



Brève communication

Un comportement rare : prédation d'une femelle ténérale d'*Aeshna juncea* par une larve du genre *Aeshna* (Odonata : Aeshnidae)

Guillaume Doucet^a & Julien Mondion^b

^a 22 rue de la Grette, F-25000 Besançon ; guillaume.doucet@yahoo.fr

^b 1 rue d'Avignon, F-45000 Orléans ; julien.mondion@hotmail.com

Reçu le 27 janvier 2024, Accepté le 15 mars 2024, Publié le 26 juillet 2024

Mots-clés : prédation, larve, imago, émergence, alimentation, Aeshne, Auvergne-Rhône-Alpes, Isère, tourbière

Les odonates sont de redoutables prédateurs dont le régime alimentaire a été étudié par de nombreux auteurs (Corbet, 1962 ; Pritchard, 1964, 1965 ; Lawton, 1970 ; Chovet, 1976 ; Alzmann *et al.*, 1999). L'étude du régime alimentaire des imagos s'est faite jusqu'à récemment principalement par des observations *in-natura* mais, depuis peu, l'étude des fèces par la technique du metabarcoding a permis d'en savoir beaucoup plus sur la nature des proies et leur importance respective (Kaunisto *et al.*, 2017, 2020). Pour les larves, l'analyse peut se faire en étudiant visuellement les contenus des fèces (Chovet, 1976 ; Folsom & Collins, 1984 ; Blois, 1985) mais depuis quelques années il est, comme pour les adultes, également possible d'étudier ce même matériel avec des techniques de metabarcoding (Cheng & Lin, 2016) ou par le biais des isotopes stables (Rudolf, 2020), ce qui apporte des informations plus précises sur la diversité des proies et permet de détecter des taxons dont les restes ne

sont pas reconnaissables visuellement. Il est aussi possible de travailler sur le sujet par le biais d'observations en laboratoire dans des conditions contrôlées (Pritchard, 1965 ; Rowe, 1987 ; Hirvonen & Ranta, 1996 ; Klecka & Boukal, 2012). Les proies les plus régulièrement citées par ces différents travaux en ce qui concerne le stade larvaire sont des larves d'éphémères, de diptères, de trichoptères, de plécoptères, des petits crustacés (gammare, aselles, daphnies...), des oligochètes, des mollusques, des adultes d'hétéroptères et de coléoptères, des alevins de poissons, des larves d'amphibiens voir des adultes (Boudot *et al.*, 2017) et même des larves d'odonates d'autres espèces ou de la même espèce, les cas de cannibalisme étant documentés chez de nombreux taxons (Fischer, 1961 ; Van Buskirk, 1992 ; Sentis *et al.*, 2022). Le cannibalisme est particulièrement important dans les communautés à forte densité de congénères et à faibles niveaux de nourriture (Polis, 1981). Toutefois, très peu de références traitent de la

prédation d'imagos par des larves chez les odonates. Cette note vise à détailler ce comportement qui semble rare dans la nature et que nous avons observé il y a quelques années sur une tourbière iséroise.

Le 13 juillet 2010, lors d'un séjour dans les Alpes, pendant que nous prospectons une tourbière (Fig. 1a) située à 2040 m d'altitude sur la commune d'Huez (Département de l'Isère), à 650 m au Sud du Lac Noir, nous avons assisté à une scène peu commune où une larve d'*Aeshna* Fabricius, 1775 était en train de consommer l'abdomen d'une femelle ténérale d'*Aeshna juncea* (Linnaeus, 1758) venant d'effectuer sa métamorphose (Fig. 1b et 1d). Il y a une forte probabilité que la larve soit une larve d'*Aeshna juncea* mais il n'est pas totalement exclu qu'il puisse s'agir d'une *Aeshna cyanea* (O.F. Müller, 1764). La larve n'ayant pas été capturée, l'analyse des différentes photos que nous avons prises ne nous a pas permis pas d'être certains de l'identification. Lors de notre arrivée vers 12h30, le mentum de la larve était fixé sur le septième segment du ténéral (Fig. 1d et 1e) et elle était déjà en train de consommer le sixième segment de l'abdomen. Nous ne savons pas si la larve a attaqué l'abdomen du ténéral dans l'eau ou légèrement au-dessus de l'eau en sortant la tête voire l'intégralité de son corps de l'eau. Les deux hypothèses restent plausibles : 1) l'individu ténéral est descendu ou a glissé le long de son support d'émergence (par exemple suite à un coup de vent) et la larve l'a alors attaqué lorsque l'abdomen a atteint ou était très proche de la surface de l'eau ; 2) la larve, ayant aperçu l'individu émergent qui était à quelques centimètres au-dessus de la surface de l'eau, est sortie de l'élément liquide pour attaquer l'individu ténéral qui était vulnérable puis a essayé progressivement de ramener sa proie à proximité de la surface de l'eau. N'étant resté qu'environ 45 minutes sur site à observer cet étrange spectacle, nous n'avons pas pu observer non plus jusqu'à quel point la larve a mangé sa proie. Ce qui est sûr c'est que les segments 8 à 10 étaient manquants sur la femelle ténérale (Fig. 1e) et que l'on peut envisager qu'ils furent consommés par la larve avant notre arrivée.

