

Abondance, synchronisme et sex-ratio à l'émergence
chez *Epitheca bimaculata* (Charpentier, 1825)
en Lorraine (NE France)
(Odonata : Anisoptera : Corduliidae)

Par Jean-Pierre BOUDOT

LIMOS, UMR CNRS 7137 - Université Henri Poincaré de Nancy, Faculté des Sciences,
B.P. 70239, F-54506 - Vandœuvre-lès-Nancy Cedex, France.
<jean-pierre.boudot@limos.uhp-nancy.fr>

Mots clés : SYNCHRONISME, SEX-RATIO, FRANCE, *EPITHECA BIMACULATA*.

Key words : SYNCHRONISM, SEX-RATIO, FRANCE, *EPITHECA BIMACULATA*.

Résumé : Les populations lorraines d'*Epitheca bimaculata* (Charpentier, 1825) montrent une très forte variabilité numérique spatiale et temporelle. Les émergences sont par contre toujours synchronisées et le percentile EM50 varie de 4 à 6 jours, indépendamment de l'effectif local. Le sex-ratio journalier (♂/♀) montre une prédominance constante des ♀ sur les ♂ tout au long de la période d'émergence, quelle que soit l'orientation des rives, avec des valeurs cumulées variant irrégulièrement de 0,59 à 0,97 et une valeur globale de 0,74 (42 % de ♂, 58 % de ♀). Ces données sont comparées à celles publiées dans d'autres régions et les causes possibles du déséquilibre numérique constamment observé entre ♂ et ♀ sont discutées. Les hypothèses i) d'une distribution différenciée des ♂ et des ♀ en fonction des rives, ii) d'un déphasage phénologique entre les deux sexes, ne rendent pas compte de la prédominance des ♀ sur les ♂, ce qui est fréquent chez les Anisoptères et particulièrement les Corduliidae.

Abstract : Abundance, synchronism and sex ratio at emergence in *Epitheca bimaculata* (Charpentier, 1825) in Lorraine (northeast France) (Odonata : Anisoptera : Corduliidae). Population size in *Epitheca bimaculata* varies considerably with space and time in Lorraine (northeast France). However, emergences are always synchronized with an EM50 index ranging from 4 to 6 days, irrespective of the population size. The daily sex ratio (♂ to ♀ ratio) shows a constant imbalance in favour of ♀ throughout the emergence time, with values ranging from 0.59 to 0.97 and an overall value of 0.74 at the end of emergence (i.e. 42% of ♂, 58% of ♀). These results are compared to published data from other countries and the reasons for such a constant imbalance in sex ratio are discussed. The hypotheses of i) a segregation of ♂ and ♀ according to banks orientation, ii) a differential phenology between ♂ and ♀, do not account for such an imbalance, which is a frequent trend in Anisoptera, particularly Corduliidae.

Introduction

En France, *Epitheca bimaculata* a d'abord été trouvé surtout dans les provinces de l'Est (PIDANCET, 1856 ; BARRA, 1963 ; VERNEAUX, 1972 ; JACQUEMIN *et al.*, 1985 ; JACQUEMIN & BOUDOT, 1991). L'espèce a longtemps été réputée très rare, car les adultes ne s'observent généralement que très fugacement et passent facilement inaperçus. Ceci n'est sans doute pas une généralité absolue, car, bien que les opportunités restent rares et délicates à exploiter, des études portant sur la territorialité de cette espèce ont pu être initiées et parfois menées à terme (COPPA, 1989 ; SONEHARA *in* CORBET, 1999 ; TROCKUR, 2004). En fait, l'espèce se repère surtout au moment des émergences par la collecte des exuvies (VINCENT *et al.*, 1987), et cette prise de conscience a progressivement permis de constater son implantation réelle jusque dans l'ouest de la France, au nord du 45° parallèle (GRAND & BOUDOT, 2006). De là, son aire s'étend jusqu'au Japon. Sa distribution actuelle dans l'ouest de l'Europe est morcelée et présente des régions de forte fréquence et parfois d'abondance, relictuelles d'une répartition ancienne sans doute continue, et des régions d'extrême rareté réelle, liées vraisemblablement aux modalités de gestion des zones humides et lacustres par l'homme.

