeur a été introduit pour la première fois à Prague en 1905, afin de l'élever pour sa fourrure (Barrat *et al.*, 2010; Hoffmann, 1958). D'autres introductions ont suivi en Europe, notamment en France en 1920 (Pascal, 2003), et l'évasion de plusieurs individus à partir des fermes d'élevage a engendré sa dispersion à travers le continent, où il est aujourd'hui établi sans possibilité de l'éradiquer à moins de déployer des moyens humains et financiers conséquents (Danell, 1996). Les seuls endroits où l'éradication est facilitée sont les zones insulaires telles que, par exemple, la Grande-Bretagne (Ruys *et al.*, 2011).

D'une manière générale, les espèces invasives s'installent d'autant plus aisément dans une zone lorsqu'aucun de leurs prédateurs naturels ne s'y trouve. C'est le cas du Rat musqué, qui connaît une pression de prédation réduite en Europe, et encore plus en Belgique, par rapport à son aire d'origine (Le Boulenge, 1959). En Europe, les prédateurs naturels connus sont le Renard roux (*Vulpes vulpes*), certains rapaces dont les rapaces nocturnes, la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*), le Loup gris (*Canis lupus*), le Putois (*Mustela putorius*) et le Vison d'Amérique qui est aujourd'hui établi en Europe (*Neovison vison*). Par contre, dans son aire d'origine en Amérique du Nord, on dénombre 17 prédateurs naturels dont l'Alligator d'Amérique (*Alligator mississippiensis*), la Tortue serpentine (*Chelydra serpentina*) ou la Perche d'Amérique (*Micropterus salmoides*), pour n'en citer que quelques-uns (Le Boulenge, 1959; Skyrienè, 2012). L'installation du Rat musqué est favorisée dans des eaux de profondeur comprise entre un et deux mètres, préférentiellement des eaux calmes avec une végétation abondante, dont de nombreuses plantes herbacées (Ruys *et al.*, 2011). Cependant, il n'est pas rare de le retrouver également dans des eaux courantes peu profondes à forte végétation aquatique (Le Boulenge, 1959). En Belgique, il est largement distribué et présent sur tout type d'eau de surface : aussi bien sur les ruisseaux, les rivières, les fleuves, les canaux que sur des étangs, des lacs ou des zones humides. En réalité, selon Ruys *et al.*, (2011), le Rat musqué semble assez indifférent aux conditions abiotiques des cours d'eau et possède une bonne adaptation à différents types d'environnements. Selon son lieu de vie, il choisira de construire des terriers dans les berges des cours d'eau, et/ou des huttes dissimilées dans la végétation si celle-ci le lui permet (Danell, 1996 ; Le Boulenge, 1959).

Généralement, le Rat musqué vit seul ou en groupes familiaux constitués d'un couple et des jeunes derniers-nés, avant que ceux-ci ne soient chassés par la femelle lorsque la portée suivante se prépare. En Wallonie, après la formation des couples entre février et avril, la première portée a généralement lieu vers le 20 mai, suivie d'une deuxième début juillet et quelquefois d'une troisième au mois de septembre (Leuris, *com. pers.*, 2020). Un terrier peut donc être habité par un nombre

variable de 4 à 8 Rats musqués environ, dépendant du nombre de jeunes (en moyenne 6 par portées) mais aussi de la taille du terrier (Dozier, 1948). Une fois installé sur un territoire, le Rat musqué y est attaché et le quitte difficilement. Il est d'ailleurs connu pour s'alimenter aux alentours de son terrier ou de sa hutte, choisissant parfois des espaces appelés « salles à manger » où il se rend fréquemment pour se nourrir (Jokela & Mutikainen, 1995; Le Boulenge, 1959).

1.2.2. Impacts sociaux et environnementaux ; mesures actuelles en Europe et en Wallonie

Dans les premières descriptions du Rat musqué, il a été décrit comme un herbivore (Danell, 1978; Takos, 1947). Néanmoins, ces études concernaient principalement des Rats musqués vivant dans des marais, soit leur environnement naturel, dans lesquels la disponibilité en proies animales est faible comparée à la végétation qui y est abondante (Convey *et al.*, 1988; Zahner-meike & Hanson 2001). Malgré que la prédation soit un phénomène plus difficile à détecter, on sait aujourd'hui sans équivoque que les Rats musqués consomment aussi des mollusques, et principalement des moules d'eau douce incluant les genres *Anodonta*, *Unio* ou *Margaritifera* (Rahm & Stocker 1972; Barrat *et al.*, 2010). Une première hypothèse, avancée par Ecke *et al.* (2014) était que la prédation avait lieu si la végétation n'était pas disponible en suffisance, ou si la densité de rats était trop importante. Cette hypothèse a ensuite été discréditée par des études montrant que dans certains cas, le Rat musqué consommait des moules malgré une végétation abondante (Campbell & MacArthur, 1996). Ainsi, un comportement carnivore s'observe régulièrement s'il se trouve sur des rivières et non dans des marais pauvres en moules d'eaux douces (Hersey *et al.*, 2013; Zahner-meike & Hanson, 2001). Son alimentation dépend donc avant tout des disponibilités du milieu en proies ou en matière végétale (Le Boulenge, 1959), mais peut aussi être le reflet d'une préférence alimentaire pour la matière animale si les deux choix s'offrent au Rat musqué (Campbell & MacArthur, 1996).

Depuis son installation en Europe, une lutte est mise en place contre le Rat musqué qui est perçu comme néfaste et connaît un nombre limité de prédateurs en dehors de l'Homme (Le Boulenge, 1959). Depuis 2017, il est reconnu officiellement comme espèce invasive par l'union Européenne, obligeant les états membres à instaurer des mesures (Bos *et al.*, 2019). À ce jour, la principale raison pour laquelle on lutte contre le Rat musqué est l'impact socio-économique qu'il occasionne. En effet, par la construction de terriers, il entraîne une déstructuration des berges qui peut mener à la destruction de barrages, de digues et autres structures anthropiques (Libois, 2006; Danell, 1996), pouvant provoquer des inondations (Skyriené, 2012). Il peut également être vecteur de certaines maladies comme l'échinococcose alvéolaire ou la leptospirose, transmissible à l'Homme et créant alors un problème de santé publique (Barrat *et al.*, 2010).

En Wallonie, des mesures contre les problèmes précités étaient déjà établies avant son entrée sur la liste européenne, étant donné qu'il occupe l'ensemble du territoire belge (Libois, 2006) et fait partie de la liste noire des espèces invasives en Wallonie (code A3) depuis son arrivée en 1928 (Branquart *et al.*, 2007). Concrètement, les mesures sont prises par la « cellule interdépartementale Espèces invasives du Service Public de Wallonie » et consistent en des piégeages avec destruction dans les zones les plus menacées. Lorsqu'il n'est pas possible de placer des pièges dans un secteur où le Rat musqué pose problème, les piégeurs recourent à l'utilisation d'appâts empoisonnés (anticoagulants). Selon Libois (2006), les piégeages actuels sont suffisamment sélectifs pour

empêcher la capture d'autres espèces non visées comme le Castor européen (*Castor fiber*), par exemple, qui est une espèce protégée en Europe par la Directive Habitat et par la Convention de Berne (Ruys *et al.*, 2011).

Outre les impacts socio-économiques et de santé publique, le Rat musqué peut avoir un impact écologique non négligeable. D'une part, de par leur régime herbivore de base, les Rats musqués sont surtout connus pour des problèmes de pâturage intensif des milieux végétaux (Nummi *et al.*, 2006). Pourtant, dans leur environnement naturel (marais ou marécages), ils sont souvent considérés comme des « managers » de l'espace (Fritzell, 1989), car leur consommation de la végétation permet de maintenir une certaine ouverture du milieu et empêche la domination de certains genres tels que *Typha* ou *Phragmites* (Skyrienè, 2012; Danell, 1996). Le pâturage devient donc un problème dès lors que les Rats musqués se retrouvent hors de ce type d'habitat. Ils constituent alors une menace à différents niveaux (Danell, 1996). D'abord, ils représentent un danger pour les espèces végétales elles-mêmes, mais pas seulement. Des effets indirects de cette alimentation végétale peuvent également se manifester, sur les macro-invertébrés nectoniques par exemple, qui présentent un risque accru d'être prédatés par des poissons faute d'abris dans les végétaux détruits par le Rat musqué (Nummi *et al.*, 2006). En ouvrant l'espace, les Rats musqués peuvent aussi favoriser l'installation de plantes invasives qui sont généralement pionnières (Ruys *et al.*, 2011) ou créer d'importantes zones vaseuses (Skyrienè, 2012).

D'autre part, la consommation de mollusques par le Rat musqué étant désormais avérée, on réalise qu'il n'est pas seulement impactant pour les plantes mais qu'il est aussi un prédateur (Diggins & Stewart, 2000). Par conséquent, il peut être un danger pour certaines espèces menacées et indirectement entraver leur rôle au sein des écosystèmes. Cet impact reste cependant peu démontré scientifiquement, raison pour laquelle cette étude a été mise en œuvre.

1.3. La Mulette épaisse (*Unio crassus*, Philipsson 1788)

1.3.1. Statut et importance de l'espèce

Un peu plus de 40 % des extinctions animales recensées au cours du dernier millénaire concernent les mollusques terrestres et d'eaux douces (Lydeard *et al.*, 2004). Ce groupe, comprenant les gastéropodes et les bivalves, est donc particulièrement exposé aux menaces. Parmi les bivalves, ce sont les moules d'eau douce de l'ordre des Unionoïdes qui sont les plus menacées, en dépit de leur importance au sein des écosystèmes (Lopes-Lima *et al.*, 2018). L'ordre des Unionoïdes est représenté par deux familles dont la première est celle des *Margaritiferidae*. C'est dans cette famille que se trouve la Moule perlière (*Margaritifera margaritifera*), en danger critique en Europe et en Wallonie (Moorkens, 2011), où elle n'est présente aujourd'hui qu'en nombre extrêmement restreint. La deuxième famille, les *Unionidae*, comprend les genres *Unio*, *Anodonta* et *Pseudanodonta* (Lopes-Lima *et al.*, 2017). Dix espèces d'*Unionidae* sont établies en Europe centrale (Zahner-meike & Hanson, 2001) et sept d'entre elles sont présentes en Wallonie (Motte, 2017). Certaines, comme l'Anodonte des canards (*Anodonta anatina*), l'Anodonte des cygnes (*Anodonta cygnea*) ou la Mulette des peintres (*Unio pictorum*), ne sont pas protégées en raison du nombre important de leurs populations et de leur large distribution (Hinzmann *et al.*, 2013). D'autres en

revanche font l'objet de programmes de conservation, telle que la Mulette épaisse (*Unio crassus*), qui est une espèce Natura 2000 à l'instar de la Moule perlière (Directive Habitats 92/43/CEE). Une différence entre ces deux espèces de moules est que, bien qu'en régression, la Mulette épaisse est actuellement plus largement distribuée en Wallonie. Il est donc primordial de mieux cerner les menaces qui pèsent sur cette espèce avant que son déclin soit irrémédiable.

En effet, bien qu'elle ait été autrefois une des moules d'eau douce les plus abondantes en Europe centrale (Hochwald & Bauer, 1990), la Mulette épaisse connaît un déclin considérable depuis la deuxième moitié du 20^{ème} siècle (Feind *et al.*, 2018; Stoeckl & Geist, 2016). Aujourd'hui, elle figure sur la liste rouge de l'UICN qui la considère comme « en danger » (IUCN redlist, 2019) et se retrouve, à l'échelle européenne, dans les annexes II et IV de la directive « Habitats » (publiée en 1992). L'intérêt de cette directive est de procurer à l'espèce un statut de conservation en tant qu'espèce Natura 2000 et d'assurer la conservation et la restauration de son habitat (Lopes-Lima *et al.*, 2014; Stoeckl & Geist, 2016). En outre, depuis 2014, en Belgique, la Mulette épaisse fait l'objet d'un projet LIFE intégré (Belgian Nature Integrated Project (BNIP) : LIFE 2014 IPE BE002, action A16). Ce projet financé par l'Europe vise, entre autre, à l'amélioration des connaissances sur les exigences écologiques et les menaces qui pèsent sur nos populations.

Si une telle importance est accordée à la conservation de cette espèce, qui est prioritaire en matière de conservation (Lopes-Lima *et al.*, 2014), c'est parce qu'elle fournit un nombre non négligeable de services écosystémiques à l'Homme (Fig. 2) et est indispensable à son environnement (Vaughn, 2018).

Tout d'abord, lorsqu'elle s'enfonce dans le sédiment, la Mulette épaisse induit un effet de bioturbation qui provoque un échange entre les nutriments présents dans le sédiment et ceux de la colonne d'eau. Ensuite, par ses qualités d'animal filtreur, la mulette permet, entre autre, d'éliminer de nombreuses particules présentes dans la colonne d'eau avec une capacité de filtration d'environ 50 litres/jour (Vaughn, 2018; Feind *et al.*, 2018). Une partie de ces particules sera digérée par la mulette, tandis que les nutriments solubles seront excrétés et rendus disponibles pour d'autres organismes tels que des algues benthiques ou des bactéries hétérotrophes avant de remonter la chaîne trophique aquatique jusqu'aux poissons et macro-invertébrés (Vaughn, 2018). En plus de cela, la filtration permet une aération importante du milieu interstitiel, étant donné que les moules éliminent aussi bien les particules de la colonne d'eau que celles du sédiment interstitiel (Motte, *com. pers.*, 2019 ; Vaughn, 2018). Via la combinaison de ces processus, un recyclage des nutriments est assuré ainsi qu'un maintien de la clarté de l'eau, même lorsque les nutriments sont abondants. De par ces fonctions et son espérance de vie de plus de 20 ans, l'espèce est dotée d'une sensibilité importante à la pollution des cours d'eau, ce qui en fait une espèce bio-indicatrice. La Mulette épaisse, indispensable à la bonne qualité des cours d'eau, est dès lors considérée comme une espèce parapluie, car elle fournit un environnement propice à de nombreux autres organismes. Elle peut notamment être bénéfique pour certains poissons par l'entretien de frayères de qualité ou en tant qu'hôte de leurs œufs (Tatoj *et al.*, 2017).

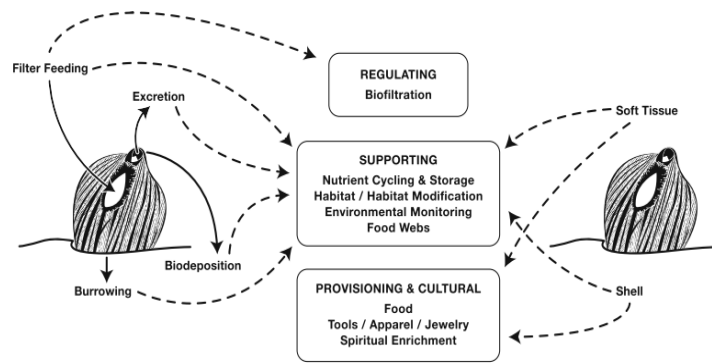


Figure 2 : Services écosystémiques fournis par la Mulette épaisse et bénéfiques à l'Homme, d'après Vaughn (2018).

1.3.2. Cycle de vie et déclin

Le cycle de vie complexe de la moule comprend quatre stades de développement. L'exigence écologique spécifique de chacun de ces stades les rend sensibles à différentes menaces (tableau 1), pouvant provoquer le déclin des populations (Denic *et al.*, 2014).

La reproduction des Mulettes épaisses s'effectue entre avril et fin juillet (Hochwald & Gum, 2012). La première phase est celle de fécondation des œufs. Ceux-ci sont logés dans une poche interne de la femelle après qu'elle ait inhalé le sperme que le mâle libère dans l'eau. Après la fécondation et la maturation des œufs, au bout de 2 à 4 semaines, ces derniers se transforment en larves appelées glochidies (Hochwald & Gum, 2012). Ces larves sont ensuite disséminées par la femelle dans le cours d'eau. L'espèce est dite tachytictique, en opposition aux espèces bradytictique qui gardent leurs glochidies sur de plus longues périodes pouvant aller de 6 à 10 mois (Jansen *et al.*, 2000). En Bavière, Hochwald (1997) a pu observer qu'une Mulette épaisse femelle pouvait réaliser jusqu'à 5 fraies par année. Une fois relâchées dans le cours d'eau, les glochidies vont adopter un mode de vie parasitaire, nécessitant un poisson hôte qui les portera sur ses branchies pendant toute la durée de ce stade (3 à 5 semaines). Pas loin d'une dizaine d'espèces de poissons peuvent accueillir les glochidies (Cucherat, 2014), avec des variations observables selon les régions d'Europe. Parmi ces espèces, on retrouve par exemple le Chabot commun (*Cottus gobio*), le Vairon (*Phoxinus phoxinus*), le Chevesne (*Squalius cephalus*) ou encore le Rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) (Hochwald & Gum, 2012). Après s'être libérées du poisson hôte, les juvéniles s'enfoncent dans le substrat jusqu'à l'âge de 2-3 ans environ, avant de devenir des adultes filtreurs pouvant atteindre au maximum une trentaine d'années (Denic *et al.*, 2014; Lopes-Lima *et al.*, 2017). Dès l'âge adulte atteint, les moules sont capables de se reproduire et ce tout au long de leur vie (Hochwald & Gum, 2012), bien que leur reproduction soit plus active après un certain âge. En effet, leur croissance suit la courbe de von Bertalanffy, c'est-à-dire qu'elles se consacrent d'abord à leur développement jusqu'à atteindre une certaine taille, avant de ralentir leur taux de croissance pour focaliser leur énergie dans la reproduction (Zajac *et al.*, 2018).

Les activités anthropiques sont la première cause du déclin des populations de Mulette épaisse, menant principalement à la dégradation des habitats par des pollutions diverses dont l'eutrophisation des cours d'eau (Feind *et al.*, 2018; Lopes-Lima *et al.*, 2018). Plus précisément, la diminution des populations de poissons hôtes, le colmatage du sédiment ou encore la dégradation de la qualité de l'eau sont critiques pour la survie de l'espèce (Stoeckl & Geist, 2016; Taeubert *et al.*,

2011). Depuis peu, les changements climatiques semblent également être un facteur influant sur la survie des moules. À titre d'exemple, les sécheresses de plus en plus fréquentes risquent d'exposer les individus trop longtemps à l'air libre ou à des températures de l'eau incompatibles avec leurs exigences, notamment pendant leur période printanière de reproduction (Hochwald, 2000; Sousa *et al.*, 2018). S'ajoute à ces menaces l'apport d'espèces exotiques envahissantes, en particulier des bivalves en compétition avec les ressources spatiales et trophiques, comme par exemple les Moules zébrées (*Dreissena polymorpha* et *Dreissena bugensis*) ou les Corbicules asiatiques (*Corbicula fluminea*), et des mammifères (Feind, Geist, and Kuehn 2018; Zahner-meike and Hanson 2001) comme le Rat musqué (*Ondatra zibethicus*), le Raton laveur (*Procyon lotor*) ou le Ragondin (*Myocastor coypus*). Ces derniers peuvent nuire aux moules d'eau douce de deux façons : soit par la dégradation des habitats (Rat musqué, Ragondin), soit par la prédation (Rat musqué, Ragondin, Raton laveur).

Outre ces mammifères exotiques, le Castor européen (*Castor fiber*) a aussi un impact non négligeable sur les populations de moules. Bien qu'il soit une espèce indigène, il a longtemps été absent du territoire wallon avant d'être réintroduit de façon massive et non contrôlée au début des années 2000. Aujourd'hui, le manque de prédateurs naturels ainsi que son statut d'espèce protégée ont favorisé l'expansion des populations de castor, le rendant omniprésent en Wallonie. Le castor ne consomme pas de moules d'eau douce, mais la construction de ses barrages modifie les écoulements des cours d'eau et induit une retenue de la matière en suspension en amont des barrages. Lorsque les barrages cèdent, la matière retenue est libérée massivement et provoque un colmatage du fond des cours d'eau, entraînant l'asphyxie des moules adultes et des juvéniles, enfouies dans le substrat (Rudzite & Rudzitis, 2020).

Tableau 1 : Hiérarchisation des menaces pesant sur les Mulettes épaisses en fonction de leur stade de vie, d'après (Cucherat, 2014)

	Stade adulte	Stade larvaire et parasitaire	Stade post-parasitaire et juvénile
1	Pollution du milieu aquatique	Disponibilité en poissons hôtes	Pollution du milieu aquatique et du sédiment
2	Changement et perte d'habitats	Pollution thermique	Changement et perte d'habitats
3	Introduction d'EEE	Compétition interspécifique	
4	Exploitation commerciale		

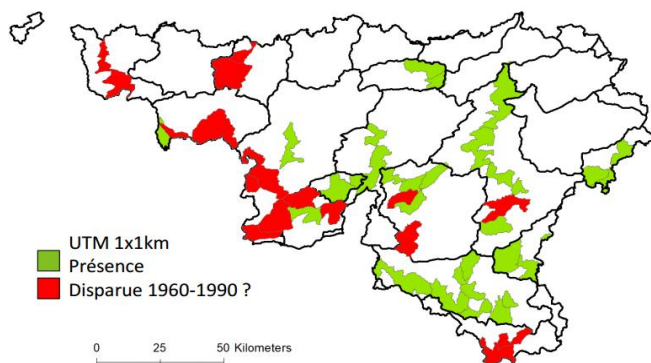


Figure 3 : Distribution des populations d'*Unio crassus* présentes et disparues en Wallonie, indépendamment de leur état de conservation (DEMNA 2020).

Suite à ces diverses menaces, la Mulette épaisse a déjà disparu de nombreuses rivières wallonnes où elle était présente historiquement (Fig. 3). Son état de conservation en Wallonie se dégrade et est évalué comme « défavorable-mauvais » selon le dernier rapportage 2019 de la directive « Habitats » (Directive 92/43/CEE du Conseil, art.17) (Motte, *com. pers.*, 2020).

1.3.3. Conservation de l'espèce

Dans le but de répondre aux objectifs européens de conservation de la Mulette épaisse du projet LIFE intégré, la Belgique doit proposer un plan d'action. Ce plan d'action, dont le terme est prévu pour 2022, comprend avant tout un certain nombre d'études utiles à l'amélioration des connaissances, et donc de la conservation de l'espèce (Motte *et al.*, 2018).

D'après Lopes-Lima *et al.* (2017), les populations qui devraient bénéficier d'une protection prioritaire sont celles en meilleure santé et localisées dans des habitats non dégradés. Un critère supplémentaire à cette priorisation est la diversité génétique des populations, qui doit être maintenue lorsqu'elle est élevée, comme c'est le cas notamment dans la Semois, au sud de la province du Luxembourg (Stoeckle *et al.*, 2019). Si l'on souhaite conserver durablement une population en bon état de conservation, il est nécessaire d'identifier les menaces qui peuvent peser sur cette dernière. Dans la Semois, la mulette ne souffre à priori pas d'une détérioration majeure de son habitat. En revanche, la prédation (particulièrement par le Rat musqué) est une menace probable pesant sur la Mulette épaisse dans cette rivière (Libois, 2006). Comme le suggéraient déjà Owen *et al.* (2011), il est dès lors nécessaire de prendre en compte l'impact que peut avoir le Rat musqué (et éventuellement d'autres prédateurs potentiels) sur les populations de Mulette épaisse si l'on souhaite en assurer le suivi, car cela pourrait avoir des conséquences sur les mesures à prendre pour leur conservation (Diggins & Stewart, 2000).

1.4. Objectifs scientifiques

Le but de ce mémoire est donc d'**objectiver la pression de prédation du Rat musqué afin de déterminer s'il constitue une menace pour la sauvegarde de la Mulette épaisse dans la Semois**. Ce mémoire s'inscrit dans le cadre du projet LIFE *Unio crassus* (action A16 du BNIP) et est réalisé en collaboration avec le Service Public de Wallonie (SPW) : Agriculture, Ressources Naturelles et Environnement (ARNE)- Département de l'Étude du Milieu Naturel et Agricole (DEMNA).

Quelques publications mentionnent que le Rat musqué a pour habitude de laisser des tas de coquilles à l'entrée de ses terriers (Diggins & Stewart, 2000; Owen *et al.*, 2011). C'est donc indirectement, via la collecte de ces tas de coquilles sur un secteur de la Semois que nous pourrions **quantifier la consommation de Mulettes épaisses pendant une année et déterminer si cette consommation est saisonnière ou répartie sur toute l'année**. On sait que le Rat musqué n'hiberne pas et se nourrit toute l'année (Danell, 1996), mais il est possible que sa période de reproduction influence son régime alimentaire. En effet, cette période qui a lieu depuis le mois de mars jusque fin août avec jusque 3 portées de jeunes par an pourrait entraîner des besoins énergétiques conséquents. Les conditions saisonnières environnementales (débits et hauteurs d'eau), ainsi que la disponibilité en végétaux pourraient aussi influencer la prédation.

Pour donner un sens à cette quantification, et déterminer si l'impact du Rat musqué envers les Mulettes épaisses est significatif, il sera nécessaire d'**évaluer la disponibilité des proies pour le Rat musqué via une étude quantitative de la densité de mulettes vivantes dans la Semois, qui permettra d'estimer le pourcentage de la population consommée sur le secteur**.

Idéalement, **le nombre de Rats musqués responsables de la prédation sur le secteur d'étude devra aussi être estimé.** Cela se fera via l'expertise d'un piégeur du Service Public de Wallonie et, éventuellement, par piégeage et destruction des individus.

Ensuite, nous aborderons la question de **l'existence d'une éventuelle stratégie de sélection des proies par le Rat musqué** en comparant la distribution des classes de taille des populations vivantes et consommées de mulettes sur la Semois. Si une sélection sur la taille a lieu, cela pourrait avoir un effet sur la structure d'âge et la croissance des populations (Hanson *et al.*, 1989). Pour éclaircir ce point, l'âge des mulettes consommées sera évalué à partir de leur taille via des équations construites sur base de données existantes.

La Mulette épaisse étant connue pour sa plasticité de taille et de forme entre les cours d'eau et au sein même d'une rivière (Hochwald, 2000), une comparaison de la structure de taille des mulettes de différentes rivières wallonnes sera également réalisée. Le but de cette comparaison est de **déterminer si les résultats obtenus pour la Semois sont transposables aux autres rivières wallonnes**, ou si un éventuel changement de taille d'un cours d'eau à l'autre peut être mis en évidence et pourrait induire une différence de la taille des mulettes consommées par le Rat musqué.

Parallèlement aux objectifs précédents, on tentera de **déterminer la technique mise en œuvre par le Rat musqué pour ouvrir et consommer les mollusques**, car s'il n'y a plus de doute sur le fait qu'il en est capable, on ne sait pas précisément comment il s'y prend. Les coquilles des Mulettes épaisses sont particulièrement épaisses, les rendant difficile à briser par rapport à d'autres espèces (Zahnermeike & Hanson, 2001). Selon, Owen *et al.* (2011), il pourrait les tuer indirectement en les laissant mourir à l'air libre, or il s'avère que la mulette présente une résistance importante à la dessiccation (Motte, *com. pers.*, 2019). Cette étape, réalisée grâce à des pièges photographiques, permettra aussi de détecter l'éventuelle présence d'autres prédateurs sur le secteur.