Les autres espèces d'Odonates observées sur cette station ce jour-là étaient *Leucorrhinia dubia* (Vander Linden, 1825) [imagos et exuvies], *Libellula*

quadrifasciata Linnaeus, 1758 [imagos et exuvies] et *Somatochlora alpestris* (Selys, 1840) [imagos, exuvies et comportement de ponte].

La prédation d'imagos d'insectes à la surface de l'eau par des larves d'odonates a déjà été observée mais sur des ordres différents (Rowe, 1987 ; Van Buskirk, 1992). Van Buskirk (1992) a montré que la consommation d'insectes terrestres augmentait au fur et à mesure du développement de la larve d'*A. juncea* avec une présence de restes d'insectes terrestres dans plus de la moitié des fèces étudiées pour le dernier stade larvaire. Cela semble indiquer que la larve « âgée » recherche plus facilement sa nourriture à la surface de l'eau. La larve que nous avons observée avait des fourreaux alaires bien développés, atteignant le 4^e segment abdominal et peut donc être considérée comme une larve de stade F-0 ce qui pourrait expliquer en partie cette attaque sur une proie située à proximité de la surface de l'eau.

Les deux seules mentions que nous avons trouvées d'un comportement similaire à celui que nous avons observé concernent *Aeshna cyanea* (O.F. Müller, 1764) et ont été documentées par Stefanelli (1882) qui note : « There were several nymphs of the animal in a cistern of water. Some which were near being transformed came out of the water a little way during the night, and, attacking several of the new-born perfect insects which had not yet begun to fly, voraciously devoured them » [traduction : Il y avait plusieurs larves de l'animal dans une citerne d'eau. Certaines d'entre elles, qui étaient sur le point de se transformer, sont sorties de l'eau pendant la nuit et, s'attaquant à plusieurs des individus ténéraux qui venaient de naître et qui n'avaient pas encore commencé à voler, les ont dévorées avec voracité] et par Robert (1958) qui indique p. 169 : « Une autre fois, c'était une Aeschne bleue adulte en train d'éclore, la larve n'était pas montée assez haut et l'abdomen de l'imago trempait dans l'eau. Une autre larve attirée par les secousses de l'insecte naissant, lui saisit le bout du ventre et en dévora presque la moitié ».

Les méthodes modernes de metabarcoding permettent d'en savoir plus sur l'alimentation des larves mais elles ne permettent pas actuellement de connaître le stade (imago, larve, nymphe) consommé



Fig. 1 – (a) Tourbière de la commune d’Huez où a eu lieu cette observation le 13 juillet 2010. (b) Larve d’*Aeshna* sp. consommant une femelle ténérale d’*Aeshna juncea*. (c) Zoom sur la tête de la larve et la partie apicale de l’abdomen du ténéral. (d) Vue latérale permettant de voir le mentum de la larve tenant le 7^e segment abdominal de l’individu ténéral. (e) Zoom sur la tête de la larve montrant notamment le 6^e segment consommé dans sa partie antérieure. Crédits photos : a, b, c – G. Doucet ; d, e – J. Mondion.

par le prédateur. Cette information est uniquement disponible par le biais d'une observation directe ou par une analyse visuelle des restes de pièces sclérifiées présente dans les fèces. Ces différents outils sont donc complémentaires pour en apprendre plus sur l'écologie des larves d'odonates. Enfin, il semble que cette prédation d'individus ténereux d'odonate par des larves du même ordre reste un phénomène très rare, et nous encourageons les éventuels observateurs ou observatrices ayant été témoins de ce comportement à faire remonter leurs observations.