De fortes populations existent dans l'est de la France, dans les régions voisines d'Allemagne (Sarre) et au nord-ouest des Balkans (Slovénie), ce qui permet d'effectuer un certain nombre d'études comparatives sur cette espèce à bien des égards mythique. Nous rapportons ici une étude sur la dynamique des émergences et sur le sex-ratio à l'émergence de cette espèce en Lorraine, en vue de la comparer aux études similaires faites dans d'autres régions d'Europe (COPPA, 1987, 1991 ; BEDJANIC, 1997 ; TROCKUR & STERNBERG, 2000 ; TROCKUR, 2004 ; Trockur *in* WILDERMUTH, 2008).

Méthode

De 1985 à 1988, une ancienne gravière en eau phréatique de la plaine alluviale de la Moselle, située sur la commune de Méréville (Meurthe-et-Moselle), a été inventoriée. A partir d'une date précédant le début escompté des émergences, une portion constante de rive d'environ 500 m a été parcourue chaque jour à heure fixe et à chaque fois toutes les exuvies ont été collectées et comptées. Cette localité ayant ensuite été détruite, remodelée et envahie par la Jussie [*Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet, 1987], plante aquatique invasive originaire de la zone tropicale américaine, *Epitheca bimaculata* a quasiment disparu. Une autre localité importante a été découverte en 2007 sur un étang situé dans le département de la Meuse, sur la commune de Broussey-Raulecourt (une soixantaine d'exuvies collectées le 30 avril après la fin des émergences, celles-ci ayant été anormalement précoces cette année-là en raison de la douceur de l'hiver 2006/2007). En 2008, les exuvies y ont été collectées quotidiennement sur 250 m le long d'une rive dégagée et ensoleillée, hebdomadairement, faute de temps, sur 500 m le long de la rive opposée. Celle-ci est boisée et est située à l'ombre. Elle est bordée d'un large layon herbeux non fréquenté, qui intercepte bien les larves en recherche de supports d'émergence. Les exuvies ont été dénombrées à chaque récolte et le sex-ratio journalier ou hebdomadaire a été déterminé. Cette année-là, les conditions météorologiques sont restées stables avec des températures très élevées durant toute la période d'émergence, ce

qui a certainement limité les pertes d'exuvies recherchées hebdomadairement sur la rive boisée. Les deux tronçons inventoriés rassemblent la plus grande partie des effectifs d'exuvies observés sur la totalité de l'étang, à l'exception de celles, assez nombreuses, qui ont lieu sur sa digue. Celle-ci est par contre trop perturbée pour se prêter à des comparaisons journalières.

Résultats

Effectifs et période d'émergence

En Lorraine, *Epitheca bimaculata* est bien disséminé dans les zones d'étangs forestiers avec des effectifs très variables d'une localité à l'autre et variant de 1 à 1000. La période d'émergence débute habituellement entre le 6 et le 15 mai et dure pour l'essentiel une dizaine de jours. Ensuite elle peut traîner en longueur et durer jusqu'à trois semaines pour se terminer entre le 18 mai et le 4 juin. Lorsque l'hiver précédent est resté doux, les émergences sont cependant beaucoup plus précoces et sont terminées aux derniers jours d'avril ; elles commencent alors vraisemblablement vers la mi-avril. Les larves sortent principalement de l'eau en matinée, vers 10 h (heure légale).

A Méréville, les récoltes variaient de 136 à 436 exuvies selon les années. Les effectifs variaient donc de 1 à 3 en fonction des années. A Broussey-Raulecourt, ce sont au total 992 exuvies qui ont été collectées en 2008, dont 826 sur les 250 m de la rive ensoleillée suivis quotidiennement (Fig. 1). Cela illustre bien le paradoxe de cette espèce, qui présente localement des populations considérables mais reste difficile à observer à l'état d'adultes matures et est de ce fait réputée rare ou très rare.

