

Les Odonates sont-ils des taxons bio-indicateurs ?

Par Gérard MASSELOT et André NEL

Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle,
45, rue Buffon, F-75005 Paris
gm@invfmr.org, anel@mnhn.fr

Mots-clés: Odonates, macrophytes, bioindication, bio-surveillance, bio-information, synécoparcimonie, hydrosystèmes

Keywords: Odonata, freshwater macrophytes, biomonitoring, bioinformative taxa, synecoparsimony, freshwater hydrosystems

Résumé :

A partir d'une définition du terme « bio-indicateur », qui recouvre des notions très différentes (bio-surveillance, espèces sentinelles, espèces bio-informatives), un bilan des travaux significatifs sur ce thème est réalisé. La notion d'autochtonie des Odonates est discutée. Des analyses de synécoparcimonie sont proposées, qui exposent une approche nouvelle de la relation Odonates-macrophytes. Celles-ci tendent à démontrer que cette relation n'est pas une association, mais plutôt une simple « synécose », et que de nombreux problèmes n'autorisent pas, en l'état actuel des connaissances, d'établir un outil fiable de description du fonctionnement des hydrosystèmes reposant sur la seule conjonction entre macrophytes et Odonates. Des études complémentaires, incluant d'une part l'ensemble de l'entomocénose par exemple, et réalisées avec des outils d'analyse n'introduisant ni scénarisation préalable (hypothèses *ad hoc*), ni biais méthodologique, doivent être entreprises avant toute mise en place d'une méthode d'évaluation du fonctionnement des systèmes aquatiques continentaux, notamment en milieux stagnants.

Abstract:

From a definition of the « biological indicator » concept, which covers very different uses (bio-monitoring, sentinel organisms, bio-informative species), a critical review of the significant contributions using Odonata is carried out. Autochtony of Odonata is discussed. Some synecoparsimony analyses are proposed, which expose a new method to study the relations between Odonata and macrophytes. These tend to show that this relation is not an association, but rather simply a « synecosis », and that many problems do not authorize, in the current state of knowledge, to establish a reliable tool for description of hydrosystems bioassessment, resting on the only conjunction between freshwater macrophytes and Odonates. Complementary studies, including both the whole of the freshwater entomocoenosis for example, and analysis tools that do not introduce neither preliminary scenarisation (*ad hoc* hypotheses), nor methodological bias, must be undertaken as prerequisites to elaborate a biomonitoring tool for freshwater hydrosystems assessment.

Sommaire

1. Introduction	9
2. Bio-indicateurs : biosurveillance ou biocontrôle	9
3. Le biomonitoring: concepts et problèmes	10
3.1. Le concept de «bio-indicateur»	10
3.2. Limites générales du concept de « bio-indicateur »	10
3.3. Le problème de l'autochtonie : application au cas des Odonates	11
3.4. Le problème de l'échantillonnage et de la rareté	12
3.5. La position dans la chaîne trophique: le cas des Odonates	13
3.5.1. L'exclusion réciproque des prédateurs	13
3.5.2. Les prédateurs sont-ils des indicateurs de la richesse faunistique ?	13
4. Les essais de caractérisation d'un milieu par les Odonates et macrophytes	13
4.1. Les Odonates comme descripteurs du milieu : analyse d'un essai de typification	13
4.2. Les Odonates : un groupe descripteur des zones aval en milieu lotique ?	17
4.3. Les Odonates: un groupe descripteur des eaux stagnantes	18
4.3.1. Premier exemple: étude de la faune odonatologique d'un étang	18
4.3.2. Deuxième exemple : les anciens méandres du Rhône et de l'Ain	19
4.4. Conclusion	20
5. Les Odonates marqueurs des facteurs abiotiques ?	21
5.1. Effet du pH de l'eau	21
5.2. Effet de la conductivité de l'eau	22
5.3. Teneur en oxygène dissous	23
5.4. Les métaux : exemples du cadmium et du zinc	23
5.5. Les polluants organiques	23
5.6. Utilisation des Odonates dans les indices de qualité des eaux douces	24
5.7. Conclusion	25
6. La bio-surveillance: «espèces sentinelles»	25
6.1. Définition	25
6.2. Le cas des Odonates	26
7. Les Odonates, espèces bio-informatives ?	26
7.1. Définition et utilisation	26
7.2. Exemples d'application	27
7.3. Les Odonates descripteurs de l'évolution paysagère	31
8. Conclusion	31
9. Bibliographie	33

1. Introduction

AGUESSE (1968) attribue aux Odonates deux types de fonctions en tant qu'indicateurs biologiques. D'une part, « par les exigences écologiques étroites de certaines espèces », ils constitueraient d'excellents indicateurs de la nature d'un milieu aquatique ; d'autre part, compte tenu de leur position trophique, ils informeraient sur la richesse en faune aquatique du milieu colonisé. D'AGUILAR & DOMMANGET (1998) évoquent plutôt la notion de « témoins biologiques » notamment pour les milieux lenticques. CORBET (1999) insiste sur le rôle que des Odonates peuvent jouer en tant qu'indicateurs de la « qualité générale » de l'habitat, sous des réserves qui seront discutées ci-dessous.

La notion de « bio-indicateurs » pour les Odonates recouvre donc des concepts très différents, mais imbriqués, qu'il convient de préciser et discuter, avant d'aborder la valeur des Odonates comme « bio-indicateurs ».

2. Bio-indicateurs : biosurveillance ou biocontrôle

On doit considérer deux grandes familles d'informations recouvrant la notion de bio-indicateurs : le « biomonitoring » *sensu lato*, qui se divise en « biosurveillance » et « biocontrôle », et la « bio-information » *sensu* « témoin biologique » de D'AGUILAR & DOMMANGET (1998).

Le concept de « témoin biologique » est employé par D'AGUILAR & DOMMANGET (1998) pour les Odonates : « Bien que beaucoup d'entre elles soient opportunistes, quant à la nature et aux conditions de l'habitat colonisé, les libellules doivent être tenues pour de bons témoins biologiques, notamment dans les milieux lenticques, où l'évolution qualitative et quantitative de leur peuplement doit être prise en considération. » Ce concept demeure très mal défini et ne peut être utilisé ici.

Le terme de biomonitoring a été défini par MATTHEWS (1982) et recouvre à la fois la « biosurveillance » et le « biocontrôle » (compliance) : « Biological monitoring can be defined as the systematic use of biological responses to evaluate changes in the environment with the intent to use this information in a quality control program. These changes often are due to anthropogenic sources... ».

Le but du biomonitoring est double :

- (1) « biosurveillance » : évaluer des changements environnementaux au moyen d'outils biologiques (organismes bio-accumulateurs qui concentrent les polluants dans leurs tissus, ou organismes sources de biomarqueurs, qui en présence d'un ou plusieurs polluants, subissent des altérations caractérisables : moléculaires, biochimiques, cellulaires, morphologiques et physiologiques), avant et après un impact, par exemple temporel ou spatial ;
- (2) « biocontrôle » : contrôler sur une durée plus longue les modifications du milieu dans une perspective gestionnaire (WIEDERHOLM, 1980), comme sont contrôlées en routine les rivières. Cela est réalisé par exemple en France, au moyen de l'Indice Biologique Global Normalisé: norme AFNOR NFT 90-350.

Les méthodes de « biosurveillance » et de « biocontrôle » reposant sur le même concept initial, quand bien même le domaine d'application de chacune est différent, nous regrouperons, pour la suite, sous le terme de biomonitoring les deux approches.

3. Le biomonitoring : concepts et problèmes

3.1. Le concept de « bio-indicateur »

La majorité des outils indiciels, dont on trouvera une revue européenne dans METCALFE (1989), utilisent des taxons sensés être « bio-indicateurs » de la qualité des milieux considérés.