Remerciements

Nous souhaitons vivement remercier Jean-Pierre Boudot, Régis Krieg-Jacquier et Christophe Brochard pour la transmission d'informations et de références bibliographiques relatives à ce sujet. Nous sommes également reconnaissants envers les relecteurs de la revue pour leurs conseils avisés qui ont permis d'améliorer le manuscrit.

Bibliographie

- Alzmann, N., Köhler, B. & Maier, G. (1999). Spatial Distribution, Food and Activity of *Gomphus pulchellus* SELYS 1840 (Insecta; Odonata; Gomphidae) from a Still Water Habitat. *International Review of Hydrobiology* **84** (3) : 299-313. <https://doi.org/10.1002/iroh.199900031>
- Blois, C. (1985). The larval diet of three anisopteran (Odonata) species. *Freshwater Biology* **15** (4) : 505-514. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1985.tb00220.x>
- Boudot, J.-P., Grand, D., Wildermuth, H. & Monnerat, C. (2017). *Les libellules de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope, Mèze, 456 p.
- Cheng, Y.-C. & Lin, C.-P. (2016). Dietary niche partitioning of *Euphaea formosa* and *Matrona cyanoptera* (Odonata: Zygoptera) on the basis of DNA barcoding of larval feces. *Journal of Insect Science* **16** (1) : 1-5. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iew060>
- Chovet, M. (1976). *L'alimentation de la larve de Cordulegaster boltoni (Donov. 1807) (Odonates: anisoptères) dans son milieu naturel*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon, 87 p.
- Corbet, P. S. (1962). *A Biology of Dragonflies*. Witherby, Londres, 247 p.
- Fischer, Z. (1961). Cannibalism among the larvae of the dragonfly *Lestes nympha* Selys. *Ekologia Polska Seria B* **7** : 33-39.
- Folsom, T. C. & Collins, N. C. (1984). The Diet and Foraging Behavior of the Larval Dragonfly *Anax Junius* (Aeshnidae), with an Assessment of the Role of Refuges and Prey Activity. *Oikos* **42** (1) : 105-113. <https://doi.org/10.2307/3544615>
- Hirvonen, H. & Ranta, E. (1996). Prey to predator size ratio influences foraging efficiency of larval *Aeshna juncea* dragonflies. *Oecologia* **106** (3) : 407-415. <https://doi.org/10.1007/BF00334569>
- Kaunisto, K. M., Roslin, T., Forbes, M. R., Morrill, A., Sääksjärvi, I. E., Puisto, A. I. E., Lilley, T. M. & Vesterinen, E. J. (2020). Threats from the air: Damselfly predation on diverse prey taxa. *Journal of Animal Ecology* **89** (6) : 1365-1374. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13184>
- Kaunisto, K. M., Roslin, T., Sääksjärvi, I. E. & Vesterinen, E. J. (2017). Pellets of proof: First glimpse of the dietary composition of adult odonates as revealed by metabarcoding of feces. *Ecology and Evolution* **7** (20) : 8588-8598. <https://doi.org/10.1002/ece3.3404>
- Klecka, J. & Boukal, D. S. (2012). Who Eats Whom in a Pool? A Comparative Study of Prey Selectivity by Predatory Aquatic Insects. *PLoS ONE* **7** (6) : e37741. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037741>
- Lawton, J. H. (1970). Feeding and food energy assimilation in larvae of the damselfly *Pyrrosoma nymphula* (Sulz.) (Odonata: Zygoptera). *The Journal of Animal Ecology* **39** (3) : 669-689. <https://doi.org/10.2307/2859>
- Polis, G. A. (1981). The Evolution and Dynamics of Intraspecific Predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12** (1) : 225-251. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.001301>
- Pritchard, G. (1964). The prey of dragonfly larvae (Odonata; anisoptera) in ponds in northern alberta. *Canadian Journal of Zoology* **42** (5) : 785-800. <https://doi.org/10.1139/z64-076>
- Pritchard, G. (1965). Prey capture by dragonfly larvae (Odonata; Anisoptera). *Canadian Journal of Zoology* **43** (2) : 271-289. <https://doi.org/10.1139/z65-026>
- Robert, P.-A. (1958). *Les Libellules (ODONATES)*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel / Paris, 364 p.
- Rowe, R. J. (1987). Predatory versatility in a larval dragonfly, *Hemianax papuensis* (Odonata: Aeshnidae). *Journal of Zoology* **211** (2) : 193-207. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1987.tb01528.x>
- Rudolf, V. H. W. (2020). A multivariate approach reveals diversity of ontogenetic niche shifts across taxonomic and functional groups. *Freshwater Biology* **65** (4) : 745-756. <https://doi.org/10.1111/fwb.13463>
- Sentis, A., Kaunisto, K., Chari, L., Morrill, A., Popova, O., Pomeranz, J., Boukal, D., Tüzün, N. & Stoks, R. (2022). Odonata trophic ecology: from hunting behavior to cross-ecosystem impact, in Cordoba-Aguilar A., Beatty C. & Bried J. (éd.), *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research (Second Edition)*. Oxford University Press, Oxford : 219-232. <https://doi.org/10.1093/oso/9780192898623.003.0016>
- Stefanelli, S. (1882). Curious Fact Regarding *Aeschna cyanea*. *Nature* **26** : 89. <https://doi.org/10.1038/026087a0>
- Van Buskirk, J. (1992). Competition, Cannibalism, and Size Class Dominance in a Dragonfly. *Oikos* **65** (3) : 455-464. <https://doi.org/10.2307/3545563>