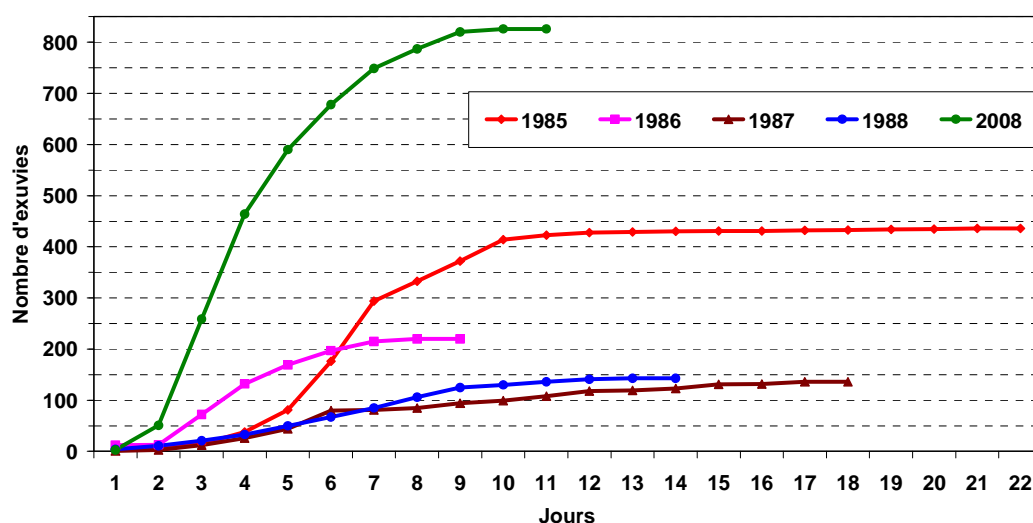


Figure 1. Émergences journalières cumulées d'*Epitheca bimaculata* en Lorraine : variations numériques (1985 - 1988 = Méréville; 2008 = Broussey-Raulecourt).

Rythme des émergences

Les émergences sont maximales entre les 3^e et 7^e jours (Fig. 2). Leur rythme est rarement régulier et jamais gaussien. Leur montée en puissance est parfois rapide (1986 et 2008), parfois plus lente (1985), ce qui ne peut être mis au compte des conditions météorologiques. La décroissance est souvent plus lente. Les retours de froid importants se traduisent par un ralentissement très net des émergences, comme en 1987 après les six premiers jours de temps printanier. Le temps nécessaire à l'émergence de la moitié de la population locale (percentile EM50) varie de 4 à 6 jours, indépendamment de l'effectif total. Il n'est pas clairement déterminé par les conditions météorologiques prévalant au moment des émergences, celles des années 2008 (EM50 = 4 jours) et 1985 (EM50 = 6 jours) s'étant toutes deux déroulées par beau temps stable et chaud. De même, en 1986 (EM50 = 4 jours) et 1988 (EM50 = 6 jours), les émergences ont eu lieu à chaque fois par temps couvert, pluvieux et chaud, alors que celles de 1987 (EM50 = 6 jours) ont débuté par beau temps chaud puis ont été gênées par un retour de froid brutal et marqué au 7^e jour. En définitive, les émergences sont nettement synchronisées, avec une certaine variabilité dont la cause n'est pas aisément perceptible mais qui trouve probablement ses fondements dans la répartition des larves F-0 dans un milieu hétérogène en hiver.

