

Étude comparative de l'émergence de plusieurs espèces d'Odonates de tourbière

par Didier MULNET

330 rue Vercingétorix, F-63110 Beaumont.

Mots-clés : ODONATES, TOURBIÈRE, EMERGENCE, NICHE ÉCOLOGIQUE SPATIALE ET TEMPORELLE, AMPLITUDE DE NICHE, CHEVAUCEMENT DE NICHE

Résumé : L'émergence de plusieurs espèces d'Odonates de la tourbière de St-Genès Champespe (Puy de Dôme) a été étudiée par la technique de cueillette des exuvies sur 80 fosses de tourbage prises au hasard sur les 900 que compte la tourbière. Pour ne pas biaiser les résultats il faut évaluer le nombre réel d'individus ayant émergé c'est à dire estimer le nombre d'exuvies détruites ou oubliées.

Les Anisoptères exercent un choix plus précis que les Zygoptères concernant leur éloignement du bord de la fosse ainsi que la hauteur sur la végétation. La plus grande taille et résistance des exuvies d'Anisoptères ainsi que leur localisation préférentielle favorise l'emploi de cette technique.

Il existe des pics d'émergence sur les différentes fosses mais avec des décalages entre ces fosses. La répartition spatio temporelle des émergences n'est donc pas aléatoire mais correspond à un choix propre à chaque espèce.

Deux espèces dominent ce peuplement Odonatologique : *Leucorrhinia dubia* (61%) et *Pyrrhosoma nymphula* (32%).

Les espèces présentent de nettes différences dans leur période d'émergence (début de la période, durée, ...) ainsi que des préférences marquées pour l'exploitation des différents types de fosses.

Les chevauchements de niche spatiale et temporelle sont limités concernant trois espèces sur les sept étudiées.

Les deux espèces dominantes sont celles présentant la plus grande amplitude spatio-temporelle.

Introduction

L'émergence peut être considérée comme le point ultime du développement larvaire ou comme le point de départ de la vie imaginale.

Le développement larvaire est bien difficile à quantifier; de même la présence des imagos est fluctuante et il est souvent difficile de savoir s'ils se développent réellement sur un biotope donné sur la seule vue de l'activité des imagos.

L'émergence permet donc de savoir avec sûreté quelles espèces se développent, où et en quelles quantités.

Méthodes d'étude

1) Etude bibliographique:

Les méthodes d'étude sont fondamentalement de deux types :

- ① cage à émergence
- ② relevé des exuvies : cueillette

Une technique d'étude des émergences avait été proposée pour *Leucorrhinia intacta* (SAVAN et GIBO, 1974). Cette technique consistait en la mise en place dans le milieu ou en laboratoire d'une bouteille en verre, surmontée d'un treillis, permettant la récolte de l'imago et de l'exuvie. Cette technique est critiquable car elle est relativement artificielle (la bouteille en verre isolant les larves du milieu extérieur permet de voir l'influence des

conditions climatiques seules); d'autre part elle ne permet pas d'étude sur de très grands nombres (impossibilité de faire cohabiter trop de larves en raison du cannibalisme, et modifications de l'émergence en raison de conditions trophiques particulières liées au confinement) Ses avantages sont que l'on peut tester l'influence de facteurs spécifiques; ce type de culture se positionnerait donc après les études comparatives. Un autre avantage est qu'en pratiquant l'élevage d'une seule larve par bouteille, il est possible d'établir des liens allométriques entre la larve et l'imago.

HARPER & MAGNIN (1971) ont proposé une cage à émergence de 0,5m². CARON et PILON en 1990, en ont proposé une variante de 4m² pour étudier les émergences de *Cordulia shurtleffi*. Ces auteurs ont abordé cette technique en comparant différentes versions et en la comparant à la technique de cueillette.

Ces auteurs notent que la cage pyramidale modifiée de plus grande surface (4 m² au lieu de 0,5 m²) s'avère plus efficace dans le cas de leur étude (en raison de problèmes d'échelle).

Les résultats obtenus avec la cage pyramidale donnent 52 émergences au m², alors que l'évaluation par cueillette donne la valeur de 10,75 émergences au m².

Mais ces valeurs ne sont guère comparables car dans le premier cas l'échantillonnage est stratifié alors que dans le second il est aléatoire, prenant en compte toute la

surface de la zone marécageuse alors que certaines zones sont défavorables à l'émergence.

Ces auteurs notent aussi que dans les cages à émergence, les individus sont moins affectés par les intempéries que lorsque les exuvies restent en plein air.

Ces auteurs ne trouvent pas de corrélation entre les imagos et les exuvies par la technique de cueillette. Mais il convient d'en analyser les causes : le site ne semble guère s'y prêter (grandes surfaces marécageuses homogènes, dans lesquelles les oublis d'exuvies ne peuvent être que fréquents, et le fait que chaque passage entraîne la destruction d'un certain nombre d'entre elles).

Les problématiques à l'origine des recherches sur les émergences sont variables.

Certaines études portent sur une région (Robert, 1953; CORBET, 1962; FERNET & PILON, 1971), d'autres sur une espèce (CORBET & CORBET, 1958; TROTTIER, 1971; YOUNG, 1967).

Certaines études portant sur une espèce, avaient pour but de voir l'influence de la température sur le déclenchement de l'émergence (TROTTIER, 1973; COTHRAN, et THORP, 1981), de comparer la phénologie d'espèces (HALVERSON, 1984), de déterminer les espèces à émergence nocturne (TROTTIER, 1973; DUNKLE, 1978), ou d'étudier la durée de l'émergence (COPPA, 1991), (JACQUEMIN *et al*, 1985).

Un autre type de recherche concerne l'étude de descripteurs biométriques, pour séparer des espèces proches (COPPA, 1993), pour voir les différences de taille entre les deux sexes ou l'évolution de la taille au cours de la saison (GRIBBINS et THOMPSON, 1991), la survie à l'émergence (UEDA, 1987; TESTARD, 1975; UBUKATA, 1973, 1975, 1979 & 1981 ; MATHAVAN & PANDIAN, 1977), les relations entre la vie larvaire et imaginale (MICHIELS et DHONDT, 1988; VAN BUSKIRK, 1987; ANHOLT, 1991; ANHOLT, MARDEN et JENKINS, 1991).

Des études très nombreuses et variées concernent le sexe ratio (LAWTON, 1972; KARAMAN, 1987...).

Certaines problématiques peuvent être originales : décrire un gradient de pH d'après les espèces présentes et leur diversité (POLLARD et BERRIL, 1992), ou faire la

relation entre la nidification d'oiseaux et l'émergence d'Odonates (ORIAN et WITTENBERGER, 1991).

L'étude des émergences peut être préconisée comme moyen d'étude pour des espèces menacées ou sur des sites protégés en raison de son aspect non destructeur (PRÉVOST & DUREPAIRE, 1994).

Les buts peuvent être plus descriptifs, classifications des espèces :

en espèces printannières (style *Leucorrhinia dubia*) ou d'été (CORBET, 1962; LUTZ et MC MAHAN, 1973),

en espèces à émergences synchrones (style *L. dubia*) ou à période étendue (FERNET et PILON, 1971),

en espèce du type grimpeur (style *L. dubia*) ou suspendues (WINSTANLEY, 1981).

Chez certaines espèces l'émergence correspond à une cohorte, chez d'autres, à une cohorte suivie avec un décalage par une partie de la cohorte plus jeune (de l'année suivante), (Waldbauer, 1978).

Un dernier axe de recherche concerne l'exportation de matière du milieu aquatique (Mathavan et Andian, 1977; Paasivirta, 1975 ; Sherk, 1987).

2) Techniques d'échantillonnage employées:

Le site constitué de très nombreuses fosses de tourbage de petite taille (MULNET, 1996) permet une approche aisée et régulière de chaque fosse sans perturbations du milieu aquatique. La collecte des exuvies a donc pu être réalisée sans problème notable, en séparant les différents échantillons dans des flacons sur lesquels ont été notés le numéro de la fosse, la date et l'heure ainsi que certaines conditions particulières (remontées vaseuses, assèchement...).

① Éloignement des émergences par rapport aux fosses :

La position des exuvies récoltées a été notée en fonction de leur répartition horizontale (éloignement par rapport au bord de la fosse) et de leur répartition verticale (hauteur par rapport à la surface de la fosse). Cette étude a été réalisée chez *L. dubia* mais aussi chez trois autres espèces afin d'avoir une vue comparative.

ESPECE	Effectifs	de 0 à 5 cm	5 à 10 cm	10 à 15 cm	15 à 20 cm	20 à 25 cm	25 à 30 cm	30 à 35 cm	somme
<i>Leucorrhinia-dubia</i>	distance	382	322	14	21	3	8	5	755
	hauteur	0	18	65	189	286	50	55	755
<i>Libellula quadrimaculata</i>	distance	22	6	2	6	18	8	6	68
	hauteur	6	13	14	11	8	10	6	68
<i>Somatochlora arctica</i>	distance	12	8	10	8	8	4	4	54
	hauteur	1	4	8	15	13	6	7	54
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	distance	58	19	15	9	2	0	0	103
	hauteur	41	37	12	4	2	5	2	103

Figure 1: Éloignement horizontal et vertical des émergences par rapport au bord de la fosse.

	stratification horizontale		stratification verticale	
	A	A's	A	A's
<i>L.dubia</i>	2,678	0,3826	4,621	0,6602
<i>L.quadrimaculata</i>	5,557	0,7939	5,388	0,7698
<i>S.arctica</i>	6,559	0,937	5,383	0,769
<i>P.nymphula</i>	3,338	0,4768	2,841	0,4059

L'amplitude de la niche spatiale a été caractérisée sur les axes horizontaux et verticaux, par l'indice de Shannon, standardisé pour faciliter les comparaisons.

Indice de Shannon : $A = e^{H'}$
 indice standardisé $A'_s = e^{H'} / N$

où N est le nombre de classes, ici égal à 5

Figure 2 : Amplitude de niche spatiale et temporelle.