BLANDIN (1986) donne une liste de définitions du terme « bio-indicateur ». Pour cet auteur, un indicateur biologique est « un organisme ou un ensemble d'organismes qui – par référence à des variables biochimiques, cytologiques, physiologiques, éthologiques ou écologiques – permet, de façon pratique et sûre, de caractériser l'état d'un écosystème ou d'un écosystème et de mettre en évidence aussi précocement que possible leurs modifications, naturelles ou provoquées. » JOHNSON *et al.* (1993) listent, à partir des travaux de ROSENBERG & WIENS (1976) et d'HELLAWELL (1986), les caractéristiques nécessaires que doit posséder un taxon pour être considéré comme un « bio-indicateur idéal » :

- 1) taxinomie non contestée et détermination aisée
- 2) large distribution
- 3) abondance numérique
- 4) faibles variabilités génétique et écologique
- 5) grande taille (tri)
- 6) cycle de vie suffisamment long pour être des « intégrateurs » biologiques
- 7) autécologie bien connue
- 8) utilisable en expérimentation (écotoxicologie).

Les caractéristiques énoncées ci-dessus imposent en préalable que le taxon soit effectivement « sensible », c'est-à-dire qu'il ait des exigences précises et connues relativement à son environnement et des sensibilités avérées vis-à-vis des éventuels polluants ou perturbations, par exemple hydrauliques, qu'il pourrait subir.

3.2. Limites générales du concept de « bio-indicateur »

Sur la base de ces définitions, il est presque impossible de retenir des espèces susceptibles d'être « indicatrices » chez les insectes aquatiques. Si l'on examine par exemple le cas des espèces d'Éphéméroptères, Plécoptères, et Trichoptères (EPT) considérées comme les plus « sensibles » (LENAT, 1993), force est de constater :

- (1) que leur taxinomie est encore très évolutive, y compris au niveau générique ;
- (2) que la détermination spécifique à partir de la morphologie est délicate pour de nombreuses espèces ;
- (3) que la distribution réelle des taxons est très mal connue, du moins en France, faute d'inventaires faunistiques (à l'exception des Éphéméroptères pour la France, qui bénéficient d'un réseau similaire – INVFM – et à celui de l'Inventaire cartographique des Odonates (programme INVOD) ;
- (4) que les abondances numériques aux stations sont très dépendantes du taxon considéré et de la méthode d'échantillonnage choisie ;
- (5) que l'écologie de nombreuses espèces est très mal, voire pas du tout connue ;
- (6) que la taille des espèces est relativement petite ;

- (7) enfin, que certains taxons, en particulier les formes rhéophiles et sténothermes, sont très difficiles à élever en laboratoire.

3.3. Le problème de l'autochtonie : application au cas des Odonates

En ce qui concerne les Odonates, un autre problème se pose, relatif à l'autochtonie de ces insectes. Evaluer biologiquement un milieu impose que soient prises en compte les espèces se développant dans ce milieu, et dans ce milieu seulement. Observer l'Aeshnidae *Boyeria irene* en vol au-dessus d'une pièce d'eau stagnante ne signifie pas que l'insecte colonise ce milieu. La paléontologie fournit d'ailleurs à cet effet des exemples particulièrement significatifs : les gisements très riches en Odonatoptères fossiles du Lias allemand, anglais et luxembourgeois, du Jurassique supérieur de la Bavière, et du Paléogène du Danemark, sont typiquement d'origine marine. Les insectes s'y sont fossilisés après avoir été entraînés dans la mer, quelquefois très au large. Ces sites n'ont livré que des spécimens adultes (Anisoptères, Zygoptères, Protozygoptères) et jamais aucune larve (RUST, 1999).

En revanche, la collecte de larves jeunes et d'exuvies de *Boyeria irene* dans une rivière signifie que l'insecte s'y développe potentiellement jusqu'à la métamorphose, donc que son autochtonie est probable, sinon indiscutable. Il convient effectivement de demeurer prudent. En effet, le registre fossile fournit, avec les paléolacs volcano-sédimentaires de Bes-Konak (Oligocène terminal, Anatolie, Turquie) un exemple d'un gisement livrant des centaines de larves mortes et fossilisées pour un seul adulte d'un Lestidae contre plusieurs dizaines d'adultes d'un Libellulidae et aucun fossile de sa larve. Bien qu'abondantes dans tous les niveaux, ces larves de Lestidae ne parvenaient visiblement pas à l'état adulte et le milieu était probablement recolonisé de temps à autre par des adultes d'origine allochtone venant y pondre (NEL & PAICHELER, 1994).

De plus, la collecte des seules exuvies, émergées et de dernier stade, ne peut renseigner que partiellement sur l'autochtonie d'un taxon, dans la mesure où, le cycle de développement pouvant être long, la présence d'exuvies seules peut n'être que l'indice d'une population qui était présente (rétro-indication), sans certitude qu'elle soit encore en place (GERKEN & STERNBERG, 1999).

Par conséquent, l'étude d'un milieu aquatique reposant sur la seule présence de libellules adultes ne peut scientifiquement prétendre analyser la communauté d'Odonates présents dans le milieu aquatique. Néanmoins, il est toujours possible, en première analyse, de considérer que l'insecte adulte observé est le reflet d'une population du même insecte à l'état larvaire, à la station considérée. La recherche des stades larvaires reste le seul outil permettant de vérifier cette hypothèse. Toutefois, une connaissance préalable de la biologie des taxons est indispensable, pour éviter de considérer comme « absentes » des espèces qui sont, par exemple, en période de vol. Ainsi, la recherche des adultes permet de compléter les listes obtenues par l'examen des larves, mais elle devrait être faite en utilisant des méthodes de « capture-marquage-recapture » (DREUX, 1963 ; AGUESSE 1964). Ajoutons qu'en outre s'impose la nécessité de plusieurs relevés annuels pour que l'on soit certain de sortir de la période de vol.

3.4. Le problème de l'échantillonnage et de la rareté

Pour évaluer la réelle autochtonie des espèces, donc leur présence à l'état larvaire dans le milieu, la seule solution est d'échantillonner la station étudiée selon un plan préalable à l'étude et statistiquement valide. De nombreuses techniques existent (ELLIOT, 1993), qui toutes tentent d'approcher au plus près la réalité, et qui sont adaptées à la méthode choisie : quantitative ou qualitative (présence/absence).

Pour une recherche qualitative, l'approche des courbes de diversité peut être exploitée. Elle a été utilisée avec succès par exemple lors d'une étude des Éphéméroptères, en relation avec la qualité des eaux, dans le bassin du Guadalquivir, en Espagne (ALBA-TERCEDOR *et al.*, 1995). La méthode consiste à échantillonner, par exemple au moyen d'un filet du type « troubleau » (le filet Surber, mélangeant macro-invertébrés et substrat, risque de détériorer les larves collectées, au point qu'elles ne puissent plus être déterminables à l'espèce), un maximum de micro-habitats potentiels d'une station, jusqu'à ce qu'aucun nouveau taxon ne soit rencontré. Cette méthode suppose cependant une bonne connaissance du groupe étudié, permettant une détermination rapide, au moins générique, sur le terrain.

La méthode par la courbe de biodiversité permet, beaucoup plus facilement que les méthodes statistiques d'échantillonnage, de déceler la présence d'espèces dites « rares » et de pouvoir faire une analyse en « total evidence » (PEROCHON *et al.*, 2001). Or, celles-ci (CAO *et al.*, 1997 ; CAO, 1999) sont potentiellement plus sensibles aux impacts divers que les espèces abondantes, ces dernières tendant à être distribuées largement, ou être tolérantes à une variété de conditions environnementales différentes. L'assertion (3) de JOHNSON *et al.* (1993) sur la nécessité de disposer d'espèces abondantes pour qu'elles constituent des taxons bio-indicateurs « idéaux » est donc discutable. CAO (1999) ajoute que la perte d'espèces constitue, en elle-même, une importante part de l'impact, ou au moins, un signal de dégradation environnementale (diminution de la biodiversité spécifique).