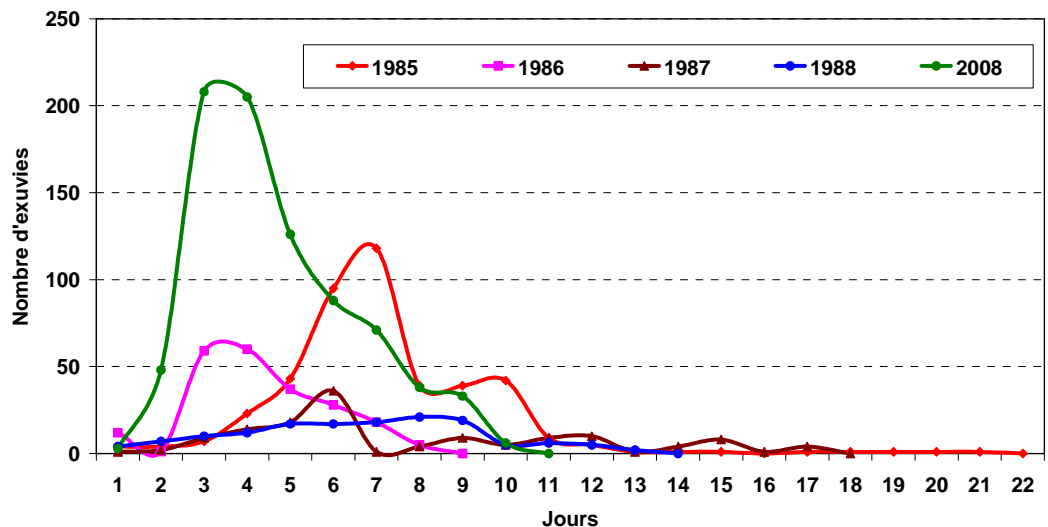


Figure 2. Rythme des émergences d'*Epitheca bimaculata* en Lorraine (1985 - 1988 = Méréville; 2008 = Broussey-Raulecourt).

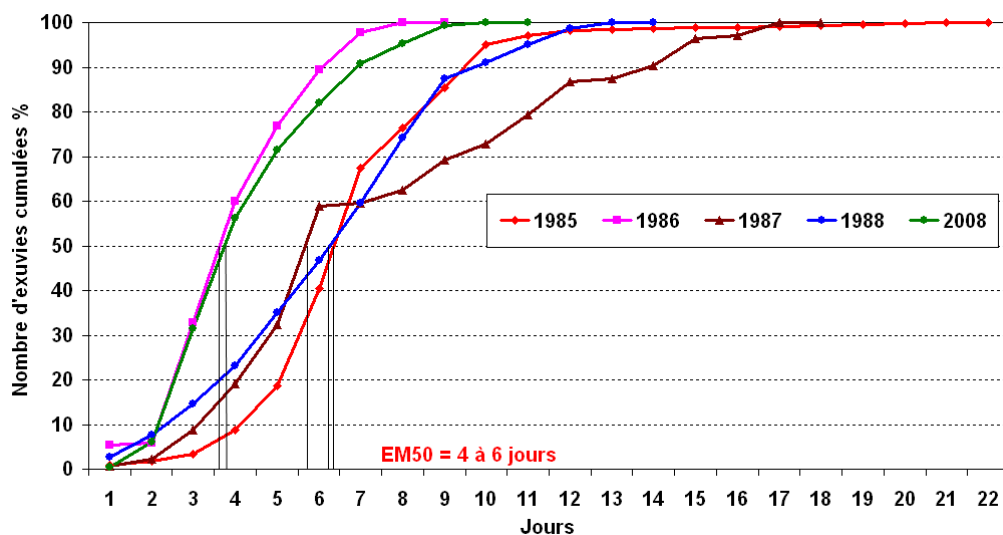


Figure 3. Temps médian d'émergence (EM50) d'*Epitheca bimaculata* en Lorraine (1985 - 1988 = Méréville; 2008 = Broussey-Raulecourt)