Leucorrhinia dubia se caractérise par une amplitude de stratification à l'émergence moins large que les autres espèces. La question était alors de savoir si cette amplitude d'habitat correspondait à un préférendum ou à une situation imposée par la structure même de la végétation.

L'indice normalisé permet des comparaisons mais est critiquable car il ne tient pas compte de la disponibilité réelle des strates disponibles. L'indice de FEISINGER *et al* (1981) évite ce biais et permet de calculer un indice de similitude proportionnelle: $PS = 1 - 0,5 \sum (p_i - q_i)$

L'étude a porté sur 32 fosses, choisies car les émergences y étaient nombreuses, la structure de la végétation durant le mois de Juin 1991. Horizontalement, le problème de la disponibilité de l'espace ne se posait pas, mais verticalement il fallait évaluer cette disponibilité. La hauteur moyenne de la végétation d'une frange de 15 cm de largeur sur tout le pourtour de chacune des fosses a été évaluée par sections de 20 cm de longueur (figure 3) :

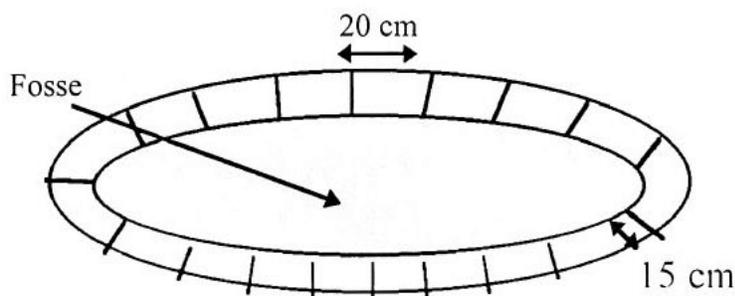


Figure 3.

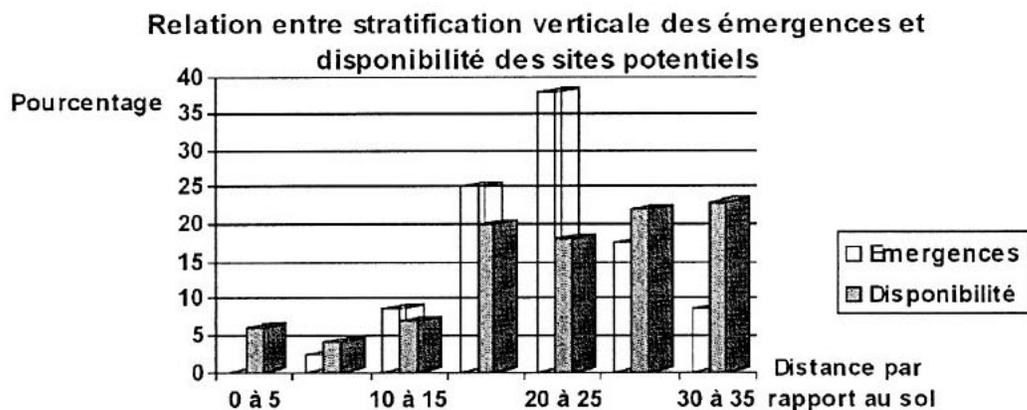


Figure 4.

La hauteur de 15 à 25 cm (figure 4), n'est pas une contrainte imposée par le milieu, puisque la disponibilité

entre 15 et 25 cm est sensiblement égale. Cette hauteur correspond donc à un préférendum.

indice de Feisinger	<i>L. dubia</i> : 0,735	<i>L. quadrimaculata</i> : 0,685	<i>S. arctica</i> : 0,749	<i>P. nymphula</i> : 0,296
---------------------	-------------------------	----------------------------------	---------------------------	----------------------------

L'indice de Feisinger et al montre que ce préférendum est généralisable aux Anisoptères présentés ici, mais pas au Zygoptère (*P.nymphula*).

La répartition verticale favorise donc le repérage de *L.dubia* (ainsi que celle des autres Anisoptères).

② Répartition spatio-temporelle des émergences sur la périphérie des fosses :

problème posé: Les émergences se répartissent-elles de façon régulière, aléatoire ou groupées ?

La fosse n° 275 a été choisie pour cette étude. Sur cette fosse de 2, 2 x 1, 5m (figure 5), les émergences ont été suivies en 1990 avec un pas de temps légèrement inférieur au pas de temps utilisé jusqu'alors pour l'étude des émergences à l'échelle de la tourbière.

Cette fosse de type 2 (MULNET, 1996), a une profondeur 1, 3 m et se comporte comme un très grand nombre de fosses de ce type. Ce phénomène n'est par contre pas envisageable dans les fosses de type 1 en raison du faible nombre d'émergences

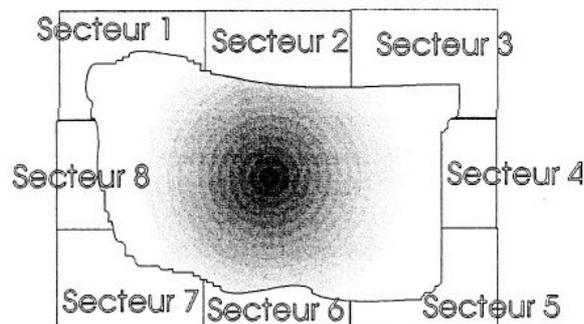


Figure 5.

Date	25/5	6/6	9/6	12/6	14/6	17/6	22/6	27/7	1/8	5/8
secteur 1	2	2			1					
secteur 2						1			4	
secteur 3									1	
secteur 4				1	3	4				
secteur 5				2	5					
secteur 6					1					4
secteur 7	1					1	1	1		
secteur 8			1		1	2	3	2		

Figure 6. Dates et localisations des émergences

Ce tableau, même s'il n'a guère de valeur statistique, visualise le fait que les émergences ne semblent pas se faire au hasard, ni dans le temps ni dans l'espace.

Le rapport variance/moyenne = s^2/m supérieur à 1 signifie que la répartition se fait par agrégats, c'est à dire qu'il y a surdispersion

Le coefficient de contagion $k = m^2 / (s^2 + m)$ tend vers l'infini lorsque la distribution est aléatoire, et vers 0 lorsque la distribution de fait par agrégats.

Ce phénomène a été étudié sur deux autres fosses d'aspect extérieur sensiblement comparable, mais dont la subdivision en secteurs a été plus fine : la 1ère a été subdivisée en 12 secteurs de 0, 75x0, 5 = 0, 375m², la 2^e en 13 secteurs de 0, 5x 0, 25 = 0, 125m².

		secteurs de 0, 75m ²	secteurs de 0, 375 m ²	secteurs de 0, 125 m ²
		1 ^e fosse	2 ^e fosse	3 ^e fosse
s ² /m	espace	1, 272	2, 138	2, 356
	temps	2, 173	1, 821	2, 111
k	espace	2, 365	1, 217	0, 825
	temps	1, 355	1, 654	1, 157

Figure 7 : Variations des rapports s²/m et k en fonction de l'échelle choisie.

Le rapport variance sur moyenne indique que dans tous les cas la répartition n'est ni homogène ni aléatoire. Concernant la dimension temporelle, ceci ne fait que vérifier une évidence : l'existence de rythmes d'émergence.

La figure 7 permet de :

1. quantifier les phénomènes d'agrégation
2. montrer que l'agrégation dans l'espace est dépendante de l'échelle de perception : en effet de très nombreux odonatologues se sont, comme moi, intéressés à ce phénomène chez *L. dubia*, mais à plus petite échelle, c'est à dire celle de la touffe de Scirpes ou de Molinie porteuse d'une dizaine d'exuvies agglutinées ce qui correspond à 0,01 m². Les chiffres ci-dessus montrent que ce phénomène perceptible à petite échelle est vérifié à plus grande échelle, comme s'il était hiérarchisé.

3. montrer que c'est un phénomène spatio-temporel, qu'il ne faut donc pas appréhender uniquement sur l'axe spatial (comme on risquerait de le faire par une observation ponctuelle).

Vis à vis de la technique utilisée, ces phénomènes d'agrégation lors de l'émergence se sont révélés efficaces pour limiter les oublis. D'une façon générale le relevé des émergences a été facilité par les conditions topographiques et l'éthologie de *L. dubia* qui émerge à très faible distance de sa fosse d'origine, à hauteur moyenne, et de façon groupée dans l'espace et le temps.

Pour limiter un biais d'échantillonnage lié à l'oubli des individus isolés, un échantillonnage en deux fois (sans

récolte pour la première) a été réalisé de façon à comparer les résultats soit en repassant quelques heures après, soit en demandant à une autre personne de le faire. Il n'est pas apparu de différences significatives entre ces différents types d'échantillonnage

3) Le choix du modèle aléatoire :

Les différents types de fosses de la tourbière devaient être échantillonnées. Il fallait tenir compte de l'importance relative de chaque type de fosse.

Sur les 889 fosses répertoriées, 74 ont été choisies de façon aléatoire. Ces fosses étaient variables en types et en surface (figure 8a); il fallait donc évaluer ce qu'elles représentaient à l'échelle de la tourbière en vérifiant qu'il n'y ait pas de sur ou de sous-estimation de certains types de fosses. Il fallait donc intégrer leur nombre et leur surface respective.

L'échantillonnage représente 8,324 % des fosses si l'on raisonne sur le nombre, ou 8,572 % des fosses si l'on raisonne sur la surface. Ces deux valeurs restent très proches. La priorité a été donnée à la surface qui tient compte à la fois de la taille individuelle des fosses et de leur nombre. Pour obtenir les valeurs sur l'ensemble de la tourbière, il fallait donc multiplier l'échantillon par 100 / 8,572, c'est à dire 11, 67.

Les fosses de type 1 correspondent à des fosses dont le volume est occupé par des sphaignes alors que celles de type 2 présentent une surface en eau libre.