Enfin, une partie de l'étude sera consacrée à l'analyse de l'aspect sociétal de la présence du Rat musqué et de son impact sur les espèces protégées comme les Mulettes épaisses, au vu de leur importance écologique. Via cette analyse, on cherchera à **comprendre la vision des différents acteurs du terrain et les répercussions éventuelles de la problématique perçues par ces derniers.**

Au terme de notre étude, une réflexion sera menée sur les éventuelles mesures à prendre afin d'adapter les stratégies de conservation de la Mulette épaisse et/ou de gestion du Rat musqué, ainsi que les potentielles études complémentaires à réaliser.

II. Matériel et méthodes

II.1. Présentation du site d'étude

Prenant sa source à Arlon, la Semois parcourt environ 200 kilomètres avant de se jeter dans la Meuse à Monthermé, dans les Ardennes françaises. L'étude a été réalisée au début de la partie ardennaise belge de cette rivière, au lieu-dit de la Vanne des Moines, situé dans la commune de Florenville entre les villages de Sainte-Cécile et d'Herbeumont en province de Luxembourg (Fig. 4). Située juste en aval de la Lorraine belge, la Semois présente dans cette région un sol encore plus ou moins riche en calcaire du jurassique, avec une géologie constituée d'argiles et de marnes (Thoen *et al.*, 1996). Le substrat devient ensuite de plus en plus rocheux à mesure que la rivière traverse les schistes et phyllades ardennais. Le lit de la Semois varie dans cette région entre 20 et 40 mètres de large. L'état écologique de la masse d'eau de la Semois concernée par l'étude (SC28R), au sens de la Directive-Cadre sur l'Eau (DCE), est évalué comme moyen (DEMNA, *com. pers.*, 2020).

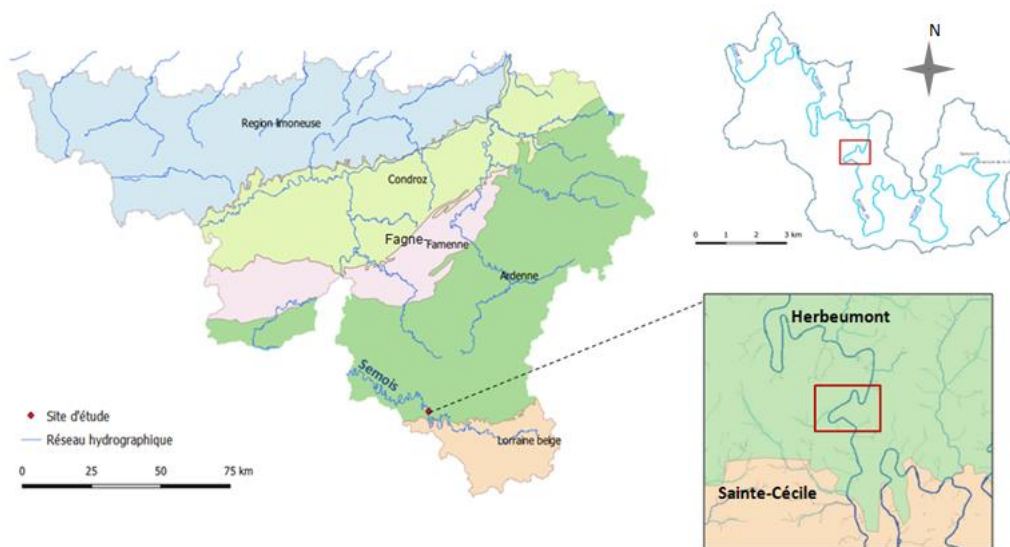


Figure 4 : Localisation du site d'étude (lieu-dit de la Vanne des Moines) selon les régions naturelles de Wallonie et au sein de la masse d'eau de surface SC28R (Semois III). Fond de carte obtenu sur la plateforme WalOnMap (SPW, 2020).

L'Ardenne étant caractérisée par ses forêts typiques de feuillus et de conifères, le tronçon de rivière étudié est bordé en rive gauche par les forêts domaniales et communales de Conques et de Sainte-Cécile, et en rive droite par la forêt des Épioux. La Vanne des Moines fait partie du site Natura 2000 BE34046 « bassin de la Semois de Florenville à Aubry » et se trouve dès lors divisé en plusieurs unités de gestion, qui visent au maintien de la zone naturelle via une réglementation des actions qui peuvent s'y dérouler. Ainsi, l'ensemble de la zone forestière qui borde le tronçon de rivière étudié est une zone à gestion publique (UG2 temporaire), gérée par le Département de la Nature et des Forêts (DNF), tandis que la rivière en elle-même est classée en tant que « milieu aquatique avec présence de Moule perlière et/ou Mulette épaisse » (UG1 S1) (Fig. 5). C'est donc en raison de la présence de Mulettes épaisses dans une zone Natura 2000 que cette partie de la Semois a été choisie pour mener notre étude. Le gestionnaire de la portion de Semois concernée par l'étude est le Service Public de Wallonie (SPW) : Agriculture, Ressources Naturelles et Environnement (ARNE) – Département de la Ruralité et des Cours d'Eau (DRCE) - Direction des Cours d'Eau Non Navigables (DCENN).

II.1.1. Prospection du site d'étude sur 4 kilomètres

Au début de l'étude, une prospection du site a été réalisée sur 4 km en chacune des rives (Fig. 5). Lors de cette prospection, un repérage des coquilles vides le long des berges, des terriers de Rats musqués et des lieux de consommation principaux a été fait sans aucune collecte de coquilles, dans le but de détecter l'étendue du phénomène de prédation sur le site d'étude. Chaque élément a été localisé via un signal GPS (Garmin eTrex® 30x) et a été reporté ultérieurement sur un orthophotoplan du secteur via le logiciel Qgis (2019), afin d'analyser la distribution spatiale de la détection des moulettes prédatées.

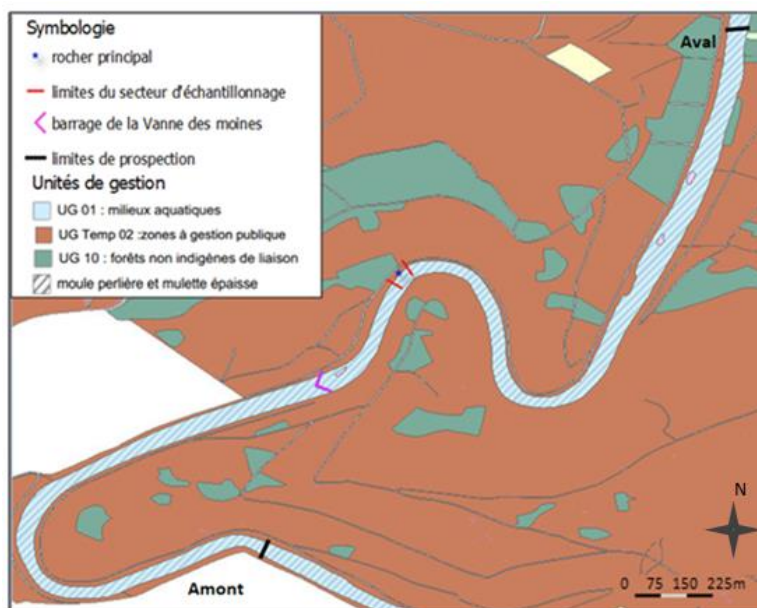


Figure 5 : Délimitation du tronçon de rivière étudié et du secteur de collecte, avec unités de gestion Natura 2000. Fond de carte obtenu sur la plateforme WalOnMap (SPW, 2020). Les coordonnées exactes se trouvent dans l'annexe 1.

II.1.2. Délimitation d'un secteur de collecte au sein de la zone de prospection

Au sein des 4 kilomètres de rivière prospectés, un secteur de collecte de 70 mètres a été délimité en rive gauche (Fig. 5 et 6), suite à la détection de terriers de Rats musqués creusés le long de la berge et d'amas de coquilles vides déposées à l'entrée de ceux-ci (Fig. 7). De par la présence d'un rocher qui semble être un lieu principal de consommation, au vu des nombreuses coquilles retrouvées sous ce dernier (Fig. 7), le secteur a été considéré comme représentatif de la prédation issue d'un foyer familial de Rats musqués et a donc été choisi pour cette raison en plus de son accessibilité.

La crête de berge bordant le secteur est recouverte d'une végétation herbacée et de quelques feuillus, principalement des Charmes communs (*Carpinus betulus*) et quelques jeunes Aulnes glutineux (*Alnus glutinosa*). De ce fait, le pied de berge est ombragé par le feuillage des charmes qui dépasse au-dessus de l'eau. En hiver, la crête de berge est inondée et les arbres ont les pieds dans l'eau. L'entrée des terriers ainsi que le rocher principal sont dès lors immergés. Sur la berge opposée au secteur d'échantillonnage (berge droite), des feuillus bordent la rivière mais la crête est rocheuse et beaucoup plus abrupte.

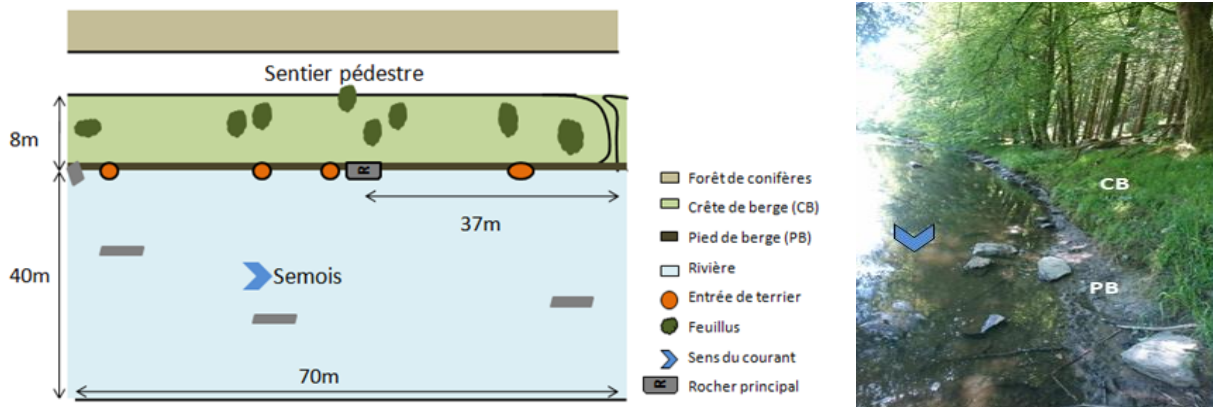


Figure 6 : À gauche : Schéma du secteur de collecte reprenant les entrées de terriers où des coquilles ont été retrouvées ainsi que le rocher principal de consommation. À droite : photo du secteur de collecte (C. Lecuivre).



Figure 7 : Illustration d'amas de coquilles retrouvées à l'entrée d'un terrier (à gauche) et du rocher principal de consommation compris dans le secteur d'étude (à droite). (Photos : C. Lecuivre)

II.2. Protocole d'échantillonnage, identification et mesure des coquilles

II.2.1. Collecte des coquilles sur la Semois

Sur le secteur de collecte de 70 m (Fig. 6), les coquilles vides retrouvées sous le rocher principal et à l'entrée des terriers jusqu'à un mètre de la berge en direction de la rivière ont été collectées périodiquement, à environ 15 jours d'intervalle entre le 13 juin 2019 et le 19 juin 2020. À noter que du 12 octobre 2019 au 26 mai 2020, aucune collecte n'a pu être réalisée, d'abord en raison des crues trop importantes de la Semois immergeant l'entrée des terriers et empêchant l'accès au secteur et la collecte jusqu'au mois d'avril, puis en raison de la crise sanitaire du Covid 19 interdisant les activités de terrain de mars 2020 jusque mi-mai 2020. Les coquilles ont été détectées visuellement et au toucher dans les endroits à forte turbidité. En plus de ces collectes, des coquilles récoltées dans le même secteur les 9 et 23 novembre 2018 ont été mises à disposition par le DEMNA.

II.2.2. Identification des coquilles de bivalves

L'ensemble des coquilles collectées et mises à disposition ont été identifiées jusqu'à l'espèce.

Unio crassus

Les Mulettes épaisses (*Unio crassus*) sont reconnaissables par leur coquille ellipsoïdale épaisse, dont la partie externe (péριοstracum) est de couleur brun foncé à noir, généralement à reflets vert bouteille. La partie postérieure a tendance à être plus longue que la partie antérieure. L'intérieur de la coquille se caractérise par une nacre blanche à rosée, et par la présence d'une charnière bien

développée assurant la fermeture des deux valves de la coquille. Sur cette charnière, on retrouve sur la valve gauche deux dents cardinales coniques bien séparées et, sur la valve droite, une dent cardinale conique denticulée qui s'insère entre les deux dents de la valve opposée lors de la fermeture (Fig. 8). Les deux valves sont également reliées par un ligament dorsal court et robuste, encore souvent présent dans le cas d'une prédation récente. La Mulette épaisse adulte peut atteindre des longueurs variables de 50 à 70 mm, et des largeurs de 23 à 33 mm (Laudelout & Libois, 2003; Thomas, 2006). Bien que les sexes soient séparés chez la mulette, aucun dimorphisme n'est visible sur la coquille (Hochwald & Gum, 2012).



Figure 8 : Dents cardinales de la valve gauche (à gauche) et de la valve droite (à droite) chez la Mulette épaisse (*Unio crassus*).
(Photos : C. Lecuivre).

Unio pictorum et *Unio tumidus*

Deux autres espèces du genre *Unio*, bien qu'absentes du site d'étude, peuvent être retrouvées en Wallonie et sont à ne pas confondre avec *U. crassus*. La Mulette des peintres (*Unio pictorum*) est de forme beaucoup plus oblongue et possède un ligament plus long. La Mulette renflée (*Unio tumidus*), elle, est de couleur brunâtre-bronze et comme son nom l'indique, présente une coquille fortement bombée par rapport aux autres espèces du même genre. Sa forme est, comme pour *U. pictorum*, plus allongée qu'*U. crassus*. De plus, chez ces deux espèces, les dents de la valve gauche ne sont pas distinctes comme chez *U. crassus* mais sont rapprochées l'une de l'autre. Du point de vue de leur habitat, on les retrouve dans des eaux calmes voire stagnantes, tandis qu'*Unio crassus* est caractéristique des eaux courantes (Vrignaud, 2004).

Anodonta anatina

L'Anodonte des canards (*Anodonta anatina*), se caractérise par des coquilles bien plus fines, avec un périostracum grisâtre à verdâtre qui présente de fines rides coupant obliquement les stries de croissance. La coquille est de forme triangulaire, en raison d'une aile postérieure importante formant un angle conséquent entre les bords inférieurs et supérieurs. Le sommet de la coquille, ou umbo, est non proéminent et souvent fortement érodé par rapport à celui d'*Unio crassus*. La nacre est lisse, sans dent cardinale, et les valves sont reliées par un ligament assez long qui se rompt aisément (Vrignaud, 2004). Bien que cette deuxième espèce ne fasse pas l'objet de l'étude, les individus collectés ont été quantifiés et mesurés au même titre qu'*Unio crassus*, et les proportions relatives de chacune des espèces ont ensuite été déterminées. À nouveau, l'espèce *Anodonta anatina* est à ne pas confondre avec d'autres espèces proches telles qu'*Anodonta cygnea* ou *Pseudanodonta elongata*, malgré que ces dernières n'aient pas été retrouvées sur le site d'étude. L'anodonte des cygnes (*A. cygnea*) est une espèce d'eau stagnante, dont la coquille est de couleur jaunâtre, plus allongée et moins renflée que celle d'*A. anatina*. *Pseudanodonta elongata*, quant à elle, se distingue par une aile beaucoup moins importante, une coquille moins renflée et la présence de tubercules au niveau du sommet typique du genre (Demol, 2000; Vrignaud, 2004).

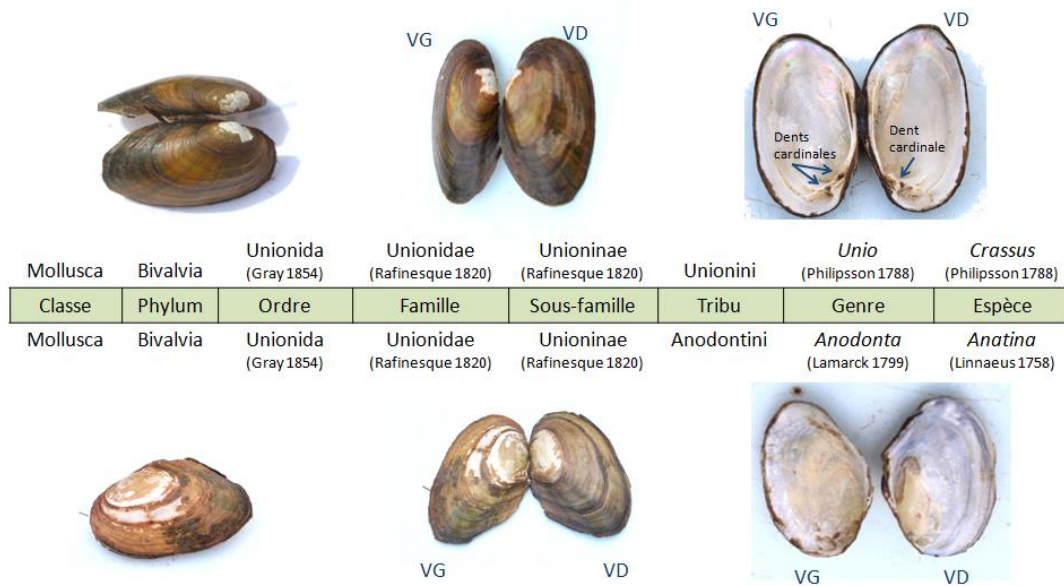


Figure 9 : Comparaison des vues internes et externes des deux espèces échantillonnées, soient *Unio crassus* et *Anodonta anatina* (VG=valve gauche ; VD=valve droite), avec classification selon Lopes-Lima *et al.* (2017). (Photos : C. Lecuivre).

II.2.3. Mesure des coquilles

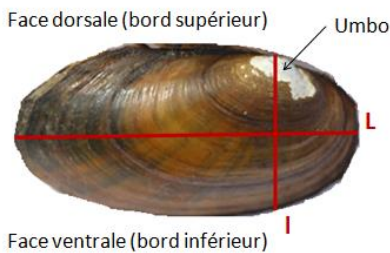


Figure 10 : Vue externe d'une valve droite d'*Unio crassus* et des axes de mesures (l=distance maximale de l'axe dorso-ventral ; L=distance maximale de l'axe antéro-postérieur). (Photo : C. Lecuivre).

Après identification, les coquilles ont été mesurées au dixième de millimètre près à l'aide d'un pied à coulisse, selon leur plus grand axe en largeur et en longueur d'après Helama *et al.* (2017) et Vrignaud (2004) (Fig. 10). Les mesures ont été encodées dans Excel. Certaines coquilles, trop endommagées pour que largeur et longueur soient toutes deux mesurées correctement, ont été répertoriées en tant que « fragments ».

II.2.4. Distinction des prédateurs potentiels sur base de l'état des coquilles

La présence d'égratignures sur les coquilles, supposées des dents ou des griffes du Rat musqué, sont une preuve de la prédation (Diggins & Stewart, 2000; Zahner-meike & Hanson, 2001). Une autre preuve, qui nous a permis de considérer qu'il s'agissait bien d'une prédation par le Rat musqué, est le fait d'avoir retrouvé en grande partie des tas de coquilles intactes, c'est-à-dire présentant les deux valves encore attachées par le ligament dorsal. En effet, contrairement au Rat musqué, le Ragondin qui est un autre prédateur potentiel de mollusques d'eau douce a pour habitude de briser systématiquement la valve gauche des coquilles (Pichon, 2017). Le Raton laveur, lui, est connu pour fouiller le fond de l'eau en bordure des berges à la recherche de moules et autre nourriture qu'il consomme ensuite hors de l'eau, mais ne plonge pas pour s'approvisionner (Pichon, 2017). Or, sur le site d'étude, des coquilles consommées ont été observées depuis le milieu de la rivière jusqu'au lieu de consommation laissant alors penser que le Raton laveur, malgré sa présence avérée par des

empreintes le long des berges et par des pièges photographiques, ne fait que parcourir le secteur en pied de berge, consommant potentiellement les quelques moules qu'il y trouve. Une précision supplémentaire a été apportée lors de l'encodage pour les coquilles fortement érodées ou présentant des anomalies de croissance afin de détecter d'autres menaces possibles telles que le passage de kayaks, par exemple, dont les coups peuvent déformer les coquilles des moules.

II.3. Quantification du nombre de Mulettes épaisses consommées

Pour chacune des coquilles mesurées, il a été précisé s'il s'agissait d'une valve simple ou d'un individu entier, présentant les deux valves intactes encore reliées par le ligament dorsal. Avant toute quantification du nombre de mulettes consommées, il a donc été nécessaire de définir si chaque valve simple mesurée comptait pour un individu (soit une mulette consommée), assumant que la deuxième valve de cet individu était manquante de l'échantillonnage ou si les deux valves simples d'une même mulette étaient présentes dans le jeu de données, créant alors des doublons d'individus si chaque valve simple est associée à une mulette différente. Pour ce faire, sur base de deux échantillonnages témoins, nous avons regardé pour chaque espèce de bivalve s'il était possible d'apparier entre elles les valves gauches et droites et d'ainsi reconstituer un individu complet.

Pour plus de 85% des valves simples d'*Unio crassus* des deux échantillonnages témoins, il a été possible de retrouver les valves gauches et droites d'un même individu. Dès lors, il a été supposé que deux valves simples d'*Unio crassus* de taille similaire (sur base du rapport longueur/largeur) comptaient en réalité pour un seul individu entier, le ligament s'étant probablement rompu après la prédation, par dégradation naturelle. De ce fait, chaque échantillonnage a été remodelé via le logiciel R, en regroupant deux à deux les valves simples appartenant à une même classe de taille, définie préalablement par discrétisation du rapport longueur/largeur des valves simples en classes d'intervalle proche de 0,1. Pour *Anodonta anatina*, en revanche, les valves simples des deux échantillonnages témoins n'ont pas pu être appariées. Pour cette espèce, chaque valve simple a donc été comptabilisée comme un individu, assumant une sous-estimation probable liée au fait que les deux valves pouvaient avoir été cassées lors de la prédation et non retrouvées lors de l'échantillonnage.

Ensuite, les fragments qui avaient été recensés pour les deux espèces ont été retirés du jeu de données, puisqu'il n'était pas possible de les apparier correctement en raison des mesures manquantes, ni de savoir s'ils constituaient un même individu ou plusieurs. Ce retrait est considéré comme acceptable, puisque les fragments ne représentaient pas plus de 5% de l'ensemble des données. Néanmoins, il faut noter que d'une manière générale, une sous-estimation du nombre d'individus consommés est possible selon les circonstances et les conditions saisonnières lors des collectes.

II.4. Recensement et quantification des Mulettes épaisses vivantes

II.4.1. Méthode de recensement

Afin d'évaluer l'état de la population de Mulette épaisse vivant sur le site d'étude, un recensement a été effectué les 11 et 12 juin 2020. Cette opération aurait pu se dérouler dès le début du mois de

mai, si les restrictions liées à la crise sanitaire du Covid 19 ne nous en avaient pas empêchés. Avant le mois de mai, il n'est pas possible de recenser les moules efficacement en raison des niveaux d'eau importants et des basses températures, altérant notre capacité de détection. Il est également important que la température de l'eau ne soit ni trop froide ni trop chaude lors du recensement (entre 6°C et 15°C environ), sans quoi les moules sont amenées à s'enfouir dans le substrat pour se protéger (Pfeiffer & Nagel, 2010). La méthode employée est la méthode standard du DEMNA élaborée pour le monitoring art.17 imposé par la directive Natura 2000. Cette méthode consiste à parcourir des tronçons successifs de 20 mètres de long, sur lesquels une prospection de 20 minutes s'opère de l'aval vers l'amont en trois positions du cours d'eau (20 min en berge droite, 20 min au centre et 20 min en berge gauche). Au niveau des berges, la prospection est limitée à un mètre cinquante du bord tandis qu'au centre du cours d'eau, une prospection en zigzag est réalisée afin de couvrir au mieux la largeur du lit. Pour le mémoire, dix tronçons définis par le DEMNA lors d'inventaires antérieurs et inclus dans la zone d'étude de 4 km ont ainsi été inventoriés (Fig. 11).

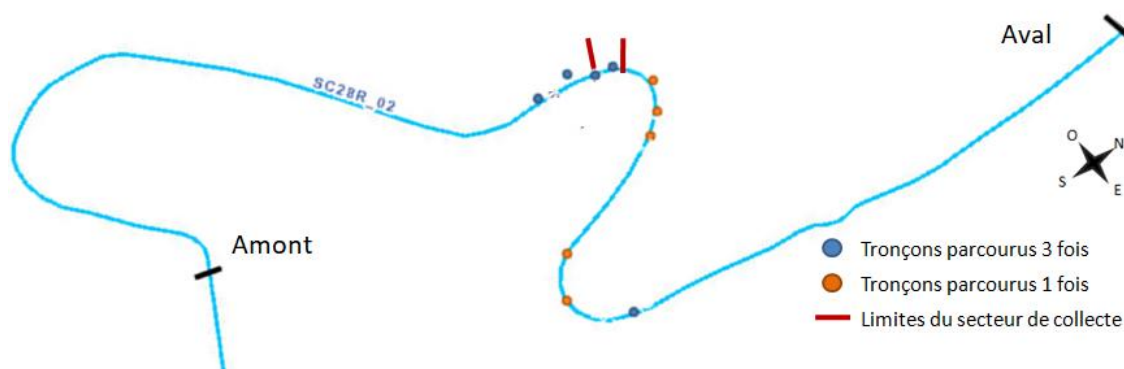


Figure 11 : Position des tronçons inventoriés au sein de la zone d'étude de 4 km et par rapport au secteur de collecte.

Durant le recensement, les moules ont été détectées visuellement via des aquascopes, et tactilement pour repérer les individus enfouis dans le substrat. En effet, d'après une étude de Lamand & Beisel (2014), la méthode visuelle n'est utile que pour détecter la présence des individus, mais ne permet pas d'estimer correctement les populations, puisque 10 % seulement des individus seraient recensés de cette manière. Afin d'obtenir une évaluation semi-quantitative des moules, la méthode a donc été combinée à une détection tactile des individus, comme le suggèrent Pfeiffer & Nagel (2010). Concrètement, le fond de la rivière est tâté en surface lorsque la profondeur de la rivière le permet, en l'occurrence lorsque l'on prospecte en pied de berge. La forme des moules ainsi que leur texture permettent, avec un peu d'expérience, de les distinguer des cailloux composant le substrat. Pour une quantification encore plus précise, qui prendrait en compte les individus enfouis plus profondément, une excavation du substrat serait nécessaire mais implique un dérangement des individus et une destruction de leur habitat (Lamand & Beisel, 2014). Les individus recensés ont été ramenés sur le bord et mesurés de la même manière que les coquilles prédatées (cf. II.2.3), avant d'être relâchés dans la rivière à l'endroit le plus proche de leur prélèvement. Pour compléter ces données, les recensements antérieurs réalisés par le DEMNA sur le site d'étude et sur d'autres rivières wallonnes ont été compilés en une base de données unique reprenant les mesures des Mulettes épaisses vivantes en Wallonie (DEMNA, *unpubl. data*).