Short communication

A rare behaviour: predation of a teneral female of *Aeshna juncea* by a larva of the genus *Aeshna* (Odonata: Aeshnidae)

Guillaume Doucet^a & Julien Mondion^b

^a 22 rue de la Grette, 25000 Besançon, France ; guillaume.doucet@yahoo.fr

^b 1 rue d'Avignon, 45000 Orléans, France ; julien.mondion@hotmail.com

Received 27 January 2024, Accepted 15 March 2024, Published 07 August 2024

Keywords: predation, larva, imago, emergence, feeding, hawkler, Auvergne-Rhône-Alpes region, Isère department, peat bog

Odonates are formidable predators whose diet has been studied by many authors (Corbet, 1962; Pritchard, 1964, 1965; Lawton, 1970; Chovet, 1976; Alzmann *et al.*, 1999). Until recently, the diet of imagos was studied mainly by in-natura observations, but recently the study of faeces using the metabarcoding technique has provided much more information on the nature of prey and their respective importance (Kaunisto *et al.*, 2017, 2020). For larvae, analysis can be carried out by studying the contents of faeces visually (Chovet, 1976; Folsom & Collins, 1984; Blois, 1985) but for some years now, as for adults, it has also been possible to study this same material using metabarcoding techniques (Cheng & Lin, 2016) or stable isotopes (Rudolf, 2020), which provides more precise information on the diversity of prey and makes it possible to detect taxa whose remains are not visually recognisable. It is also possible to work on the subject through laboratory observations under controlled conditions (Pritchard,

1965; Rowe, 1987; Hirvonen & Ranta, 1996; Klecka & Boukal, 2012). The prey most regularly cited by these various studies with regard to the larval stage are larvae of mayflies, diptera, trichoptera, plecoptera, small crustaceans (gammarids, aselles, daphnia, etc.), oligochaetes, molluscs, adults of Heteroptera and Coleoptera, fish fry, amphibian larvae and even adults (Boudot *et al.*, 2017) and even odonate larvae of other species or of the same species, cannibalism having been documented in many taxa (Fischer, 1961; Van Buskirk, 1992; Sentis *et al.*, 2022). Cannibalism is particularly important in communities with a high density of conspecifics and low levels of food (Polis, 1981). However, very few references deal with the predation of imagos by larvae in odonates. The aim of this note is to provide details of this behaviour, which appears to be rare in nature and which we observed a few years ago on a peat bog in the Isère department.

On 13th July 2010, during a trip in the Alps, while surveying a peat bog (Fig. 1a) located at an altitude of

2040 m in the commune of Huez (Department of Isère), 650 m south of the Lac Noir, we witnessed an unusual scene in which a larva of *Aeshna* Fabricius, 1775 was consuming the abdomen of a teneral female of *Aeshna juncea* (Linnaeus, 1758) that had just undergone metamorphosis (Figs. 1b and 1d). There is a strong probability that the larva is an *Aeshna juncea* larva, but it is not totally excluded that it could be an *Aeshna cyanea* (O.F. Müller, 1764). As the larva was not captured, analysis of the various photos we took did not allow us to be certain of the identification. When we arrived at around 12.30 pm, the mentum of the larva was attached to the seventh segment of the teneral (Fig. 1d and 1e) and it was already in the process of consuming the sixth segment of the abdomen.