Surface en m ² en fonction du TYPE de fosse	Surface sur la tourbière	Surface dans l'échantillon	Nombre sur la tourbière	Nombre dans l'échantillon
1a	767, 7	69, 6	270	21
1b	123	12, 8	116	8
1c	230, 8	17, 8	85	8
1d	230, 2	7, 6	73	6
1e	337, 6	37, 5	92	9
2a	119, 5	3, 8	28	2
2b	687, 1	48, 9	145	10
2c	93	6	24	1
2d	15, 8	1	5	1
2e	101, 2	19, 9	46	7
3	46	11	4	1
Somme	2752	236	888	74

Figure 8 : Importance relative des différents types de fosse dans l'échantillon et sur la tourbière.

Cette valeur de 8,572 correspond à une moyenne des différents types de fosses. Or il convenait aussi de rétablir la bonne proportion dans l'échantillon. En effet certains types de fosses 'rares' sont surestimés (type 2e et 3) ou sous-estimés (types 1d et 2a).

Type de fosse	% de surface occupée par ce type de fosse sur la tourbière	% de surface occupée par ce type de fosse dans l'échantillon	coefficient permettant de rétablir les bonnes proportions	coefficient rendant compte de la surface totale de la tourbière	coefficient de correction globale
1a	27,90	29,50	0,9455	11,67	11,03
1b	4,47	5,43	0,8237	11,67	9,61
1c	8,39	7,55	1,1115	11,67	12,97
1d	8,37	3,22	2,5964	11,67	30,30
1e	12,27	15,90	0,7717	11,67	9,01
2a	4,34	1,61	2,6957	11,67	31,46
2b	24,97	20,73	1,2045	11,67	14,05
2c	3,38	2,54	1,3287	11,67	15,50
2d	0,57	0,42	1,3544	11,67	15,80
2e	3,68	8,44	0,4359	11,67	5,09
3	1,67	4,66	0,3585	11,67	4,18

Figure 8b.: Correction des effectifs en tenant compte de la surface réellement occupée par chaque type de fosse.

L'échantillonnage des émergences s'est donc fait en corrigeant les résultats globaux des 74 fosses en fonction de chaque type de fosse.

4) Corrections climatiques et temporelles :

① - Position du problème :

Il est impossible de ne pas oublier une certaine quantité d'exuvies sur le terrain; ceci n'est pas gênant si l'on peut évaluer la quantité oubliée. Par contre il faut « standardiser » l'échantillonnage dans la mesure du possible, de façon à ce que ce taux d'oubli soit constant.

Il est aussi très vite apparu que certaines exuvies pouvaient avoir disparu, en liaison avec les conditions météorologiques (pluie violente et vent) et avec leur âge. Ce phénomène ne pose guère de problèmes si l'on peut évaluer le taux de destruction. La solution résidait donc dans l'homogénéité des conditions climatiques durant l'intervalle entre deux échantillonnages. Les périodes d'émergence sont généralement entrecoupées d'épisodes pluvieux et froids durant lesquels les émergences cessent. Mais si les intervalles entre deux échantillonnages ne sont parfois que de deux jours, lorsque l'instabilité climatique l'impose, ils peuvent parfois atteindre une dizaine de jours ! Connaître les effectifs des individus ayant émergé n'est plus le problème ici, mais c'est plutôt de savoir si les émergences ont été régulières ou s'il y a eu des pics.

Si l'évolution globale pouvait être quantifiée et corrigée grâce au relevé des exuvies, il convenait d'adopter une autre technique complémentaire, plus fine pour décrire l'évolution durant ces périodes de deux à douze jours. Un descripteur semi-quantitatif suffisait, mais il devait être facile à mettre en oeuvre et permettre de reprendre les relevés effectués en 1985 et 86. En 85 et 86, l'auteur avait

réalisé des quotations d'abondance par la méthode des points contacts, durant 15 mn exactement entre 11h et 12 h, ce qui correspond à la tranche horaire la plus favorable aux émergences. Mais des données de ce type n'étaient pas disponibles pour tous les jours d'émergence. Par contre, il était évident que le rythme des émergences était modulé par les conditions climatiques (pluviosité et température). Il convenait donc de vérifier cette supposition de terrain et d'établir un lien semi-quantitatif entre les émergences et les conditions climatiques.

Les données météorologiques ont été gracieusement fournies par le Service Météorologique National par l'intermédiaire des centres départementaux du Puy de Dôme et du Cantal.

Les données disponibles ont été la pluviométrie mesurée à St-Genès Champespe, les températures mesurées soit sur le site de Picherande soit sur celui de Marcenat; la force et la direction du vent sur le site de Marcenat.

② - Relation entre le taux de perte des exuvies, la durée de la période et les conditions climatiques :

La méthode utilisée consiste à repérer les exuvies, déposer une tache de vernis d'une couleur peu voyante, puis à recompter les exuvies marquées restantes après 1 à quelques jours. On peut ainsi évaluer le taux de perte journalier, qui peut alors être mis en relation avec les durées ou les conditions météorologiques. Ce taux correspond à la fois au taux de destruction des exuvies et au taux d'oubli (figure 9).

Exuvies marquées	Exuvies retrouvées	Exuvies perdues	Durée de l'expérience en jours	taux de perte durant cette période en %	taux de perte journalier en %	pluviométrie moyenne	température moyenne
215	64	151	12	70,23	9,61	0,5	14
145	93	52	6	35,86	7,14	0,57	14,95
51	38	13	6	25,49	4,79	2,53	12,79
74	40	34	4	45,95	15,41	2,8	17,3
61	50	11	1	18,03	18,04	3,4	18,5
123	63	60	10	48,78	6,47	5,5	11,2
89	63	26	2	29,21	15,87	5,9	13,67
52	23	29	7	55,77	11,01	14,2	13,6
48	36	12	1	25	25,00	16,1	20

Figure 9: Évaluation du taux de perte et d'oubli chez *Leucorrhinia dubia* :

La moyenne arithmétique de ce taux de perte journalier établi sur les 858 exuvies marquées, est de 12,59% mais une moyenne plus significative est obtenue en multipliant chaque taux journalier par les effectifs de chaque échantillon.

Le taux moyen journalier de perte et d'oubli ainsi obtenu est de 11,15 % chez *Leucorrhinia dubia* qui a servi ici de support. Ce taux est plus élevé chez les Zygoptères et plus bas chez les autres Anisoptères.

③ - Correction des effectifs des émergences en utilisant les taux de perte et d'oubli:

L'exemple choisi pour présenter le principe des calculs est celui de *Leucorrhinia dubia* en 1991. Le début des émergences a commencé cette année là le 28 Mai.

A titre d'exemple dans le tableau ci-dessous (figure 10), pour le traitement des données du 22/6/91, il y avait 6 jours d'intervalle entre cette date et l'échantillonnage qui précédait

Si l'on applique le taux de perte de 11,15 %, cela signifie que pour obtenir le nombre d'exuvies au jour j_1 il faut multiplier par 1,1115, au jour j_2 reprendre cette valeur et la multiplier à nouveau par 1,1115 etc. Dans le cas présent où l'intervalle est de 6 jours, toutes les émergences n'ont pas eu lieu le premier jour, donc il convient d'appliquer un taux de perte moyen, c'est à dire prenant en compte la moitié des jours, ici, 3.

durée de l'intervalle	valeur de n	coefficient de correction
18	9	$x (1,1115)^9 = 2,5893$
6	3	$x (1,1115)^3 = 1,3732$
14	7	$x (1,1115)^7 = 2,0958$
10	5	$x (1,1115)^5 = 1,6965$

Figure 10.

Les coefficients de multiplication ci-dessous (figure 11) ont été obtenus en faisant le rapport entre la surface occupée par les différents types de fosses dans

l'échantillon et celle réellement occupée sur la tourbière.

Type	1a	1b	1c	1d	1e	2a	2b	2c	2d	2e	3
coefficient multiplicateur	11,03	9,61	12,97	30,30	9,01	31,46	14,05	15,50	15,80	5,09	4,18

Figure 11.

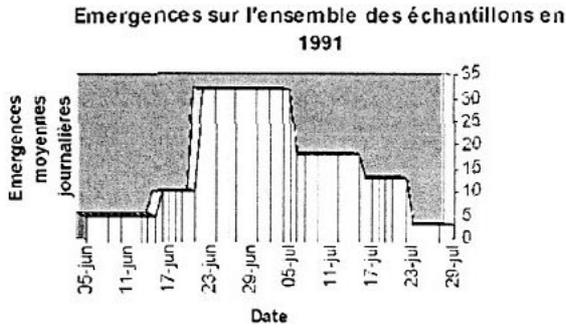


Figure 12a.

Emergences corrigées sur l'ensemble de la tourbière en 1991

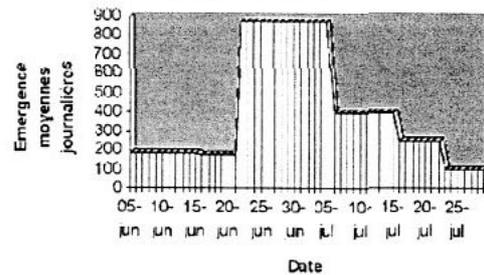


Figure 12b.