II.4.2. Calcul de la densité de la population de moules

La plupart des coquilles ayant été collectées en 2019 (seulement 3 échantillonnages en 2020), ce sont les données d'inventaire de 2018 qui sont les plus susceptibles de représenter la disponibilité en proies pour le Rat musqué. De ce fait, la densité de population des Mulettes épaisses vivantes de la Vanne des Moines a été estimée à partir de l'inventaire du 3 juillet 2018 sur ce site (10 tronçons de 20m).

Néanmoins, le monitoring constitué d'un seul passage de 20 minutes en chaque position du cours d'eau ne suffit pas pour évaluer quantitativement l'ensemble des moules d'un tronçon (Pfeiffer & Nagel, 2010). Afin de mieux quantifier le nombre de moules, en juin 2020, 5 tronçons (Fig. 11) ont fait l'objet de 3 passages successifs de 20 minutes en berge gauche, au centre et en berge droite, sans relâcher les individus prélevés entre les 3 passages. Une équation du nombre de moules détectées en fonction du temps de prospection a ensuite été générée pour l'ensemble de ces 5 tronçons, afin de déterminer le temps de prospection nécessaire et donc le nombre de passages requis pour détecter l'ensemble des moules d'un tronçon. Ensuite, il a donc été possible de calculer la proportion de moules détectées en un passage de 20 minutes. En parallèle, le modèle de De Lury a été utilisé pour calculer l'efficacité de détection (E) sur base des trois passages effectués : $E = \frac{C1+C2+C3}{N}$ (Avec C1, C2 et C3 les nombres de moules détectées aux 1^{er}, 2^{ème} et 3^{ème} passages ; N l'effectif théorique : $N = \bar{x} - \frac{\bar{y}}{b}$; \bar{y} = la moyenne du nombre de moules détectées pour les 3 passages ; $\bar{x} = \frac{2C1+C2}{3}$; b l'efficacité moyenne de l'ensemble des passages : $b = -\frac{1}{2} \frac{C1(C1-C3)+C2(C2-C3)+C1^2-C2.C3}{C1^2+C2^2+C1.C2}$).

Ce modèle, habituellement utilisé pour les populations piscicoles, a pu être appliqué aux moules étant donné que les conditions requises ont été respectées ; à savoir un effort de capture identique pour chaque passage, l'absence d'immigration, d'émigration et de mortalité entre 2 passages successifs et l'absence de déplacement des moules en dehors du tronçon de capture. Il est également nécessaire que $C1 > C2 > C3$ pour pouvoir appliquer les formules ci-dessus (Laurent & Lamarque, 1975). Sur base de l'efficacité de détection calculée, la densité de population des Mulettes épaisses vivantes de la Vanne des Moines en 2018 a pu être corrigée.

II.5. Traitement statistique des données

L'ensemble des statistiques a été réalisé à l'aide du logiciel R studio, version R-3.6.1 (RStudio Team, 2016), et le package ggplot2 a été utilisé en plus des packages de base du logiciel. Avant chaque test statistique, la normalité et l'égalité des variances des données ont été vérifiées. La normalité n'étant presque jamais vérifiée, les données ont soit été soumises à des tests de comparaison de moyennes non paramétriques (Mann-Whitney), dans le cas où l'égalité des variances était de mise, soit dans le cas contraire aux tests d'homogénéité de Kolmogorov-Smirnov ou de Kruskal-Wallis, permettant de comparer respectivement les distributions de deux ou plusieurs échantillons. Quelquefois, les deux options ont été considérées afin d'apporter plus d'information sur les données (Rakotomalala, 2013; Stoeckle *et al.*, 2019). Les p-valeurs des comparaisons multiples ont été corrigées par la méthode de Bonferroni.

II.5.1. Temporalité de la prédation

Pour déterminer si la prédation a lieu de façon similaire toute l'année ou si certaines périodes peuvent refléter des besoins énergétiques plus importants du Rat musqué, un graphique du nombre d'individus de chaque espèce collectée au cours du temps a été généré, afin de quantifier la saisonnalité de la prédation entre juin 2019 et juin 2020. Un test de corrélation de Pearson a également été réalisé entre le nombre de moules consommées et les débits moyens journaliers de la rivière. En effet, en plus des potentiels besoins énergétiques requis par le rat à certaines périodes, les conditions environnementales pourraient influencer sa consommation de moules. En raison de l'impossibilité de collecter les coquilles en période hivernale, les débits hivernaux 2018-2019 et 2019-2020 (en m³/s) ont également été analysés, afin d'explorer si les conditions hivernales peuvent altérer le comportement de prédation du Rat musqué.

Les débits moyens journaliers de la Semois ont été obtenus via le réseau de mesures AQUALIM de la Direction des Cours d'Eau non navigables du Service Public de Wallonie, accessible en ligne et fournissant les données de débits et de hauteurs d'eau de différentes stations limnimétriques. Ces stations sont équipées de capteurs qui enregistrent les hauteurs d'eau, converties ensuite en débits à partir de courbes de tarages. Débits et hauteurs d'eau sont donc corrélés positivement. La station qui a servi de référence pour notre étude est celle d'Herbeumont, située à 5,5 kilomètres en aval du site d'étude (Aqualim, 2017).

II.5.2. Évolution de la population vivante des Mulettes épaisses de la Vanne des Moines

Pour détecter si la prédation impacte ou non la population vivante de moules à la Vanne des Moines, il était important de visualiser l'évolution de cette population d'année en année. Pour ce faire, un test de comparaison multiple de moyennes de Mann-Whitney a été réalisé dans le but de comparer l'inventaire de 2020 des Mulettes épaisses vivant dans la Semois à la Vanne des Moines avec deux inventaires réalisés par le DEMNA le 05/09/2012 et le 03/07/2018, et de détecter si la taille de la population vivante diffère d'un inventaire à l'autre. En parallèle, un test d'homogénéité de χ^2 a été réalisé pour tester si la répartition des moules sur les différents tronçons était homogène d'un inventaire à l'autre. De fait, une variabilité trop importante entre les tronçons pourrait mener à un test de comparaison de moyennes non significatif. D'après des tests réalisés sur la Sûre où les moules avaient été marquées, un tiers seulement des individus serait retrouvé d'un inventaire à l'autre (Motte, *com. pers.*, 2020). Par conséquent, les échantillons ont été considérés comme indépendants.

II.5.3. Distribution des classes de taille des Mulettes épaisses prédatées par le Rat musqué

Dans le but d'obtenir la structure de taille des Mulettes épaisses consommées par le Rat musqué, et de déterminer si une certaine classe de taille ou de forme est préférentiellement consommée, les jeux de données de chaque collecte ont été regroupés afin de constituer un jeu de données unique reprenant l'ensemble des coquilles vides collectées entre juin 2019 et juin 2020. À partir de ce dernier, deux histogrammes ont été produits, illustrant le nombre de Mulettes épaisses consommées au cours de la période d'étude en fonction respectivement de leur longueur et de leur

rapport longueur/largeur. Cette opération a été menée de la même manière pour les données de 2018, assumant que les coquilles collectées en novembre de cette année s'étaient accumulées depuis une durée indéterminée. L'hypothèse selon laquelle la distribution et la moyenne de la longueur des moules consommées ne changent pas d'une année à l'autre a ensuite été testée via les tests d'homogénéité de Kolmogorov-Smirnov et de comparaison de moyennes de Mann-Whitney. Enfin, deux histogrammes ont été produits dans le but de quantifier graphiquement la totalité des coquilles de Mulettes épaisses collectées en 2018, 2019 et 2020 en fonction respectivement de leur longueur et de leur rapport longueur/largeur, donnant ainsi une idée globale de la structure de taille et du rapport longueur/largeur des mulettes consommées sur le secteur de collecte.

Pour faciliter la lecture des histogrammes, les longueurs des individus ainsi que leurs rapports longueur/largeur ont été discrétisés en un nombre de classes approprié, défini sur base du nombre d'individus et de l'étendue des mesures, soit l'écart qui existe entre les valeurs minimums et maximums. Les longueurs ont donc été regroupées en classes de 3 mm, et ce pour chaque graphique de manière à les comparer aisément entre eux. Les rapports longueur/largeur, eux, ont été regroupés en classes de 0,25 mm.

II.5.4. Comparaison de la taille des mulettes consommées avec la taille des mulettes vivantes

Sur base de l'inventaire du 03/07/2018, des histogrammes similaires à ceux décrits ci-dessus ont été générés pour obtenir la structure de taille de la population vivante du secteur d'étude. Ensuite, dans le but de vérifier si le Rat musqué sélectionne les moules qu'il consomme sur base de leur taille ou s'il se contente de consommer les mulettes selon leur disponibilité dans le milieu, les distributions de taille des mulettes vivantes de 2018 et de l'ensemble des mulettes consommées par le Rat musqué sur le secteur d'étude ont été comparées statistiquement via un test de Kolmogorov-Smirnov, suivant le même procédé qu' Owen *et al.* (2011) dans une étude semblable. Dans le cas d'un résultat significatif, un test non paramétrique de Mann-Whitney sera réalisé pour préciser la direction de la sélection. Des comparaisons ont également été effectuées en séparant les données par tranches de taille de 10 mm, afin de voir si l'éventuelle sélection était faite sur l'ensemble des individus ou pour une tranche de taille en particulier.

II.5.5. Relation entre la taille et l'âge des individus

Pour déterminer l'impact de la prédation sur la structure d'âge des populations de mulettes, il est nécessaire de savoir si les mulettes consommées par les Rats musqués sur les différents cours d'eau sont des jeunes individus ou des individus adultes reproducteurs. L'âge des Mulettes épaisses peut être estimé à partir des stries de croissance visibles sur la coquille des bivalves. Dans le cadre de notre étude, l'âge des individus n'a pas été déterminé directement, mais via les données d'âge disponibles dans les inventaires antérieurs fournis par le DEMNA. Ainsi, pour la Vanne des Moines et pour chacun des cours d'eau où le nombre de stries avait été compté, la longueur des individus (y) a été mise en relation avec leur âge (x) selon la régression logarithmique : $y = a \ln(x) + b$, fournissant une courbe de croissance propre à chaque cours d'eau (Dunca, 2014).

Deux équations avaient déjà été calculées pour l'Our et la Sûre, dans le cadre du projet Life Unio du Grand-Duché du Luxembourg (GDL, 2019) :

$$\text{Our : } y=17,921 \ln(x)+11,34$$

$$\text{Sûre : } y=19,452 \ln(x)+3$$

Toutefois, l'âge avait été déterminé via une coupe dans le ligament interne des individus, rendant l'estimation plus précise. Sans retour de la scientifique ayant réalisé ces coupes, aucun marché n'a pu être passé avec le DEMNA et cette méthode n'a pas pu être réalisée sur les moules de la Semois. À partir des équations générées pour la Semois et des mesures de longueurs réalisées, l'âge des mulettes consommées sur cette rivière a pu être estimé. Les équations ont également permis de déterminer si un changement dans la taille des individus d'un cours d'eau à l'autre était simplement lié à une différence d'âge ou résultait d'une différence de croissance.

II.5.6. Recherche d'écotypes parmi les différentes rivières wallonnes

Pour tenter de comprendre si la stratégie de prédation du Rat musqué pouvait être liée à la structure de taille des populations vivantes de Mulettes épaisses de différentes rivières, nous avons cherché à distinguer d'éventuels écotypes associés aux différents cours d'eau de Wallonie inventoriés par le DEMNA. Pour ce faire, grâce à la base de données des populations de mulettes vivantes en Wallonie (cf. II.4.1), des boîtes à moustache (1^{er} quartile, médiane, 3^{ème} quartile) ont permis dans un premier temps de repérer des différences de longueur des individus entre les cours d'eau et entre les toponymes d'une même rivière. Le terme « toponyme », spécifique au DEMNA, fait référence à la dénomination des différents lieux d'un même cours d'eau ayant fait l'objet d'inventaires des Mulettes épaisses. Dans un second temps, l'utilisation de tests de Kruskal-Wallis suivis de tests post Hoc (pairwise Wilcoxon) a permis de confirmer ou non la significativité de ces différences inter et intra-cours d'eau. Seuls les inventaires réalisés selon la méthode des tronçons de 20 mètres (cf. II.4.1) ont été exploités, dans un souci de fiabilité de la méthode permettant de comparer les données entre elles (Fig. 12). En effet, d'autres inventaires disponibles n'ont pas été réalisés de manière aussi attentive, induisant un biais en faveur des moules de grande taille, plus faciles à détecter que les juvéniles. Le Laval, bien qu'il ait été inventorié sur un secteur linéaire de 50m, a tout de même été exploité car les inventaires ont été réalisés méticuleusement en raison du caractère isolé de la population demandant une attention particulière. Préalablement, les valeurs aberrantes ont été corrigées ou supprimées du jeu de données. La largeur et la longueur des mulettes étant corrélées significativement (Corrélation de Pearson, $cor=0,94$, $p<2,2 \times 10^{-16}$), seules les longueurs ont été utilisées pour la recherche d'écotypes car elles comprenaient moins de valeurs extrêmes.

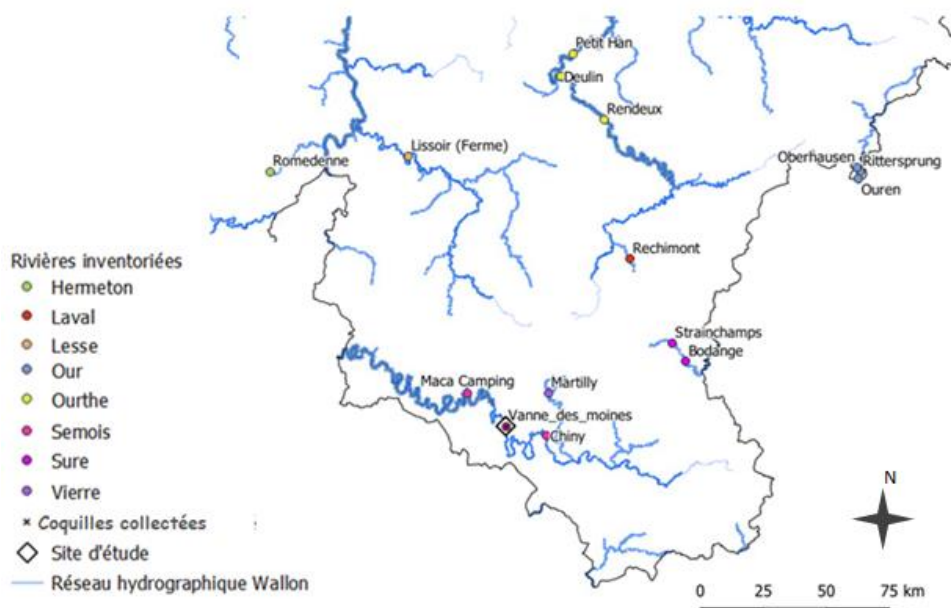


Figure 12 : Cartographie des rivières inventoriées par le DEMNA selon la méthode des tronçons de 20m pour le recensement Natura 2000 des Mulettes épaisses. Chaque point d'une même couleur correspond à un toponyme différent d'une même rivière ayant fait l'objet d'un inventaire. Fond de carte obtenu sur la plateforme WalOnMap (SPW, 2020).

II.7. Estimation de la densité de Rats musqués sur le site d'étude

Une fois les collectes de coquilles et les recensements de Mulettes épaisses terminés, le site d'étude a été parcouru avec un piégeur du Service Public de Wallonie (SPW), afin de détecter la présence de terriers occupés aux alentours du secteur de collecte. Idéalement, un piégeage aurait dû être mis en place afin d'évaluer le nombre de Rats musqués présents sur le site, mais les niveaux d'eaux anormalement bas pour la saison n'ont pas permis l'installation de pièges. L'expertise du piégeur a cependant permis d'estimer la densité de Rats musqués sur le secteur.

II.8. Mise en place de pièges photographiques

Au cours de l'étude, des pièges photographiques (Dörr, SnapShot Extra Black, 12.0i HD) ont été placés à proximité du secteur de collecte, dans le but d'observer le comportement de prédation des Rats musqués. Des séquences vidéo de 20 secondes ont ainsi pu être enregistrées par détection de mouvements. Entre le 26 mai 2020 et le 15 juin 2020, les caméras ont été placées 4 fois pour une durée minimale de 48 heures.

II.9. Aspect sociétal

Les différents acteurs du terrain potentiellement concernés par la problématique, de par leur activité touristique et/ou économique, leur intérêt pour la défense de la nature ou leur rôle de gestionnaire ont été interrogés afin d'affiner notre compréhension sur les perspectives de chacun quant aux enjeux de conservation d'une manière générale, mais aussi sur leur perception des espèces concernées par ce mémoire. Un questionnaire en ligne leur a été soumis (cf. annexe 2), afin de recueillir leurs points de vue qui ont ensuite été analysés pour faire ressortir d'éventuelles tendances.

III. Résultats

III.1. Quantification de la consommation

Deux espèces de bivalves d'eau douce ont été identifiées parmi les coquilles collectées au pied des terriers : La Mulette épaisse *Unio crassus* et l'Anodonte des canards *Anodonta anatina*.

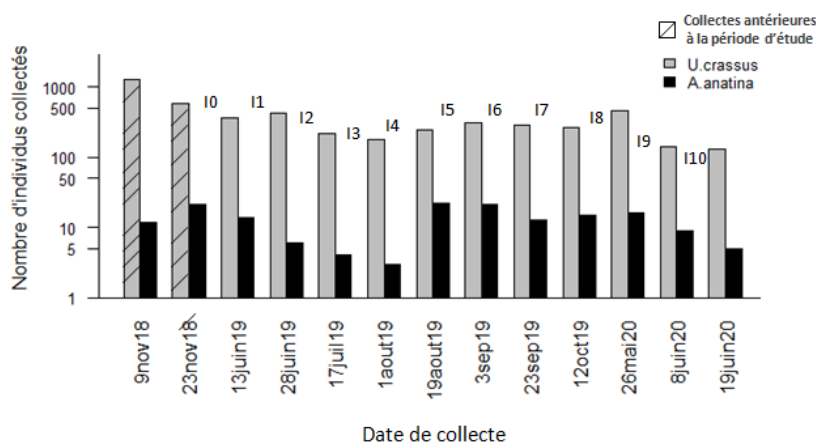


Figure 13 : Nombre d'individus d'*Unio crassus* et d'*Anodonta anatina* collectés lors de chaque échantillonnage réalisé entre novembre 2018 et octobre 2019 sur le secteur de collecte. Les valeurs exactes sont disponibles dans l'annexe 3. Au sein de la période d'étude, les intervalles de temps séparant deux collectes sont notés d'I0 à I10.

D'après la figure 13, la prédation des Mulettes épaisses par le Rat musqué a été continue entre juin 2019 et octobre 2019. Le nombre moyen de mulettes consommées par jour pour chaque intervalle inter-échantillonnage est repris dans le tableau 2, excepté pour l'intervalle compris entre le 9 et le 23 novembre 2018 ne faisant pas partie de notre étude. Deux pics de consommation sont constatés : entre le 13 et le 28 juin 2019 (I1) et entre le 19 août et le 3 septembre 2019 (I5) (tableau 2). Lors des périodes hivernales où aucune coquille n'a été collectée, la consommation journalière a été minimale (I0 et I8). Pour le reste de l'année, la consommation journalière est comprise entre 11 et 14 individus/jour.

Tableau 2 : Consommation journalière moyenne de Mulettes épaisses (individus/jour) par le Rat musqué sur le secteur de collecte, pour chaque intervalle de temps séparant deux collectes.

	I0 (203 jours)	I1 (15 jours)	I2 (19 jours)	I3 (15 jours)	I4 (18 jours)	I5 (15 jours)	I6 (20 jours)	I7 (19 jours)	I8 (227 jours)	I9 (13 jours)	I10 (11 jours)
Consommation journalière moyenne	<u>1.8</u>	28.73	12.33	11.8	13.39	20.33	14.35	13.74	<u>2.05</u>	11	11.72

Par ailleurs, la figure 13 indique aussi que les mulettes sont encore prédatées durant le mois de novembre, 575 individus d'*U. crassus* ayant été récoltés le 23 novembre 2018 alors que le secteur avait été vidé de ses coquilles une quinzaine de jours avant. Entre le 23 novembre 2018 et le 13 juin 2019, aucune coquille n'a été ramassée puisqu'il s'agit de l'intervalle de temps qui sépare les dernières collectes réalisées par le DEMNA des premières collectes réalisées pour ce mémoire. De même, entre le 12 octobre 2019 et le 26 mai 2020, aucune coquille n'a été ramassée pour les raisons exposées au point II.2.1. On remarque pourtant que l'accumulation est moindre en date du

13 juin 2019 (364, 10= 203 jours) et du 26 mai 2020 (467, 18 = 227 jours) par rapport au 9 novembre 2018, où 1278 individus avaient été collectés. Puisqu'aucune collecte n'avait été effectuée sur le secteur auparavant, le nombre élevé de coquilles récoltées le 9 novembre 2018 résulte certainement d'une accumulation des moules consommées à l'entrée des terriers sur une longue période (plusieurs mois).

Sur la période s'étalant de juin 2019 à juin 2020, **3027 individus d'*Unio crassus*** ont été collectés au niveau du lieu de consommation principal (secteur de 70m). Ce nombre correspond donc à l'estimation de la consommation annuelle de mulettes pour un foyer familial de Rats musqués. Sur la même période, 128 individus d'*Anodonta anatina* ont été collectés, soient 4,23 % de la totalité des moules consommées par le Rat musqué sur le secteur étudié.

III.2. Estimation du nombre de Mulettes épaisses disponibles pour le Rat musqué sur la zone d'étude

Selon les inventaires réalisés par le DEMNA, la Mulette épaisse est distribuée sur la totalité de la Semois comprise dans la zone d'étude de 4 km. De plus, étant donné que les conditions écologiques de la Semois sont similaires sur ces 4 km, la quantification de la population se base sur le dénombrement des individus réalisé sur 10 tronçons de 20 m de long, inclus dans la zone d'étude et prospectés pendant 20 minutes en trois points du cours d'eau (berge gauche, centre, berge droite) selon la méthode standard des monitoring Natura 2000 (cf. II.4.1). Lors du monitoring Natura 2000 réalisé le 3/07/2018, 328 Mulettes épaisses ont été recensées au total sur les 10 tronçons. Avec des tronçons de 30 m de large en moyenne (d'après des mesures réalisées via le logiciel Qgis), cela équivaut à une densité de 0,05 individus/m². Ainsi, le nombre estimé de mulettes présentes dans la Semois sur ce secteur de 4km est de 6560 mulettes.

Cependant, le protocole employé sous-estime le nombre d'individus (Pfeiffer & Nagel, 2010) puisque la durée de l'effort de prospection est standardisée à 20 minutes sur chaque berge et au centre du cours d'eau. C'est pourquoi, afin de disposer d'une meilleure évaluation quantitative du nombre de mulettes, nous avons triplé la durée de l'effort de prospection sur 5 tronçons, avec 3 passages de 20 minutes au lieu d'un en chaque position du cours d'eau (cf. II.4.2). Ainsi, l'équation du nombre de mulettes détectées en fonction du temps (Fig. 14) a permis de déterminer que 94,05 minutes sur chaque berge ainsi qu'au centre du cours d'eau seraient nécessaires pour quantifier l'ensemble des mulettes d'un tronçon, soit 5 passages au lieu d'un selon la méthode standard des monitorings Natura 2000. Par conséquent, avec un seul passage en berge gauche, au centre et en berge droite, $20/94,05=21,27\%$ des mulettes d'un tronçon sont détectées. En 3 passages, $60/94,05=64\%$ des individus sont donc détectés. Le modèle de De Lury permet également d'estimer l'efficacité de détection après 3 passages de 20 minutes en chaque position de la rivière. Avec un effectif théorique calculé de 88 individus (cf. II.4.2, avec C1=28, C2=19, C3=13), l'efficacité de détection selon ce modèle est de 68%. Ce résultat confirme l'efficacité de détection calculée via notre équation. Sur cette base on estime que le nombre corrigé de Mulettes épaisses présentes dans la Semois en 2018 sur les 4 km du secteur étudié est estimé à $6560/21,27*100=30.842$ Mulettes épaisses. Cet effectif correspond à une densité de la population sur la zone d'étude de $30842/4000*30=0,26$ individus/m².

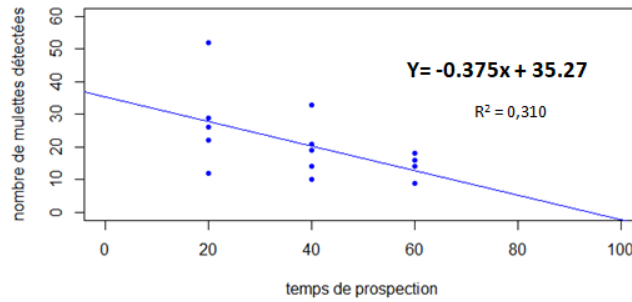


Figure 14 : Régression linéaire du nombre de moules détectées par tronçon de 20m en fonction du temps de prospection, sur base de l'inventaire de 5 tronçons de 20m réalisé en juin 2020. La corrélation entre le nombre de moules détectées et le temps de prospection est significative (corrélation de Pearson, $t=-2,42$; $dl=13$; p -valeur= $3,1 \times 10^{-2}$).

D'après les inventaires fournis par le DEMNA, le nombre de Mulettes épaisses sur le site de la Vanne des Moines est resté stable entre 2012 et 2018, avec respectivement 321 et 328 individus recensés sur l'ensemble des 10 tronçons de 20m. En 2020, par contre, seulement 229 individus ont été recensés sur les mêmes tronçons, selon la même méthode et par les mêmes observateurs. Le test d'homogénéité de χ^2 étant significatif entre les inventaires d'une année à l'autre ($\chi^2 = 146,33$, $dl = 18$, p -valeur $< 2,2 \times 10^{-16}$), il existe une variabilité entre les tronçons qui empêche de démontrer une quelconque différence significative entre les nombres moyens d'individus de 2012/2018 et de 2020. Néanmoins, les effectifs montrent qu'il y a tout de même eu une diminution de la population de 30% entre 2018 et 2020 sur le site d'étude.

III.3. Relation entre la prédation et la disponibilité en proies

L'estimation de la consommation annuelle de moules par foyer de Rats musqués et l'estimation corrigée du nombre de moules disponibles sur la zone d'étude ont permis d'évaluer l'impact de la prédation. Ainsi, la consommation annuelle d'un foyer correspond à $3027/30842=9,8\%$ de la population vivante de la zone d'étude.

Le nombre de foyers sur la zone d'étude n'a pas pu être déterminé de manière exacte, car les piégeages des Rats musqués n'ont pas pu être mis en place en raison des niveaux d'eau trop bas en juin 2020. Cependant, d'après l'expertise du piégeur du SPW, le secteur semble peu favorable à l'installation du Rat musqué de par la nature de ses berges, et ne comprendrait pas plus d'un foyer par kilomètre. En se basant sur cette hypothèse, **4 foyers** ont été considérés sur la zone d'étude, à raison d'un foyer par kilomètre. La consommation annuelle sur l'ensemble de la zone d'étude peut donc être extrapolée à $4 \times 3027 = 12.108$ individus/an, soit **39,26%** de la population vivante.