We do not know whether the larva attacked the abdomen of the teneral in the water or slightly above the water, taking its head or even its entire body out of the water. Both hypotheses remain plausible: 1) the individual teneral descended or slid along its emergence support (for example following a gust of wind) and the larva then attacked it when the abdomen reached or was very close to the surface of the water; 2) the larva, having seen the emerging individual which was a few centimetres above the surface of the water, emerged from the liquid to attack the general individual which was vulnerable and then gradually tried to bring its prey close to the surface of the water. As we were only on site for around 45 minutes to observe this strange spectacle, we were also unable to observe the extent to which the larva had eaten its prey. What is certain is that segments 8 to 10 were missing from the female teneral (Fig. 1e) and it is conceivable that they had been consumed by the larva before our arrival.

The other Odonata species observed at the station that day were *Leucorrhinia dubia* (Vander Linden, 1825) [imagos and exuviae], *Libellula quadrimaculata* Linnaeus, 1758 [imagos and exuviae] and *Somatochlora alpestris* (Selys, 1840) [imagos, exuviae and oviposition behaviour].

The predation of insect imagos at the water surface by odonate larvae has already been observed, but in different orders (Rowe, 1987; Van Buskirk, 1992). Van Buskirk (1992) showed that the consumption of

terrestrial insects increased as the *A. juncea* larva developed, with the presence of terrestrial insect remains in more than half of the faeces studied for the last larval stage. This would seem to indicate that the "older" larva finds it easier to find food on the surface of the water. The larva that we observed had well-developed wing buds, reaching the 4th abdominal segment, and can therefore be considered to be an F-0 stage larva, which could partly explain this attack on a prey located close to the water surface. The only two records we have found of behaviour similar to that observed concern *Aeshna cyanea* (O.F. Müller, 1764) and were documented by Stefanelli (1882) who notes: "There were several nymphs of the animal in a cistern of water. Some which were near being transformed came out of the water a little way during the night, and, attacking several of the new-born perfect insects which had not yet begun to fly, voraciously devoured them" and by Robert (1958) who states on p. 169: "On another occasion, it was an adult Blue Aeschne in the process of hatching, the larva had not risen high enough and the abdomen of the imago was dipping into the water. Another larva, attracted by the shaking of the emerging insect, grabbed the tip of its belly and devoured almost half of it".

Modern metabarcoding methods allow us to learn more about larval feeding, but do not currently allow us to determine the stage (imago, larva, pupa) consumed by the predator. This information is only available through direct observation or visual analysis of the remains of sclerotized parts in the faeces. These different tools are therefore complementary for learning more about the ecology of odonate larvae. Finally, it seems that this predation of teneral odonate individuals by larvae of the same order remains a very rare phenomenon, and we encourage any observers who have witnessed this behaviour to report their observations.



Fig. 1 – (a) Peat bog in the commune of Huez where this observation was made on 13 July 2010. (b) Larva of *Aeshna* sp. consuming a female teneral of *Aeshna juncea*. (c) Zoom on the head of the larva and the apical part of the abdomen of the teneral. (d) Lateral view showing the mentum of the larva holding the 7th abdominal segment of the teneral. (e) Zoom on the head of the larva, showing the anterior part of the 6th segment consumed. Photo credits: a, b, c – G. Doucet; d, e – J. Mondion.

Acknowledgements

We would like to thank Jean-Pierre Boudot, Régis Krieg-Jacquier and Christophe Brochard for providing information and bibliographic references on this subject. We are also grateful to the reviewers of the journal for their helpful advice, which helped to improve the manuscript.