④ - Modulation du rythme d'émergence par les facteurs climatiques:
Une relation existe entre les conditions climatiques (températures pour l'essentiel) et la quantité d'individus à

l'émergence (MULNET, 1996). Il est donc possible de moduler les émergences moyennes sur une période en tenant compte de conditions climatiques favorables ou défavorables (figure 13).

modulations par des conditions météorologiques défavorables

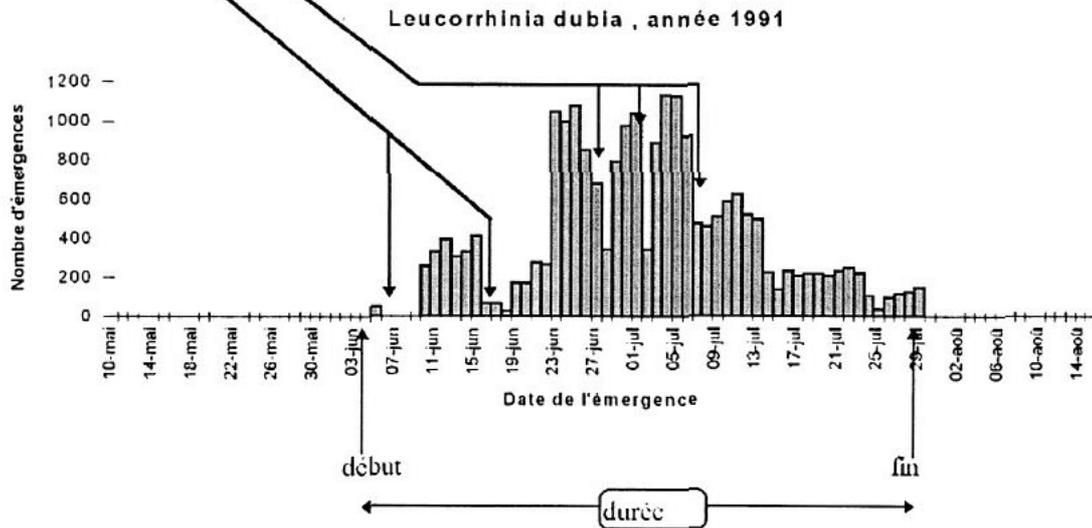


Figure 13.

Il convient sur ce type d'histogramme de distinguer le phénomène général qui répond globalement à une loi de Gauss, des « artéfacts climatiques ».

Les descripteurs de l'émergence sont :

1. l'importance quantitative de ces émergences
2. le début (et la fin) de la période d'émergence
3. la durée de la période d'émergence

Comparaison de l'émergence des différentes espèces :

1) Quantités globales :

Le relevé des émergences a été effectué sur les sept espèces émergeant de façon significative sur la tourbière. La récolte s'est faite en même temps que celle de *L.dubia*, avec le même pas de temps. Les corrections de taux de perte et d'oubli ont été appliquées : leurs valeurs varient selon les espèces mais ont été calculées selon le même principe.

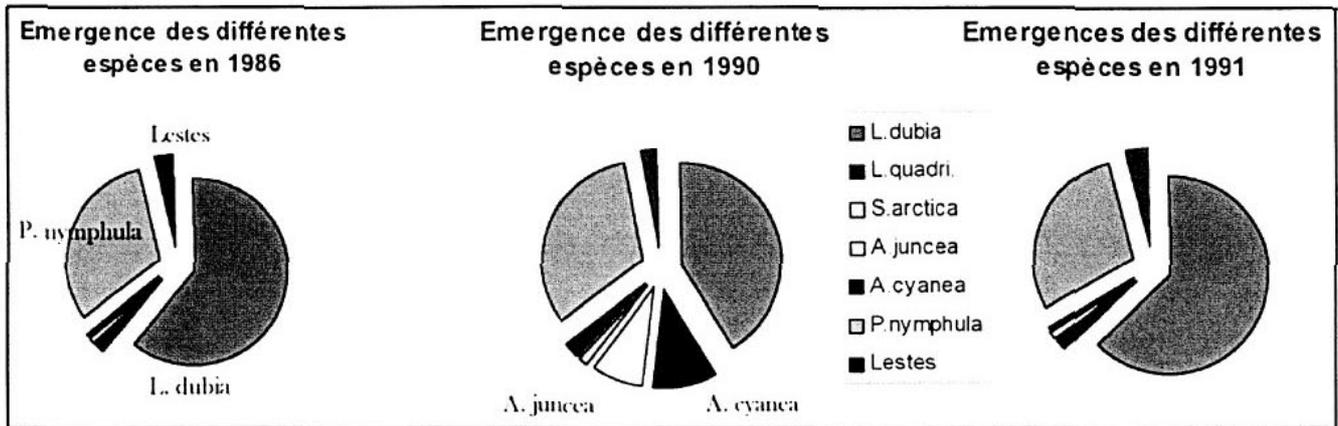


Figure 14a :

Figure 14b:

Figure 14d:

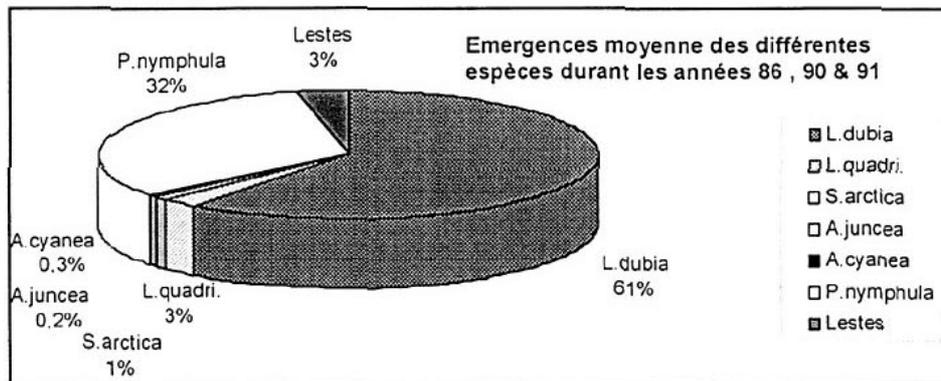


Figure 15.

L'observation des figures 14 a, b et c et 15, montre que *L. dubia* représente presque les deux tiers des émergences sur cette tourbière. *Pyrrhosoma nymphula* représente presque à lui seul le tiers restant. Deux espèces *Libellula quadrimaculata* et *Lestes dryas* représentent chacune près de 3%, et les 3 dernières espèces se partagent le 1,5 % restant.

Il ne semble pas y avoir de différences marquantes entre 1986 et 1991. En 1990 par contre *Somatochlora arctica* et *Aeshna cyanea* ont vu leur effectifs pratiquement décupler. Même si l'on peut admettre une incertitude des mesures ceci témoigne d'un fait biologique réel, et directement perceptible par l'observateur.

La dominance de *Leucorrhinia dubia* lors de l'émergence est bien sur conditionnée par son bon développement larvaire dans les fosses de tourbage.

La dominance de *L. dubia* laisse supposer que si des phénomènes de compétition interspécifique existent, ils doivent être limités et ne pas jouer nettement en défaveur de *L. dubia*, du moins dans le cas général. Il restait donc à faire une analyse plus fine dans l'espace et dans le temps afin de mieux cerner ces relations interspécifiques.

2) Phénologie des différentes espèces

Les résultats des années 1986, 90 et 91 seront successivement présentés :

Figure 16 : Année 1986 :

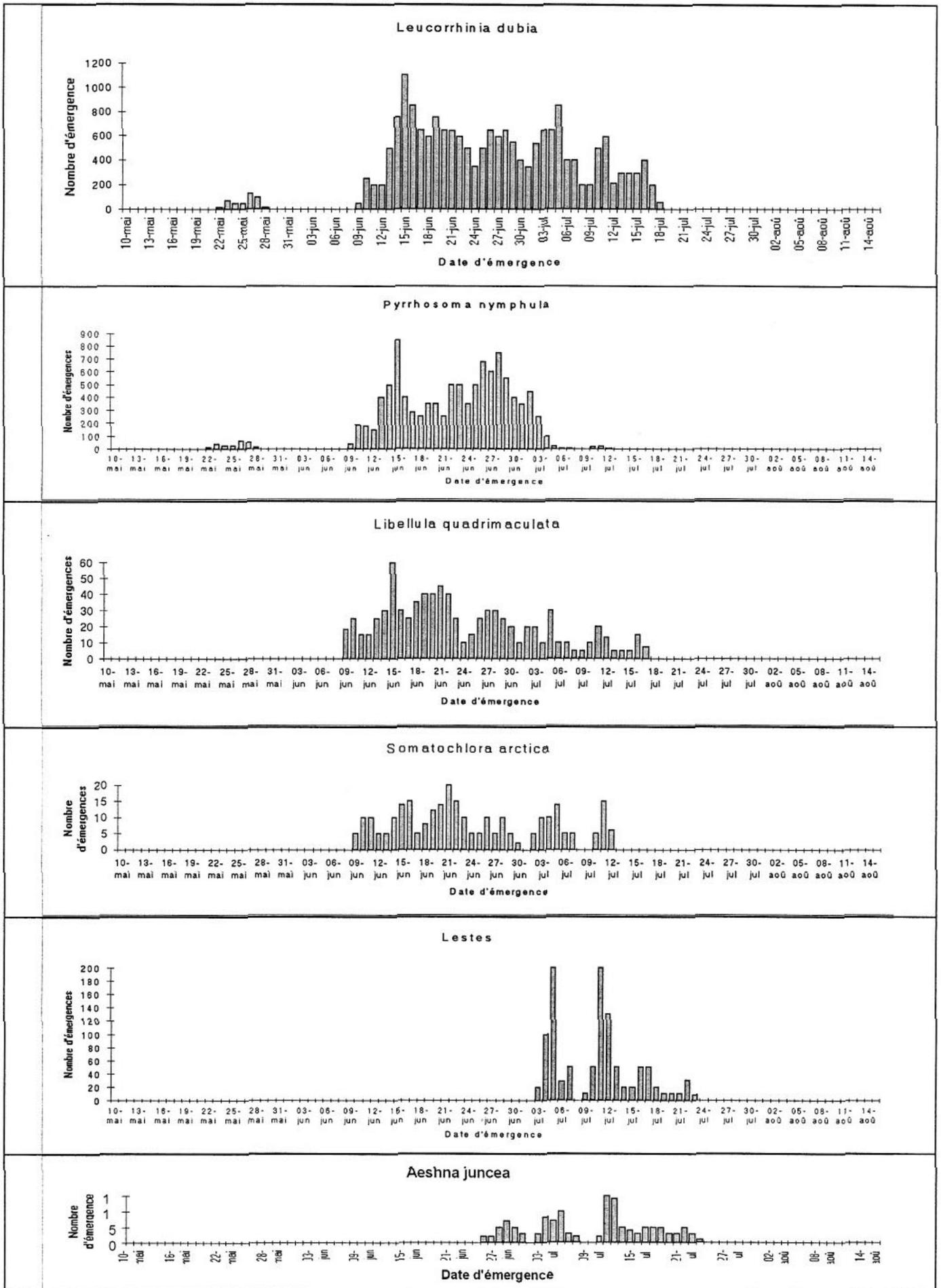


Figure 17 : Année 1990 :