III.4. Techniques de consommation du Rat musqué

Hormis la présence de Ratons laveurs sur le site, les pièges photographiques n'ont pas donné de résultats ; le comportement de prédation du Rat musqué n'a donc pas pu être observé. Cependant, l'analyse visuelle des coquilles collectées montre que, parmi les coquilles collectées en 2018, 2019 et 2020, 62% ($n=3006/4880$) des *U. crassus* présentent des égratignures (Fig. 15), tandis que 33% ($n=53/161$) seulement des *A. anatina* sont griffées. Ces marques sont provoquées par les dents et/ou les griffes du Rat musqué lors



Figure 15 : Illustration des marques de dents et/ou de griffes laissées par le Rat musqué sur une coquille d'*Unio crassus*. (Photos : C. Lecuivre).

de la prédation et indiquent qu'il y a manipulation des moules (Diggins & Stewart, 2000; Zahnermeike & Hanson, 2001). Aucune attaque du ligament dorsal n'a été observée, puisque 86,53% des coquilles d'*Unio crassus* collectées étaient des coquilles doubles, encore attachées par ce ligament. En outre, la présence de chair à l'intérieur de certaines coquilles retrouvées sous le rocher a permis de confirmer la mortalité récente de ces moules et donc le phénomène de prédation sur le secteur (photo en annexe 3). Trois Mulettes épaisses vivantes ont également été collectées au sein des coquilles prédatées, sous le rocher principal de consommation.

III.5. Structure de taille des Mulettes épaisses prédatées

Dans le but de visualiser la structure de taille des mulettes prédatées, la figure 16 illustre la répartition du nombre d'individus consommés en 2018 et pendant la période d'étude (entre juin 2019 et juin 2020) selon des classes de taille de 3 mm. D'après les résultats du test de Kolmogorov-Smirnov, la distribution de taille des coquilles de mulettes collectées par le DEMNA en 2018 ne diffère pas significativement de celle des mulettes collectées entre juin 2019 et juin 2020 ($D=3,67 \times 10^{-2}$, p -valeur=0,091). Il n'y a pas non plus de différence significative de la taille moyenne des moules collectées en 2018 et lors de la période d'étude 2019-2020 (Mann-Whitney, $W=2,7^{06}$, p -valeur=0,45). De plus, que ce soit en 2018 ou lors de la période d'étude, le rapport longueur/largeur dominant parmi les coquilles collectées est compris entre 1,75 et 2 (Fig. 16B et 16D).

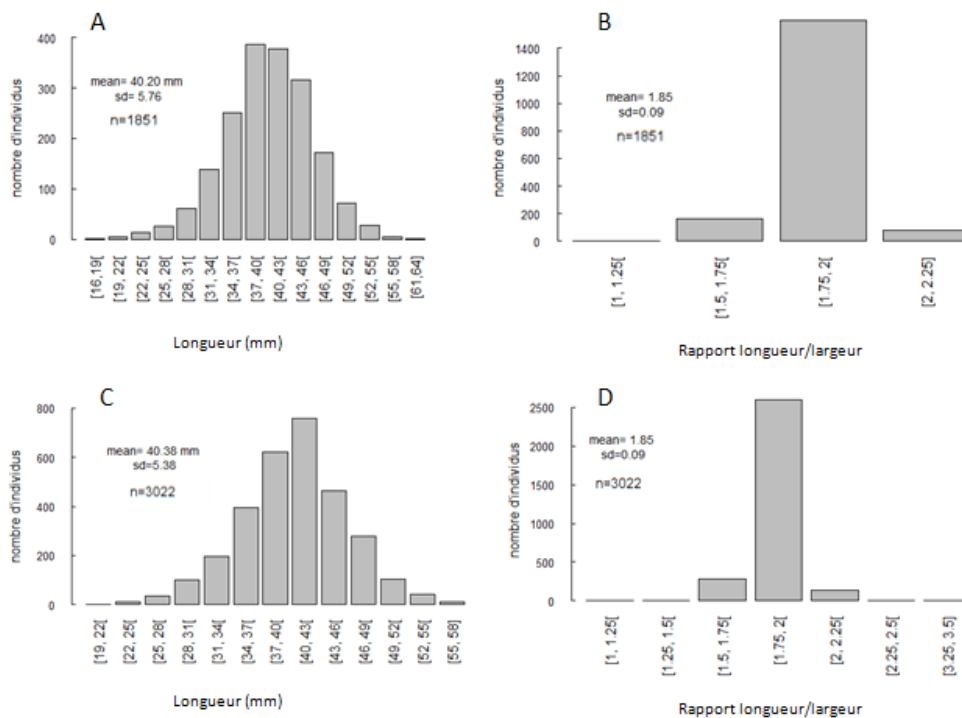


Figure 16 : Distribution des classes de taille (longueur en mm) et du rapport longueur/largeur des Mulettes épaisses consommées par le Rat musqué en 2018 (A et B) et en 2019-2020 (C et D) sur le secteur de collecte à la Vanne des Moines.

De par l'absence de différence significative entre la taille moyenne des moules consommées en 2018 et pendant la période d'étude, les données ont été regroupées afin de visualiser si, d'une manière générale, une classe de taille est préférentiellement consommée par le Rat musqué. Ainsi, la répartition des classes de taille de l'ensemble des coquilles collectées en 2018, 2019 et 2020 est représentée à la figure 17. La figure 17A indique que 23,27 % des coquilles consommées se

retrouvent dans la classe de taille [40-43]mm, qui est la plus représentée, et que 73,28% des individus consommés mesurent entre 34 et 46 mm. La taille moyenne des Mulettes épaisses consommées sur le secteur de collecte est de $40,31 \pm 5,52$ mm. D'une manière générale les Rats musqués consomment donc des moules de taille intermédiaire. En effet, que ce soit dans les collectes de 2018 ou dans celles de 2019 et 2020, peu d'individus ont été consommés lorsqu'ils appartenaient aux classes de taille les plus faibles et les plus élevées, avec moins de 10% des moules consommées de taille inférieure à 33,3 mm, et 10% seulement mesurant plus de 47,1 mm. La figure 17B montre que 86,25% des individus consommés ont un rapport longueur/ largeur compris entre 1,75 et 2.

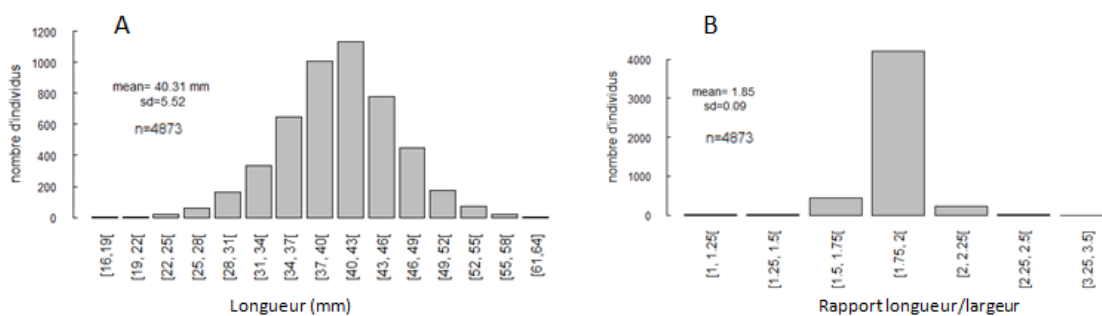


Figure 17 : Distribution des longueurs (A) et du rapport longueur/largeur (B) pour l'ensemble des individus d'*Unio crassus* consommés en 2018, 2019 et 2020 sur le secteur de collecte à la Vanne des Moines.

III.6. Structure de taille de la population vivante des Mulettes épaisses de la Vanne des Moines en 2018

La figure 18A illustre la répartition du nombre de Mulettes épaisses vivantes de la Vanne des Moines en juillet 2018 selon des classes de taille de 3 mm. Cette figure montre que les individus les plus représentés dans la population (37,61%) mesurent entre 43 et 49 mm. La classe de taille [43,46[mm est la plus représentée avec 20,18% d'individus. En moyenne, les Mulettes épaisses vivant dans la Semois à la Vanne des Moines mesurent $43,54 \pm 6,96$ mm. Comme c'était le cas pour les Mulettes prédatées, il y a peu de moules de petites tailles, avec 10% de la population de longueur inférieure à 34 mm, et peu de grands individus puisque seulement 10 % mesurent plus de 51,4 mm. D'après la figure 18B, 57,67 % des individus ont un rapport longueur/largeur compris entre 1,75 et 2. Les rapports sont donc plus variés au sein de la population vivante que pour les individus consommés, bien que les moyennes soient sensiblement identiques (rapport moyen des moules consommées = 1,85 ; rapport moyen des moules vivantes = 1,8).

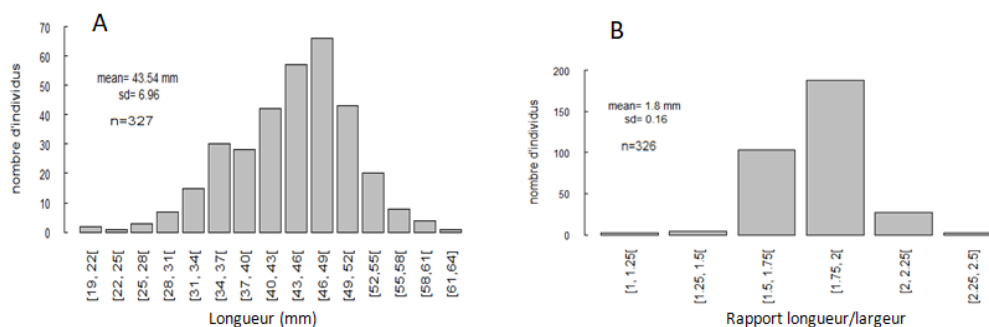


Figure 18 : Distribution des longueurs (A) et du rapport longueur/largeur (B) de la population vivante d'*Unio crassus* inventoriée en juillet 2018 dans la Semois à la Vanne des Moines.

III.7. Sélection des moules consommées sur base de leur taille

Afin de comparer les distributions des Mulettes épaisses consommées et vivantes illustrées sur les histogrammes des points III.5 et III.6, ces dernières ont été représentées sur un même graphique, illustré à la figure 19. Comme le suggère cette figure, les tests statistiques indiquent que la population vivante de Mulette épaisse en 2018 et les moules prédatées par le Rat musqué en 2018, 2019 et 2020 ne suivent pas la même distribution de taille (Kolmogorov-Smirnov, $D = 0,32$, p -valeur $< 2,2 \times 10^{-16}$). Plus précisément, il s'avère que les Rats musqués consomment, sur le secteur de collecte, des moules de taille significativement plus petites que la taille moyenne de la population vivante, puisque le test de Mann-Whitney (alternative=less) donne une p -valeur $< 2,2 \times 10^{-16}$ ($W=5,47 \times 10^5$).

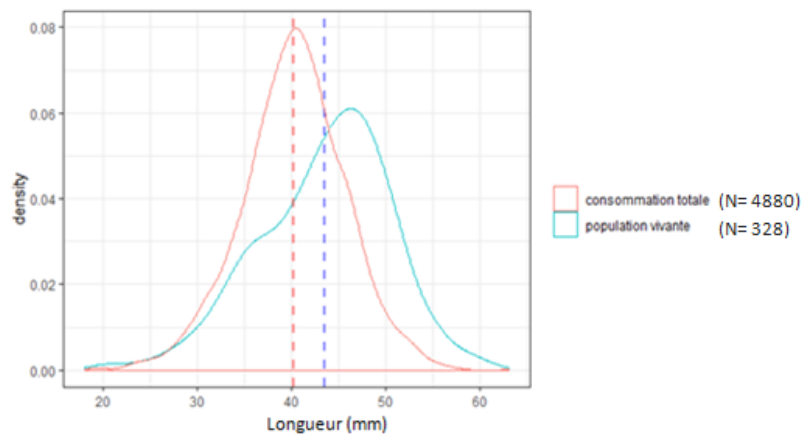


Figure 19 : Comparaison des distributions de la taille des moules prédatées par le Rat musqué avec les moules vivantes de la Vanne des Moines inventoriées en 2018. Les lignes pointillées correspondent aux moyennes des deux distributions.

Suite à la ventilation des données en 4 différentes classes de taille, le tableau 3 indique que pour les moules de longueur inférieure à 30 mm, il n'y a pas de différence de la taille moyenne ni de la distribution entre les individus consommés par le Rat musqué et les individus de la population vivante. Ce n'est que pour les individus de taille comprise entre 30 et 50 mm qu'une différence significative apparaît. Une nuance réside dans le fait que le Rat musqué consomme des individus plus grands que la moyenne disponible si les moules font entre 30 et 40 mm (Mann-Whitney, alternative=greater, $W = 9,6 \times 10^4$, p -valeur = $3,17 \times 10^{-4}$) tandis qu'il choisira des individus plus petits que ce qu'il peut trouver dans la rivière quand il a affaire à des moules de 40 à 50 mm (Mann-Whitney, alternative=less, $W=1,98 \times 10^5$, p -valeur $< 2,2 \times 10^{-16}$). Cela est cohérent avec la taille moyenne des individus consommés qui se situe entre ces deux tranches de taille (40,31 mm). Au-delà de 50 mm, il n'y a plus de différence entre la taille moyenne des individus consommés et vivants, mais les distributions sont toujours significativement différentes.

Tableau 3 : Résultat des tests statistiques de Kolmogorov-Smirnov et de Mann-Whitney entre la longueur des moules vivantes et la longueur des moules consommées par le Rat musqué en fonction de différentes classes de taille.

	[20-30[mm]	[30-40[mm]	[40-50[mm]	[50-60]mm
Kolmogorov-Smirnov	0,34	2,9e-04	<1,68e-14	0,001
Mann-Whitney	0,06	6,34e-04	<2,8e-14	0,23

Des tests similaires pour l'Anodonte des canards (*Anodonta anatina*) ont montré qu'aucune différence significative de distribution ni de taille moyenne n'existait entre les populations vivantes et consommées de la Vanne des Moines (Kolmogorov-Smirnov, $D=0,19$, p -valeur= $0,178$; Mann-Whitney, $W=2794$, p -valeur= $0,196$). Les distributions de taille des individus d'*Anodonta anatina* consommés et vivants à la Vanne des Moines se trouvent en annexe 4.

III.8. Relation entre la taille et l'âge des moulettes consommées à la Vanne des Moines

La figure 20 illustre la courbe de croissance spécifique aux moulettes de la Vanne des Moines. L'équation correspondante, reliant l'âge des individus (x) avec leur longueur (y) est la suivante :

$$y = 14,77 \ln(x) + 17,28$$

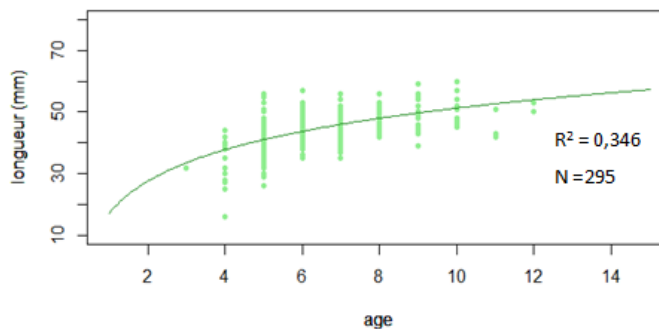


Figure 20 : Courbe de croissance des Mulettes épaisses dans la Semois à la Vanne des Moines, sur base de la relation entre leur longueur et leur âge (estimé à partir du nombre de stries de croissance) lors de l'inventaire du 05/09/2012.

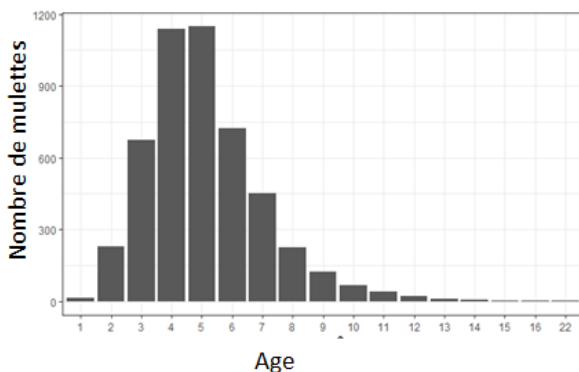


Figure 21: Pyramide des âges des Mulettes épaisses consommées à la Vanne des Moines, sur base de l'équation de croissance spécifique reliant la longueur à l'âge des individus.

D'après l'équation obtenue pour les individus de la Vanne des Moines, l'âge moyen des moulettes consommées est de $5,10 \pm 1,96$ ans. 73% des individus consommés, dont la longueur est comprise entre 34 et 46 mm ont entre 3,10 et 6,99 ans et les Mulettes épaisses les plus consommées, appartenant à la classe de taille $[40, 43[$ mm, sont âgées de 4,66 à 5,71 ans. La pyramide des âges de l'ensemble des individus consommés est représentée à la figure 21.

III.9. Comparaison des structures de taille et de la croissance des Mulettes épaisses vivantes de plusieurs rivières wallonnes.

III.9.1. Comparaison de la taille des moulettes

Au niveau des populations vivantes, les résultats du test de Kruskal-Wallis, ont montré que les moulettes d'au moins une des rivières inventoriées par le DEMNA avaient des longueurs significativement différentes des autres ($\chi^2=3291,6$, $dl=7$, p -valeur $< 2,2 \cdot 10^{-16}$). Pour mieux visualiser

ces différences, les rivières ne présentant pas de différence significative (cf. annexe 5) de la taille des moules entre elles ont été regroupées (Fig. 22). Ainsi, la Lesse et la Vierre forment un premier groupe dont les moules sont significativement plus petites que dans les autres rivières. Un deuxième groupe constitué de l'Ourthe, de l'Hermeton et de la Semois présente des moules de taille intermédiaire. Enfin, la Sûre, l'Our et le Laval se distinguent puisque la taille des moules dans ces rivières est différente de toutes les autres et entre elles de façon significative. Les individus de ces rivières ont des longueurs significativement plus élevées que dans les autres rivières.

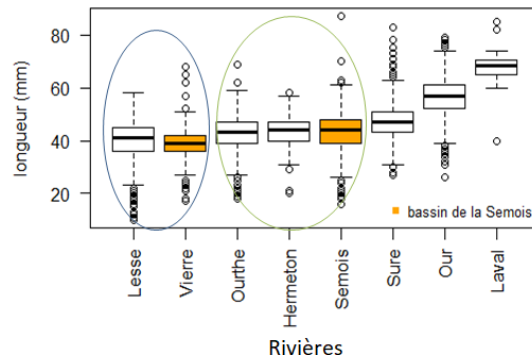


Figure 22 : Boîtes à moustache (Q1, médiane, Q3) de la longueur des Mulettes épaisses en fonction des différentes rivières wallonnes inventoriées par le DEMNA selon la méthode des tronçons de 20m. Chaque boîte blanche fait partie d'un bassin hydrographique indépendant. Les cercles regroupent les rivières dont les moules ne présentent pas de différence de taille significative (pairwise Wilcoxon, $p > 0.05$, ajustement selon la méthode de Bonferroni, p -valeurs exactes en annexe 5).

Pour chacune des rivières ayant été inventoriées sur plusieurs toponymes, les résultats des tests de Kruskal-Wallis ont montré qu'au moins un des toponymes était différent des autres de façon significative, avec une p -valeur $< 0,05$ (les p -valeurs exactes sont reprises dans l'annexe 5). Les résultats des tests post hoc de chaque rivière sont représentés sur la figure 23 ; celle-ci indique notamment que sur la Semois, comprenant notre site d'étude, tous les toponymes diffèrent significativement les uns des autres. La Sûre, représentée par deux toponymes, montre une différence significative de la taille des moules entre ces deux secteurs. Sur l'Our, la taille des moules ne diffère pas significativement entre Ouren et Rittersprung, mais est significativement plus grande à Oberhausen que dans les deux autres toponymes. Malgré les différences intra-cours d'eau de la Sûre et de l'Our, les moules de chaque toponyme de ces deux rivières ont des tailles significativement plus grandes que sur les autres rivières. Sur l'Ourthe, la taille des moules à Deulin diffère significativement de la taille des moules des deux autres toponymes de référence.

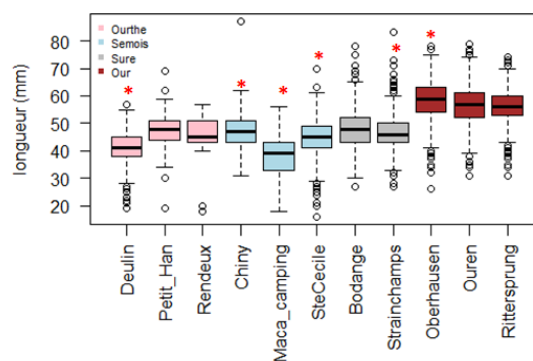


Figure 23 : Boîtes à moustache (Q1, médiane, Q3) des longueurs des Mulettes épaisses en fonction des toponymes, pour les rivières où plusieurs lieux ont été inventoriés par le DEMNA selon la méthode des tronçons de 20m. Les astérisques indiquent les toponymes pour lesquels la longueur est significativement différente des autres au sein de la même rivière (cf. annexe 5).

III.9.2. Différences de croissance entre les cours d'eau

D'après la figure 24, les mulettes présentes dans la Vierre ont des tailles plus basses mais un âge similaire aux mulettes de la Semois, ce qui signifie qu'elles ont une croissance plus lente sur la Vierre. Sur la Lesse, les individus sont également de taille plus petite que dans la Semois mais sont en moyenne plus âgés. La croissance des mulettes sur la Lesse est donc plus lente que sur la Semois et plus lente que sur la Vierre, ce qui est visible sur les courbes de croissance de la figure 24. Pour l'Ourthe, bien que les mulettes ne présentent aucune différence de taille avec les mulettes de la Semois, elles sont en moyenne plus âgées que sur la Semois. La croissance est donc plus lente sur cette rivière également. Les rivières pour lesquelles les mulettes ont des tailles plus grandes que celles de la Semois, soit la Sûre, l'Our et le Laval, ont aussi un âge moyen plus avancé que les mulettes de la Semois. La différence de taille s'explique donc par une différence d'âge pour ces rivières. Au vu des courbes de croissances, il se peut qu'en plus d'un âge moyen plus avancé, la croissance des mulettes dans l'Our et le Laval soit plus rapide que dans la Semois.

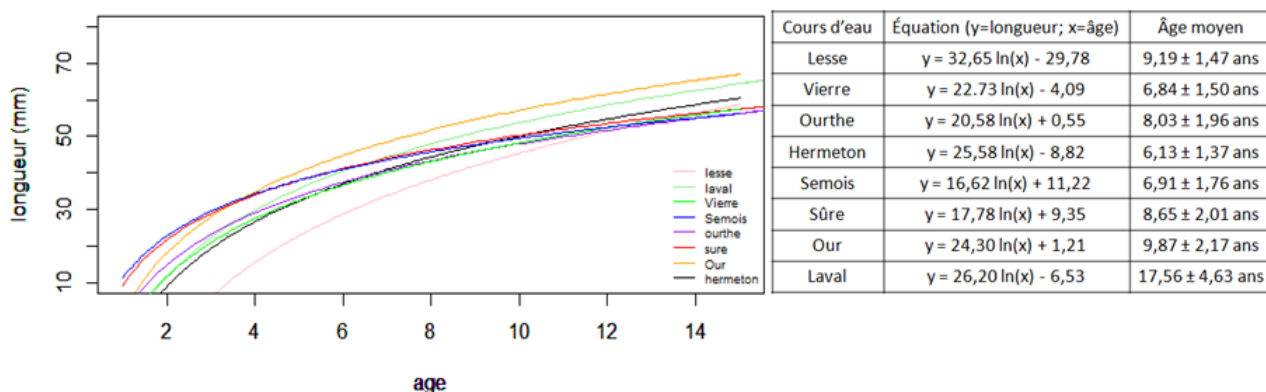


Figure 24 : Courbes de croissance et équations correspondantes pour chaque cours d'eau inventorié par le DEMNA selon la méthode des tronçons de 20m. L'âge moyen des mulettes pour chaque cours d'eau a été calculé sur base de la taille moyenne des mulettes dans ces mêmes rivières.

III.10. Aspect sociétal

Le tableau 4 synthétise les résultats obtenus suite à l'envoi d'un questionnaire à différents acteurs de terrain. Il reprend le nombre de répondants, leur implication dans la problématique et le pourcentage de réponses apportées. Des acteurs économiques tels que des gérants de camping ou des loueurs de kayaks ont également été contactés, mais n'ont pas donné de réponse.

Tableau 4 : Synthèse des acteurs de terrain interrogés dans le cadre du mémoire (questionnaire en annexe 2).

Répondants	Age	Implication	% de réponses
1	20-30 ans	Agent touristique	86.7%
2	30-60 ans	Usager lambda	83.3%
3	30-60 ans	Usager lambda	93.3%
4	20-30 ans	Pêcheur	96.7%
5	20-30 ans	Pêcheur	93.3%
6	20-30 ans	Coordinatrice adjointe au contrat de rivière Semois-Chiers	86.7%
7	30-60 ans	Coordinateur Contrat de Rivière Semois-Chiers	93.3%
8	20-30 ans	Usager lambda	93.3%
9	30-60 ans	Agent SPW Piégeur	80%
10	30-60 ans	Attaché Natura - Fonctionnaire SPW	93.3%
11	> 60 ans	Agent forestier	93.3%

IV. Discussion

IV.1. Quantification de l'impact de la prédation du Rat musqué sur la population de Mulette épaisse

IV.1.1. Estimation de la population vivante de Mulette épaisse et du taux de prédation

Nos résultats ont montré que l'efficacité de détection des Mulettes épaisses selon la méthode standard des monitorings Natura 2000 était estimée à 21%. Dans la littérature, Lamand & Beisel (2014) avaient estimé que seulement 10% des moules étaient détectées visuellement. Lors de notre étude, nous avons également détecté tactilement les moules, permettant une meilleure estimation de la population ; cette dernière s'élève à 0,26 individus/m². Cependant, même en corrigeant le nombre de mulettes sur base de cette efficacité, les moules enfouies dans le substrat étaient indétectables et n'ont pas été prises en compte dans nos inventaires. D'après Schwalb & Fusch (2007), de 43 à 74% des moules pourraient être enterrées durant la période estivale, effectuant des mouvements verticaux réguliers pour se retrouver tantôt enfouies dans le substrat, tantôt à la surface. Ce pourcentage variant selon les cours d'eau, il est dès lors extrêmement difficile de quantifier la part de la population non détectée lors des inventaires, à moins de réaliser une excavation à l'instar de Lamand & Beisel (2014). Cette méthode n'a pas été envisagée ici au vu de son caractère destructeur pour le milieu. Ceci dit, il se trouve que le Rat musqué détecte les moules visuellement et tactilement (Diggins & Stewart, 2000; Zahner-meike & Hanson, 2001). Comme nous lors des inventaires, nous pouvons supposer qu'il n'a pas accès aux moules enfouies profondément dans le substrat. Ces dernières n'interviennent donc pas dans le calcul du pourcentage d'individus consommés par rapport aux individus disponibles, qui indique qu'au moins 39% des moules sont consommées annuellement sur la zone d'étude de 4 km. Ce chiffre correspond donc au nombre d'individus consommés par rapport à la population détectable par le rat et non par rapport à la population totale. En se basant sur les résultats de Schwalb & Fusch (2007), nous pouvons à titre indicatif poser l'hypothèse que 43% des individus sont enfouis ; le taux de prédation serait alors de 22,38%. Dans un second cas hypothétique où 74% des moules seraient indétectables, ce taux serait réduit à 10,21%.