Il faut préciser également que la non-prise en compte des espèces dites « rares » dans de nombreux travaux n'est pas nécessairement un choix conceptuel, mais la conséquence de l'usage d'outils d'analyse statistique pour lesquels de très faibles effectifs apparaissent comme des « bruits » qui perturbent les traitements. Une critique d'un tel exemple est donnée par MASSELOT *et al.* (en prép.) qui montrent qu'à partir d'une remarquable matrice de 115 taxons, des auteurs américains réduisent l'information exploitée à 44 taxons (considérés comme informatifs parce que « non-rares »), et en déduisent qu'une agriculture diffuse perturbe le continuum, *sensu* VANNOTE *et al.* (1980), des groupes fonctionnels chez les macroinvertébrés benthiques. En revanche, l'intégralité de la matrice, traitée par la méthode de synécoparcimonie (LAMBSHEAD & PATERSON, 1986 ; BELLAN-SANTINI *et al.*, 1994 ; MASSELOT *et al.*, 1997 ; NEL *et al.*, 1998.), montre clairement que la perturbation n'est due qu'à l'existence d'un réservoir creusé sur la partie amont du cours d'eau. L'abandon des taxons « rares » peut donc biaiser les conclusions d'une analyse.

En outre, les taxons « rares » dans un site donné sont souvent proches de leurs limites écologiques et constituent souvent un matériel plus sensible que les taxons abondants dans le même site.

3.5. La position dans la chaîne trophique : le cas des Odonates

3.5.1. L'exclusion réciproque des prédateurs

La détermination de la « rareté » éventuelle d'Odonates dans un milieu donné, lotique ou lentique, nécessite une étude très soignée des éventuelles relations de compétition inter-prédateurs qui pourrait montrer que la « rareté » de certains Odonates n'est que le résultat de la concurrence entre les prédateurs, surtout s'ils sont spécialisés dans le même type de proies.

En effet, SCHOFIELD *et al.* (1988) ont montré que la présence abondante du Trichoptère prédateur *Plectrocnemia conspersa* est corrélative de l'absence de truites (*Salmo trutta*), autre prédateur, dans des rivières du sud de l'Angleterre, les deux taxons semblant s'exclure mutuellement (abondance de proies limitée). Ce qui est démontré avec un Trichoptère peut probablement être vérifié et étendu à l'ensemble des espèces prédatrices en eaux douces.

3.5.2. Les prédateurs sont-ils des indicateurs de la richesse faunistique ?

AGUESSE (1968) suppose que la position des Odonates au sommet de la chaîne trophique des macroinvertébrés benthiques permet de tirer des informations relatives à la richesse faunistique du milieu colonisé. S'il est exact qu'il n'y a pas d'Odonates dans un milieu sans proies potentielles, il convient de ne pas confondre une richesse en biomasse et la richesse faunistique. En effet, en milieu aquatique fortement pollué, si la biomasse, du fait de la prolifération des Oligochètes, et des Diptères Chironomidae par exemple, est très importante, la diversité spécifique est plus réduite, et constituée de taxons peu « sensibles ». Les Odonates seront alors présents, éventuellement en abondance (*Ischnura elegans* notamment), comme régulateurs des populations de détritivores. Dans ce cas précis, les Odonates seraient plutôt indicateurs d'une forte abondance de proies qui prolifèrent en milieu fortement pollué.

Un autre contre-exemple à l'hypothèse d'Aguesse est donné par CULP & DAVIES (1982) qui, s'intéressant à une éventuelle « zonation longitudinale » des espèces prédatrices le long d'un cours d'eau canadien, ne peuvent l'établir, mais constatent qu'*Ophiogomphus sp.* est plus abondant en zone aval du cours d'eau, zone d'accumulation des sédiments, plus riche en biomasse que les zones d'érosion ou de transport.

4. Les essais de caractérisation d'un milieu par les Odonates et macrophytes

4.1. Les Odonates comme descripteurs du milieu : analyse d'un essai de typification

REHFELDT (1986), étudiant à la fois la population d'Odonates adultes, et celle des macrophytes, sur 13 stations de la rivière Lachte, propose que la combinaison de ces groupes puisse aboutir à un système de classification des eaux courantes. Ce travail pêche par plusieurs points importants :

- (1) l'auteur utilise les Odonates adultes, car il n'a trouvé que 50 % des espèces recensées à l'état larvaire: « *Nur 50 % der bodenständigen Arten lassen sich larval nachweisen, so daß für eine repräsentative Erfassung des Artenspektrums*

kleinerer Fließgewässer Zählungen der Imagines auf definierten Strecken vom Boot aus oder Lientaxierungen am Ufer vorzusehen sind. ». L'autochtonie des taxons utilisés n'est donc pas garantie ;

- (2) l'analyse repose, tant pour les macrophytes que pour les Odonates, sur des critères d'abondance. Or, l'abondance d'adultes ne signifie pas nécessairement une abondance du taxon, puisque l'autochtonie n'est pas établie formellement ;
- (3) la zonation, basée sur les Odonates, est basée sur une typologie établie *a priori* (rhithral, d'oligotrophe à mésotrophe : *Calopteryx virgo* à *Cordulegaster boltonii*; Potamal : *Ophiogomphus cecilia* avec, facultatif, *Onychogomphus forcipatus*). Or ces choix apparaissent discutables puisque D'AGUILAR & DOMMANGET (1998) indiquent qu'*O. cecilia* serait, à l'état larvaire, plutôt inféodé aux eaux courantes de toutes sortes, depuis les ruisseaux (jusqu'à 1500 m d'altitude en Suisse) jusqu'aux fleuves mais avec un courant rapide et des fonds sablonneux, tandis que les adultes peuvent se trouver dans les prairies, les chemins, les zones de culture et les forêts, à proximité de l'eau.

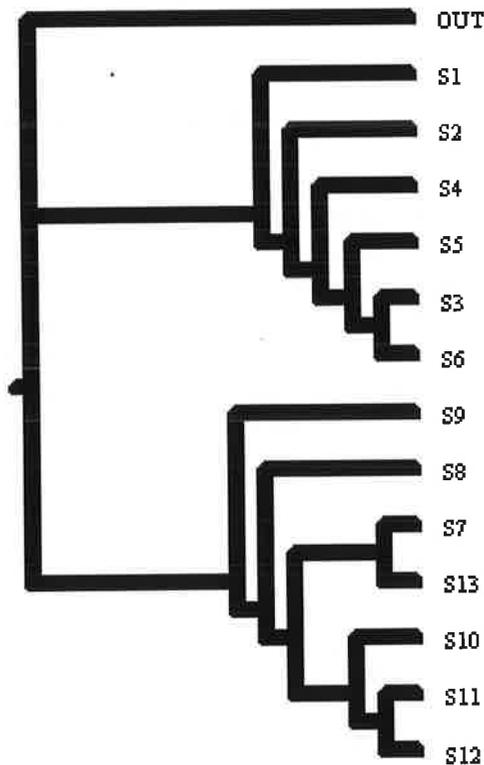


Figure 1. Coenogramme des stations de la rivière Lachte étayé par un codage selon les abondances d'Odonates adultes, à partir des données de REHFELDT (1986).

Par ailleurs, si l'on analyse la matrice faunistique donnée par REHFELDT (1986), on note que la zonation proposée n'est pas aussi solide qu'indiqué. Même si la richesse taxonomique apparaît très faible en regard du nombre de stations, une analyse en synécoparcimonie à partir des données de REHFELDT donne un seul arbre plus parcimonieux, obtenu en polarisant les caractères avec un groupe externe théorique (OUTGROUP) vide de tout taxon, puisqu'il s'agit d'étudier une colonisation (Longueur de l'arbre = 32 ; CI = 0.62 ; RI = 0.76). Dans cet arbre, apparaissent deux grands groupes monocoenotiques (fig. 1). Le premier, constitué des stations 1 à 6, regrouperait grossièrement la partie rhithrale telle que définie par REHFELDT, le second, stations 7 à 13, la partie potamale.