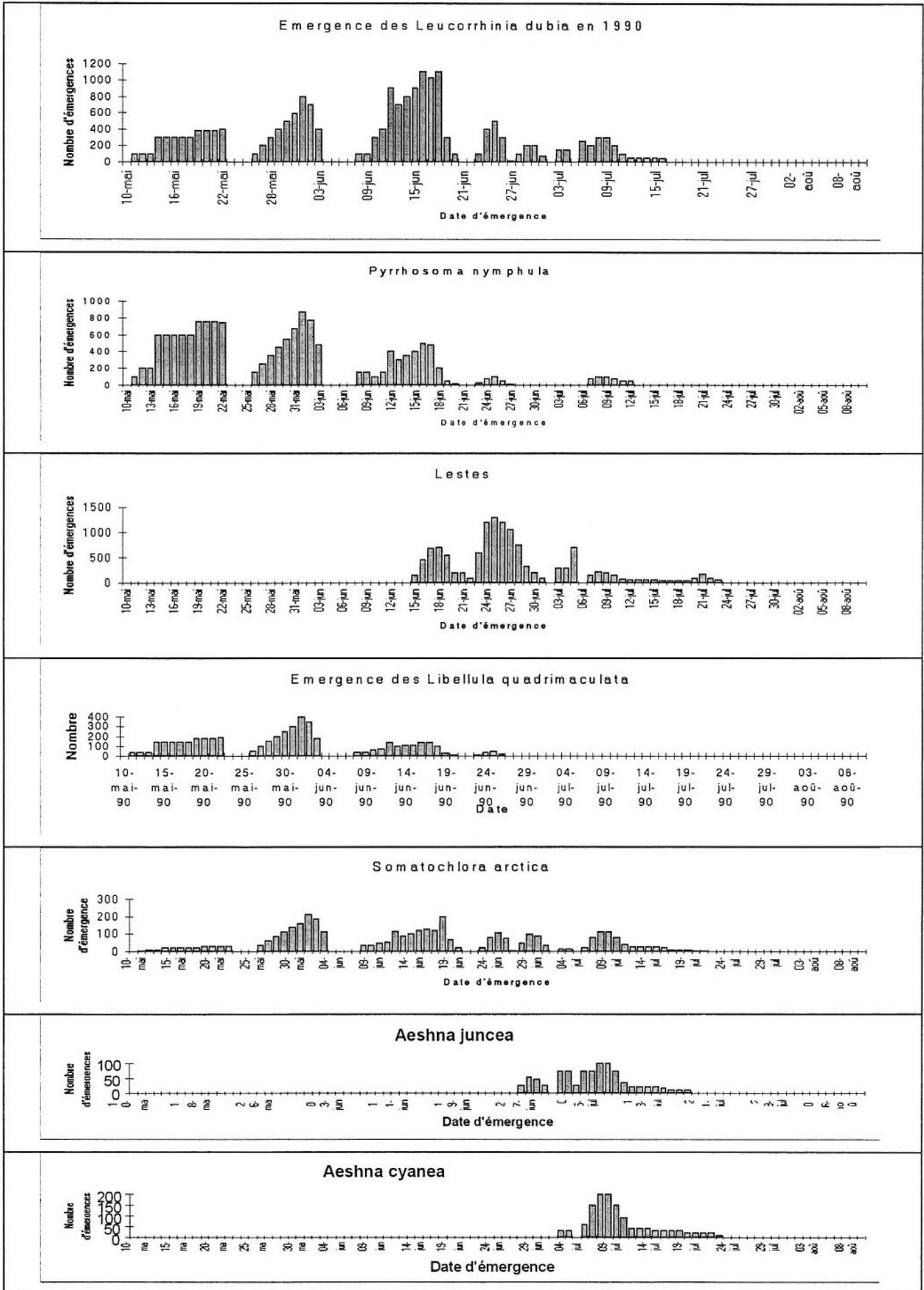
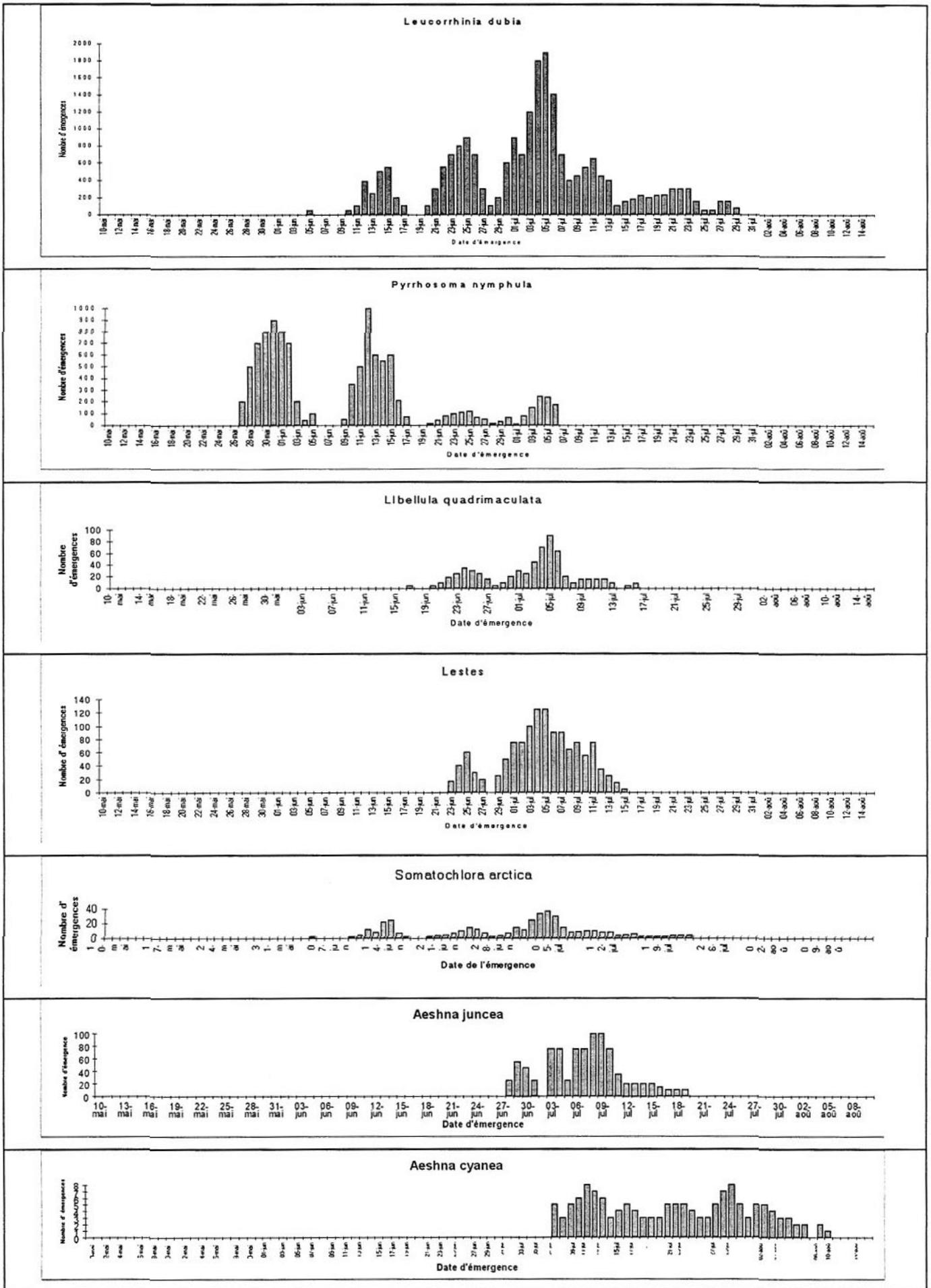


Figure 18 : année 1991 :



Les résultats qui précèdent montrent que certaines espèces sont plus précoces *P.nymphula, L.dubia, S.arctica* et *L.quadrifasciata* alors que d'autres sont plus tardives *A.juncea* et *cyanea, L.dryas*, ce qui correspond aux espèces printanières et estivales.

La seconde différence concerne l'étalement dans le temps : *L.dryas* émerge par exemple sur une période de

temps brève alors que les *L.dubia* étalent leur période d'émergence sur une plus longue période. Ceci n'est pas tout à fait conforme aux prédictions de CORBET, 1980.

Pour quantifier ce phénomène, afin de pouvoir faire des comparaisons entre années et espèces, il fallait standardiser le temps qui a été pris par intervalles de 5 jours à partir du 10 Mai (t1) jusqu'au 15 Août (t19).