IV.1.2. Évaluation de l'impact et interprétation biologique

À la Vanne des Moines, la pression annuelle du Rat musqué est supposée constante au vu du nombre de coquilles collectées précédemment à cette étude du même ordre de grandeur que la somme des nombres de l'ensemble des collectes réalisées entre juin 2019 et juin 2020 (en 2018, n=1853). De plus, une prédation active sur le site avait déjà été détectée lors des inventaires de 2012, où un nombre de coquilles similaire avait été collecté. Dans l'hypothèse où aucun renouvellement de la population de Mulette épaisse n'a lieu, une consommation de 39% mènerait à l'épuisement de la population en seulement 2,6 ans. Pourtant, la population de mulettes à la Vanne des Moines est restée stable entre 2012 et 2018. Il se pourrait qu'une recolonisation du secteur d'étude ait lieu par dévalaison d'individus venant de l'amont ou via une dispersion rendue possible par les poissons porteurs de glochidies. Cependant, nous considérons que cette recolonisation est théoriquement faible, en raison des faibles déplacements naturels de la Mulette épaisse (Pfeiffer &

Nagel, 2010) et du rayon d'activité limité de ses poissons hôtes, en particulier le Chabot et le Vairon (Hochwald & Gum, 2012). La prédation ne semble donc pas entraver le renouvellement de la population et, par conséquent, ne semble pas mener à l'extinction de la population de moules à court terme. Le comportement d'enfouissement des moules peut aussi jouer en faveur de la stabilité de la population, dans le sens où il permet aux moules de se protéger des conditions environnementales, mais aussi des prédateurs (Schwalb & Fusch, 2007). Les moules enfouies dans le substrat n'étant pas impactées par la prédation, elles assurent alors la pérennité de l'espèce.

Malgré la stabilité de la population entre 2012 et 2018, l'inventaire du mois de juin 2020 a montré une diminution significative de 30% des effectifs recensés visuellement et tactilement à la Vanne des Moines. La prédation pourrait donc tout de même être responsable d'un épuisement progressif de la population de moules (il faudrait des inventaires sur 12 ans pour pouvoir le confirmer ou l'infirmier). D'après Hochwald & Gum (2012), ce n'est qu'après une coexistence de plusieurs années que le rat devient problématique pour la moule, car le comportement de prédation envers les mollusques résulterait d'une spécialisation au fil du temps. Suivant cette hypothèse, l'impact du Rat musqué sur les populations de moules aurait été limité au début de son installation, mais aurait pris de l'importance avec la spécialisation croissante. Néanmoins, la prédation active en 2012 indique que cette spécialisation a probablement déjà eu lieu avant, sans pour autant empêcher la stabilité de la population entre 2012 et 2018. Une hypothèse alternative pouvant expliquer la diminution des effectifs de moules en 2020 est un accroissement de la densité de rats. Selon le piégeur du SPW, le secteur étudié est peu favorable à l'installation des Rats musqués en raison d'un manque de végétation et de substrats rocheux l'empêchant de creuser ses terriers facilement dans les berges. Par conséquent, la densité de Rats musqués sur le site est estimée à 1 foyer/km, tandis qu'elle peut atteindre jusqu'à 10 foyers/km dans des zones plus favorables. De plus, l'expertise réalisée par le piégeur en juin 2020 indique une faible présence de rats sur la zone d'étude, en raison des niveaux d'eau particulièrement bas les incitant à quitter leurs terriers pour s'installer dans des zones plus propices. La baisse d'effectifs des Mulettes épaisses sur le site d'étude en 2020 pourrait ainsi être liée à d'autres causes s'ajoutant à la pression de prédation existante.

Parmi ces autres causes, la baisse de la qualité écologique de la masse d'eau, qui est passée de bonne à moyenne en 2018 sur la Semois (selon les critères de la DCE), pourrait être envisagée. Néanmoins, la moule est assez tolérante aux conditions physico-chimiques variables, malgré son mode de vie fortement dépendant de la qualité de l'eau (Stoeckl & Geist, 2016). Elle est d'ailleurs présente sur des cours d'eau plus pollués et eutrophes comme la Grande Honnelle ou la Mehaigne (qualité moyenne), où les populations semblent se maintenir et restent aptes à se reproduire. En dépit de cette tolérance, il est possible qu'en plus d'être défavorables aux Rats musqués, les sécheresses de plus en plus fréquentes et les bas niveaux d'eau qui en dépendent induisent des conditions critiques pour la moule. En effet, si les niveaux d'eau sont faibles, les polluants potentiellement présents dans la rivière sont moins dilués, même si leur quantité reste invariable. Ces bas niveaux d'eau pourraient aussi faciliter la détection des moules par le Rat musqué, les exposer à une dessiccation prolongée (Sousa *et al.*, 2018), ou au contraire les inciter à s'enfouir plus en été (Schwalb & Fusch, 2007). Selon cette dernière hypothèse, la population n'a peut-être pas réellement diminué, mais simplement moins de moules ont été détectées lors de notre inventaire

de juin 2020. Plus spécifiquement, sur la Semois, des modifications de débits de plus de $1\text{m}^3/\text{s}$ peuvent avoir lieu en période d'étiage, suite aux éclusées de la centrale hydroélectrique de la Vierre située en amont (hydropeaking). Ces dernières induisent un relâchement de l'eau retenue pour permettre le turbinage de la centrale lorsque les débits de la Vierre sont trop bas. De ce phénomène résulte une exondation régulière de 10 à 15 cm le long des berges de la Semois, amenant les moules à se déplacer davantage qu'au naturel pour se protéger et induisant des dépenses énergétiques importantes qui pourraient impacter leur survie. Cette situation s'observe de plus en plus, vu les étiages plus longs et plus sévères que connaissent aujourd'hui les rivières wallonnes.

Ensuite, outre les probables conséquences liées aux niveaux d'eau, les conditions climatiques peuvent être une cause de mortalité exacerbée des glochidies, sensibles à l'augmentation de la température de l'eau (Jansen *et al.*, 2000). Cette mortalité pourrait impacter le renouvellement de la population et expliquerait la diminution du nombre de moules au fil des années.

Enfin, une dernière cause serait que d'autres prédateurs potentiels, principalement des espèces exotiques envahissantes, augmentent la pression de prédation. Le Raton laveur par exemple, de plus en plus présent dans la région, peut consommer des moules. Les pièges photographiques installés lors de notre étude ont d'ailleurs confirmé sa présence, le montrant en train de fouiller le



Figure 25 : Raton laveur (*Procyon lotor*) fouillant le fond de la Semois à la Vanne des Moines. Image prise par un piège photographique le 27/05/2020.

fond de l'eau le long des berges pour s'alimenter (Fig.25). De même, le Ragondin, installé sur la Semois depuis 4-5 ans (Leuris, *com. pers.*, 2020), pourrait avoir un impact non négligeable sur les populations de ce mollusque. À ce jour, la lutte mise en place envers ces espèces n'est pas suffisante, ce qui explique leur impact grandissant au fil des années. D'après Le Boulenger (1959), il y a peu de compétition territoriale entre le Rat musqué et les autres espèces citées, il n'est donc pas rare de les trouver ensemble sur un même site.

Chaque cause précitée n'est probablement pas directement responsable à elle seule de la décroissance populationnelle observée des mulettes à la Vanne des Moines, mais les effets cumulés de ces causes représentent une menace sérieuse pour les mulettes. Ainsi, il est peu probable que le Rat musqué soit le seul responsable d'une diminution des populations de Mulette épaisse à la Vanne des Moines, mais la quantité d'individus consommés ($n=3027/\text{foyer}/\text{an}$) en fait tout de même une menace non négligeable. De plus, ce résultat ne peut être généralisé, car la densité de Rats musqués est faible sur le site d'étude par rapport à d'autres zones plus optimales telles que la Semois gaumaise, par exemple, où cette densité peut être multipliée par dix (Le Boulenger, 1959 ; Leuris, *com. pers.*, 2020). De ce fait, l'impact du Rat musqué envers les populations de Mulette épaisse évalué à la Vanne des Moines constitue une estimation à minima, et il se peut que le rat représente ailleurs une menace bien plus importante encore envers les mulettes. Dans plusieurs populations suisses, allemandes et luxembourgeoises, le Rat musqué a déjà été responsable d'une diminution rapide des densités d'*Unio crassus* (jusqu'à 80% en un an pour une des populations suisses) (Vicentini & Pfändler, 2001). Au Grand-Duché du Luxembourg, il a aussi été la cause de la disparition de la dernière population de Moule perlière (Motte, *com. pers.*, 2020).

IV.1.3. Sous-estimation de la consommation de moules par le Rat musqué

Par ailleurs, une sous-estimation de la prédation est plausible, dû à différents éléments dont le premier est un biais lié à l'échantillonnage. En effet, selon les circonstances et les conditions saisonnières, certaines coquilles n'ont pu être collectées, particulièrement en période automnale où les feuilles mortes à la surface de l'eau et les niveaux d'eau plus élevés ont pu altérer la détection. Des coquilles ont aussi pu être oubliées au niveau du rocher principal, étant donné les cavités s'étendant sous le rocher, quelquefois inaccessibles. De plus, les collectes n'ont été réalisées que sur un mètre de large à partir du pied de berge, mais quelques coquilles ont été observées au-delà de cette distance. Toutefois, le nombre important de coquilles collectées de cette manière laisse penser que la méthode reste valide et que ce biais peut être toléré.

Ensuite, lors de l'appariement des valves d'*Unio crassus*, il est possible que des valves aient été regroupées deux à deux bien qu'elles n'appartenaient pas réellement au même individu. Néanmoins, cette erreur est de l'ordre de quelques individus (moins de 5). Au vu du nombre conséquent d'individus comptabilisés (plus de 3000 pour l'ensemble de la période d'étude), l'erreur de la méthode d'appariement est également considérée comme négligeable.

Le secteur parcouru pour la collecte des coquilles n'était que de 70m, or le territoire d'un Rat musqué est certainement plus étendu (Le Boulenger, 1959). Un Rat musqué parcourt facilement des distances supérieures, généralement de l'ordre de 150m, mais des déplacements de 900m sont connus (Le Boulenger, 1959). Le type de cours d'eau et les conditions environnementales influencent les distances parcourues par les Rats musqués ; Willner *et al.* (1980) mentionnent de plus grands déplacements par temps pluvieux. Sur l'ensemble de son territoire, qui n'a pas pu être défini précisément ici, il est possible que d'autres lieux de consommation n'aient pas été pris en compte. Des tas de coquilles épars autour du secteur de collecte semblent l'indiquer. En raison de la crise sanitaire du Covid 19, le nombre de jours sur le terrain a été limité et ces tas de coquilles n'ont pas pu être dénombrés précisément, mais nous avons estimé que les réfectories secondaires ne comportaient que quelques dizaines de coquilles. Le secteur de collecte étant celui avec la plus haute densité de coquilles observées sur toute la zone d'étude (en particulier sous le rocher), il s'agit certainement du lieu de consommation principal pour le foyer concerné. Nous assumons donc que le secteur de collecte est représentatif de la consommation d'un foyer de Rats musqués, tout en étant conscients qu'une sous-estimation est plausible.

Cette sous-estimation reste difficile à quantifier précisément. Tout d'abord, les coquilles observées dans les lieux de consommation secondaires de part et d'autre du secteur de collecte peuvent s'être accumulées depuis plus longtemps ; ceci souligne l'importance d'une collecte périodique sur un secteur préalablement vidé de ses coquilles en début d'étude, confirmant ainsi l'activité continue de consommation en ce lieu. Ensuite, s'il n'y a pas de doute que les coquilles collectées sous le rocher ou à l'entrée des terriers aient été consommées par les Rats musqués, les coquilles retrouvées le long des berges pourraient aussi avoir subi la prédation du Raton laveur intervenant en parallèle. Particulièrement en période de sécheresse, lorsque les bas niveaux d'eau facilitent la recherche alimentaire du Raton laveur.

IV.2. Temporalité de la prédation

IV.2.1. Consommation hivernale

L'impact de la prédation du Rat musqué envers les moules a été évalué pour une année entière, de juin 2019 à juin 2020. Néanmoins, certaines périodes semblent plus ou moins propices à la prédation. En l'occurrence, la consommation journalière moyenne à la Vanne des Moines a été au plus bas durant les mois d'hiver (2 individus/jour en moyenne), suggérant une très faible consommation hivernale, si pas inexistante. Pourtant, le Rat musqué n'hiberne pas et se nourrit toute l'année (Danell, 1996). En outre, nos hivers ne sont pas froids au point de connaître des périodes de gel anormalement longues qui empêcheraient le rat de consommer des moules (Le Boulenger, 1959). D'après une étude allemande de Zahner-meike & Hanson (2001), la consommation hivernale en Europe semble dépendante du site puisque certains résultats suggèrent que le Rat musqué consomme plus de moules en hiver tandis que d'autres résultats de cette même étude (mais sur des sites de collecte différents) n'ont révélé aucune consommation hivernale, comme cela semble être le cas à la Vanne des Moines.

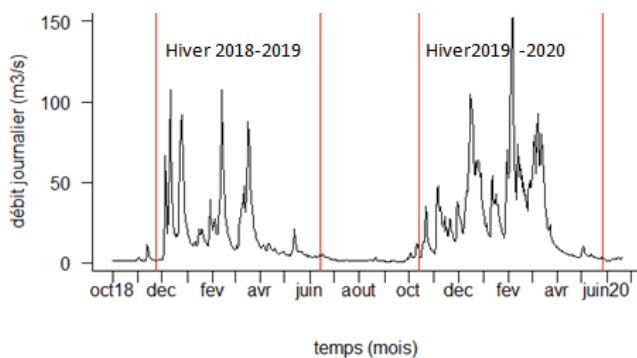


Figure 26 : Débits journaliers de la Semois (en m³/s) enregistrés à la station limnimétrique d'Herbeumont ; les données de débits ont été obtenues via la plateforme Aqualim. L'intervalle entre les barres rouges verticales représente les périodes de l'étude où aucune coquille n'a été collectée pour cause de conditions environnementales défavorables et donc d'accès limité au secteur.

Cette baisse de consommation saisonnière pourrait être expliquée par les variations de débit conséquentes de la Semois entre les périodes hivernales et les périodes de collectes. En effet, la figure 26 montre que pour les deux périodes hivernales où aucune collecte n'a pu être réalisée en raison d'un accès limité au secteur (cf. II.2.1.), les débits étaient beaucoup plus élevés, atteignant jusqu'à plus de 100 m³/s avant de redescendre en dessous de 30 m³/s à partir du mois d'avril. Ces débits importants sont responsables de crues qui pourraient influencer le comportement de prédation de différentes manières. D'abord, bien que le Rat

musqué soit capable de plonger pour chercher ses proies, la détection visuelle des moules par celui-ci peut être restreinte par la turbidité de l'eau. Sans compter qu'en hiver, les moules ont tendance à s'enfoncer dans le substrat, pour se protéger des basses températures et du courant fort qui risquerait de les emporter (Pfeiffer & Nagel, 2010). Ensuite, un courant trop fort pourrait aussi compliquer la tâche des Rats musqués, dans le sens où ces derniers ne prennent peut-être pas le risque de plonger si le courant est trop fort ou si les eaux sont trop profondes. Zahner-meike & Hanson (2001) mentionnent d'ailleurs une prédation localisée sur les bords d'un lac lorsque le centre y est trop profond. Enfin, d'après Le Boulenger (1959), les crues peuvent inciter les rats à quitter leurs terriers, même s'ils y reviennent lorsque les eaux sont plus calmes. De ce fait, le rat peut avoir un comportement plus erratique en hiver, diminuant sa consommation de moules.

Une autre explication serait que la consommation hivernale par le rat ait été sous-estimée, les coquilles ne s'accumulant plus en hiver suite aux débits importants qui les emportent. Cependant,

certains tas de coquilles sont retrouvés d'une année à l'autre à l'entrée des terriers de Rats musqués, ce qui ne soutient pas l'hypothèse d'un dévalement important des coquilles. Il est aussi fréquent de retrouver des tas de coquilles recouverts de vase qui se maintiennent plusieurs années sans être emportés. Le fait est que la force du courant est moins forte dans le fond de la rivière. Il est donc possible que les coquilles ne se fassent pas ou peu emporter malgré de hauts débits. Ainsi, l'hypothèse la plus probable est que la faible accumulation des coquilles à la sortie de l'hiver soit principalement le résultat d'une consommation réduite durant les mois d'hiver. Cette réduction saisonnière de la consommation, apparemment dépendante du site et de ses conditions hydrologiques, peut aussi expliquer l'impact limité à la Vanne des Moines.

Si l'on s'en tient à ces hypothèses, il se pourrait que la consommation ait repris à partir du mois d'avril, au vu des débits en baisse et de la température optimale faisant ressortir les moules à la surface. Ainsi, à la Vanne des Moines, la consommation aurait lieu de manière continue entre avril et novembre, puisque les collectes périodiques indiquent une prédation continue entre les mois de juin et novembre.

IV.2.2. Lien entre la consommation et les besoins du Rat musqué

Le caractère continu de la prédation hors saison hivernale laisse penser que les habitudes alimentaires du Rat musqué sur le site d'étude ne sont pas altérées par les périodes d'étiages, bien que ces dernières peuvent inciter le rat à quitter son terrier pour se protéger d'une exposition aux prédateurs (Errington, 1963). En effet, dans notre étude, la consommation de mollusques ne connaît pas d'arrêt malgré des périodes d'étiage sévère en 2019 et 2020. Cela peut s'expliquer par le fait que la base du rocher principal de consommation reste toujours immergée, même lorsque les niveaux d'eau sont bas. Le rat peut donc toujours venir consommer des moules sous ce rocher sans pour autant être trop exposé. Les résultats n'ont d'ailleurs montré aucune corrélation entre les débits et le nombre de moules consommées (corrélation de Pearson, $cor=-0,13$, p -valeur= 0,69).

Pourtant, durant la période d'étiage de 2019, des pics de consommation plus importants ont été observés début juillet 2019 et début septembre 2019, avec une consommation moyenne journalière respective de 28 et 20 individus contre 13 individus par jour en moyenne entre ces pics.

Une hypothèse, soutenue par Le Boulenger (1959), serait que la consommation des moules dépende avant tout de la disponibilité en végétaux. Le rat consommerait ainsi plus de moules aux périodes où il ne trouve pas d'autres sources de nourriture, principalement des végétaux. Dans notre étude, cette hypothèse n'a pas été vérifiée, étant donné que les pics ont lieu à des périodes où le rat peut tout à fait trouver des végétaux. De plus, le rat semble consommer volontiers des végétaux s'ils sont disponibles, sans pour autant que la consommation de moules ne diminue particulièrement. En guise d'exemple, des Renoncules flottantes (*Ranunculus fluitans*), connues pour être appréciées des Rats musqués (Warwick, 1941), ont été retrouvées sous le rocher lors de certaines collectes en plus des coquilles de moules. À la Vanne des Moines, le secteur n'est pas très riche en végétaux d'une manière générale et la disponibilité est limitée aux quelques îlots de la Semois. Nous pouvons dès lors supposer que la consommation des moules est un complément au peu de végétaux disponibles et que, même si ces végétaux connaissent des périodes d'abondance, le rat va préférer continuer à

consommer des moules. Cette supposition est en accord avec Campbell & MacArthur (1996), qui affirment que s'il en a la possibilité, le rat peut choisir de consommer volontiers des moules en plus ou à la place des végétaux disponibles. Avec les changements climatiques et les étages de plus en plus sévères et prolongés, la ressource en végétaux peut aussi se retrouver impactée, amenant le rat à consommer de plus en plus de moules dans les endroits où la végétation abondante constituait une potentielle assurance pour la survie des mulettes.

Une hypothèse alternative serait que ces pics correspondent à l'arrivée des portées de Rats musqués (période de mise bas, allaitement, soins aux jeunes), qui ont lieu jusqu'à 3 fois par an : fin mai, début juillet et au mois de septembre. De fait, en 2019, la collecte du 28 juin a été abondante, puis le nombre de coquilles collectées a diminué durant les mois d'été avant d'augmenter à nouveau en septembre. La faible consommation en juin 2020 pourrait aller dans ce sens, si l'on considère que la première portée a déjà eu lieu fin mai (avant la première collecte de 2020) et que le mois de juin constitue une période d'entre deux portées, avant celle de début juillet. Partant de cette supposition, des collectes jusqu'au début du mois de juillet 2020 auraient peut-être montré un nouveau pic de consommation.

Le fait que le Rat musqué augmente sa consommation de mulettes aux périodes de mise bas indiquerait qu'il est capable de choisir son alimentation selon ses besoins et non pas uniquement selon la disponibilité. Il choisit alors une nourriture riche en protéines, qui lui apporte plus d'énergie pour nourrir les jeunes. Cela rejoint l'hypothèse de Campbell & MacArthur (1996), selon laquelle les rats vont choisir un régime plus carnivore pour un meilleur apport nutritionnel et énergétique à cette période.

IV.3. Caractère sélectif de la prédation sur base de la taille et de la forme des proies

Notre étude démontre que le Rat musqué pratique une sélection préférentielle de la taille des Mulettes à la Vanne des Moines. Le rat montre une préférence pour des moules de taille intermédiaire (sélection préférentielle des moules mesurant entre 40 et 43 mm parmi les moules comprises entre 30 et 50 mm). Cette sélection semble constante sur le site d'étude, où la taille moyenne des moules consommées reste inchangée d'une année à l'autre.

Dans la littérature, Hanson *et al.* (1989) mentionnent une sélection des moules par le Rat musqué sur un lac au Canada, le rongeur choisissant les plus grands individus disponibles, c'est-à-dire plus longs que 55 mm. À la Vanne des Moines, par contre, les moules sélectionnées au sein de la population étaient celles de taille intermédiaire ($40,31 \pm 5,52$ mm en moyenne). Cette différence provient certainement de l'espèce consommée. En effet, lorsque les espèces sont caractérisées par une coquille fine, comme c'est le cas de *Pyganodon grandis simpsoniana* dans l'étude d'Hanson *et al.* (1989), les individus les plus grands de la population sont exploités par le Rat musqué. En revanche, pour les espèces à coquille épaisse comme *Unio crassus*, les plus grands individus sont plus difficiles à manipuler. Le rat favorise alors des individus de taille intermédiaire, afin de trouver un compromis entre la facilité à les ouvrir et la quantité de nourriture qu'elles apportent dans le but d'optimiser la valeur énergétique apportée par rapport à l'effort de prédation fourni (Owen *et al.*, 2011; Zahner-meike & Hanson, 2001). Allant dans ce sens, nos résultats ont montré que le rat

mangeait moins d'individus de grande taille que ce qui était disponible à la Vanne des Moines (différence de distribution entre les moules consommées et les moules vivantes lorsqu'elles ont une taille supérieure à 50 mm). Le peu d'individus de grande taille prédatés par le rat laisse penser qu'il consomme occasionnellement ceux qu'il trouve à proximité de son lieu de consommation, sans quoi elles sont peut-être trop difficiles à transporter. En effet, le rat plonge pour trouver les moules et les ramène ensuite vers son lieu de consommation alors qu'elles sont encore vivantes (Convey *et al.*, 1988). Une taille adéquate est donc nécessaire pour faciliter la préhension et le transport des mollusques.

En plus de cette sélection sur la taille, le rat semble aussi choisir des moules dont le rapport longueur/largeur, qui caractérise la forme de la coquille, est compris entre 1,75 et 2. La fréquence de cette gamme de rapport est plus élevée dans les coquilles consommées qu'au sein de la population; le Rat musqué sélectionne donc les Mulettes épaisses sur base de leur forme, une sélection précédemment démontrée par Owen *et al.* (2011). De nouveau, l'explication de l'«optimal foraging» semble de mise, puisque des individus de forme moins allongée sont généralement moins ancrés dans le substrat et plus facile à les en extraire (Owen *et al.*, 2011).

Dans les milieux aquatiques, il n'est pas rare d'observer une sélection sur la taille. Un modèle bien connu concerne la sélection du zooplancton de grande taille par les poissons, menant généralement à l'épuisement des classes de taille les plus grandes (Hanson *et al.*, 1989). Pour des individus comme les moules, les conséquences d'une sélection sur la taille sont moins bien comprises et moins prédictibles, de par leur espérance de vie beaucoup plus longue et leur croissance continue tout au long de leur vie.

En l'occurrence, à la Vanne des Moines, la sélection sur la taille fait que le rat consomme préférentiellement des individus d'environ 5 ans ($5,10 \pm 1,96$ ans), d'après l'équation de croissance spécifique au site d'étude que nous avons générée (relation entre la taille et l'âge des individus). La comparaison entre les équations générées pour l'Our et la Sûre dans le cadre du Life *Unio* du Grand-Duché du Luxembourg et nos propres équations indique qu'une imprécision de l'ordre de 2 ou 3 ans reste probable, en raison de la différence de méthode employée pour estimer l'âge des mulettes. De ce fait, la consommation d'individus juvéniles, qui sont les plus vulnérables selon Denic *et al.* (2014), reste suffisamment limitée pour permettre à un certain nombre de mulettes d'atteindre un âge mature et d'acquérir l'opportunité de se reproduire. Le risque que les œufs et les glochidies soient indirectement détruits lorsque le rat consomme des femelles gravides est également limité chez *Unio crassus* (Jansen *et al.*, 2000), au vu de son mode de vie tachytictique et de ses multiples périodes de reproduction possibles au cours d'une année (Hochwald & Gum, 2012). Ainsi, la consommation réduite de juvéniles et les capacités de reproduction de la Mulette épaisse sont probablement à l'origine du renouvellement de la population qui, additionné à la part importante d'individus non détectables et épargnés par le Rat musqué, empêche la population de disparaître malgré la pression de prédation.

Les moules, capables de se reproduire tout au long de leur vie d'adulte, ont une croissance qui les rend plus actives après un certain âge. De ce fait, en ciblant davantage une classe de taille et donc un âge donné, le Rat musqué ne consomme qu'une sous-partie des reproducteurs de la population.

Néanmoins, à long terme, il est facilement imaginable que la taille moyenne de la population diminue, étant donné que le rat consomme principalement des moules de taille intermédiaire, empêchant ces dernières d'atteindre une taille plus importante. Vu la prédation effective depuis au minimum une dizaine d'années sur le site, on peut considérer que ce shift de la structure de taille a déjà eu lieu, ce qui explique qu'il y ait peu d'individus de grande taille au sein de la population vivante. Selon cette hypothèse, nous pouvons penser que la sélection était plus marquée avant, lorsque la population comptait plus de moules de grande taille.