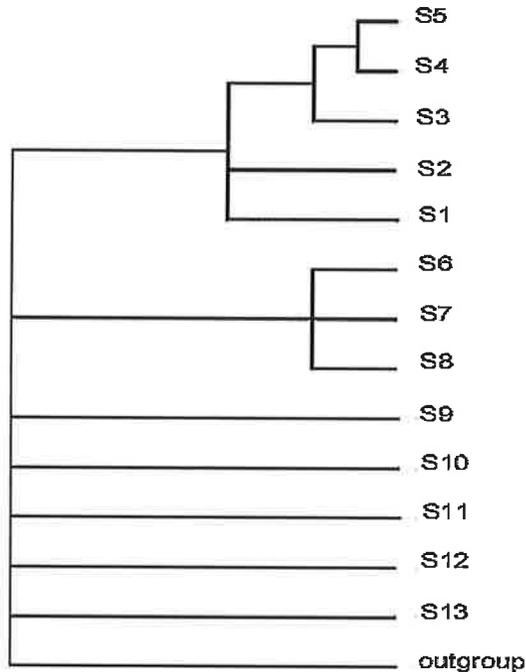


Figure 2. Coenogramme de consensus strict de 6 arbres également parcimonieux (L = 99), des stations de la rivière Lachte, à partir d'un codage selon les abondances de macrophytes, établi à partir des données de REHFELDT (1986).

Si ces deux grands groupes sont effectivement bien isolés, le gradient interne à chaque regroupement est peu probant : la station 13 et la station 7 par exemple ressortent comme apparentées, alors qu'il s'agit de deux stations physiquement très éloignées (S7 est en fin de rhithral, S13 en fin de potamal). La composition et l'abondance faunistiques aux stations montrent par exemple la même absence de *Calopteryx virgo*, pourtant considérée comme caractéristique du rhithral, et la même absence d'*Ophiogomphus cecilia* (descripteur du potamal selon REHFELDT), alors que *Calopteryx splendens* est présent avec pratiquement la même abondance aux deux

stations. Par ailleurs, *Ophiogomphus cecilia*, considéré comme descripteur du potamal, est aussi abondant aux stations S2, S4, S5, S6, plus rhithrales, qu'aux stations S10, S11, et S12 (potamal).

L'analyse de synécoparcimonie réalisée sur les seuls macrophytes donne 6 arbres également plus parcimonieux (fig. 2). Longueur des arbres = 99, CI = 0,49; RI = 0,59. La polarisation des caractères, établis à partir des données de REHFELDT (1986), est effectuée sur un groupe externe (OUTGROUP) théorique, vide de tout taxon. Le coenogramme de consensus strict fait distinctement apparaître deux groupes monocoenotiques : stations 1 à 5 d'une part, et stations 6 à 8 d'autre part. Les stations 9 à 13 forment une polytomie basale, proche du groupe externe théorique. Cette polytomie est à attribuer à de nombreuses homoplasies, dues à une insuffisance du nombre de caractères/taxons descripteurs, mais aussi et surtout, à une répartition et une distribution d'abondance des végétaux non discriminante au sein de ce groupe de 5 stations. Néanmoins, la zonation de la rivière Lachte, notamment au niveau des parties en amont de son cours, semble mieux étayée par la succession de la biodiversité et des abondances floristiques que par la faune odonatologique.

La zonation odonatologique proposée par REHFELDT (1986) n'apparaît pas comme satisfaisante, et ne constitue au mieux qu'un outil descriptif de plus, à n'utiliser qu'avec prudence, puisque l'autochtonie des espèces n'est pas assurée, notamment pour les Anisoptères dans le cas de la rivière Lachte. Cet outil ne peut être considéré comme suffisamment fiable.

Dans ce type d'analyse, il n'existe aucune raison objective de privilégier quelques groupes particuliers, au risque d'écarter des informations importantes. La meilleure solution serait d'intégrer l'ensemble de la communauté des macroinvertébrés benthiques, dans une analyse en « total evidence », et au moins les Éphéméroptères, Plécoptères et Trichoptères, beaucoup plus discriminants (voir notamment, parmi les très nombreux travaux sur ce thème, ceux de BAGGE & SALMELA, 1978; BASAGUREN *et al.*, 1991; BAUMGARTNER & WARINGER, 1998; BOTOSANEANU, 1979; BURMEISTER & REISS, 1983; CHUTTER, 1970; CULP & DAVIES, 1982; DECAMPS, 1967; DEVAN, 1986; DOHET *et al.*, 1996; GALDEAN *et al.*, 1995; GIBON & STATZNER, 1985; GUINAND *et al.*, 1996; HILTY & MERENLENDER, 2000; ILLIES, 1982; ILLIES & BOTOSANEANU, 1963; IVOL *et al.*, 1997; OLECHOWSKA, 1982; SCHULTE & WEINZIERL, 1990; SOWA & FIALKOWSKI, 1988; STROOT, 1984; TOWNS, 1979; VAILLANT, 1967, etc.).

D'autre part, il est parfois proposé d'utiliser les Odonates comme des descripteurs des macrophytes qui leur sont associés ou comme un complément informatif à ceux-ci. Mais il est économiquement préférable de s'intéresser en priorité à la phytocoenose d'un milieu humide que d'en envisager la description par des « marqueurs » biologiques. Ceux-ci peuvent en être les consommateurs ou les commensaux, mais aussi n'avoir aucun lien écologique fonctionnel démontré avec les macrophytes.

La dépendance entre macrophytes et Odonates n'est confortée ni par une quelconque relation trophique, ni par une relation d'association. JARRY & VIDAL

(1960) indiquent qu'il ne faut pas chercher à faire coïncider, sauf rares exceptions, les groupements d'Odonates avec les unités inférieures de la phytosociologie. Ils insistent sur la notion de *synécose*, dans laquelle la cohabitation entre Odonates et macrophytes est rendue seulement possible par des nécessités écologiques ou éthologiques semblables. Notons que cette notion de similarité demeure imprécise. Ces auteurs insistent cependant sur le fait que les Odonates sont « *un mauvais matériel car leurs espèces sont trop peu nombreuses pour que l'on puisse disposer d'un faisceau suffisant pour que chaque habitat conditionne une population différente* ».

De la même manière, SAMWAYS *et al.* (1996) indiquent, dans une étude sur la faune odonatologique du Natal (Afrique du Sud) que les espèces (seuls les adultes sont étudiés ici) étaient « *apparently flexible in the type of vegetation on which they perched* ». En revanche, selon MOORE (1991), des changements importants dans la végétation rivulaire peuvent occasionner des modifications dans l'odonatocoenose d'une station. Il ne s'agit pas alors de réelle bio-indication, mais plutôt des conséquences écologiques d'une modification de la synécose *sensu* JARRY & VIDAL (1960) qu'un simple examen de la végétation elle-même permet de constater.

Il faut ici rappeler les travaux expérimentaux destinés à la mise en place d'un indice « macrophytes », qui décrit directement, *via* les végétaux autochtones, le milieu considéré (HAURY & PELTRE, 1993; HAURY *et al.*, 1995, etc.).

4.2. Les Odonates : un groupe descripteur des zones aval en milieu lotique ?

HABDIJA *et al.* (1997) notent la dominance des Odonates parmi les invertébrés prédateurs en zone aval, au sein des macrophytes d'une rivière karstique croate, et montrent que *Gomphus vulgatissimus*, *Onychogomphus* sp., *Platycnemis* sp. et des Cordulidae non déterminés sont essentiellement présents dans les bordures des zones les plus en aval du cours d'eau. On mettra cette observation en relation avec le nombre et la biomasse des taxons prédateurs échantillonnés selon la zonation choisie (tableau 1). Les Odonates apparaissent comme l'un des groupes les mieux représentés en aval (avec les Diptères Ceratopogonidae et les Chironomidae Tanypodinae).