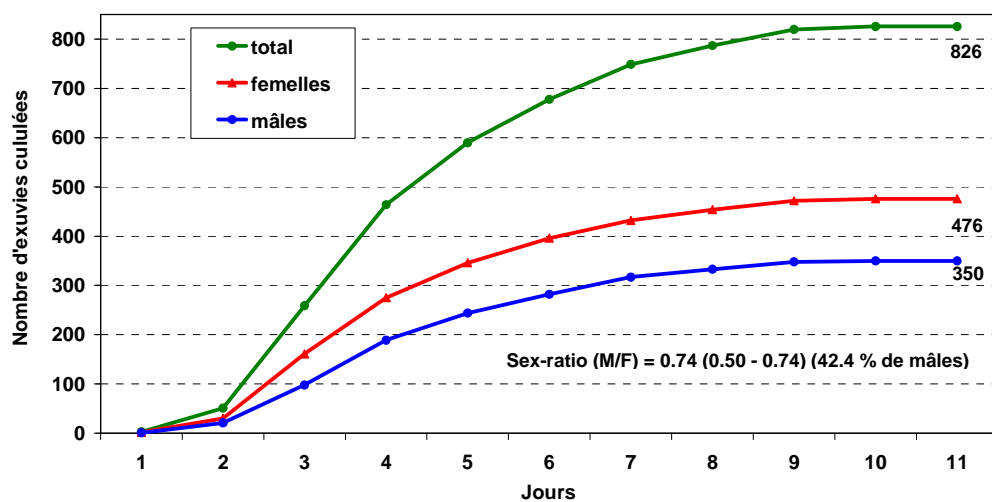


Figure 4. Sex-ratio à l'émergence chez *Epitheca bimaculata* (7-16 mai 2008, Broussey-Raulecourt) (rive ensoleillée).

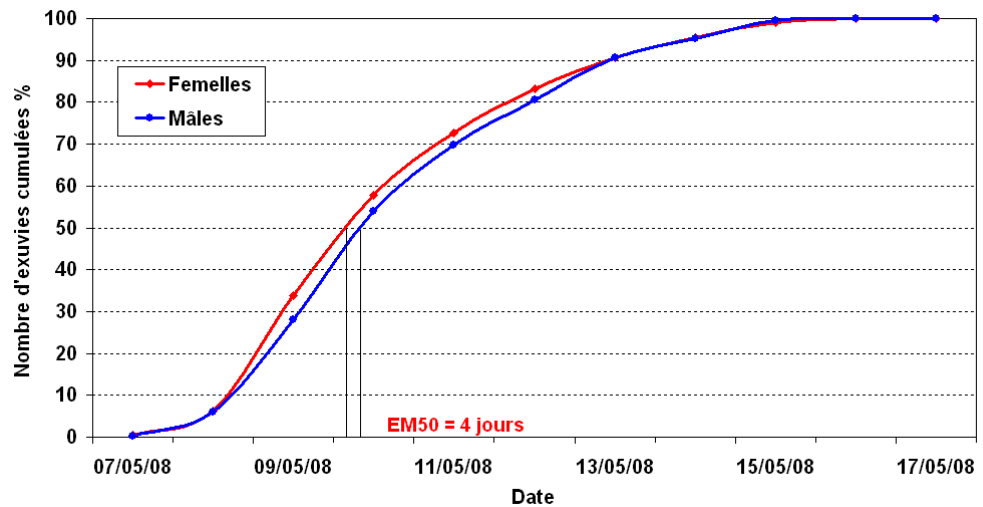


Figure 5. Phénologie des émergences chez les mâles et les femelles d'*Epitheca bimaculata* (7-16 mai 2008, Broussey-Raulecourt) (rive ensoleillée).

Sex-ratio

Le sex-ratio journalier (σ/φ) des émergences montre une prédominance constante des φ sur les σ tout au long de la période d'émergence, avec des valeurs variant irrégulièrement de 0,50 à 0,97 quelle que soit l'orientation de la rive. Le sex-ratio cumulé varie de 0,50 à 0,74 et sa valeur globale en fin d'émergence est de 0,74 sur la rive ensoleillée (42 % de σ , 58 % de φ) (Fig. 4). Sur la rive boisée, la tendance est analogue, avec un sex-ratio cumulé variant de 0,56 à 0,79, la valeur globale en fin d'émergence étant de 0,65 (39 % de σ , 61 % de φ). Il n'y a pas de décalage phénologique marqué entre les deux sexes, la moitié des effectifs étant sortie au 4^e jour aussi bien chez les φ que chez les σ (Fig. 5).