Quoi qu'il en soit, l'ensemble des éléments précités indique que la sélection ne semble pas être un facteur critique pour la survie des populations de Mulette épaisse. Ainsi, c'est avant tout la quantité de mulettes consommées par le Rat musqué qui détermine son impact envers les populations, comme le déclarent Hanson *et al.* (1989). En outre, si les résultats de notre étude ont montré une différence significative d'un point de vue statistique entre la taille des moules consommées et la taille des mulettes vivantes, cette différence est faible biologiquement (3 mm seulement, soit 0,4 ans). Cela indique que, même si le rat peut montrer une légère préférence pour une certaine classe de taille, il va tout de même globalement consommer les classes de taille les plus disponibles, excepté pour les individus de grande taille qui sont plus difficiles à manipuler.

Effectivement, nos résultats ont montré que pour les moules de taille inférieure à 30 mm, aucune différence de distribution n'apparaissait entre les moules consommées et vivantes. Bien que le rat utilise les mêmes techniques que nous lors des inventaires, celles-ci sont possiblement plus performantes chez le rat qui, contrairement à nous, plonge pour repérer les moules. Néanmoins, la part d'individus que nous ne parvenons pas à détecter lors des inventaires a probablement été sous-estimée de la même manière lors des collectes (Owen *et al.*, 2011). Le fait qu'il consomme moins de moules inférieures à 30 mm (moins de 10%) serait alors le reflet de la disponibilité de ces moules juvéniles au sein de la population vivante, probablement dépendante de la capacité de détection des Rats musqués envers les juvéniles. En d'autres termes, le rat détecte les moules visuellement et tactilement mais ne creuse pas pour s'approvisionner. Cela est cohérent avec les propos de Zahner-meike & Hanson (2001) selon lesquels cela lui demanderait plus d'effort de déterrer les moules enfouies par rapport à l'énergie qu'il y gagnerait en les consommant. La plupart des juvéniles ayant tendance à s'enfoncer plus profondément dans le substrat que les adultes (Pfeiffer & Nagel, 2010), elles sont donc épargnées par le Rat musqué. Cela montre bien que le rat est avant tout opportuniste et mange ce qu'il trouve, même s'il peut concentrer ses efforts pour obtenir des proies de plus haute valeur énergétique lorsqu'elles sont disponibles en abondance (Errington, 1941), comme c'est le cas pour les moules de taille intermédiaire.

IV.4. Sélection sur l'espèce

Ce caractère opportuniste s'observe aussi dans la consommation de Mulettes épaisses plutôt que d'autres espèces. De fait, parmi les deux espèces collectées dans les tas de coquilles consommées par le Rat musqué, le pourcentage d'Anodontes des canards (*Anodonta anatina*) consommé est de 4%. Ce chiffre est représentatif du pourcentage d'anodontes dans la population vivante par rapport aux mulettes qui est également de 4%. L'abondance d'une espèce semble donc déterminer son taux de consommation par le Rat musqué. Un tel comportement est aussi observé dans certains étangs,

où les Anodontes des cygnes (*Anodonta cygnea*) sont consommées en abondance, cette espèce étant la seule disponible. Ainsi, la disponibilité plus importante de la Mulette épaisse dans la Semois par rapport aux autres espèces de moules la rend plus fréquente dans le régime alimentaire des Rats musqués sur le site. Ce n'est qu'ensuite, au sein des individus d'*Unio crassus* et des classes de taille les plus disponibles que ces prédateurs opèrent une sélection.

Par conséquent, si une plus grande proportion d'anodontes était présente dans la Semois, le Rat musqué pourrait en consommer davantage, réduisant ainsi la pression de prédation envers la mulette. C'est d'ailleurs le cas dans des cours d'eau plus vastes comme la Wörnitz, en Allemagne, où la densité d'*Unio pictorum* et d'*Anodonta anatina* est aussi élevée que la densité d'*Unio crassus*. Dès lors, la prédation est répartie sur l'ensemble des espèces disponibles et le risque d'extinction de la mulette est diminué (Hochwald & Gum, 2012). En Europe, le peu d'espèces de bivalves (une dizaine) fait que l'impact est généralement plus important qu'en Amérique, par exemple, où les cours d'eau présentent un large panel d'espèces de bivalves d'eau douce (290 espèces reconnues en Amérique du Nord d'après Zahner-meike & Hanson (2001)). Cela est d'autant plus vrai sur la Semois, où seules 4 ou 5 espèces de bivalves sont présentes. De plus, si l'on s'accorde à Rapport & Turner (1970), les prédateurs ne montrent aucune préférence si les proies sont présentes en faible densité. On peut ainsi supposer que si les Anodontes des canards (*Anodonta anatina*) étaient plus abondantes dans la Semois, en proportion équivalente aux Mulettes épaisses, la facilité à briser leur coquille amènerait le Rat musqué à les consommer plus volontiers (Owen *et al.*, 2011; Zahner-meike & Hanson 2001).

En réalité, si de nombreuses études mentionnent que les rats choisissent préférentiellement les espèces à fine coquille, Zahner-meike & Hanson (2001) ont démontré que sur certains sites où plusieurs espèces étaient présentes de manière équivalente, une préférence pouvait se marquer envers la Mulette épaisse. La présence d'autres espèces n'est donc pas toujours une solution pour limiter la prédation des mulettes et le Rat musqué, malgré son opportunisme, peut montrer des préférences alimentaires envers certaines espèces, à condition qu'elles soient suffisamment disponibles. Un autre exemple de ces préférences concerne certaines espèces invasives de bivalves, comme les Moules zébrées (*Dreissena polymorpha* et *Dreissena bugensis*), qui peuvent être consommées en abondance si elles sont présentes avec la Mulette épaisse (Sietman *et al.*, 2003). Cela peut s'avérer intéressant, car ces espèces invasives représentent un danger pour les mulettes, en se fixant sur leurs coquilles ou en entrant en compétition avec elles pour les ressources alimentaires et spatiales. Le fait que les rats consomment volontiers ces espèces invasives serait alors bénéfique pour les mulettes : d'une part, ces dernières seraient épargnées par le Rat musqué et d'autre part, seraient débarrassées des espèces invasives qui leur sont néfastes. Cependant, là où la densité de moules invasives est trop conséquente (dans la Meuse, par exemple), leur régulation par la prédation du Rat musqué reste peu probable.

La difficulté dans l'étude de ces préférences réside dans l'existence de préférences individuelles de la part des Rats musqués (Errington, 1941). Ainsi, l'impact évalué sur le site d'étude ne concernant qu'un foyer familial, il est possible que d'autres foyers choisissent leurs proies sur base de caractéristiques différentes. Cependant, à la Vanne des Moines, nous avons déterminé que ce

n'était pas tant la sélection qui impactait les populations de moules puisque le renouvellement de la population ne semblait pas affecté, mais plutôt la quantité d'individus consommés au vu du comportement avant tout opportuniste du Rat musqué.

IV.5. Autres rivières de Wallonie

Nous avons démontré que le rat consomme avant tout les moules parmi les classes de taille les plus disponibles. Par ailleurs, nos résultats ont montré que la structure de taille des populations de Mulette épaisse pouvait être différente entre les cours d'eau wallons ou entre différents sites d'une même rivière. En conséquence, les tendances de consommation et donc les classes de taille et d'âge des moules consommées par le Rat musqué pourraient être différentes sur les autres cours d'eau ou sur d'autres secteurs d'un même cours d'eau. Cette différence a été testée entre les moules consommées à la Vanne des Moines et des moules consommées sur l'Ourthe et sur la Lesse, mais les résultats obtenus n'ont pas permis de dégager une quelconque tendance, probablement en raison d'une méthode de collecte différente des coquilles prédatées. Effectivement, contrairement à ce qui a été fait à la Vanne des Moines, la prédation sur l'Ourthe et sur la Lesse n'a pas fait l'objet de collectes périodiques, mais d'une seule collecte instantanée de toutes les coquilles trouvées sur ces sites. Dès lors, il faudrait appliquer une méthode de collecte similaire à celle de notre étude pour pouvoir comparer la prédation sur les différents sites. À titre indicatif, ces résultats sont repris dans l'annexe 6. Ces résultats ne sont pas non plus probants dans le sens où la différence de densité des Rats musqués n'est pas connue entre les différents cours d'eau, ne permettant pas de quantifier leur impact. Idéalement, afin d'évaluer la menace pesant sur les populations de Mulette épaisse des différents cours d'eau, l'impact devrait être quantifié comme cela a été fait pour la Vanne des Moines. Ensuite, certains substrats peuvent aussi favoriser la prédation ; selon Zahner-meike & Hanson (2001), l'impact est plus important sur des fonds sableux, car la facilité de prédation augmente dans de tels substrats.

IV.5.1. Causes probables de la plasticité morphologique des moules entre différents cours d'eau

La plasticité des Mulettes épaisses peut avoir diverses causes. Tout d'abord, elle peut être le résultat de différences génétiques entre les populations de moules (Zieritz *et al.*, 2010). Dans notre étude, ce n'est pas le cas puisque Stoeckle *et al.* (2019) ont montré que seules les populations de Mulette épaisse du Laval et de la Hantes étaient différenciées génétiquement des autres rivières wallonnes. Dès lors, la plasticité des moules en Wallonie est d'ordre phénotypique.

Dans certains cas, la taille des moules diffère d'une population à l'autre malgré une croissance similaire, comme c'est le cas entre la Semois et la Sûre, par exemple, où la différence de taille résulte d'une différence d'âge des moules. C'est aussi le cas du Laval, où les individus sont tous de grande taille en raison d'un faible renouvellement menant à un vieillissement de la population. Cette population est de ce fait plus susceptible d'être impactée par les menaces qui pèsent sur les moules, y compris la prédation du Rat musqué, et c'est pour cette raison qu'un projet LIFE spécifique à la population du Laval est mis en place.

Dans d'autres cas, la variation de taille n'est pas simplement le reflet d'une différence d'âge entre les populations, mais peut être liée à des pressions différentes. Dans la Semois notamment, l'impact

des activités touristiques comme le kayak n'est pas le même sur tous les tronçons de la rivière. Au niveau du camping du Maka (situé à Auby/Semois), par exemple, une forte pression touristique s'exerce, ce qui pourrait expliquer la petite taille des moules étant donné que les plus grands individus, qui sont les plus exposés, se font abîmer par les kayaks ou par le piétinement. À Chiny, en revanche, le fond de l'eau est plus profond de sorte que les kayaks ne le raclent pas, préservant les plus grands individus. La Vanne des Moines est un site intermédiaire, où une pression existe mais n'est probablement pas si importante que sur le site du Maka, puisque l'on retrouve quand même de plus grands individus.

Enfin, la plasticité (de croissance ou de forme) peut être une adaptation des individus à l'environnement et aux conditions physico-chimiques des rivières (Zieritz *et al.*, 2010). Hochwald (2000), notamment, a montré que la taille et la forme des coquilles de la Mulette épaisse étaient fortement dépendantes de la température. Le caractère plus ou moins eutrophe des rivières peut aussi conditionner la disponibilité des ressources, influençant la croissance et le développement des mulettes. Zajac *et al.* (2018), eux, évoquent l'influence des micro-habitats sur la morphologie des moules. D'après leurs dires, la croissance semble plus rapide dans des sédiments fins et riches en nutriments que dans des substrats rocheux. Cette théorie semble correspondre à ce qui se passe sur la Lesse, qui présente 75% de sédiments grossiers (Stoeckle *et al.*, 2019) et où la croissance des individus est plus lente. Cependant, Zajac *et al.* (2018) attirent aussi l'attention sur le fait que des études contradictoires existent concernant la morphologie dépendante des sédiments. Cela est visible dans notre étude puisque sur l'Our, qui a aussi des sédiments grossiers, la croissance semble assez rapide. La différence est que l'eau de l'Our est très bien oxygénée, et pourrait être bénéfique à la croissance des mulettes en dépit des sédiments grossiers de la rivière (Stoeckle *et al.*, 2019). Par ailleurs, la taille des sédiments varie fortement entre différentes sections d'un cours d'eau et ne peut donc pas toujours expliquer les différences morphologiques entre les rivières.

IV.5.2. Mécanismes de défense des moules face aux prédateurs

Cette plasticité pourrait également être une réponse des mulettes face à la prédation. Selon Smith & Jennings (2000), les populations de mulettes pourraient évoluer vers un ralentissement de leur croissance afin de se défendre des prédateurs, sachant que les individus qui croissent lentement sont plus épais et donc plus difficiles à casser. Une telle réponse pourrait être induite par des signaux chimiques émis soit par les prédateurs, soit par les moules ayant subi une attaque du Rat musqué ou encore par la combinaison de ces signaux. Bien que les résultats obtenus ne permettent pas de l'affirmer, la comparaison des courbes de croissance entre les rivières semble indiquer que la croissance des individus sur la Semois est rapide et non pas lente comme elle aurait pu l'être si les moules s'étaient adaptées face à la prédation.

Le fait est que les moules ne vont pas toujours choisir une défense adaptative, car une diminution de croissance peut leur coûter beaucoup d'énergie, dès lors focalisée dans le développement de la coquille en termes d'épaisseur. Cela limite la formation des tissus, et les adultes qui en résultent sont de petite taille avec une baisse de fécondité. Ainsi, l'avantage ne serait pas assez fort par rapport à la protection qu'elles y gagneraient (Smith & Jennings, 2000). Sans compter que, comme cela a déjà été mentionné plus haut, le Rat musqué reste un animal avant tout opportuniste, et aura

tendance à s'adapter à ce qu'il trouve, indépendamment de la croissance plus ou moins lente des individus, de l'épaisseur de leur coquille ou de la structure de taille des populations. Généralement, les moules vont plutôt opter pour une défense à court terme, via des réactions mécaniques ou des changements de comportement. Par exemple, à la réception d'un signal chimique, les moules peuvent fermer rapidement leurs valves ou s'enfouir plus profondément dans le substrat, afin de se protéger des attaques (Chivers & Smith, 1998). Ces défenses de base, assez générales, peuvent être liées à un mode d'attaque particulier et non à un prédateur spécifique. Ainsi, les moules seraient capables de se défendre un minimum en dépit de leur naïveté face à un prédateur avec lequel elles n'ont pas évolué, comme c'est le cas du Rat musqué (Sih *et al.*, 2010).

IV.6. Aspect sociétal

Dans la société actuelle, la préservation des espaces naturels et des espèces prend une place grandissante au sein de l'actualité. Notamment, les problèmes tels que l'invasion d'espèces exotiques causant des dégâts dans divers secteurs (scolytes, Palourdes asiatiques, Raton laveur, etc.) ou la disparition d'espèces emblématiques sont des sujets qui se font connaître du grand public. On peut aussi citer les actions menées par les communes pour un développement durable ou encore les projets Life à plus large spectre, qui sont de plus en plus nombreux. S'en suit une certaine prise de conscience de la part des citoyens, qui s'intéressent de plus en plus à la nature qu'ils considèrent aujourd'hui comme indispensable. Par conséquent, après des années construites sur un mode de vie plutôt consommateur, on observe aujourd'hui un certain « retour à la nature », à des pratiques plus respectueuses de l'environnement, et à un développement des activités en plein air où les notions d'éco-tourisme ou de slow tourisme font leur place. Cette tendance est appuyée par le sondage réalisé au cours de notre étude, du moins pour une partie de la population. En effet, si la moitié des gens interrogés pense qu'il est temps d'agir à grande échelle pour la conservation de la nature, l'autre moitié confie être active à son échelle par des activités comme des conférences, des dons à des associations, des sorties pédagogiques ou autre sur le thème de l'environnement et de sa préservation. L'ensemble des personnes interrogées se considère d'ailleurs comme des gestionnaires de l'environnement au sens large, même sans que leur activité professionnelle ne les y amène. Chacun pense avoir une responsabilité à jouer et un savoir à transmettre à leur entourage quant au respect de la nature, en particulier envers les plus jeunes.

En ce qui concerne la Semois, il ressort du sondage que les gens qui la côtoient de par leurs loisirs la considèrent comme indispensable à leurs activités, même lorsque celles-ci ne sont pas directement liées à l'eau (promenades en forêt, VTT, etc.). Cela montre que les usagers de la Semois tiennent et s'intéressent à l'environnement qui les entoure, véritable patrimoine naturel. De cette manière, même si les gens qui ne sont pas du métier ne connaissent pas le nom de « Mulette épaisse », ils connaissent l'existence des moules d'eau douce, via l'observation de coquilles le long des cours d'eau mentionnée par de nombreux pêcheurs et promeneurs. Lorsque les gens sont interrogés sur les causes possibles de la mortalité de ces moules, la prédation parle à certains d'entre eux qui y voient une menace du Raton laveur ou du Rat musqué. D'autres pensent plutôt à des causes comme la pollution ou les changements climatiques, plus connues du grand public.

Bien que l'ensemble des personnes interrogées a déclaré savoir ce qu'étaient une espèce exotique envahissante et une espèce indigène, ces connaissances restent limitées dans le sens où les gens n'associent pas toujours les bonnes espèces aux bons statuts, ou ne connaissent pas les problèmes précis liant les espèces comme le Rat musqué et la Mulette épaisse. Cependant, ils sont conscients que la moule d'eau douce a une certaine importance au sein de l'écosystème et doit être protégée. Dans le même temps, si le grand public ne sait pas toujours que le Rat musqué est une espèce exotique envahissante, il est tout de même considéré comme néfaste de par les dégâts qu'il occasionne, aussi bien à l'Homme qu'à l'environnement. Certains usagers de la Semois confient d'ailleurs avoir été victimes de trous creusés dans les berges. Il y a donc un accord général sur le fait que certaines espèces doivent être protégées tandis que d'autres doivent être régulées, voire éradiquées quand cela est possible ou quand les dégâts occasionnés sont trop importants.

Néanmoins, une résistance persiste encore de la part de quelques citoyens, persuadés que chaque espèce mérite sa place, invasive ou non. Pour eux, le fait que des espèces disparaissent et que d'autres arrivent n'est autre que la « loi de la nature », et il faut apprendre à vivre avec ces nouvelles espèces. Selon B. Leuris, piégeur du SPW, cela a déjà valu du vandalisme envers les pièges posés pour le Rat musqué. Pourtant, l'Homme est responsable de cette situation, par les invasions ou par la destruction massive de certaines espèces. Il ne s'agit donc pas d'une situation naturelle et, sans gestion raisonnée des espèces invasives, la biodiversité ne peut lutter d'elle-même et se réguler efficacement. D'après Karatayev *et al.* (2018), aucun remplacement d'espèce ne peut être envisagé suite à l'arrivée d'espèces exotiques envahissantes, puisque les niches écologiques occupées sont généralement différentes de celles des espèces natives.

Ce type de réaction résulte généralement d'un manque d'information, car lorsque les gens réalisent l'importance de la moule et de la prédation qu'elle subit, ils semblent plutôt d'accord avec des scénarios tels qu'une augmentation du piégeage. S'il semble naturel que les professionnels soient prêts à augmenter les efforts de capture, il est encourageant de voir que les usagers lambda de la rivière se sentent également concernés, et sont aussi prêts à adapter leurs activités si des zones de protection étaient mises en place, avec pour conséquence des interdictions d'accès en ces zones.

L'ensemble de ces éléments indique que la communication est indispensable dans les projets de conservation, quels qu'ils soient. Effectivement, la nature ne se limite pas aux espèces animales et végétales, mais inclut de nombreux usagers. Ces derniers, acteurs du terrain, doivent être conscients des enjeux pour pouvoir les accepter et coopérer dans l'élaboration de tels projets. Une bonne collaboration n'est pas possible sans une sensibilisation efficace. D'après notre sondage, l'ensemble des acteurs affirme qu'ils aimeraient en apprendre davantage sur ce genre de problématique et pense que connaître ce qui les entoure est indispensable pour enseigner un respect de la nature à leur entourage. Les acteurs du tourisme sont aussi favorables à une sensibilisation du public à ce genre de thématique via des brochures, des panneaux didactiques, etc.

V. Conclusion et perspectives

V.1. Conclusion

Les éléments présentés tour à tour dans ce mémoire ont permis de mieux objectiver la pression de prédation du Rat musqué envers la population de Mulette épaisse de la Semois à la Vanne des Moines.

Dans un premier temps, **la consommation annuelle de Mulettes épaisses par un foyer de Rats musqués compris dans la zone d'étude a été quantifiée** : au total, 3027 individus d'*Unio crassus* ont été consommés en un an par un foyer familial. Cette consommation semble continue entre avril et novembre, indépendamment de la disponibilité en végétaux. Toutefois, une augmentation de la consommation a lieu lors des périodes de mise bas, qui demandent des besoins énergétiques plus conséquents. En hiver, la consommation du Rat musqué est réduite à la Vanne des Moines, probablement en raison des conditions environnementales (hauts débits et hauteurs d'eau) limitant ses capacités de détection et son efficacité de prédation. Il se peut que le rat consomme encore plus de moules, puisque le nombre d'individus consommés a fort probablement été sous-estimé.

Dans un second temps, **la disponibilité en proies a été quantifiée**. La méthode employée ne permettant pas de détecter la totalité de la population, la densité de mulettes estimée à 0,26 individus /m² sur le site ne prend pas en compte la part de moules enfouies dans le substrat. Ainsi, la densité de population est en réalité plus importante. Avec **une densité de Rats musqués estimée à 1 foyer/km, 39% des moules détectables par le rat sont consommées en un an sur l'ensemble de la zone d'étude de 4km**. Ce pourcentage peut être considérablement réduit, compte tenu de la part de la population indétectable par le Rat musqué qui n'a pas pu être quantifiée ici ; c'est probablement une des raisons qui fait que l'espèce est encore bien représentée sur le site d'étude. Il s'agit néanmoins d'une estimation à minima, étant donné que le secteur est peu favorable aux Rats musqués par rapport à d'autres secteurs de la Semois ou d'autres rivières wallonnes.

La stratégie de prédation du rat est avant tout opportuniste ; tant pour l'espèce que pour la taille des individus consommés, il choisit avant tout ce qu'il détecte et ce qui est le plus disponible, à l'exception des moules de plus grande taille qui demandent trop d'effort à manipuler par rapport à ce qu'elles apportent. Il peut ensuite montrer une exigence au sein des espèces ou des classes de taille les plus abondantes. En l'occurrence, à la Vanne des Moines, le rat montre une préférence pour les moules de taille intermédiaire comprises entre 40 et 43 mm. Ailleurs, la stratégie de sélection peut varier car des différences de taille et de forme des mulettes existent d'un cours d'eau à l'autre et au sein d'une même rivière. Ce caractère sélectif n'est pas déterminant pour la survie des mulettes, puisqu'il n'empêche pas le renouvellement de la population ni le développement des juvéniles. C'est donc avant tout la quantité d'individus consommés qui détermine l'impact de la prédation du Rat musqué envers les mulettes.

En ce qui concerne la **technique mise en œuvre par le Rat musqué pour consommer les mulettes**, l'objectif n'a pas pu être totalement abouti par manque de résultats via les pièges photographiques. Néanmoins, nous avons pu déterminer qu'il y a manipulation des mollusques. Le Rat musqué

semble utiliser ses dents et/ou ses griffes pour ouvrir les coquilles sans les briser et sans rompre le ligament dorsal. La taille des individus présents dans la population est de ce fait déterminante, car tous les individus ne pourront pas être consommés avec la même facilité que les moules de taille intermédiaire, abondantes à la Vanne des Moines.

Grâce à ces éléments, nous pouvons désormais répondre à l'objectif principal de ce mémoire, qui était de **déterminer si la prédation du Rat musqué représente une menace pour la sauvegarde des Mulettes épaisses dans la Semois** :

À court terme, l'impact du Rat musqué évalué à la Vanne des Moines n'est pas critique pour les populations de Mulette épaisse, puisqu'une stabilité de la population est observée entre 2012 et 2018 en dépit de la prédation. Cela peut s'expliquer par le fait que le rat n'est pas très abondant sur le secteur tandis que les moules sont certainement plus nombreuses que ce qui a été estimé, avec une part de la population indétectable et donc épargnée par le Rat musqué. Sur le site de la Vanne des Moines, la consommation semble fortement réduite en hiver, limitant l'impact également. Néanmoins, cet impact ne peut être négligé car la quantité de mulettes consommées reste considérable. À long terme et combinée à d'autres menaces, la prédation peut donc mettre en péril la survie des mulettes et entraîner une diminution populationnelle à la Vanne des Moines. Il faut aussi garder à l'esprit que nos résultats ne sont pas transposables à l'ensemble de la Wallonie, et que d'autres rivières ou d'autres sections de rivières peuvent subir un impact encore plus conséquent et plus rapide, notamment s'il s'agit de zones favorables pour le Rat musqué. La Mulette épaisse est prioritaire en termes de conservation, vu son importance au sein des écosystèmes aquatiques et les nombreux services écosystémiques qu'elle fournit. Il est dès lors nécessaire de considérer le Rat musqué comme une menace importante et d'agir pour limiter son impact avant la disparition irréversible des populations wallonnes de Mulette épaisse.

V.2. Perspectives de conservation de la Mulette épaisse et amélioration de l'étude

Pour limiter la prédation du Rat musqué, le moyen le plus efficace est de développer l'effort de piégeage de ce mammifère. Bien qu'il soit difficile et coûteux à ce stade de l'éradiquer, son expansion peut au moins être réduite localement. Afin d'élaborer un tel plan de gestion, une collaboration doit être établie avec les piégeurs. Effectivement, si ces derniers sont prêts à fournir un effort de capture plus important, ils ont besoin d'être aiguillés sur les zones à piéger en priorité. Comme nous l'avons fait pour la Vanne des Moines, des études d'impact sont dès lors nécessaires, afin d'évaluer d'une part l'état des populations de Mulette épaisse et d'autre part, l'importance de la prédation sur les différentes rivières et/ou secteurs d'une même rivière.

Dans les zones où le Rat musqué est présent en forte densité, d'importantes campagnes de piégeage sont déjà mises en place par le SPW. Sur la Semois, tous secteurs confondus, entre 1000 et 1500 individus sont piégés chaque année. Les raisons de ces piégeages sont plutôt liées aux dommages occasionnés le long des berges, qui s'accroissent avec la densité de rats. Étant donné qu'une zone favorable aux Rats musqués est aussi susceptible de connaître un impact plus conséquent envers les mulettes, ces dernières bénéficient alors dans ces zones d'un avantage indirect du piégeage, qui doit continuer.

En revanche, dans des endroits peu favorables comme la Vanne des Moines, aucun piégeage n'est réalisé en raison de la faible densité de Rats musqués, malgré une prédation menaçante pour les populations de mulettes. Le fait est que la répartition du Rat musqué est si vaste en Wallonie qu'il serait impossible de déployer les mêmes efforts de piégeage partout sans moyens financiers et humains considérables. Dès lors, il peut être intéressant de cibler les secteurs où les piégeages doivent être augmentés sur base de différents facteurs.

D'une manière générale, il peut paraître évident de protéger en priorité les populations de Mulette épaisse qui sont les plus en danger, c'est-à-dire avec un nombre d'effectif réduit, en particulier des individus juvéniles (populations vieillissantes) et une densité très basse. Cependant, pour élargir les perspectives de conservation, l'idée de préserver les populations bien portantes mais tout de même menacées par le Rat musqué est intéressante. En effet, il y a potentiellement plus de chances de sauver ces populations que des populations connaissant de multiples menaces, plus difficiles à gérer et donc quasiment vouées à l'extinction.