	Cours supérieur	Cours moyen	Cours inférieur
Nombre de taxons prédateurs	17	27	21
dont Odonates	0	2	4
Biomasse des taxons prédateurs (brute en mg/m ²)	2967	6268	8165
dont Odonates	0	224	1779

Tableau 1. Nombre de taxons de macro-invertébrés prédateurs et biomasse selon la zone considérée sur la rivière Kupa (adapté de HABDIJA *et al.*, 1997)

Pour les zones lotiques, on pourrait donc affirmer que les Odonates semblent constituer un groupe descripteur des zones aval. Plusieurs raisons pourraient en effet le justifier: température de l'eau plus élevée qu'en amont, abondance de proies, etc.

Mais, en secteurs lotiques, le fait qu'ils soient plus généralement inféodés aux parties basses des rivières les exclut des méthodes indicielles à vocation généraliste, au moins en tant que taxons « indicateurs » *sensu* norme AFNOR NFT 90-350 (Indice Biologique Global Normalisé, 1992). On mettra également cette constatation en perspective avec les travaux sur la zonation longitudinale d'ILLIES & BOTOSANEANU (1963) qui ne citent aucun Odonate en tant que descripteur longitudinal des cours d'eau.

4.3. Les Odonates : un groupe descripteur des eaux stagnantes

4.3.1. Premier exemple : étude de la faune odonatologique d'un étang

En ce qui concerne les eaux stagnantes, les travaux de MACAN (1962, 1965, 1966, 1975, 1977) et de FRIDAY (1987) semblent attester de la grande dépendance entre la faune des Odonates et la végétation aquatique. MACAN (1965) montre que dans un étang, le nombre d'émergences d'*Enallagma cyathigerum* et de *Pyrrhosoma nymphula* est une quasi-constante chaque année, en l'absence de perturbation telle celle de 1957, où un nombre anormalement élevé de *Pyrrhosoma nymphula* était apparu, en raison d'une importante baisse de niveau (suite à un fort ensoleillement). Les feuilles de *Littorella* étaient très nombreuses en surface, ce qui avait facilité la ponte des Zygoptères. En même temps, les Éphéméroptères *Cloeon dipterum* et *Leptophlebia* sp. étaient très nombreux, offrant ainsi les proies nécessaires.

FRIDAY (1987) confirme l'avis de MACAN (1965) selon lequel la diversité de l'habitat (incluant la topographie des berges), qui détermine la diversité des macrophytes, est avec les mosaïques du substrat, le principal facteur de diversité. Ceci est aussi exact pour les Coleoptera et Heteroptera, entre autres (PALMER, 1981).

De même, PALMER (1973) montre que les espèces d'Odonates présentes (larves exclusivement, pour s'assurer de leur réelle autochtonie) dans un étang près de Peterborough (Angleterre) sont toutes inféodées à la végétation, à l'exception de *Pyrrhosoma nymphula*, présent aussi dans la vase. Il s'agit d'*Ischnura elegans*, *Enallagma cyathigerum*, *Coenagrion pulchellum*, *Coenagrion puella* pour les espèces communes, et pour les occasionnelles, *Lestes sponsa*, *Brachytron pratense*, *Aeshna grandis*, *Anax imperator*, *Sympetrum* sp., indéterminables à l'état de jeunes larves, bien que des adultes de *S. sanguineum* et *S. striolatum* aient été observés. La végétation aquatique conditionne donc la distribution des Odonates en milieux stagnants ou lenticques.

C'est ce que tente de montrer également BUCHWALD (1992) dans une étude d'*Orthetrum coerulescens* et *Ceriagrion tenellum* dans la région de Freiburg (Allemagne), en insistant cependant sur une sélectivité d'*O. coerulescens* vis-à-vis d'espèces végétales particulières (*Sparganium erectum* notamment). Néanmoins, la relation de choix n'est pas clairement établie, mais plutôt la simple cohérence entre la présence conjointe de l'Odonate et du Rubanier, plante répandue. En effet, BUCHWALD (1992) montre précisément que seuls 28% des ruisseaux abritant une « communauté » à *S. erectum* (au sens phytosociologique) hébergent aussi *O. coerulescens*, soit une large majorité (72 %) qui n'en abritent pas. Dans le cas de *Ceriagrion tenellum*, que BUCHWALD considère comme choisissant en priorité des

pièces d'eau avec une communauté à *Primulo-Schoenetum*, une série d'expérimentations (transport d'imagos vers des habitats différents, et décompte de ceux qui restaient en place) voudrait prouver que *C. tenellum* serait capable de distinguer certaines espèces dominantes dans son habitat de reproduction, qui seraient des « signaux ». Malgré ce qu'affirme BUCHWALD, il n'est pas possible d'affirmer « as a rule » que les lieux de reproduction des Odonates sont systématiquement déterminés par des données phytosociologiques, à la fois parce que :

- 1) les recherches sont trop fragmentaires sur ce point ;
- 2) une règle n'en est plus une dès l'instant où peuvent lui être opposés des contre-exemples ;
- 3) le phytosociologue ou l'entomologiste ne sont pas des libellules, et que la perception humaine d'un milieu n'est probablement pas celle qu'en ont les Odonates (CORBET, 1999).

4.3.2. Deuxième exemple : les anciens méandres du Rhône et de l'Ain

CASTELLA (1987) réalise un autre travail, dans lequel l'autochtonie des taxons est établie (larves exclusivement), sur deux groupes de 8 stations (chapelets d'étangs d'âges différents et plus ou moins interconnectés) situées sur d'anciens méandres du Rhône et de la rivière Ain.

Nous avons effectué une analyse de synécoparcimonie sur chacun des deux groupes de stations. En ce qui concerne le premier groupe (Rhône), la polarisation des caractères a été réalisée à l'aide d'un groupe externe réel (chenal principal du Rhône). 24 arbres également plus parcimonieux de Longueur = 56 ; CI = 0,39 ; RI = 0,47 ont été obtenus. Leur arbre de consensus strict présente une polytomie basale totale.

Nous en déduisons que :

- 1) il est impossible de conclure relativement à une zonation sur ce groupe, le coenogramme de consensus strict n'étant pas résolu, et ne faisant apparaître aucun groupe monocoenotique ;
- 2) *Platycnemis pennipes*, que CASTELLA associe avec des « *slight water movements present in this old bed* » (station R7), est également présent en R1, R4, et R8 où le courant est nul selon l'auteur ;
- 3) il semble exister une association entre *Calopteryx splendens* et *Coenagrion mercuriale* en R1 et R6, mais la station R7 abrite *C. splendens*, alors que *C. mercuriale* en est absent.

En ce qui concerne les huit anciens méandres de la rivière l'Ain, la polarisation des caractères a été faite sur un groupe externe réel: le chenal principal de cette rivière. L'analyse de parcimonie donne un seul coenogramme minimal de Longueur = 28; CI = 0,75 ; RI = 0,72 (fig. 3). La station A6 est en position très basale. Cette station est caractérisée par la présence d'une seule espèce d'Odonate, *Sympetrum sanguineum*. Elle est également la seule à être, selon CASTELLA (1987), un « *temporary biotope* », et la seule des 8 stations étudiées, à receler une flore de *Phragmites australis*, graminée très résistante à la sécheresse. Dans ce cas précis, et par référence au mode de ponte de *Sympetrum sanguineum*, qui dépose ses œufs sur la vase exondée, lesquels subissent une diapause hivernale (WESENBERG-LUND, 1913),

on peut supposer que la présence de cet Odonate, couplée à celle de *Phragmites australis*, est informative quant à l'absence de constance du niveau de l'eau dans ce bras mort de l'Ain.