Discussion

Dans les Ardennes françaises, COPPA (1987, 1991) situe la période d'émergence d'*Epitheca bimaculata* du 9 mai au 8 juin pour des populations parfois très importantes (1000 exuvies collectées sur des étangs de 2 ha). Si ces données sont très voisines de celles acquises en Lorraine lors d'années « climatiquement normales », les émergences s'observent l'après-midi et plutôt à l'ombre dans les Ardennes (COPPA, 1991) alors qu'elles débutent nettement en matinée et se déroulent volontiers au soleil, même par temps très chaud, dans les sites que nous avons suivis. Dans la Sarre allemande, les émergences débutent entre le 5 et le 15 mai et se terminent en 8 à 25 jours suivant les conditions météorologiques, entre le 18 mai et le 1^{er} juin, pour des effectifs de 110 à 352 exuvies collectées sur 1,3 ha (TROCKUR & STERNBERG, 2000 ; TROCKUR, 2004). Ceci correspond exactement à nos données lorraines en année normale, bien que la liaison avec les conditions météorologiques ne nous soit apparue que lors de printemps particulièrement mauvais sur le plan météorologique. Sur le Plateau suisse, les

émergences sont un peu plus tardives et s'étendent un peu plus longuement, de la mi-mai à la fin juin (WILDERMUTH *et al.* 2005). Inversement, en Slovénie, elles sont plus précoces et, pour des effectifs de 500 à 700 (surface inconnue), s'étendent sur deux semaines du 26 avril ou du 1^{er} mai au 8 ou au 14 mai (BEDJANIC, 1997 ; Kotarac *in* TROCKUR & STERNBERG, 2000).

Partout, l'espèce donne lieu à des émergences synchronisées, avec des valeurs du percentile EM50 (temps nécessaire à l'émergence de la moitié de la population) de 4 à 6 jours seulement (Lorraine, Sarre, Slovénie), des valeurs de 9 jours n'étant atteintes que lors de conditions météorologiques défavorables (Sarre) (BEDJANIC, 1997 ; Trockur *in* WILDERMUTH, 2008). Ceci est caractéristique des espèces dont toutes les larves d'une même génération passent leur dernier hiver bloquées à leur dernier stade (F-0) [« espèces printanières » au sens de Corbet (1954)].

Lors de ces émergences, on ne peut noter de déphasage marqué dans la phénologie des ♂ et des ♀ (COPPA, 1991 ; présente étude). Le sex-ratio à l'émergence est par contre en faveur d'une dominance numérique quasi générale des ♀ sur les ♂. Dans les Ardennes, COPPA (1991) indique des sex-ratios compris entre 0,86 et 0,89 (53,8 à 52,9 % ♀) pour des effectifs de 922 à 1020 exuvies. Les valeurs de sex-ratio obtenues par BEDJANIC (1997) en Slovénie sur des effectifs de 502 à 679 exuvies (0,90 à 0,92) sont un peu plus équilibrées (52,7 à 52 % de ♀). Celles relevées par Trockur en Sarre sur des effectifs de 113 à 352 exuvies (*in* WILDERMUTH, 2008) sont assez variables (0,69 à 1, soit 59,1 à 49,9 % de ♀). Au Japon, SONEHARA (1982) [*in* CORBET & HOESS, 1998 et WILDERMUTH, 2008] indique un sex-ratio de 0,75 (57,1 % de ♀) pour un effectif de 329 exuvies. Les valeurs obtenues en Lorraine en 2008 au cours de cette étude sont donc les plus déséquilibrées de toutes celles disponibles dans la littérature (57,6 à 60,6 % de ♀).