La diversité spécifique des cours d'eau est aussi un facteur qui peut déterminer la priorité de conservation. Par exemple, la Mulette épaisse peut être plus vulnérable dans les zones où elle est quasiment la seule espèce proie disponible, puisque la prédation semble pouvoir se répartir sur différentes espèces si celles-ci sont présentes en proportions équivalentes. Néanmoins, des zones où des espèces de bivalve invasives (la Moule zébrée, par ex.) sont présentes en abondance sont peut-être moins prioritaires, sachant que le rat peut les consommer davantage que les mulettes.

Une fois les secteurs prioritaires identifiés, une technique de piégeage adéquate doit être élaborée. Étant donné que le comportement de prédation résulte d'une spécialisation, il se peut que certains Rats musqués spécialisés soient les principaux responsables de la prédation sur un secteur. Même s'ils sont difficiles à identifier, un piégeage ciblé du couple reproducteur en un foyer de consommation principal pourrait limiter la prédation par les individus concernés, et éviter une éventuelle transmission de ce comportement. Cette solution n'est envisageable qu'à court terme, car d'autres individus pourront ensuite se spécialiser à nouveau et reprendre de plus belle la prédation. À long terme, l'idéal serait d'effectuer des captures régulières et continues sur un secteur menacé. Ensuite, après un piégeage intensif dans une zone de prédation active, un suivi régulier de la population de moules sur du long terme permettrait de confirmer ou non l'impact du Rat musqué dans ce secteur et d'évaluer l'efficacité des mesures mises en place. En parallèle, il est nécessaire d'agir pour conscientiser les acteurs du terrain les moins avertis du danger que représente le Rat musqué envers les Mulettes épaisses, pourtant indispensables au bon fonctionnement de l'écosystème. De cette manière, l'importance des piégeages qui, à première vue, peuvent paraître cruels pour les espèces concernées pourra être comprise et acceptée du grand public. Ce travail peut se faire directement sur le terrain, ou en collaboration avec les agents touristiques actifs sur les zones ciblées.

En complément de la présente étude, certaines perspectives méthodologiques peuvent être envisagées afin de mieux quantifier l'impact pesant sur les populations de Mulette épaisse, à la Vanne des Moines et ailleurs.

Tout d'abord, la sous-estimation de la consommation annuelle doit pouvoir être quantifiée plus précisément. Pour ce faire, il aurait fallu dénombrer les coquilles retrouvées de part et d'autre du secteur de collecte après avoir vidé l'ensemble de la zone des coquilles en un temps zéro. La collecte des coquilles reste le meilleur moyen pour estimer le nombre d'individus consommés. Effectivement, un examen des contenus stomacaux des Rats musqués n'est pas envisageable, car les tissus mous des mollusques sont facilement digérés par les rats et donc sous-représentés dans les estomacs des rongeurs (Hersey *et al.*, 2013). Dans les secteurs où le Raton laveur et/ou le Ragondin sont présents, un biais reste possible. Si le Ragondin est connu pour briser les coquilles, on ne sait pas comment le Raton laveur s'y prend, et les traces de dents et/ou de griffes ne suffisent pas à identifier s'il s'agit du Raton laveur ou du Rat musqué ; l'installation de pièges photographiques peut alors permettre d'identifier leurs zones d'activité et leur part de responsabilité respective de la prédation en un lieu.

Ensuite, le nombre de foyers familiaux de Rats musqués et d'individus présents sur la zone doit être quantifié plus exactement, via un piégeage. Ce piégeage doit avoir lieu après les collectes périodiques pour ne pas biaiser les récoltes, mais à un moment opportun où les Rats musqués sont toujours présents. Le moment idéal serait en automne ou au début du printemps. En estimant l'âge des individus capturés (adultes, sub-adultes, juvéniles), il sera possible d'évaluer la composition des foyers familiaux. Pour déterminer l'étendue du territoire du Rat musqué, un marquage des moules vivantes à différentes distances du foyer principal pourrait être réalisé. Ainsi, les coquilles marquées retrouvées dans les tas collectés au lieu principal de consommation indiqueraient la distance parcourue par le rat lors de sa recherche alimentaire.

Par ailleurs, la densité de Rats musqués sur les différents cours d'eau wallons n'est pas connue. Une étude qui quantifie cette densité et le nombre d'individus par cours d'eau serait alors à envisager, dans le but de comparer la prédation entre les différents cours d'eau de Wallonie. Outre la densité de rats, le comportement de prédation doit pouvoir être comparé entre les cours d'eau ; pour ce faire, une méthodologie de collecte unique à tous les sites doit être appliquée.

Pour finir, malgré la menace importante qu'il représente, il ne faut pas oublier que le Rat musqué n'est pas le seul responsable des diminutions populationnelles de Mulette épaisse. Dès lors, un piégeage seul ne sera pas suffisant pour sauvegarder les populations subissant d'autres menaces, et d'autres études devraient être menées simultanément. Notamment, concernant la qualité de l'eau et la tolérance des mulettes, mais aussi l'influence des perturbations anthropiques ou encore les effets de la prédation d'autres espèces exotiques envahissantes. Ces diverses études pourraient aboutir à des mesures de gestion complémentaires telles que la régulation plus intensive du Raton laveur, l'interdiction d'accès à certaines zones par les kayaks ou la révision des débits seuils en deçà desquels le kayak doit être interdit afin d'éviter que les embarcations et les coups de pagaie impactent le fond des cours d'eau et les moules. En conclusion, ce n'est que par l'étude et la compréhension des différentes menaces pesant sur la Mulette épaisse que des mesures adéquates pourront être prises, en gage de la sauvegarde de ses populations.

VI. Bibliographie

- Aqualim. (2017). Réseau de mesure limnimétrique de la Direction des Cours d'Eau non navigables. Retrieved May 11, 2020, from <http://aqualim.environnement.wallonie.be/login.do?time=1589184730833>
- Bacher, S., Blackburn, T. M., Essl, F., Genovesi, P., Heikkilä, J., Jeschke, J. M., ... Kumschick, S. (2018). Socio-economic impact classification of alien taxa (SEICAT). *Methods in Ecology and Evolution*, 9(1), 159–168. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12844>
- Barrat, J., Richomme, C., & Moinet, M. (2010). The accidental release of exotic species from breeding colonies and zoological collections. *OIE Revue Scientifique et Technique*, 29(1), 113–122. <https://doi.org/10.20506/rst.29.1.1968>
- Biodiversity Indicators Partnership. (2017). Red List Index (impacts of invasive alien species). Retrieved February 21, 2020, from <https://www.bipindicators.net/indicators/red-list-index/red-list-index-impacts-of-invasive-alien-species>
- Bos, D., Kentie, R., La Haye, M., & Ydenberg, R. C. (2019). Evidence for the effectiveness of controlling Muskrat (*Ondatra zibethicus* L.) populations by trapping. *European Journal of Wildlife Research*, 65(3), 4–12. <https://doi.org/10.1007/s10344-019-1279-1>
- Branquart, E., Caignet, I., Prévot, C., & Bizoux, J.-P. (2016). *les espèces exotiques envahissantes, un nouveau défi pour la Wallonie et pour l'Europe. Cellule interdépartementale Espèces invasives, DG03, Service Public de Wallonie, 80pp.*
- Branquart, E., D'aes, M., Manet, B., Motte, G., Schockert, V., & Stuyck, J. (2007). Invasive Alien Species in Belgium: *Ondatra zibethicus*. Retrieved February 26, 2020, from <http://ias.biodiversity.be/species/all>
- Campbell, K. L., & MacArthur, R. A. (1996). Digestibility of animal tissue by Muskrats. *Journal of Mammalogy*, 77(3), 755–760.
- Chivers, D. P., & Smith, R. J. F. (1998). Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems : A review and prospectus. *Ecoscience*, 5(3), 338–352.
- Convey, L., Hanson, J. M., & Mackay, W. C. (1988). Size-selective predation on Unionid clams by Muskrats. *Journal of Wildlife Management*, 53(3), 654–657.
- Cox, J. G., & Lima, S. L. (2006). Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(12), 674–680. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.07.011>
- Cucherat, X. (2014). *Cartographie de la Mulette épaisse dans le site Natura 2000 FR1102007 « Rivière du Vannetin ». Défération de Seine-et-Marne pour la pêche et la protection du milieu aquatique, 40pp.*
- Danell, K. (1978). Food habits of the Muskrat, *Ondatra zibethica* (L.), in a Swedish lake. *Annales Zoologici Fennici*, 15, 177–181.
- Danell, K. (1996). Introductions of aquatic rodents: lessons of the Muskrat *Ondatra zibethicus* invasion. *Wildlife Biology*, 2(1), 213–220. <https://doi.org/10.2981/wlb.1996.021>

- Demol, T. (2000). *Identification des moules non marines de Belgique; document utilisé dans le cadre du Life-Nature B8590 "Conservation des habitats de la moule perlière en Belgique."*, 16pp. Marchienne-Au-Pont.
- Denic, M., Stoeckl, K., Gum, B., & Geist, J. (2014). Physicochemical assessment of *Unio crassus* habitat quality in a small upland stream and implications for conservation. *Hydrobiologia*, 735, 111–122. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1467-z>
- DGARNE. (2016). Fiches de caractérisation des masses d'eau de surface - Wallonie - Directive-cadre sur l'Eau en Wallonie - DGO3/SPW © HB. Retrieved June 26, 2020, from <http://eau.wallonie.be/spip.php?rubrique66>
- Diggins, T. ., & Stewart, K. . (2000). Evidence of large change in unionid mussel abundance from selective Muskrat predation , as inferred by shell remains left on shore. *Hydrobiologia*, 85(4), 505–520.
- Dozier, H. . (1948). Estimating Muskrat populations by house counts. *Wildlife Leaflet*, 306, 22.
- Dunca, E. (2014). Age determination of *Unio crassus* shells from Sauer and Our rivers. *Bivalvia*, 9, 1–20.
- Ecke, F., Henry, A., & Danell, K. (2014). Landscape-based prediction of the occurrence of the invasive Muskrat (*Ondatra zibethicus*). *Annales Zoologici Fennici*, 51(3), 325–334. <https://doi.org/10.5735/086.051.0304>
- Errington, P.L. (1963). *Muskrat populations*, 665pp. Ames: The Iowa state University Press.
- Errington, Paul L. (1941). Versatility in feeding and population maintenance of the Muskrat. *The Journal of Wildlife Management*, 5(1), 68–89.
- European Environment Agency. (2012). *The impacts of invasive alien species in Europe. EEA Technical report*, 118pp. Copenhagen.
- Feind, S., Geist, J., & Kuehn, R. (2018). Glacial perturbations shaped the genetic population structure of the endangered Thick-shelled river mussel (*Unio crassus*, Philipsson 1788) in Central and Northern Europe. *Hydrobiologia*, 810(1), 177–189. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3134-2>
- Fritzell, E. K. (1989). Mammals in prairie wetlands. In A. Van der valk (Ed.), *Northern Prairie Wetlands* (pp. 268–301). Ames: Iowa State University Press.
- GDL. (2019). *Restoration of Unio crassus rivers in the Luxemburgish Ardennes. Action D3 : Suivi de Unio crassus dans son milieu naturel*, 45pp. Luxembourg.
- Genovesi, P., Carnevali, L., Alonzi, A., & Scalera, R. (2012). Alien mammals in Europe: Updated numbers and trends, and assessment of the effects on biodiversity. *Integrative Zoology*, 7(3), 247–253. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00309.x>
- Hanson, J. M., Mackay, W. C., & Prepas, E. E. (1989). Effect of size-selective predation by Muskrats (*Ondatra zibethicus*) on a population of unionid clams (*Anodonta grandis simpsoniana*). *Journal of Animal Ecology*, 58(1), 15–28.
- Haury, J., & Damien, J.-P. (2014). De nouvelles mauvaises herbes en zones humides : les formes terrestres des Jussies invasives sur prairies. *Sciences Eaux & Territoires*, 15, 16–21.

- Helama, S., Valovirta, I., & Nielsen, J. A. N. K. (2017). Growth characteristics of the endangered Thick-shelled river mussel (*Unio crassus*) near the northern limit of its natural range. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 491(September 2016), 476–491. <https://doi.org/10.1002/aqc.2698>
- Hersey, K. A., Clark, J. D., & Layzer, J. B. (2013). Consumption of freshwater bivalves by muskrats in the Green River, Kentucky. *The American Midland Naturalist*, 170(2), 248–259. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-170.2.248>
- Hinzmann, M., Lopes-Lima, M., Teixeira, A., Varandas, S., Sousa, R., Lopes, A., ... Machado, J. (2013). Reproductive Cycle and Strategy of *Anodonta anatina* (L., 1758): Notes on Hermaphroditism. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 319(7), 378–390. <https://doi.org/10.1002/jez.1801>
- Hochwald, S. (1997). Das Beziehungsgefüge innerhalb der Größenwachstums- und Fortpflanzungsparameter bayerischer Bachmuschelpopulationen (*Unio crassus* Phil. 1788) und dessen Abhängigkeit von Umweltfaktoren. *Bayreuther Forum Ökologie*, (50), 1–166.
- Hochwald, S. (2000). Plasticity of life-history in *Unio crassus*. In Bauer, G. & Wächtler, K., *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida. Ecological Studies*, 145 (Springer, pp. 127–141). Berlin.
- Hochwald, S., & Bauer, G. (1990). Untersuchungen zur Populationsökologie und Fortpflanzungsbiologie der Bachmuschel *Unio crassus* (PHIL.) 1788. *Schriftenreihe Bayerisches Landesamt für Umweltschutz Heft*, 97, 31–49.
- Hochwald, S., & Gum, B. (2012). *Mémento sur la protection de la Mulette épaisse*, 116pp. Office Bavaois de l'Environnement.
- Hoffmann, M. (1958). *Die Bisamratte. Ihre lebensgewohnheiten, verbreitung, bekämpfung und wirtschaftliche bedeutung*. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G.
- IUCN. (2018). Invasive alien species and sustainable development. Retrieved from iucn.org/issues-briefs
- IUCN redlist. (2019). IUCN Red List of Threatened Species. Retrieved February 21, 2020, from <https://www.iucnredlist.org/about/background-history>
- Jansen, W., Bauer, G., & Zahner-meike, E. (2000). Glochidial mortality in freshwater mussels. In Bauer, G. & Wächtler, K., *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida. Ecological Studies*, 145 (pp. 185–211).
- Jokela, J., & Mutikainen, P. (1995). Effect of size-dependent Muskrat (*Ondatra zibethica*) predation on the spatial distribution of a freshwater clam, *Anodonta piscinalis* Nilsson (Unionidae, Bivalvia). *Canadian Journal of Zoology*, 73, 1085–1094.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., & Padilla, D. K. (2018). Can introduced species replace lost biodiversity? A test with freshwater molluscs. *Hydrobiologia*, 810(1), 45–56. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3135-1>
- Lamand, F., & Beisel, J. N. (2014). Comparison of visual observation and excavation to quantify density of the endangered bivalve *Unio crassus* in rivers of north-eastern France. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 413(11). <https://doi.org/10.1051/kmae/2014009>

- Laudelout, A., & Libois, R. (2003). *Rapport sur les espèces macro-indicatrices de la qualité des cours d'eau. Répartition, Habitat, Mesures de protection et de restauration des populations. Rapport final, 143pp.* Namur.
- Laurent, M., & Lamarque, P. (1975). Utilisation de la méthode des captures successives (De LURY) pour l'évaluation des peuplements piscicoles. *Bulletin Français de Pisciculture*, (259), 66–77. <https://doi.org/10.1051/kmae:1975003>
- Le Boulenger, E. (1959). *Etat de nos connaissances sur l'écologie du Rat musqué, Ondatra zibethica L.*, 35pp. Université Catholique de Louvain.
- Libois, R. (2006). *L'érosion de la biodiversité : les mammifères, Partim "Les mammifères non volants". Dossier réalisé dans le cadre de l'élaboration du Rapport analytique 2006-2007 sur l'état de l'environnement wallon, 104pp.* Liège.
- Lopes-Lima, M., Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Mehler, K., Seddon, M., & Sousa, R. (2018). Conservation of freshwater bivalves at the global scale: diversity, threats and research needs. *Hydrobiologia*, 810(1), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3486-7>
- Lopes-Lima, M., Sousa, R., Geist, J., Aldridge, D. C., Araujo, R., Bergengren, J., ... Zogaris, S. (2017). Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges. *Biological Reviews*, 92(1), 572–607. <https://doi.org/10.1111/brv.12244>
- Lopes-Lima, M., Teixeira, A., Froufe, E., Lopes, A., Varandas, S., & Sousa, R. (2014). Biology and conservation of freshwater bivalves: Past, present and future perspectives. *Hydrobiologia*, 735(1), 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1902-9>
- Luque, G. M., Bellard, C., Bertelsmeier, C., Bonnaud, E., Genovesi, P., Simberloff, D., & Courchamp, F. (2013). The 100th of the world's worst invasive alien species. *Biological Invasions*, 16(5), 981–985. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0561-5>
- Lydeard, C., Cowie, R. H., Ponder, W. F., Bogan, A. E., Bouchet, P., Clark, S. A., ... Thompson, F. G. (2004). The global decline of nonmarine mollusks. *BioScience*, 54(4), 321–330. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054)
- Moorkens, E. (2011). *Margaritifera margaritifera*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011. Retrieved June 5, 2020, from <https://www.iucnredlist.org/species/12799/3382660>
- Motte, G. (2017). Mulette épaisse et Moule perlière, Action C12 réalisée dans le cadre du Life LIFE2014 IPE BE002.
- Motte, G., Cors, R., & Etienne, F. (2018). Actions in progress for the conservation of the Thick-shelled river mussel (*Unio crassus*) in Belgium (Life BNIP). In *International seminar: Monitoring and restoration of freshwater (mussel) habitats*. Clervaux.
- Nummi, P., Väänänen, V. M., & Malinen, J. (2006). Alien grazing: indirect effects of muskrats on invertebrates. *Biological Invasions*, 8(5), 993–999. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-1197-x>
- Owen, C. T., McGregor, M. A., & Cobbs, G. A. (2011). Muskrat predation on a diverse unionid mussel community : impacts of prey species composition , size and shape. *Freshwater Biology*, 56, 554–564. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02523.x>
- Pascal, M. (2003). Le rat musqué : *Ondatra zibethicus* (Linné, 1766). In *Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et disparitions* (pp. 317–318). <https://doi.org/10.21521/mw.6146>

- Pfeiffer, M., & Nagel, K.-O. (2010). Looking, feeling, digging – strategies and methods for the mapping of the Thick-shelled river mussel. *Naturschutz Und Landschaftsplanung*, *42*, 171–179.
- Pichon, C. (2017). Un cas de prédation de la Mulette perlière *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus 1758) sur le bassin versant de la Dronne en Dordogne. *MalaCo*, *13*, 22–24.
- Qgis.org. (2019). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>. Version 3.8.1 with GRASS.
- Rahm, U., & Stocker, G. (1972). *Notes sur le Rat musqué (Ondatra zibethica) en Alsace*, 4pp. Musée d'Histoire Naturelle, Bâle.
- Rakotomalala, R. (2013). *Comparaison de populations : Tests paramétriques (Version 1.2)*. 119pp. Université Lumière Lyon 2 .
- Rapport, D. J., & Turner, J. E. (1970). Determination of predator food preferences. *Journal of Theoretical Biology*, *26*(3), 365–372. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(70\)90089-5](https://doi.org/10.1016/0022-5193(70)90089-5)
- Richardson, D. M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants : concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, *6*, 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- RStudio Team. (2016). RStudio: Integrated Development for R. RStudio. Inc.; Boston, MA
URL <https://doi.org/http://www.rstudio.com/>.
- Rudzite, M., & Rudzitis, M. (2020). Problems of protection of the freshwater mussels in Latvia and the world. *Environmental and Experimental Biology*, *18*(1). <https://doi.org/10.22364/eeb.18.05>
- Ruys, T., Lorvelec, O., Marre, A., Bernez, I., Ruys, T., Lorvelec, O., ... Marre, A. (2011). River management and habitat characteristics of three sympatric aquatic rodents : Common muskrat , Coypu and European beaver. *European Journal of Wildlife Research*, *57*(4), 851–864. <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0497-y>
- Sarat, E. (2017). Règlement européen : 12 espèces ajoutées à la liste des EEE préoccupantes pour l'Union européenne. Retrieved February 21, 2020, from <http://especies-exotiques-envahissantes.fr/reglement-europeen-12-nouvelles-especies-ajoutees-a-la-liste-des-eee-preoccupantes-pour-lunion-europeenne/>
- Schwalb, A. N., & Fusch, M. T. (2007). Horizontal and vertical movements of unionid mussels in a lowland river. *Journal of the North American Benthological Society*, *26*(2), 261–272. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2007\)26\[261:HAVMOU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2007)26[261:HAVMOU]2.0.CO;2)
- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., ... Essl, F. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, *8*, 1–10. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Sietman, B. E., Dunn, H. L., Tucker, J. K., & Kelner, D. E. (2003). Muskrat (*Ondatra zibethicus*) Predation on Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) Attached to Unionid Bivalves. *Journal of Freshwater Ecology*, *18*(1), 25–32. <https://doi.org/10.1080/02705060.2003.9663948>
- Sih, A., Bolnick, D. I., Luttbeg, B., Orrock, J. L., Peacor, S. D., Pintor, L. M., ... Vonesh, J. R. (2010). Predator-prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos*, *119*(4), 610–621. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18039.x>

- Skyrienė, G. (2012). Distribution of invasive Muskrats (*Ondatra zibethicus*) and impact on ecosystem. *Ekologija*, 58(3), 357–367.
- Smith, L. D., & Jennings, J. A. (2000). Induced defensive responses by the bivalve *Mytilus edulis* to predators with different attack modes. *Marine Biology*, 136(3), 461–469. <https://doi.org/10.1007/s002270050705>
- Sousa, R., Ferreira, A., Carvalho, F., Lopes-Lima, M., Varandas, S., & Teixeira, A. (2018). Die-offs of the endangered Pearl mussel *Margaritifera margaritifera* during an extreme drought. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(5), 1244–1248. <https://doi.org/10.1002/aqc.2945>
- SPW. (2020). WalOnMap | Géoportail de la Wallonie. Retrieved August 13, 2020, from <https://geoportail.wallonie.be/walonmap#BBOX=-45311.03695707393,366646.03695707396,5017.201168402331,178848.79883159767>
- Stoeckl, K., & Geist, J. (2016). Hydrological and substrate requirements of the thick-shelled river mussel *Unio crassus* (Philipsson 1788). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 26, 456–469. <https://doi.org/10.1002/aqc.2598>
- Stoeckle, B. C., Hasenbein, M., Feind, S., Bayerl, H., Huber, L., & Geist, J. (2019). Genetic characterization of Thick-shelled river mussel (*Unio crassus*) populations and habitat quality analysis in the catchments Meuse, Escaut and Rhine in Wallonia, Belgium. (Project: LIFE2014 IPE BE002 (Belgian Nature integrated Project) BNIP) (p. 56).
- Taeubert, J., Gum, B., & Geist, J. (2011). Host-specificity of the endangered Thick-shelled river mussel (*Unio crassus*, Philipsson 1788) and implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. <https://doi.org/10.1002/aqc.1245>
- Takos, M. J. (1947). A semi-quantitative study of Muskrat food habits. *The Journal of Wildlife Management*. Menasha, Wis. : Wildlife Society.
- Tatoj, K., Ćmiel, A. M., Kwaśna, D., Lipińska, A. M., Zając, K., & Zając, T. (2017). The endangered Thick-shelled river mussel (*Unio crassus*): a new host species for the European bitterling (*Rhodeus amarus*). *Biodiversity and Conservation*, 26(5), 1217–1224. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1295-y>
- Thoen, D., Roussel, L., & Nicolas, J. (1996). Etude des groupements de macrophytes vasculaires aquatiques de la Semois en rapport avec la qualité globale des eaux et du milieu. *Ecologie*, 27(4), 223–232.
- Thomas, A. (2006). Cles d'identification des naïades du bassin de la Loire. *Symbioses*, (N.S.16), 1–17.
- Vanderhoeven, S., Branquart, E., Grégoire, J.-C., & Mahy, G. (2007). Les espèces exotiques envahissantes : dossier scientifique réalisé dans le cadre de l'élaboration du Rapport analytique 2006-2007 sur l'état de l'environnement wallon, (January), 12.
- Vaughn, C. C. (2018). Ecosystem services provided by freshwater mussels. *Hydrobiologia*, 810(1), 15–27. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3139-x>
- Vicentini, H., & Pfändler, U. (2001). *The river mussel Unio crassus (Philipsson 1788) in Seegraben, Canton of Schaffhausen. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen* 46, 85–100 (in German).

- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Joesfsson, M., & Genovesi, P. (2010). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(3), 135–144. <https://doi.org/10.1890/080083>
- Vrignaud, S. (2004). Les naïades d’Auvergne. *Margaritifera*, *Bulletin de Liaison de l’atlas Des Mollusques de l’Allier*, 4. https://doi.org/10.1007/978-3-540-72816-0_13922
- Warwick, T. (1941). A Contribution to the Ecology of the Muskrat (*Ondatra zibethica*) in the British Isles. *Proceedings of the Zoological Society of London.*, A110(3-4), 165–201. article. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1941.tb08467.x>
- Willner, G. R., Feldhamer, G. A., Zucker, E. E., & Chapman, J. A. (1980). *Ondatra zibethicus*. *Mammalian Species*, (141), 1. <https://doi.org/10.2307/3504016>
- Zahner-meike, E., & Hanson, J. M. (2001). Effect of muskrat predation on naiads. In *Bauer, G. & Wächtler, K., Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoidea. Ecological Studies, 145* (Springer, Vol. 145, pp. 163–184).
- Zajac, K., Zajac, T., & Ćmiel, A. (2018). What can we infer from the shell dimensions of the Thick-shelled river mussel *Unio crassus*? *Hydrobiologia*, 810(1), 415–431. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3098-2>
- Zieritz, A., Hoffman, J. I., Amos, W., & Aldridge, D. C. (2010). Phenotypic plasticity and genetic isolation-by-distance in the freshwater mussel *Unio pictorum* (Mollusca: Unionoidea). *Evolutionary Ecology*, 24(4), 923–938. <https://doi.org/10.1007/s10682-009-9350-0>

VII. Annexes

Annexe 1 : Coordonnées exactes du site d'étude

Tableau 5 : Coordonnées GPS du secteur de collecte et de la zone de prospection (en degré, minute, seconde).

	Secteur d'échantillonnage			Zone de prospection	
	Limite amont	Rocher	Limite aval	Limite amont	Limite aval
X	E 005°15.539'	E 005°15.546'	E 005°15.560'	E 005°15.324'	E 005°16.115'
Y	N 49°45.227'	N 49°45.244'	N 49°45.252'	N 49°44.811'	N 49°45.642'

Annexe 2 : Questionnaire soumis aux acteurs de terrain

Questionnaire sur l'intérêt de divers acteurs de terrain face à une problématique de conservation de la Nature (durée : ± 10 minutes)

Dans le cadre de mon mémoire en biologie de la conservation et gestion de la biodiversité, ce questionnaire a pour but de prendre en compte l'avis de différents acteurs du terrain sur la problématique, que vous découvrirez au fil de ce questionnaire afin de ne pas influencer dès le départ vos réponses. D'avance, merci pour votre participation.