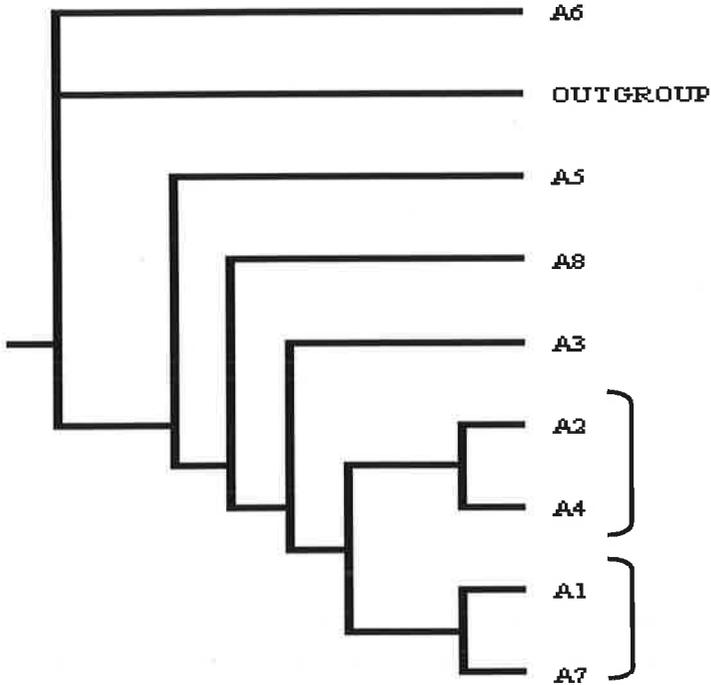


Figure 3. Coenogramme des stations d'anciens méandres de la rivière l'Ain caractérisées par les présences/absences de larves d'Odonates (à partir des données de CASTELLA, 1987)

Le coenogramme dégage deux groupes monocoenotiques: [A1+A7] et [A4+A2]. Le premier groupe est étayé par la présence de *Crocothemis erythraea*, et l'ensemble des deux groupes par celle de *Pyrrhosoma nymphula*. Si l'on examine la congruence avec la présence des macrophytes, on note que le groupe [A1+A7] correspond aux seules stations à posséder *Scirpus lacustris*, alors que le groupe [A2+A4] comporte le même type d'association végétale: *Carex* sp., *Potamogeton* sp., Characeae, *Berula erecta*. Les quatre stations [(A1+A7)+(A2+A4)] sont d'ailleurs les seules du groupe étudié à posséder en commun ces quatre macrophytes. Peut-on dire alors que les Odonates *C. erythrae* et *P. nymphula* sont «indicateurs» de biotopes particuliers, de leur dégradation, ou de leur âge?

4.4. Conclusion

Ces quelques exemples et remarques méthodologiques imposent donc la plus extrême prudence relativement à toute caractérisation d'un milieu, ou définition d'outils prédictifs, conjointement par les seuls macrophytes et Odonates, parce que :

- 1) les travaux préliminaires fiables sur ce point sont encore trop peu nombreux;
- 2) les outils d'analyse généralement employés peuvent introduire des artefacts, ou favoriser la scénarisation;
- 3) une biocénose est l'ensemble des composantes d'un milieu, et réduire les études à deux groupes implique nécessairement, du fait de ce choix, l'abandon d'informations potentielles pouvant être apportées par les autres ;
- 4) le choix des groupes pouvant être considérés comme informatifs n'est pas encore étayé par des séries d'études sur l'ensemble des organismes pouvant être également informatifs ;
- 5) le seul point commun entre une communauté végétale aquatique et les Odonates qui en sont réellement autochtones (larves) est la présence de l'eau. L'étude physico-chimique, et structurelle du milieu physique (profondeur, taille, ensoleillement, substrat, etc.) doit être le préalable aux études biocoenotiques ;
- 6) BUCHWALD (1992) parle de « coïncidences » et d'« hypothèses » et confirme bien que des études doivent être poursuivies et conduites dans le détail avant d'en tirer toute conclusion générale ;
- 7) plus généralement, s'agissant de construire une typologie, les remarques générales sur cette forme d'approche s'appliquent : exceptions nombreuses, vision statistique et non pas probabiliste, effet des attributs multiples et de leurs conjonctions, etc.

Cette utilisation exclusive des représentants d'un seul Ordre nécessite auparavant que :

- les limites de tolérance des insectes aux perturbations qu'ils subissent, y compris chimiques, soient clairement établies,
 - les divers « bruits » qui se superposent et constituent un milieu au sein duquel s'implantent et se développent des populations d'Odonates, puissent être individualisés (et leurs effets conjoints étudiés),
 - l'écologie et la biologie de chaque taxon soit parfaitement connues,
- toutes questions qui n'ont pas reçu encore toutes les réponses nécessaires.

5. Les Odonates marqueurs des facteurs abiotiques ?

5.1. Effet du pH de l'eau

Le travail de FRIDAY (1987), à l'inverse de ceux de MACAN (1965 à 1977) qui s'est intéressé à l'évolution à long terme du même étang, s'étend dans l'espace (16 étangs). Compte tenu de la durée du cycle d'observation, l'effet de l'hydrochimie sur les peuplements odonatologiques a pu être étudié. FRIDAY (1987) montre que les effectifs de *Ceriagrion tenellum* s'accroissent quand le pH diminue, alors que ceux de *Coenagrion puella* se réduisent. Mais cette observation n'est pas généralisable. De nombreux Odonates semblent indifférents au pH de l'eau qu'ils colonisent, bien que, selon FRIDAY, ils soient mieux représentés dans les étangs à pH inférieur à 6,8.

Les difficultés à mettre en évidence l'existence de relations entre les conditions physico-chimiques de l'eau et la présence/abondance des Odonates sont confirmées par le travail de ORMEROD *et al.* (1990) relatif à *Cordulegaster boltonii*. L'absence de larves de cet Odonate dans des rivières s'écoulant à travers des forêts de conifères

pouvait laisser penser que le pH fréquemment acide de ces cours d'eau en était la cause. Or, après étude de 18 rivières, ORMEROD *et al.* (1990) montrent que ce n'est pas l'acidité, ou la teneur en aluminium qui est responsable de cette absence, puisque l'Odonate est trouvé dans des rivières avec même pH (4,9), même température, et même teneur en Al (0,30 mg/L), mais ne coulant pas en forêt de conifères. L'explication de l'absence de *Cordulegaster boltonii* semble alors être due à deux raisons: 1) la faune entomologique volant en forêt de conifères est significativement réduite pendant la période de vol de *Cordulegaster* (nourriture); 2) ses larves sont inféodées à des rives colonisées par des *Juncus* et des *Molinia*, enfouies dans les débris organiques, lesquels sont absents en forêts de conifères. La présence ou l'absence de *Cordulegaster boltonii* de ces portions de rivières n'est donc pas dépendante de conditions physico-chimiques *sensu stricto*, mais d'un ensemble de conditions écologiques insatisfaisantes. Cette espèce, par son absence dans les portions de cours d'eau où elle devrait être potentiellement présente, ne peut donc être utilisée comme outil de bio-surveillance de la qualité de l'eau, mais plutôt comme simple « révélateur » de conditions écologiques particulières.

Le pH de l'eau semble donc n'avoir, globalement pour le groupe, qu'une importance toute relative.

5.2. Effet de la conductivité de l'eau

La teneur du milieu aquatique en sels dissous, est, avec le pH, une seconde composante physico-chimique pouvant déterminer la distribution des Odonates, notamment pour des raisons de régulation osmotique comme il a été montré par exemple pour *Aeschna cyanea* (KOMNICK, 1978) dont la larve, au-dessus d'une conductivité de l'eau de 300 $\mu\text{S. cm}^{-1}$, absorbe les ions Na^+ et Cl^- alors que sous ce seuil, elle maintient son hémolymphe à 300 $\mu\text{S. cm}^{-1}$ quelle que soit la conductivité (non nulle) du milieu. Néanmoins, si effectivement on peut dresser des tableaux dans lesquels les occurrences d'Odonates sont mises en relation avec la conductivité du milieu (voir CORBET, 1999, p. 195), il faut prendre garde à ne pas imputer, sans précaution, directement cette dépendance des populations à la concentration ionique. Cette dernière peut en effet affecter la végétation aquatique, donc les micro-habitats larvaires. CORBET (1999), citant CANNINGS & CANNINGS (1987), indique qu'au-dessus de 4892 $\mu\text{S/cm}$ les plantes immergées étaient inexistantes dans les lacs étudiés par ces auteurs.