	Leucorrhinia dubia				Libellula quadrimaculata				Somatochlora arctica				Aeschna juncea			
	1986	1990	1991	moy,	1986	1990	1991	moy,	1986	1990	1991	moy,	1986	1990	1991	moy,
t1	0	0,032	0	0,011	0	0,055	0	0,018	0	0,011	0	0,0037	0	0	0	0
t2	0	0,083	0	0,028	0	0,157	0	0,0525	0	0,03	0	0,01	0	0	0	0
t3	0,007	0,061	0	0,023	0	0,117	0	0,039	0	0,025	0	0,0082	0	0	0	0
t4	0,015	0,053	0	0,023	0	0,106	0	0,0355	0	0,08	0	0,0265	0	0	0	0
t5	0	0,158	0	0,053	0	0,315	0	0,105	0	0,219	0	0,0731	0	0	0	0
t6	0	0,005	0,002	0,003	0	0,009	0	0,0028	0	0,01	0,005	0,0048	0	0	0	0
t7	0,061	0,127	0,036	0,075	0,119	0,085	0	0,0681	0,127	0,095	0,067	0,0961	0	0	0	0
t8	0,202	0,26	0,062	0,175	0,219	0,123	0,008	0,1166	0,189	0,184	0,138	0,1702	0	0	0	0
t9	0,161	0,026	0,076	0,088	0,231	0,011	0,092	0,1112	0,258	0,029	0,042	0,1096	0	0	0	0
t10	0,141	0,069	0,129	0,113	0,134	0,021	0,172	0,109	0,127	0,086	0,113	0,109	0,123	0,027	0,019	0,0566
t11	0,128	0,033	0,165	0,109	0,115	0	0,203	0,1062	0,08	0,064	0,148	0,0974	0,146	0,22	0,048	0,138
t12	0,128	0,048	0,285	0,154	0,079	0	0,395	0,1581	0,124	0,062	0,303	0,1627	0,169	0,385	0,173	0,2423
t13	0,093	0,037	0,115	0,081	0,064	0	0,109	0,0579	0,095	0,077	0,111	0,094	0,277	0,275	0,163	0,2384
t14	0,064	0,008	0,039	0,037	0,039	0	0,02	0,0197	0	0,025	0,042	0,0222	0,169	0,082	0,125	0,1255
t15	0	0	0,062	0,021	0	0	0	0	0	0,006	0,032	0,0125	0,115	0,011	0,317	0,1479
t16	0	0	0,025	0,008	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,087	0,0288
t17	0	0	0,004	0,001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,038	0,0128
t18	0	0	0	0,000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,029	0,0096
t19	0	0	0	0,000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Aeschna cyanea				Lestes dryas				Pyrrhosoma nymphula			
	1986	1990	1991	moy,	1986	1990	1991	moy,	1986	1990	1991	moy,
t1		0	0	0	0	0	0	0	0	0,073	0	0,0244
t2		0	0	0	0	0	0	0	0	0,21	0	0,0701
t3		0	0	0	0	0	0	0	0,007	0,151	0	0,0526
t4		0	0	0	0	0	0	0	0,014	0,08	0,133	0,0757
t5		0	0	0	0	0	0	0	0	0,223	0,324	0,1822
t6		0	0	0	0	0	0	0	0	0,01	0,014	0,0079
t7		0	0	0	0	0	0	0	0,09	0,073	0,238	0,1338
t8		0	0	0	0	0,156	0	0,0518	0,219	0,128	0,137	0,1612
t9		0	0	0	0	0,129	0,013	0,0474	0,187	0,006	0,023	0,072
t10		0	0	0	0	0,431	0,118	0,1828	0,276	0,016	0,035	0,1088
t11		0,024	0	0,0121	0,019	0,073	0,256	0,1156	0,192	0	0,033	0,0747
t12		0,355	0,055	0,205	0,354	0,107	0,389	0,2836	0,013	0,012	0,063	0,0292
t13		0,419	0,221	0,320	0,413	0,045	0,208	0,222	0,004	0,018	0	0,0073
t14		0,129	0,131	0,130	0,15	0,023	0,016	0,0628	0	0	0	0
t15		0,073	0,145	0,1087	0,064	0,038	0	0,0339	0	0	0	0
t16		0	0,152	0,0759	0	0	0	0	0	0	0	0
t17		0	0,179	0,090	0	0	0	0	0	0	0	0
t18		0	0,097	0,0483	0	0	0	0	0	0	0	0
t19		0	0,021	0,010	0	0	0	0	0	0	0	0

Figure 19.

Connaissant les fréquences relatives des émergences des différentes espèces pour toutes ces périodes de t₁ à t₁₉ (d'après les données de la figure 19), il devenait possible

de calculer l'amplitude d'habitat temporelle (indice de Shannon A') pour les 7 espèces et pour les trois ans d'étude.

A's	L.dubia	L.quadrimaculata	S.arctica	A.juncea	A.cyanea	P.nymphula	L.dryas
1986	0,4474	0,3888	0,3617	0,31808		0,3052	0,1973
1990	0,5383	0,3878	0,5734	0,2274	0,1992	0,4370	0,3025
1991	0,4458	0,2676	0,4066	0,3659	0,3865	0,3354	0,2293
moyenne	0,4772	0,3509	0,4472	0,3038	0,2929	0,3592	0,2430

Figure 20: Amplitude d'habitat temporelle en fonction de l'année et de l'espèce.

Leucorrhinia dubia est l'espèce qui présente l'amplitude d'habitat dans le temps la plus élevée.

La cause essentielle en est sa grande plasticité larvaire.

3) Répartition spatiale des émergences chez les différentes espèces :

① - Participation des différents types de fosses à l'émergence:

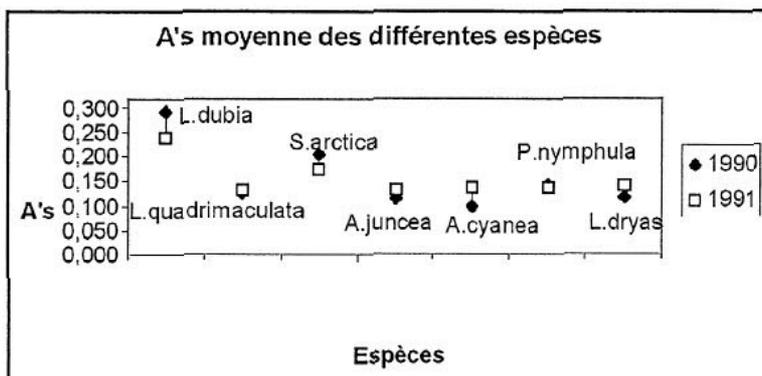
	type de fosse	type 1a	type 1b	type 1c	type 1d	type 1e	type 2a	type 2b	type 2c	type 2d	type 2e
L.dubia	1990	0,173	0,001	0	0,052	0,039	0,023	0,666	0,044	0	0
	1991	0,245	0,003	0	0,014	0,048	0,015	0,624	0,052	0	0
	moyenne	0,209	0,002	0	0,033	0,043	0,019	0,645	0,048	0	0
Lib.. quadrimaculata	1990	0	0	0	0,075	0,142	0	0,783	0	0	0
	1991	0,061	0	0	0	0,093	0	0,759	0	0	0,088
	moyenne	0,031	0	0	0,038	0,118	0	0,771	0	0	0,044
S. arctica	1990	0,201	0,144	0,149	0,459	0,047	0	0	0	0	0
	1991	0,265	0,231	0,036	0,416	0,025	0	0	0	0	0,027
	moyenne	0,233	0,188	0,093	0,438	0,036	0	0	0	0	0,013
Aeschna juncea	1990	0,615	0	0	0	0	0	0,385	0	0	0
	1991	0,397	0	0	0	0,105	0	0,498	0	0	0
	moyenne	0,506	0	0	0	0,053	0	0,441	0	0	0
Aeshna cyanea	1990	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	1991	0	0	0	0	0	0	0,745	0	0	0,256
	moyenne	0	0	0	0	0	0	0,372	0	0	0,128
P. nymphula	1990	0,053	0	0	0,222	0,062	0	0,633	0	0	0,03
	1991	0,149	0	0	0	0	0	0,783	0	0	0,069
	moyenne	0,101	0	0	0,111	0	0	0,708	0	0	0,049
L. dryas	1990	0	0	0,059	0	0,651	0	0	0	0,101	0,189
	1991	0	0	0	0	0,3711	0	0	0	0,0716	0,557
	moyenne	0	0	0,030	0	0,511	0	0	0	0,086	0,468

Figure 21. Fréquences d'utilisation des différents types de fosses en 1990 et 1991.

Cette figure 21 montre qu'il existe des préférences très nets pour les différentes espèces, mais que certaines exploitent les mêmes types de fosses. Nous sommes donc

amenés à quantifier l'importance de ces relations synécologiques

② - Amplitude d'habitat des différentes espèces:



L.dubia est l'espèce qui présente les plus grands écarts dans son amplitude d'habitat.

La caractéristique de l'amplitude d'habitat de *L.dubia* est donc d'être plus large et variable que les autres espèces. Ceci témoigne de sa plus grande « plasticité spatiale » et est un point essentiel pour expliquer sa réussite dans la colonisation de cette tourbière.

Il semblerait que l'A's des *P.nymphula*, qui sont légèrement plus précoces, diminue lorsque l'émergence des *L.dubia* commence.

Il faut donc s'intéresser au chevauchement de l'habitat pour vérifier l'éventualité de relations de compétition.

③ - Chevauchement de niche chez ces différentes espèces :

3.1 Chevauchement de niche spatiale

Le recouvrement de niche, chevauchement de spectre d'utilisation de l'espace ici, est mesurable par divers indices de similitude. Ces formules sont des indices de similitude qui permettent de comparer les spectres

d'utilisation, il a donc semblé préférable d'employer un indice symétrique variant de 0 à 1.

L'indice choisi est le *O_{jk}* de Pianka (1973) de formule :

$$O_{jk} = \frac{\sum pij \times pik}{\sqrt{\sum pij^2 \times \sum pik^2}}$$

où *p_{ij}* est la fréquence d'utilisation de la ressource *j* et *p_{ik}* est la fréquence d'utilisation de la ressource *k*.

Les résultats de l'année 1990 sont représentés au dessus, ceux de l'année 1991 en dessous. La moyenne de ces deux années apparaît dans la partie symétrique de droite.