Identification

Nom (si vous le souhaitez, sinon mentionnez "anonyme")

Question 1

Quel est votre âge?

Entre 20 et 30 ans - Entre 30 et 60ans - Plus de 60 ans

Question 2

Quelle est votre profession?

Question 3

Pratiquez-vous une ou plusieurs activités en plein air, régulièrement ou occasionnellement ? (Si autre, précisez)

Pêche - Promenade en forêt - Kayak - VTT - Autre

Question 4

Vous considérez-vous comme un usager de la rivière de par votre activité professionnelle ou par vos loisirs ? Si oui, la rivière est-elle indispensable ou accessoire à votre activité ?

Oui/indispensable - Oui/accessoire - Non

Question 5

Vous considérez-vous comme un gestionnaire de l'environnement et/ou plus particulièrement de la rivière de par votre activité professionnelle ?

Oui, de l'environnement au sens large - Oui, de la rivière en particulier - oui, les deux - Non

Question 6

Avez-vous un intérêt pour la conservation de la nature ?

Cela m'intéresse, je pense qu'il faut agir sans attendre à vaste échelle - Je suis actif à mon échelle - Je ne me sens pas directement concerné dans mon quotidien

Question 7

En plus d'un intérêt personnel, pensez-vous avoir une responsabilité à jouer ou un savoir à transmettre concernant le respect de la nature ? Si oui, envers qui ?

Oui - Non

Question 8

Connaissez-vous les projets LIFE ou d'autres projets de conservation de la nature? Si oui, le(s)quel(s) ?

Oui - Non

Question 9

Avez-vous déjà participé (de près ou de loin) à un projet de conservation? Si autre, précisez.

Bénévolat - Dons - Conférences - Non - Autre

Question 10

Pensez-vous qu'il est important d'attribuer à certaines espèces (animale ou végétale) un statut de protection ?

Oui, peu importe l'espèce - Non - Oui, seulement si l'espèce est particulièrement menacée

Question 11

Savez-vous ce qu'est une espèce exotique envahissante? Si non, voir définition

Oui - Non

Définition : Une espèce exotique envahissante (EEE) est une espèce, végétale ou animale, qui n'est pas originaire du lieu où elle se trouve. Elle a été importée, volontairement ou accidentellement en un lieu et a pu s'installer ou s'étendre à partir de ce lieu pour coloniser de nouveaux territoires.

Question 12

Savez-vous ce qu'est une espèce indigène? Si non, voir définition

Oui - Non

Définition : Une espèce indigène est une espèce (animale ou végétale) qui, contrairement aux EEE, est native du lieu où on la trouve.

Question 13

Que faire pour lutter contre une espèce exotique envahissante?

L'éradiquer (ou du moins la réguler si l'éradication n'est pas possible - La laisser s'installer - On ne peut rien faire - Tout dépend de son impact

Question 14

Saviez-vous que des moules d'eau douces sont présentes dans nos rivières wallonnes ?

Oui - Non

Question 15

Selon vous, ces moules sont-elles indigènes ou s'agit-il d'espèces exotiques envahissantes (EEE) ?

Indigènes - EEE - Certaines sont indigènes et d'autres sont des EEE - Je ne sais pas

Question 16

Avez-vous déjà entendu parler de la Mulette épaisse (nom latin : *Unio crassus*)? Si non, voir définition

Oui - Non

La Mulette épaisse est une espèce de moule indigène de nos rivières. Il s'agit d'une espèce protégée et menacée d'extinction, qui a déjà disparu de nombreux cours d'eau. Pour se reproduire, la Mulette a besoin de poissons, car certaines espèces de poissons vont porter les larves des moules dans leurs branchies jusqu'à ce que celles-ci deviennent matures, sans que le poisson ne subisse de conséquences de cette association.

Question 17

A quel degré évaluez-vous l'importance de ces moules dans nos rivières, et pourquoi?

Aucune importance - Peu importante - Importante - Très importante - Indispensable - Je ne sais pas

Question 18

Pensez-vous que les bénéfices suivants sont assurés par la présence de la Moule dans nos rivières (Pour chaque proposition, choisir : faiblement, fortement, non, peut-être)

Améliore la qualité de l'eau- Apporte de la richesse aux milieux aquatiques - Favorise la présence d'autres espèces aquatiques - Est une ressource de nourriture importante

Question 19

D'après vous, quelle est l'importance des causes de disparition de la Mulette proposées ci-dessous ? (Sur une échelle de 1 à 4)

Changements climatiques- Destruction des habitats - Piétinement du bétail - Prédation par le Rat musqué - Manque de poissons hôtes

Question 20

A votre avis, vos activités (professionnelle ou de loisir) peut-elle impacter ces animaux ? Si oui, de quelle manière ?

Oui - Non

Question 21

Avez-vous déjà trouvé des amas de coquilles de moules d'eau douce vides ? Si oui, sur quel cours d'eau (le citer) et à quel endroit (localité, lieu-dit) ?

Oui - Non

Question 22

Si vous avez répondu oui à la question précédente, quelle pourrait d'après vous en être l'origine ?

Question 23

Pour vous, le Rat musqué est-il...

Une espèce exotique envahissante - Une espèce indigène - Une espèce qui cause des dégâts à l'Homme et/ou à l'environnement - Une espèce inoffensive pour l'Homme et pour l'environnement

Question 24

Si vous considérez que le Rat musqué cause des dégâts, lesquels parmi ceux proposés? (Plusieurs réponses possibles)

Destruction des berges - Consommation excessive des végétaux et de certaines cultures - Vecteurs de maladie - Destruction des structures créées par l'Homme (digues, barrages,...) - Danger pour d'autres animaux

Question 25

Avez-vous déjà été impacté/dérangé (personnellement ou votre entourage) par la présence du Rat musqué ? Si oui, expliquez en quelques mots.

Question 26

Parmi les scénarios proposés ci-dessous pour tenter d'améliorer la conservation de la Mulette épaisse, pensez-vous que certains seraient bénéfiques ou non à la survie de l'espèce ?

Le Rat musqué a, en réalité, un impact sur les populations de Mulette épaisse dans certaines rivières où les deux espèces sont présentes (la Semois par exemple). Actuellement, les rats musqués sont piégés, mais principalement pour d'autres dégâts qu'ils causent et donc pas forcément dans des zones où la Mulette est impactée. D'autres problèmes impactent aussi la Mulette comme l'accès au bétail dans les cours d'eau, le passage récurrent de kayaks, la diminution des poissons,...

Interdire l'accès à certaines parties du cours d'eau où elle est présente pour protéger son habitat -
Augmenter le piégeage des Rats musqués dans les zones où la Mulette épaisse est présente -
Interdire l'accès à certaines zones ET augmenter le piégeage des Rats musqués dans ces zones

Question 27

Dans le cas où vous pensez qu'une interdiction à certaines zones de la rivière serait bénéfique pour la conservation de la mulette, seriez-vous prêt à adapter vos pratiques (zones de pêche, de navigation ou de baignade limitées) ?

Je suis prêt à adapter mes activités - Je ne suis pas concerné - Je ne souhaite pas changer mes habitudes

Question 28

Si vous êtes gestionnaire du cours d'eau, seriez-vous prêt à augmenter l'effort de capture de Rat musqué et ou/ de surveillance des zones concernées ?

Je pense que c'est nécessaire et je suis prêt à le faire - Je pense que c'est nécessaire mais nous avons déjà assez de travail - Je ne pense pas que c'est nécessaire - Je pense qu'il y a d'autres priorités

Question 29

Si vous êtes responsable d'une activité touristique, pensez-vous qu'informer les touristes (promeneurs, kayakistes, baigneurs,...) de ce genre de problématique de conservation pourrait intéresser les gens et être bénéfique pour l'aboutissement de tels projets si les gens en prennent conscience ? Si oui, avez-vous des idées ou des propositions pour mettre cela en place ?

Oui - Non

Question 30

En tant que promeneur, kayakiste, baigneur ou autre, seriez-vous intéressé de connaître ce genre de problématique ?

Cela ne m'intéresse pas - J'aimerais être informé (panneaux didactiques sur les sentiers, brochures,...) - Si cela m'intéresse, je peux me renseigner moi-même

Annexe 3 : Détail des collectes réalisées et compléments d'information

Tableau 6 : Nombre d'individus d'*Unio crassus* et d'*Anodonta anatina* collectés pour chaque date d'échantillonnage.

Date	Nombre d' <i>Unio crassus</i> collectées	Nombre d' <i>Anodonta anatina</i> collectées
09 novembre 2018	1278	12
23 novembre 2018	575	21
13 juin 2019	364	14
28 juin 2019	431	6
17 juillet 2019	222	4
01 août 2019	177	3
19 août 2019	241	22
03 septembre 2019	305	21
23 septembre 2019	287	13
12 octobre 2019	261	15
26 mai 2020	467	16
8 juin 2020	143	9
19 juin 2020	129	5



Figure 27 : Illustration de la chair retrouvée à l'intérieur de certaines coquilles d'*Unio crassus* fraîchement consommées. (Photo : C.Lecuire)

Annexe 4 : Structure de taille de la population vivante et des individus consommés d'*Anodonta anatina* à la Vanne des Moines

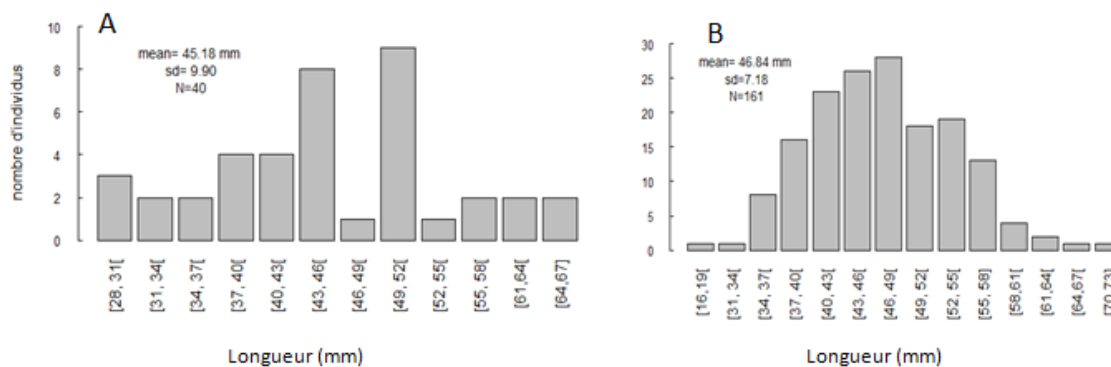


Figure 28 : Distribution des longueurs de la population vivante (A) et des individus consommés (B) d'*Anodonta anatina* dans la Semois à la Vanne des Moines.

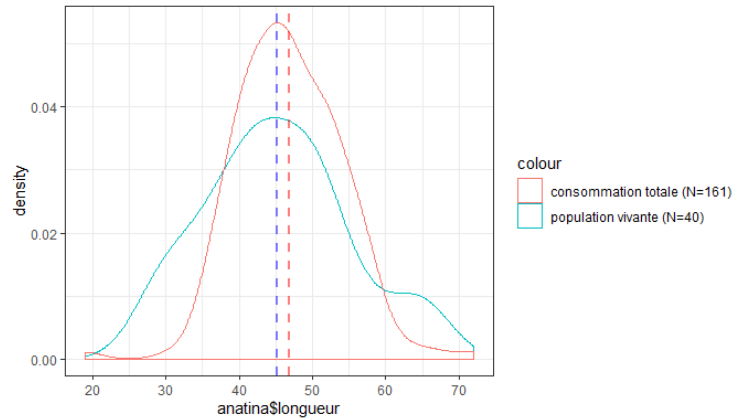


Figure 29 : Comparaison des distributions de la taille des Anodontes (*Anodonta anatina*) prédatées par le Rat musqué avec les Anodontes vivantes de la Vanne des Moines inventoriées en 2018. Les lignes pointillées correspondent aux moyennes des deux distributions.

Annexe 5 : Résultats des tests statistiques utilisés pour la recherche d'écotypes entre différentes rivières wallonnes et au sein d'une même rivière

Tableau 7 : Résultat du test pairwise Wilcoxon, utilisé pour comparer la taille des Mulettes épaisses entre différentes rivières wallonnes inventoriées selon la méthode des tronçons de 20m. Les *p*-valeurs ont été corrigées par la méthode de Bonferroni.

	Lesse	Vierre	Ourthe	Hermeton	Semois	Sure	Our
Vierre	0.51	-	-	-	-	-	-
Ourthe	9.5 ^{e-16}	5.9 ^{e-11}	-	-	-	-	-
Hermeton	1.3 ^{e-05}	1.1 ^{e-07}	1.00	-	-	-	-
Semois	<2 ^{e-16}	1.8 ^{e-12}	1.00	1.00	-	-	-
Sure	<2 ^{e-16}	<2 ^{e-16}	<2 ^{e-16}	1.1 ^{e-10}	<2 ^{e-16}	-	-
Our	<2 ^{e-16}	<2 ^{e-16}	<2 ^{e-16}	<2 ^{e-16}	<2 ^{e-16}	<2 ^{e-16}	-
Laval	4.0 ^{e-09}	1.8 ^{e-08}	9.6 ^{e-09}	7.3 ^{e-08}	1.3 ^{e-08}	4.4 ^{e-08}	1.8 ^{e-05}

Tableau 8 : *p*-valeurs des tests de Kruskal-Wallis réalisés pour chaque rivière comprenant plus d'un toponyme, afin de déterminer si au moins un des toponymes était différent des autres.

	Lesse	Semois	Mehaigne	Rulles	Sûre	Our
Kruskal-Wallis (<i>p</i> -valeurs)	0.0004195	<2.2 ^{e-16}	1.581e-07	0.1956	0.00013	0.0001205

Tableau 9 : *p*-valeurs du test post-hoc (pairwise Wilcoxon) pour chaque rivière comprenant plusieurs toponymes. Correction par la méthode de Bonferroni.

OURTHE	Deulin	Petit-Han	OUR	Oberhausen	Ouren
Petit-Han	<2 ^{e-16}	-	Ouren	0.0026	-
Rendeux	2.1^{e-07}	0.83	Rittersprung	4.4 ^{e-05}	1.00
SEMOIS	Chiny	Maka_camping	SURE	Bodange	
Vanne des Moines	0.0012	<2.2e-16	Strainchamps	0.00013	
Chiny	-	<2.2 ^{e-16}			

Annexe 6 : Comparaison de la prédation sur la Semois avec les données disponibles pour l'Ourthe et la Lesse

Méthode

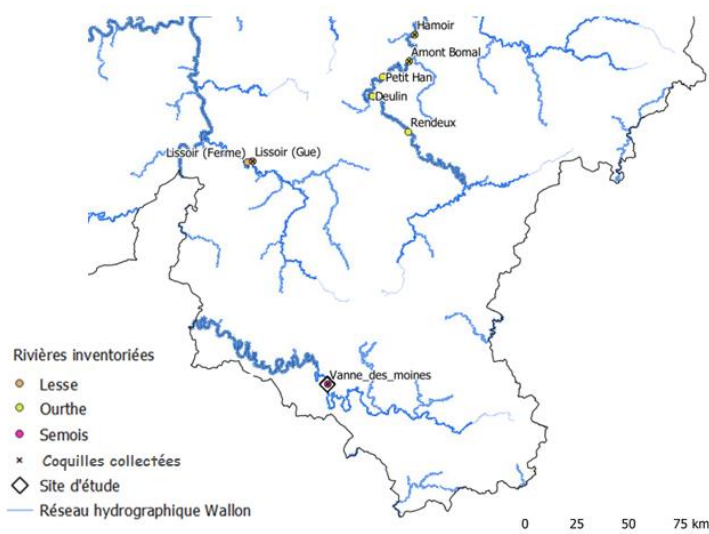


Figure 30 : Localisation des différents sites où des coquilles d'*Unio crassus* ont été collectées et des populations de référence de chacune des rivières concernées, inventoriées par le DEMNA selon la méthode des tronçons de 20m pour le recensement Natura 2000 des Mulettes épaisses. Fond de carte obtenu sur la plateforme WalOnMap (SPW, 2020).

Bien que la Semois, au lieu-dit de la Vanne des Moines, soit le site d'étude principal, des coquilles prédatées collectées sur l'Ourthe et sur la Lesse ont été mises à disposition par le DEMNA et ont permis de comparer, à titre indicatif, le phénomène de prédation entre les rivières. Sur l'Ourthe, deux jeux de coquilles ont été collectés le 13/08/2018 : l'un à Hamoir et l'autre en amont de Bomal. Sur la Lesse, les coquilles ont été récoltées le 17/07/2015 à Lissoir. Il est important de préciser que la prédation sur l'Ourthe et sur la Lesse n'a pas fait l'objet de collectes périodiques, mais d'une seule collecte instantanée de toutes les coquilles trouvées sur ces sites.

Tableau 10 : Caractérisation des masses d'eau des différents sites où des coquilles de Mulettes épaisses prédatées ont été collectées, d'après la Direction Générale Agriculture, Ressources Naturelles et Environnement (DGARNE, 2016).

Rivière	Site	Masse d'eau	Typologie	Forêts et milieux semi-naturels	Territoires agricoles	Territoires artificialisés
Semois	Vanne des moines	SC28R	Rivière ardennaise à pente moyenne	61,73%	28,83%	6,87%
Lesse	Lissoir	LE25R	Grande rivière famennienne à pente moyenne	48,85%	40,26%	9,19%
Ourthe	Hamoir	OU32R	Grande rivière condrusienne à pente moyenne	24,64%	48,20%	25,37%
Ourthe	Amont de Bomal	OU22R	Grande rivière famennienne à pente moyenne	36,42%	46,97%	15,20%

Afin d'établir une comparaison du phénomène de prédation entre les différents sites et de voir si une sélection s'opère sur les différentes rivières, la structure de taille des Mulettes épaisses consommées et vivantes de l'Ourthe et de la Lesse ont été analysées et comparées statistiquement de la même manière que pour le site d'étude (Test d'homogénéité de Kolmogorov-Smirnov suivi d'un test de comparaison de moyennes non paramétrique de Mann-Whitney), sur base des coquilles de Mulettes épaisses prédatées collectées par le DEMNA lors des inventaires Natura 2000 de 2015 et des inventaires Natura 2000 réalisés sur ces deux rivières.

Résultats

La taille des moules consommées à la Vanne des Moines a été comparée à la taille des moules consommées sur la Lesse à Lissoir et sur l'Ourthe, à Hamoir et en amont de Bomal. Ainsi, le test de Kolmogorov-Smirnov a montré que la distribution de la taille des moules consommées était différente pour chaque site (tableau 11). Le test de comparaison de moyennes, lui, a montré que les moules consommées à la Vanne des Moines étaient significativement plus petites que celles consommées à Lissoir et en amont de Bomal tandis qu'elles ne présentaient pas de différence significative avec les moules consommées à Hamoir (tableau 11).

Tableau 11 : P-valeurs des comparaisons deux à deux (pairwise Wilcoxon) de la taille moyenne des Mulettes épaisses consommées par le Rat musqué à la Vanne des Moines et dans les autres sites où des coquilles ont été collectées

		Amont de Bomal	Hamoir	Lissoir
Vanne des Moines	Pairwise Wilcoxon	7^e -07	1,00	0.028
	Kolmogorov-Smirnov	1,33^e-06	2,43^e-03	6,51^e-03

De la même manière que pour les individus de la Semois au point III.7, les Fig. 30 et 31 illustrent les comparaisons respectives de la taille des moules consommées et vivantes sur la Lesse et sur l'Ourthe. Ces comparaisons ont pour but de déterminer si, comme à la Vanne des Moines, le Rat musqué sélectionne les moules selon leur taille dans les autres cours d'eau. Le tableau 12 reprend les tailles moyennes des individus consommés et vivants pour chacun des sites.

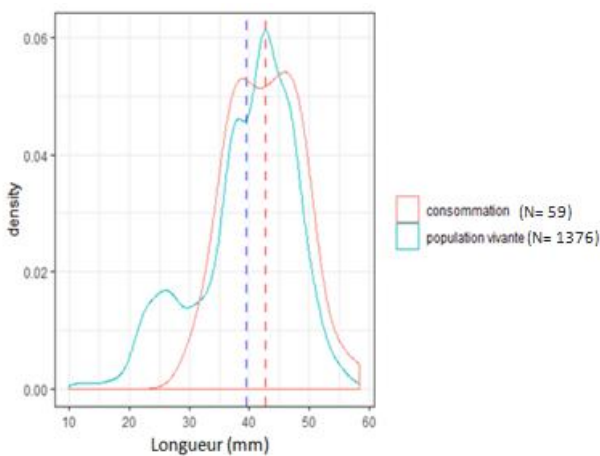
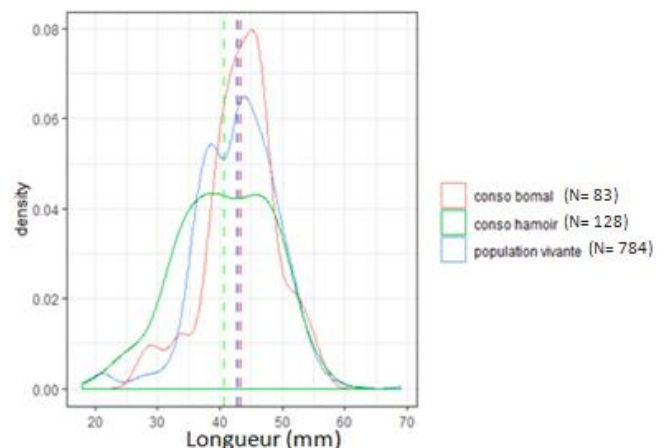


Figure 31 : Comparaison des distributions de la taille des mulettes vivantes sur la Lesse et des Mulettes prédatées sur la Lesse à Lissoir.

Sur l'Ourthe (Fig. 32), la distribution de la taille des moules consommées à Hamoir diffère significativement de la distribution des moules vivantes de la population de référence (Kolmogorov-Smirnov, $D=1,99 \times 10^{-1}$, p -valeur = $3,2 \times 10^{-4}$), et les moules consommées à Hamoir sont significativement plus petites que dans cette

Sur la Lesse (Fig. 31), la taille des moules vivantes et la taille des moules consommées par le Rat musqué sont distribuées de la même manière (Kolmogorov-Smirnov, $D=1,7 \times 10^{-1}$, p -valeur = $7,3 \times 10^{-2}$). Cependant, la taille moyenne des moules consommées à Lissoir est significativement plus grande que la taille des moules de la population vivante (Mann-Whitney, $W=4,82 \times 10^4$, p -valeur = $7,15 \times 10^{-3}$), avec des tailles moyennes respectives de 42,7 mm et de 39,51 mm (tableau 12). Le Rat musqué sélectionne donc des moules plus grandes que ce qui est disponible dans la population vivante



65 Figure 32 : Comparaison des distributions de la taille des Mulettes vivantes sur l'Ourthe et des Mulettes prédatées sur l'Ourthe à Hamoir et en amont de Bomal.

population de référence (Mann-Whitney, $W=4,19^{e}04$, p -valeur= $1,40^{e}-03$). En revanche, les moules consommées en amont de Bomal (moyenne= $43,42$ mm) ne présentent aucune différence significative de taille (Mann-Whitney, $W = 3,42^{e}04$, p -valeur= $4,44^{e}-01$) ni de distribution (Kolmogorov-Smirnov, $D = 1,39^{e}-01$, p -valeur= $1,11^{e}-01$) avec cette même population de référence pour l'Ourthe. Le Rat musqué effectue donc une sélection des moules sur base de leur taille à Hamoir mais pas en amont de Bomal.

Pour chaque rivière, le rapport longueur/largeur des moules consommées présente des moyennes sensiblement identiques et du même ordre que les rapports moyens longueur/largeur des mulettes vivantes (tableau 12).

Tableau 12: Taille moyenne (l) et rapport moyen longueur/largeur (l/L) (avec écarts types) des Mulettes épaisses consommées par le Rat musqué sur les différents sites où des coquilles ont été collectées. N = le nombre de moules mesurées dans chaque situation.

	Semois (Vanne des Moines)	Lesse (Lissoir)	Ourthe (Hamoir)	Ourthe (amont de Bomal)
Moules consommées	$l = 40,30\text{mm} \pm 5,52$ $l/L = 1,85 \pm 0,09$ (N = 4873)	$l = 42,70\text{mm} \pm 6,04$ $l/L = 1,85 \pm 0,09$ (N = 59)	$l = 40,72\text{mm} \pm 7,6$ $l/L = 1,82 \pm 0,08$ (N = 128)	$l = 43,42\text{mm} \pm 5,77$ $l/L = 1,82 \pm 0,07$ (N = 83)
Moules vivantes	$l = 43,54\text{mm} \pm 6,96$ $l/L = 1,8 \pm 0,16$ (N = 327)	$l = 39,51\text{mm} \pm 8,20$ $l/L = 1,87 \pm 0,12$ (N = 1376)	$l = 42,88\text{mm} \pm 6,45$ $l/L = 1,84 \pm 0,12$ (N = 784)	

En enlevant Deulin de la population de référence de l'Ourthe, au vu de sa différence significative avec les autres toponymes (cf.//.9.1), il apparaît que la distribution de la taille des moules en amont de Bomal diffère significativement de la distribution de taille des moules vivantes sur l'Ourthe (Kolmogorov-Smirnov, $D=0,3314$, p -valeur= $2,019^{e}-06$). Ainsi, la taille moyenne des moules consommées par le Rat musqué à Hamoir et en amont Bomal est significativement plus petite que la taille moyenne des moules de la population vivante (Mann-Whitney respectifs en amont de Bomal et à Hamoir : $W = 6952$ & 8785 , p -valeur = $6,26^{e}-07$ & $2,54^{e}-14$), dont la moyenne est de $46,7$ mm sans Deulin (Fig. 33).

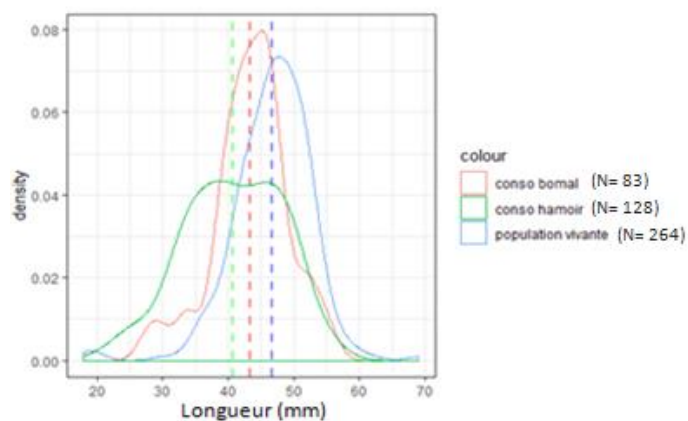


Figure 33 : Comparaison des distributions de la taille des Mulettes vivantes sur l'Ourthe en enlevant Deulin de la population de référence et des Mulettes prédatées sur l'Ourthe à Hamoir et en amont de Bomal.