En fait, la prédominance des ♀ sur les ♂ constitue une situation commune chez les Corduliidae et les Macromiidae, et plus généralement chez les Anisoptères (CORBET & HOESS, 1998). Les raisons conduisant à un sex-ratio différent de 1 sont pourtant loin d'être comprises. Chez les Odonates, le sexe n'est pas contrôlé par les conditions environnementales, mais est la plupart du temps déterminé par le système chromosomique XX-X0, dans lequel n'existe qu'un seul type de chromosome sexuel (X) (KIAUTA, 1969). Les ♀ (XX), homogamétiques, ont deux chromosomes X et ne produisent que des gamètes possédant le chromosome X. Les ♂ (X0), hétérogamétiques, n'ont qu'un seul chromosome sexuel et produisent au cours de la méiose deux types de gamètes en quantités égales, l'un possédant le chromosome X, l'autre non. Le sexe d'un œuf est contrôlé par le gamète ♂ lui ayant donné naissance. Dans ces conditions, le sex-ratio a très peu de chances d'être différent de 1 au niveau des pontes (LAWTON, 1972 ; CORBET & HOESS, 1998 ; CORBET, 1999). Le déséquilibre survient donc après la ponte, au cours des phases de survie et de développement des œufs ou des larves (CORBET & HOESS, 1998). Plusieurs pistes peuvent être envisagées. L'hypothèse d'une répartition différentielle des ♂ et des ♀ sur des rives différentes peut être éliminée dans la présente étude, car la prédominance des ♀ est comparable sur les deux rives inventoriées, qui rassemblaient la très grande majorité des effectifs. Un éventuel décalage phénologique peut également être éliminé comme cause d'apparent déséquilibre, car aucune exuvie n'a été trouvée avant ou après les dates rapportées ici. Restent les hypothèses physiologiques

et comportementales. Les sexes homogamétiques (ici, les ♀) ont la réputation d'avoir une meilleure survie en conditions adverses (LAWTON, 1972), et une meilleure survie des larves ♀ a en effet été notée en élevage chez certaines espèces (DUNKLE, 1985). Par ailleurs, la prédation pourrait être plus importante sur les ♂ que sur les ♀ du fait d'une sélection de microhabitats différents ou d'un comportement plus dynamique les désignant plus facilement aux prédateurs (BAKER *et al.*, 1992). Ceci reste toutefois très mal connu.

Conclusion

L'ensemble de ces données montre une relative uniformité des paramètres caractérisant la période et la dynamique des émergences chez *E. bimaculata* quelle que soit la région de l'ouest européen envisagée. Si on constate effectivement un certain décalage temporel de la période d'émergence ou son allongement en fonction des paramètres climatiques extrêmes prévalant lors des émergences ou les précédant, il est clair que ces dernières sont toujours synchronisées et que l'espèce reste de type « printanière ». La dynamique d'apparition des ♂ et des ♀ est identique et aucun décalage phénologique n'a été constaté jusqu'ici entre les sexes. Les causes de la prédominance numérique générale des ♀ sur les ♂ est donc à rechercher au niveau de la survie des œufs ou des larves, mais cette question est loin d'avoir reçu une réponse définitive.

Références

- BAKER R.L., FORBES M.R.L. & PROCTOR H.C., 1992. Sexual differences in development and behaviour of larval *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). *Canadian Journal of Zoology*, 70: 1161-1165.
- BARRA J., 1963. Introduction à l'étude écologique des odonates autour de Strasbourg. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 88 (1) : 108-124.
- BEDJANIC M., 1997. [Émergence, sex-ratio et effectifs d'*Epitheca bimaculata* (Charpentier, 1825) dans la glaisière de la tuilerie de Pragersko, NE de la Slovénie (Odonata: Corduliidae)] [en slovène]. Mémoire de Université de Ljubljana, Écologie Animale, 14 pp. [in WILDERMUTH, 2008].
- COPPA G., 1987. Nouvelles observations sur la présence d'*Epitheca bimaculata* (Charpentier, 1825) dans le département des Ardennes (Odonata, Anisoptera : Corduliidae). *Martinia*, 6 : 15-24.
- COPPA G., 1989. Note sur le vol d'*Epitheca bimaculata* (Charpentier, 1825) (Odonata, Anisoptera : Corduliidae). *Martinia*, 5 (3) : 69-73.
- COPPA G., 1991. Notes sur l'émergence d'*Epitheca bimaculata* (Charpentier) (Odonata : Corduliidae). *Martinia*, 7 (1) : 7-16.
- CORBET P.S., 1954. Seasonal regulation in British dragonflies. *Nature* (London), 174: 655 + 777.
- CORBET P.S., 1999. *Dragonflies : Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester, 829 pp.
- CORBET P.S. & HOESS R., 1998. Sex ratio of Odonata at emergence. *International Journal of Odonatology*, 1 (2) : 99-118.