	L.dubia	L.quadri	S.arctica	A.juncea	A.cyanea	P.nymphula	L.dryas
L.dubia	1	0,9527	0,17831	0,83522	0,43756	0,96109	0,04619
L.quadri	0,95855 0,94685	1	0,07173	0,67318	0,48325	0,97516	0,16438
S.arctica	0,16073 0,19588	0,09447 0,04899	1	0,30903	0,00793	0,20411	0,08512
A.juncea	0,72160 0,94884	0,51980 0,82656	0,31303 0,30503	1	0,36485	0,71610	0,00449
A.cyanea	0 0,87511	0 0,96650	0 0,01587	0 0,72971	1	0,49893	0,27204
P.nymph.	0,94878 0,97340	0,96383 0,98649	0,31364 0,09458	0,56298 0,86922	0,04435 0,95351	1	0,08509
L.dryas	0,05326 0,03913	0,16813 0,16064	0,10520 0,06504	0 0,08974	0,27475 0,26934	0,09893 0,07162	1

Figure 22 : Chevauchement de niche spatiale (en 1990 et 1991)

L'analyse de cette figure 22 montre que *P.nymphula* et *L.dubia* présentent des chevauchements importants; la domination numérique de ces deux espèces est pour partie responsable de ce phénomène.

Mais si les chevauchements de niche spatiale semblent assez généralisés, chevauchement ne signifie pas compétition et c'est en tenant compte de la disponibilité

des différents types de fosses qu'il faut réexaminer le problème..

3.2 Indice de similitude proportionnel de Feisinger :

En reprenant les fréquences d'utilisation des différents types de fosses et les disponibilités de ces mêmes types de fosses, il est possible de calculer l'indice de Feisinger.

espèce	L.dubia	L.quadri.	S.arctica	A.juncea	A.cyanea	P.nymphula	L.dryas
indice	0,5901	0,4725	0,4938	0,5817	0,5365	0,4867	0,1477

3.3 Chevauchement de niche spatiale :

Le chevauchement spatial ne sera révélateur d'une éventuelle interaction, que s'il y a simultanément chevauchement temporel. L'interprétation de ce phénomène est cependant à prendre avec précaution car le chevauchement instantané lors de l'émergence n'a en lui-même aucun intérêt. C'est plus en tant que résultat du développement larvaire qu'il prend sa signification.

L.dubia est l'espèce exploitant le mieux les différents types de fosses disponibles, et est donc l'espèce la plus généraliste des sept.

L'étude temporelle a été, elle, réalisée de façon fiable durant les années 1986, 90 et 91.

Les résultats de 1986 sont présentés au dessus, de 1990 au milieu et de 1991 en dessous dans la partie gauche de ce tableau.

Comme pour le tableau concernant le chevauchement spatial, la moyenne des trois années est ici présentée en haut à droite.

	L.dubia	L.quadi	S.arctica	A.juncea	A.cyanea	P.nymphula	L.dryas
L.dubia	1	0,90399	0,94296	0,47207	0,27480	0,64497	0,61741
L.quadi.	0,95901 0,79876 0,96420	1	0,90371	0,29817	0,12404	0,68044	0,45969
S.arctica	0,93496 0,92527 0,96864	0,97737 0,81340 0,92037	1	0,43757	0,30875	0,63990	0,58626
A.juncea	0,59619 0,19845 0,62158	0,41672 0,00264 0,47516	0,42703 0,34417 0,54152	1	0,83179	0,15072	0,56727
A.cyanea	0,16449 0,38511	0 0,24808	0,29821 0,31928	0,89184 0,77173	1	0,02428	0,20473
P.nymph.	0,87184 0,80055 0,26251	0,90056 0,95928 0,18148	0,83488 0,73998 0,34484	0,33611 0,04825 0,06779	0 0,0532 0,01964	1	0,11593
L.dryas	0,45676 0,45682 0,93918	0,27662 0,14292 0,95954	0,36488 0,49021 0,90369	0,86110 0,31846 0,52226	0 0,2770 0,3372	0,03716 0,15272 0,15791	1

Figure 23 : Chevauchement de niche temporelle (étude sur 3 ans).

L.dubia et *P.nymphula* présentent toujours des indices de chevauchement élevés mais avec quelques nuances : si *L.dubia* présente un chevauchement spatio-temporel important avec *P.nymphula*, l'importance du chevauchement spatial avec *A.juncea* est limitée par la séparation temporelle. De même le chevauchement temporel avec *S.arctica* ne peut avoir aucun effet direct sur l'émergence de *L.dubia* car le chevauchement spatial est négligeable

Discussion

Des variations saisonnières de photopériode, de température ou des deux peuvent moduler l'émergence. Les Zygoptères des zones tempérées passent généralement leur dernier hiver dans l'un des derniers stades de développement larvaire en réponse à la photopériode ou à la température, ce qui favorise une synchronisation partielle des émergences (CROWLEY *et al.*, 1987). Ce phénomène est aussi observé chez les Anisoptères dont la réponse est souvent liée à la photopériode modulée par la température (NORLING, 1975 et 1976).

De nombreux modes d'émergence ont été observés, comprenant des pics d'émergence simple, double ou multiple. Chez plusieurs populations d'*Ischnura elegans* (PARR, 1969, 70 & 73) la répartition des émergences est bimodale avec un pic précoce en Juin, suivi d'une seconde période de moindre importance au milieu de l'été.

Les caractéristiques de distribution de la saison d'émergence des populations sont corrélées à la latitude et aux températures saisonnières (JOHANSSON, 1978), (THOMPSON, 1978), (NORLING, 1976 & 84). Mais le mode d'émergence varie beaucoup entre des années

différentes sur un site donné (KORMONDY et GOWER, 1965) ou entre sites différents pour une même année (GOWER et KORMONDY, 1963).

L'émergence des sept espèces étudiées sur la tourbière de St-Genès témoigne de cette variabilité temporelle. Le début de la saison d'émergence est principalement lié aux fortes températures, alors que les fluctuations en cours de saison sont dues à des baisses de température. Les chutes d'émergence observées alors se traduisent par une forte mortalité des larves trop « engagées » dans les processus de métamorphose. Ces larves se noient lorsque la période de froid dure trop.

Ces modes d'émergence dépendent des facteurs de régulation des stades larvaires (PAULSON et JENNER, 1971).

Ce phénomène a aussi été observé sur cette tourbière. L'émergence libère les plus jeunes stades larvaires et certaines espèces sympatriques des pressions de prédation et de compétition. La croissance des avant derniers stades larvaires de *Leucorrhinia dubia* et *Pyrrosoma nymphula* est alors fortement accélérée. Le passage au dernier stade larvaire se fait durant cette période alors que les sites de nourrissage sont laissés vaquants par les individus de la cohorte précédente (MULNET, 1996).

Lestes dryas et *A.cyanea* sont séparés temporellement et spatialement des autres espèces.

S.arctica et *L.quadrifasciata* présentent une séparation spatiale originale, occupant respectivement les deux pôles opposés dans les types de fosses de tourbage

(type 1c et 1d pour *S.arctica*, et type 2c et 2d pour *L.quadrifasciata*).

Un chevauchement spatial important existe entre *L.dubia*, *P.nymphula* et *A.juncea*.

La séparation de ces trois espèces semblerait être trophique : *L.dubia* étant planctonophage, alors que les deux autres présenteraient des tendances benthophages nettement plus marquées, (voir prédatrices pour les stades plus âgés de *A.juncea*).

Chevauchement de niche sur l'axe spatio-temporel de ces différentes espèces :

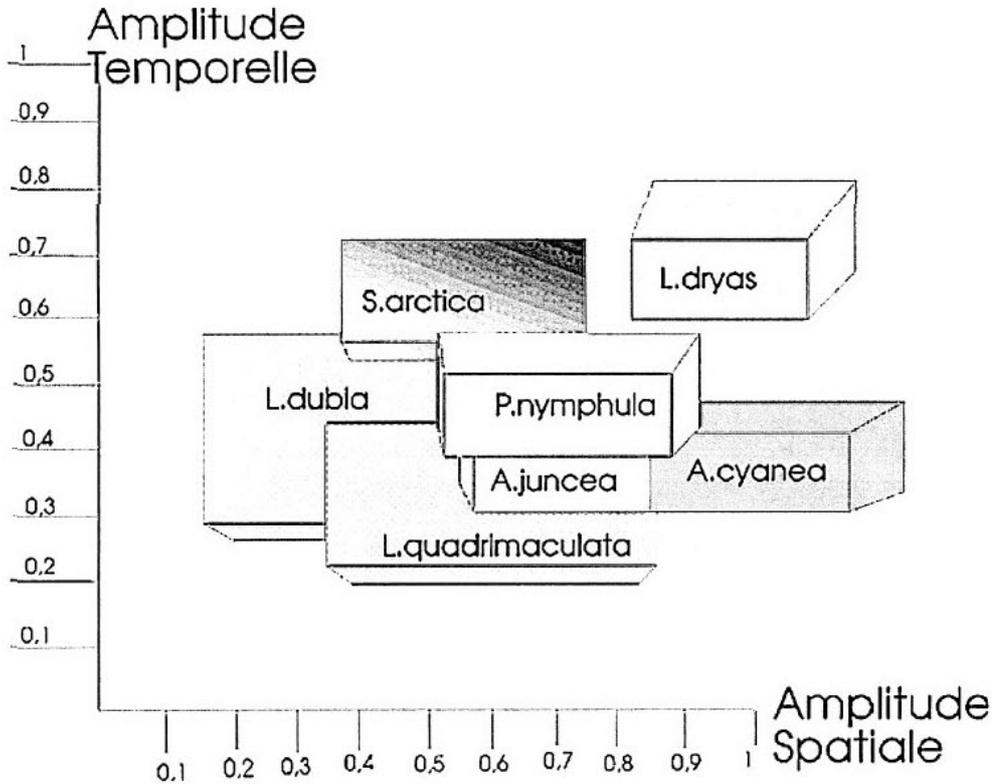


Figure 24.

Bibliographie :

ANHOLT, B.R., 1991. Measuring selection on a population of damselflies with a manipulated phenotype. *Evolution* 45 (5): 1091-1106.