Des expérimentations sont donc nécessaires pour confirmer avec rigueur le spectre de tolérance des taxons aux contraintes écologiques induites par la salinité des milieux.

De plus, de nombreuses espèces ont été signalées, en France, dans des milieux saumâtres: *Lestes barbarus* et surtout *L. macrostigma* dans des zones d'assèchement en Vendée et en Camargue (D'AGUILAR & DOMMANGET, 1998), *Ischnura elegans* en émergence sur des prés-salés en Manche alors que poissons marins, crevettes et crabes étaient présents dans le milieu aquatique (DOMMANGET, *comm. pers.*), et *Coenagrion mercuriale* a été observé dans des eaux saumâtres continentales de l'est de la France (JACQUEMIN, *comm. pers.*).

5.3. Teneur en oxygène dissous

L'effet d'autres composants abiotiques a été testé sur les Odonates. On citera par exemple les travaux de STEINER *et al.* (2000) sur les conditions de survie des Zygoptères *Enallagma* et *Platycnemis* dans des mares, ou de GAUFIN *et al.* (1974), aux Etats-Unis, relatifs à la teneur de l'eau en oxygène dissous, qui retient un seuil de 50% de survivants pour les larves d'*Argia vivida* avec une concentration en O₂ dissous de 3,0 mg/L (mais 10% des larves survivent 100 jours à une teneur en O₂ de 1,7 mg/L), ou bien 1,5 mg/L pour celles d'*Enallagma anna* (avec 20% de survie jusqu'à 35 jours à une teneur de 1,1 mg/L d'O₂ dissous).

5.4. Les métaux : exemples du cadmium et du zinc

BROWN & PASCOE (1988) montrent (tableau 2) qu'*Enallagma cyathigerum* et *Calopteryx splendens* sont peu sensibles aux effets du cadmium, confirmant les travaux de THORP & LAKE (1974) relativement au cadmium et au zinc ainsi qu'à la conjonction zinc-cadmium en Australie sur *Ischnura heterosticta* (DL50 à 48h : 1654 mg/L et 233 mg/L à 96h) alors que pour l'Éphéméroptère Leptophlebiidae *Atalophlebia australis*, la DL50 s'établit à 269 mg/L après 48h, et à 0,84 mg/L après 96h). Des recherches semblables restent à mener pour les autres polluants métalliques.

Espèce	Ordre	après 24 heures	après 48 heures	après 96 heures
<i>Serratella ignita</i>	Éphéméroptère	54	19	12
<i>Baetis rhodani</i>	Éphéméroptère	95	2,2	0,7
<i>Rhyacophila dorsalis</i>	Trichoptère	1100	650	400
<i>Isoptera grammatica</i>	Plécoptère	1300	420	-
<i>Dinocras cephalotes</i>	Plécoptère	-	1500	560
<i>E. cyathigerum</i>	Odonate	6500	2900	650
<i>Calopteryx splendens</i>	Odonate	8000	3800	1500

Tableau 2. DL50 de cadmium, en mg/L, (dose létale pour 50 % de la population testée) pour quelques espèces d'insectes à larves aquatiques (d'après BROWN & PASCOE, 1988)

5.5. Les polluants organiques

En ce qui concerne les pesticides, MUIRHEAD-THOMPSON (1973) teste quatre Odonates africains: *Pseudagrion kersteni*, *Crocothemis divisa*, *Crocothemis sanguinolenta*, et *Zygonyx torrida* exposés à plusieurs pesticides (DDT, Lebaycid, Thiodan, Toxaphene, Baygon, Folidol (parathion), Sevin (Carbaryl), Bayluscide, et Frescon) en laboratoire, pendant 1 heure, à des concentrations croissantes. Ces larves d'Odonates semblent très résistantes au DDT puisqu'une dose de 20 ppm n'est létale que pour 12 % des sujets testés, contre 100 % de mortalité chez des Éphéméroptères du genre *Baetis* exposés à une dose de 1 ppm. Dans le cas du Lebaycid (Fenthion), les Zygoptères apparaissent comme plus tolérants que les Libellulidae à de longues expositions, alors que le phénomène est inverse dans le cas du DDT.

Une tentative de classement par niveau de « toxiphobie » (polluosensibilité) a été proposée par RAMADE *et al.* (1984), pour l'évaluation des impacts dus à la pollution agricole sur les milieux lenticques (tableau 3).

Familles	Ordre	Sensibilité estimée
Caenidae	Éphéméroptères	4
Baetidae	Éphéméroptères	4
Lestidae	Odonates	4
Coenagrionidae	Odonates	3
Libellulidae	Odonates	3
Gomphidae	Odonates	3
Aeschnidae	Odonates	3
Corduliidae	Odonates	3

Tableau 3. Échelle de sensibilité estimée pour les familles de Paléoptères de la macrofaune lenticque (repris d'après RAMADE *et al.* 1984) (pour la région Ile-de-France)

Les familles d'Odonates retenues comme indicatrices sont les Coenagrionidae et les Corduliidae. Le niveau de toxiphobie a été estimé selon une échelle de 1 à 6 (tableau 3) en fonction de données écotoxicologiques de la littérature, et à partir de tests en laboratoire. Le tableau 3 appelle quelques remarques : (1) les Gomphidae, sous nos climats, regroupent essentiellement des espèces lotiques ; (2) le niveau taxinomique choisi (la famille) recouvre des réalités écologiques très différentes selon les espèces ainsi regroupées ; (3) la mise au même niveau de polluosensibilité des Éphéméroptères Baetidae et des Odonates Lestidae est contredite, notamment par les travaux de MUIRHEAD-THOMPSON (1973) ; (4) l'étude a été réalisée sur quelques mares de la région parisienne. Elle mériterait d'être complétée et vérifiée sur d'autres sites.

Il serait nécessaire de réaliser des expérimentations relativement à la polluosensibilité d'un large spectre de taxons potentiellement présents dans les milieux devant être évalués, et de les confirmer par des études comparatives afin de ne retenir, le cas échéant, que les groupes réellement discriminants. Cela suppose d'opérer à un niveau taxinomique plus proche des réalités écologiques.

5.6. Utilisation des Odonates dans les indices de qualité des eaux douces

Il a été exposé ci-dessus les limites de l'utilisation des Odonates dans les méthodes classiques d'évaluation indicielle de la qualité des milieux. Si le Biological Monitoring Working Party Score./ASPT (ARMITAGE *et al.*, 1983) prend en compte les Odonates, en revanche ni l'Indice Biologique Général Normalisé français (Norme AFNOR NFT 90-350), ni l'indice danois (SKRIVER *et al.*, sous presse), ni le Biotic Score britannique (CHANDLER, 1970), par exemple, ne retiennent d'Odonates dans leurs grilles de taxons indicateurs.

Plus concrètement, CARCHINI & ROTA (1985) comparent des présences/absences de larves d'Odonates dans deux rivières italiennes, l'une très peu polluée, l'autre plus dégradée, en y affectant les caractéristiques physico-chimiques majeures, relevées au moment du prélèvement des larves, au long d'une année. *Calopteryx splendens*, *Gomphus vulgatissimus*, *Orthetrum brunneum* par exemple, parmi de nombreuses autres espèces, apparaissent comme de piètres indicateurs, supportant par exemple une DBO5 jusqu'à 4,9 mg/L. Seul *Lestes viridis* semblerait un peu plus polluosensible.

5.7. Conclusion

Les Odonates ne peuvent être utilisés, en routine, dans le cadre d'outils indiciaires de bio-surveillance, en particulier des rivières, à cause de leur rareté, voire absence, des parties amont des cours d'eau et aussi en raison de leur tolérance aux polluants, même si cette tolérance doit être modulée, taxon par taxon.

La méconnaissance de l'écologie des larves est aussi un obstacle à toute analyse préalable à la définition d'outils biologiques d'évaluation de la qualité des eaux. Des travaux complémentaires à ce propos sont indispensables à la compréhension des écosystèmes considérés.