- DUNKLE S.W., 1985. Larval growth in *Nasiaeshna pentacantha* (Rambur) (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, 14 (1): 29-35.
- JACQUEMIN G. & BOUDOT J.-P., 1991. Les Odonates (libellules) de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord : état actuel de nos connaissances. *Annales Scientifiques de la Réserve de Biosphère des Vosges du Nord*, 1: 35-48.
- JACQUEMIN G., BOUDOT J.-P., GOUTET P. & SCHWAAB F., 1985. Présence d'*Epithea bimaculata* (Charp.) en Lorraine (Odonata, Corduliidae). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de la Moselle*, 45 : 229-242.
- KIAUTA B., 1969. Sex chromosomes and sex determining mechanisms in Odonata, with a review of the cytological conditions in the family Gomphidae, and references to the karyotypic evolution in the order. *Genetica*, 40: 127-157.
- LAWTON J.H., 1972. Sex ratios in Odonata larvae, with particular reference to Zygoptera. *Odonatologica*, 1 (4): 209-219.
- PIDANCET L., 1856. Catalogue des Libellulidées des environs de Besançon. 2^o Mémoires Communiqués. *Mémoires de la Société d'Emulation du Département du Doubs*. 2^{ème} Série, Vol. 7 [1855] : 2-6.
- SONEHARA I., 1982. [La biologie d'*Epithea bimaculata sibirica* au mont Yatsugatake.] [en japonais]. Sinano Kyoikukai Corporation, Nagano, 204 pp. [in WILDERMUTH, 2008].
- TROCKUR B., 2004. *Untersuchungen zur Habitatwahl von Epithea bimaculata Charpentier, 1825*. PhD Dissertation, Institut für Naturschutz und Umweltbildung der Hochschule, Vechta, Germany, 291 pp.
- TROCKUR B. & STERNBERG K., 2000. *Epithea bimaculata* (Charpentier, 1825). In : K. STERNBERG & R. BUCHWALD, *Die Libellen Baden-Württembergs. Band 2 : Großlibellen (Anisoptera) ; Literatur*. E. Ulmer GmbH, Stuttgart, pp. 218-231.
- VERNEAUX J., 1972. Faune dulçaquicole de Franche-Comté. Le bassin du Doubs (Massif du Jura). V^e partie : Les Odonates. *Annales Scientifiques de l'Université de Besançon*, Zoologie, Physiologie et Biologie animale, 3^e Série, fasc. 8 : 15-20.
- VINCENT G., BOUDOT J.-P., JACQUEMIN G., GOUTET P. & SCHWAAB F., 1987. *Epithea bimaculata* (Charpentier, 1825) dans l'est de la France : rare, ou discrète et méconnue ? (Odonata, Anisoptera : Corduliidae). *Martinia*, 6 : 3-13.
- WILDERMUTH H., 2008. *Die Falkenlibellen Europas. Corduliidae*. Die Neue Brehm-Bücherei, Vol. 653, Westarp-Wissenschaften, 160 pp.
- WILDERMUTH H., GONSETH Y. & MAIBACH A. (éd.), 2005. *Odonata. Les Libellules de Suisse*. Fauna Helvetica 11. Centre Suisse de Cartographie de la Faune. Schweizerische Entomologische Gesellschaft, 398 pp.
-