ANHOLT, B.R., J.H. MARDEN & D.M. JENKINS, 1991. Pattern of mass gain and sexual dimorphism in adult dragonflies (Insecta: Odonata). *Can. J. Zool.* 69 (5): 1156-1163

CARON, E. & J.L. PILON, 1990. Emergence de *Cordulia shurtleffi* (Scudder) dans les Basses Laurentides, Québec, Canada. *Odonatologica* 19 (2): 167-172

COPPA, G., 1991. Note sur la durée de l'émergence d'*Epitheca bimaculata* (C.) (O: Corduliidae). *Martinia* 7 (3): 53-57

COPPA, G., 1993. Observations sur la biométrie de l'exuvie de *Cordulegaster bidentata* (S), 1943 et comparaison avec celle de *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807). *Martinia* 9 (4): 79-85

CORBET, P.S. & S.A. CORBET, 1958. Emergence of a summer species of dragonfly. *Lon. Nature* 182-194

CORBET, P.S., 1962. Biology of Odonata. *A. Rev. Ent.* 25: 189-217

COTHRAN, M.L. & J.H. THORP, 1981. Emergence patterns of Odonata in a thermal reservoir. Program & Abstr. 29th ann Meet. North Am. benthol. Soc. 16

CROWLEY, P.H., R.M. NISBET, W.S.C. GURNEY & J.H. LAWTON, 1987. Population regulation in animals with complex life-histories: formulation and analysis of a damselfly model. *Adv. Ecol. Res.* 17: 1-59

DUNKLE, S.W., 1978. Notes on adult behavior and emergence of *Paltothemis lineatipes* (K) (Anisopt.: Libellulidae) *Odonatologica* 7 (3): 277-279

FERNET, L. et J.G. PILON, 1971. Données sur l'émergence de certaines espèces d'Odonates de la région du Cap Jaseux, Saguenay. *Annls. Soc. Ent. Qué.* 16: 102-111

GOWER, J.L. et E.J. KORMORY, 1963. Life history of the damselfly *lestes rectangularis* with special reference to seasonal regulation. *Ecology* 44: 398-402

GRIBBIN, S. et D.J. THOMPSON, 1991. Emergence of the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (S) (Zygopt.: Coenagr.) from two adjacent ponds in Northern England. *Hydrobiologica* 54: 257-272

HALVERSON, T.G., 1984. Autoecology of two *Aeshna* species (Odonata) in Western Virginia. *Can. Ent.* 116 (4): 567-578

HARPER, P.P. & E. MAGNIN, 1971. Emergence saisonnière de quelques Ephéméroptères d'un ruisseau des Laurentides (Insectes). *Can. J. Zool.* 49: 1209-1221

JACQUEMIN, G., BOUDOT J.P., GOUTET P. et F. SCHWAAB, 1985. Présence d'*Epitheca bimaculata* Charp. en Lorraine (Odonata, Corduliidae). *Bul. Soc. Hist. Nat. de la Moselle*, 1985, 229-241

JOHANSSON, O.E., 1978. Co-existence of larval Zygoptera (Odonata) common to the Norfolk Broads (U.K.). *Oecologia* 32, 303-321

KARAMAN, B.S., 1987. Le sexe-ratio chez une espèce de Zygoptère, *Coenagrion puella* L. (Odonata: Coenagrionidae). *God. Zb. prir. mat. Fak. Skopje (Biol.)* 37/38: 163-173

- KORMONDY, E.J. et J.L. GOWER, 1965. Life history variations in a association of odonata. *Ecology* 46: 882-886
- LAWTON, J.H., 1972. Sex ratios in Odonate larvae, with particular reference to the Zygoptera. *Odonatologica* 1 (4): 209-219
- LUTZ, P.E. et E.A. McMAHAN, 1973. Five years pattern of emergence in *Tetragoneuria cynosura* and *Gomphus exilis* (Odonata). *Ann. Ent. Soc. AM.* 66: 1343-1348
- MATHAVAN, S. et T.J. PANDIAN, 1977. Pattern of emergence, importation of eggs and energy export via emerging dragonfly populations in a tropical pond. *Hydrobiologica* 54 (3) : 257-272
- MICHIELS, N.K. et A.A. DHONDT, 1988. Effect of emergence characteristics on longevity and maturation in the dragonfly *Sympetrum danae* (Anisoptera : Libellulidae). *Hydrobiologica* 171: 149-158
- MULNET, D., 1996. Cycle de vie et Dynamique d'une population de *Leucorrhinia dubia* en Haute Auvergne. Thèse de Doctorat de l'Univ. Paris IV.
- NORLING, U., 1975. Life cycles of Swedish Odonata. *Entomologen* 4 (1): 1-14
- NORLING, U., 1976. Seasonal regulation in *Leucorrhinia dubia* (V.L.) (A: Libellulidae). *Odonatologica* 5(3) : 245-263
- NORLING, U., 1984. Photoperiodic control of larval development in *Leucorrhinia dubia* (Vander Linden). A comparison between populations from Northern and Southern Sweden (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 13 (4): 529-550
- ORIAN, G.H. et J.F. WITTENBERGER, 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *Am. Nat.* 137 (suppl): 29-49
- PAASIVIRTA, L., 1975. Insect emergence and output of incorporated energy and nutrients from the oligotrophic lake Pääjärvi, Southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 12(2): 126-140
- PARR, M.J., 1969. On the ecology of zygopteran dragonfly populations. *Entomologist* 102, 114-116
- PARR, M.J., 1970. The life histories of *Ischnura elegans* (Vander Linden) and *Coenagrion puella* (L.) (Odonatologica) in South Lancashire. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.* A45, 172-181
- PARR, M.J., 1973. Ecological studies of *Ischnura elegans* (Vander Linden). II. Survivorship, local movements and dispersal. *Odonatologica* 2, 159-174
- PARR, M.J., 1983. An analysis of territoriality in libellid Dragonflies (Odonata: Libellulidae). *Odonatologica* 12 (1) : 39-57
- PAULSON, D.R. et JENNER, C.E., 1971. Population structure in overwintering larval Odonata in North Carolina in relation to adult flight season. *Ecology* 52, 96-107
- POLLARD, J.B. et M. BERRIL, 1992. The distribution of a dragonfly nymphs across a pH gradient in south-central Ontario lakes. *Can. J. Zool.* 70 (5): 878-885
- PREVOST, O. & P. DUREPAIRE, 1994. Etat de la population de *Leucorrhinia caudalis* dans la réserve du Pinail. *Martinia* 10 (2): 23-27
- ROBERT, A., 1953. Les Odonates du Parc du Mont-Tremblant. *Can. Ent.* 84: 316-339
- ROBERT, P.A., 1958. Les Libellules. Delachaux et Niestlé.
- SAVAN, B.I. et D.L. GIBO, 1974. A mass culture technique ensuring synchronous emergence for *Leucorrhinia intacta* (Hagen) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 3 (4) : 262-272
- SHERK, T., 1987. Emergence of Odonata from findley lake and the subalpine ponds in the Coniferous forest of the Cascade Mountains. *Bull. N. Amer. Benthol. Soc.* 4 (1) : 97
- SINGER, F., 1987. Interspecific aggression in dragonflies, a perceptful constraints hypothesis. *Am. Zool.* 27 (4) : 49
- TESTARD, P., 1975. Note sur l'émergence, le sexe-ratio et l'activité des adultes de *Mesogomphus genei* Selys, dans le Sud de l'Espagne (Anisoptera : Gomphidae). *Odonatologica* 4 (1) : 11-26
- THOMPSON, D. J., 1978. Prey size selection by larvae of the damselfly, *Ischnura elegans* (Odonata). *J. Anim. Ecol.* 47, 769-785
- TROTTIER, R., 1971. Effect of temperature on the life cycle of *Anax junius* (Odonata : Aeshnidae) in Canada. *Can. Ent.* 103: 1671-1683
- TROTTIER, R., 1973. Influence of temperature and humidity on the emergence behaviour of *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae). *Can. Ent.* 105: 975-984
- UBUKATA, H., 1973. Life history and behaviour of a Cordulide dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. I. Emergence and reproductive periods. *J. Fac. Sci; Hokkaido. Univ* (VI) & ç (1): 251-269
- UBUKATA, H., 1975. Life history and behavior of a Cordulid dragonfly *Cordulia aenea amurensis* Selys II Reproductive period with specific reference to territoriality. *J. Fac. Sc. Hokkaido Univ.* VI, 19 (4) : 812-833
- UBUKATA, H., 1979. Studies on population dynamics, behaviour and territoriality of *Cordulia aenea amurensis* (S) (Odonata : Corduliidae). D. Sci. thesis, Hokkaido Univ., Sapporo IV 122+44
- UBUKATA, H., 1981. Survivorship curve and annual fluctuation in the size of emerging population of *Cordulia aenea amurensis* Selys (Odonata: Corduliidae). *Jap. J. Ecol.* 31: 335-346
- UEDA, T., 1987. Factors affecting the operational sex ratio of the damselfly *Cercion calamorum* Ris (Odonata: Zygoptera). *Bull. Ishikawa agric. Coll.* 17: 41-51
- VAN BUSKIRK, J., 1987. Influence of size and date on emergence and matinf success in a dragonfly, *Sympetrum rubicundulum*. *Am. Did. Nat.* 118 (1) : 169-176.
- VINCENT G., BOUDOT J.P., JACQUEMIN G., GOUTET P., SCHWAAB F., 1987. *Epithea bimaculata* (C.) dans l'Est de la France : rare ou discrète et méconnue (O.A. : Corduliidae). *Martinia* 6: 3-13
- WALDBAUER, G. P., 1978. Phénological adaptation and the polymodal emergence pattern in insects. in H. DINGLE, (Ed), Evolution of insect migration and diapause. Springer, New York, Heidelberg-Berlin. 127-144
- WINSTANLEY, W. J., 1981. An emergence study on *Uropetala carovei* (Odonata : Petaluridae) near Wellington, New Zealand, with notes on the behaviour of the subspecies. *Tuatara* 25 (1) : 22-36
- YOUNG, A. M., 1967. The flying season and emergence period of *Anax junius* in Illinois (Odonata : Aeshnidae). *Can. Ent.* 99: 886-890