Bibliography

- Alzmann, N., Köhler, B. & Maier, G. (1999). Spatial Distribution, Food and Activity of *Gomphus pulchellus* SELYS 1840 (Insecta; Odonata; Gomphidae) from a Still Water Habitat. *International Review of Hydrobiology* **84** (3) : 299-313. <https://doi.org/10.1002/iroh.199900031>
- Blois, C. (1985). The larval diet of three anisopteran (Odonata) species. *Freshwater Biology* **15** (4) : 505-514. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1985.tb00220.x>
- Boudot, J.-P., Grand, D., Wildermuth, H. & Monnerat, C. (2017). *Les libellules de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope, Mèze, 456 p.
- Cheng, Y.-C. & Lin, C.-P. (2016). Dietary niche partitioning of *Euphaea formosa* and *Matrona cyanoptera* (Odonata: Zygoptera) on the basis of DNA barcoding of larval feces. *Journal of Insect Science* **16** (1) : 1-5. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iw060>
- Chovet, M. (1976). *L'alimentation de la larve de Cordulegaster boltoni (Donov. 1807) (Odonates: anisoptères) dans son milieu naturel*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon, 87 p.
- Corbet, P. S. (1962). *A Biology of Dragonflies*. Witherby, Londres, 247 p.
- Fischer, Z. (1961). Cannibalism among the larvae of the dragonfly *Lestes nympha* Selys. *Ekologia Polska Seria B* **7** : 33-39.
- Folsom, T. C. & Collins, N. C. (1984). The Diet and Foraging Behavior of the Larval Dragonfly *Anax Junius* (Aeshnidae), with an Assessment of the Role of Refuges and Prey Activity. *Oikos* **42** (1) : 105-113. <https://doi.org/10.2307/3544615>
- Hirvonen, H. & Ranta, E. (1996). Prey to predator size ratio influences foraging efficiency of larval *Aeshna juncea* dragonflies. *Oecologia* **106** (3) : 407-415. <https://doi.org/10.1007/BF00334569>
- Kaunisto, K. M., Roslin, T., Forbes, M. R., Morrill, A., Sääksjärvi, I. E., Puisto, A. I. E., Lilley, T. M. & Vesterinen, E. J. (2020). Threats from the air: Damselfly predation on diverse prey taxa. *Journal of Animal Ecology* **89** (6) : 1365-1374. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13184>
- Kaunisto, K. M., Roslin, T., Sääksjärvi, I. E. & Vesterinen, E. J. (2017). Pellets of proof: First glimpse of the dietary composition of adult odonates as revealed by metabarcoding of feces. *Ecology and Evolution* **7** (20) : 8588-8598. <https://doi.org/10.1002/ece3.3404>
- Klecka, J. & Boukal, D. S. (2012). Who Eats Whom in a Pool? A Comparative Study of Prey Selectivity by Predatory Aquatic Insects. *PLoS ONE* **7** (6) : e37741. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037741>
- Lawton, J. H. (1970). Feeding and food energy assimilation in larvae of the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulz.) (Odonata: Zygoptera). *The Journal of Animal Ecology* **39** (3) : 669-689. <https://doi.org/10.2307/2859>
- Polis, G. A. (1981). The Evolution and Dynamics of Intraspecific Predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12** (1) : 225-251. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.001301>
- Pritchard, G. (1964). The prey of dragonfly larvae (Odonata; anisoptera) in ponds in northern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* **42** (5) : 785-800. <https://doi.org/10.1139/z64-076>
- Pritchard, G. (1965). Prey capture by dragonfly larvae (Odonata; Anisoptera). *Canadian Journal of Zoology* **43** (2) : 271-289. <https://doi.org/10.1139/z65-026>
- Robert, P.-A. (1958). *Les Libellules (ODONATES)*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel / Paris, 364 p.
- Rowe, R. J. (1987). Predatory versatility in a larval dragonfly, *Hemianax papuensis* (Odonata: Aeshnidae). *Journal of Zoology* **211** (2) : 193-207. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1987.tb01528.x>
- Rudolf, V. H. W. (2020). A multivariate approach reveals diversity of ontogenetic niche shifts across taxonomic and functional groups. *Freshwater Biology* **65** (4) : 745-756. <https://doi.org/10.1111/fw.13463>
- Sentis, A., Kaunisto, K., Chari, L., Morrill, A., Popova, O., Pomeranz, J., Boukal, D., Tüzün, N. & Stoks, R. (2022). Odonata trophic ecology: from hunting behavior to cross-ecosystem impact, in Cordoba-Aguilar A., Beatty C. & Bried J. (éd.), *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research (Second Edition)*. Oxford University Press, Oxford : 219-232. <https://doi.org/10.1093/oso/9780192898623.003.0016>
- Stefanelli, S. (1882). Curious Fact Regarding *Aeschna cyanea*. *Nature* **26** : 89. <https://doi.org/10.1038/026087a0>
- Van Buskirk, J. (1992). Competition, Cannibalism, and Size Class Dominance in a Dragonfly. *Oikos* **65** (3) : 455-464. <https://doi.org/10.2307/3545563>