La détermination spécifique des larves a pu apparaître comme délicate puisque seulement 80% des espèces ouest-paléarctiques sont considérées comme aisément déterminables au niveau spécifique par un entomologiste averti (GERKEN & STERNBERG, 1999), probablement faute d'outil fiable d'identification. Ce problème est en passe de résolution (HEYDEMANN & SEIDENBUSCH, 1993 ; GERKEN & STERNBERG, 1999).

En revanche, la capacité des Odonates à concentrer les polluants en fait un accessoire privilégié pour le suivi des micro-polluants organiques, et des métaux lourds. Cet aspect du « *biomonitoring* » *sensu lato* utilise des espèces dites « sentinelles ».

6. La bio-surveillance : « espèces sentinelles »

6.1. Définition

La capacité des organismes à accumuler les polluants, sans que cette accumulation soit létale, a été utilisée initialement pour rechercher des radionucléides dans les écosystèmes marins (PHILLIPS, 1980).

L'espèce sentinelle idéale a été définie par PHILLIPS (1980), HELLAWELL (1986), BLANDIN (1986), etc. Huit critères ont été retenus :

- 1) il doit y avoir une corrélation simple entre la concentration du polluant chez un individu d'une espèce et la pollution moyenne du polluant dans l'environnement, en tous points, et sous toutes conditions ;
- 2) il ne doit pas y avoir d'effet létal sur la fertilité d'un individu de l'espèce retenue, même à la concentration maximale de polluant ;
- 3) les espèces doivent être autochtones et sédentaires (matériel larvaire obligatoire pour les Odonates) ;

- 4) les individus doivent être de taille suffisante pour fournir la quantité nécessaire de tissus à analyser ;
- 5) l'espèce doit avoir une large répartition géographique afin de faciliter les comparaisons spatiales ;
- 6) la durée de vie du taxon doit être suffisante pour permettre d'étudier les effets à long terme ;
- 7) la collecte doit être aisée ;
- 8) les animaux doivent être faciles à conserver vivants en laboratoire.

6.2. Le cas des Odonates

ROSENBERG (1975b) étudie la concentration de Dieldrin (pesticide organochloré) chez les macroinvertébrés, par expérimentation dans un marais de l'Alberta. Quarante-sept jours après son application, le pesticide était indécélable tant dans les boues et l'eau que dans la végétation. En revanche, au terme de l'étude (424 jours pour les Zygoptères étudiés, et 376 pour les Anisoptères *Sympetrum costiferum* et *Aeshna interrupta*), il était encore mesurable dans le zooplancton, chez les Gastéropodes aquatiques, les larves de Chironomidae, les Hirudinea, les larves et adultes de Coléoptères Dytiscidae, et les larves d'Odonates. Pour les Odonates, la concentration maximale était obtenue après 21 jours d'exposition au pesticide chez les Anisoptères et après deux jours chez les Zygoptères (*Lestes congener*, *L. disjunctus* notamment).

S'il reste des problèmes à régler (nécessité de nombreuses études expérimentales pour déterminer les corrélations entre les concentrations animal/milieu, les interactions entre les divers polluants, les interactions entre polluants et éléments du milieu, la définition de procédures d'acquisition de données, par exemple), les larves d'Odonates qui répondent favorablement aux huit critères de l'espèce sentinelle « idéale » pourraient constituer un matériel biologique à prendre en compte pour une utilisation en routine.

7. Les Odonates, espèces bio-informatives ?

7.1. Définition et utilisation

Nous définissons le concept de taxon « bio-informatif » en référence au « témoignage biologique » *sensu* D'AGUILAR & DOMMANGET (1998). Une espèce bio-indicatrice représente un potentiel d'informations très précises, « désigne » des traits du milieu préalablement étudiés et définis, alors que la notion de « bio-information » est plus générale et ne correspond qu'à la simple présence autochtone d'un taxon en un lieu, à un instant donné.

La présence réelle d'une espèce dans une station (= l'ensemble des caractéristiques, abiotiques, floristiques, et faunistiques d'une portion définie de l'espace) est censée informer sur la nature du milieu considéré, et symétriquement, son absence réelle à une autre station informerait sur l'éventuelle dégradation de celle-ci.

Néanmoins, la présence réelle d'un taxon en un point donné informe-t-elle davantage que le simple constat du couple ponctuel espèce/milieu? En effet, l'accumulation de données de ce type ne permet pas forcément de définir une loi

générale relativement aux besoins de cette espèce, qui ne souffrirait pas d'exceptions. Il est incertain de déduire de ce type de démarche des options de gestion de la biodiversité qui soient absolument efficaces.

Par exemple, *Coenagrion mercuriale* semblerait être inféodé de préférence aux eaux courantes, depuis les suintements jusqu'aux ruisseaux sans oublier les fossés et les rigoles, généralement sur sols calcaires (CASTELLA, 1987 ; DOMMANGET, 1987 ; GRAND, 1996). Les berges des cours d'eau doivent être en pente douce et fortement éclairées. Cette espèce serait défavorisée par l'altitude, les sols acides, les secteurs très boisés, l'assèchement des zones humides, la rectification des berges des ruisseaux, la dégradation anthropique des eaux.

Des milliers de stations peuvent ainsi être théoriquement favorables à *Coenagrion mercuriale*, mais ne pas l'héberger. Par contre, ce Coenagrionidae peut fort bien être trouvé sur un ruisseau de tourbière, aux berges rectilignes, dans une forêt en zone pré-urbaine (Forêt de Rambouillet, Yvelines, France, Dommanget, *comm. pers.*), ou être considéré (FERRERAS ROMERO, 1984) comme associé à des cours d'eau moyennement ou fortement minéralisés, dont la température ne dépasserait pas 20°C pour ceux ayant un courant permanent, au pH de 8, et avec une concentration en oxygène dissous de 5 mg/L. Ce travail de FERRERAS ROMERO repose sur une analyse phénétique utilisant notamment l'indice de similarité de BARONI-URBANI & BUSER (1976) et d'une analyse en composantes principales, et n'a pu être retraité par la synécoparcimonie, faute de matrice publiée.

En revanche, trouver *C. mercuriale*, s'assurer de son autochtonie dans une station, très précisément définie par l'ensemble des éléments qui la composent, puis ne plus trouver cet Odonate l'année suivante au même endroit permet, par comparaison avec l'ensemble des autres données, biotiques et abiotiques, d'essayer de comprendre la raison de cette disparition.

L'observateur a, dans ce cas, été informé d'une modification du milieu par *C. mercuriale*. Il lui reste à trouver les taxons indicateurs de ce changement, et/ou les modifications abiotiques qui ont pu l'occasionner.

Cet exemple montre que la bio-information serait inadaptée pour établir une « typologie » et comparer des stations. Par contre, elle serait mieux adaptée pour rendre compte de changements intervenus à une station précise. Une espèce bio-informative doit s'insérer dans une démarche de suivi à long terme, selon un protocole établi *ex ante*.

7.2. Exemples d'application

DE RICQLES (1988), dans un travail s'étalant sur 27 années d'observations, dans les combes du Périgord, intégrant les modifications anthropiques des sites (création d'étangs par exemple), constate l'émergence :

- d'un groupe d'« autochtones en déclin », comportant *Somatochlora flavomaculata*, *Ischnura pumilio*, *Ceriagrion tenellum*, *Orthetrum coerulescens*,
- d'un groupe « autochtones stables ou en accroissement » (*Calopteryx virgo*, *Coenagrion puella*, *Ischnura elegans*, *Sympecma fusca*, *Pyrrhosoma nymphula*, *Lestes viridis*, *Cordulegaster boltonii*, *Aeschna cyanea*, *A. mixta*, *Anax imperator*,

Libellula depressa, *L. quadrimaculata*, *Orthetrum cancellatum*, *Sympetrum striolatum*),

- d'un groupe d'« immigrants installés » (*Coenagrion lindenii*, *Enallagma cyathigerum*, *Platycnemis acutipennis*, *Gomphus pulchellus*, *Orthetrum brunneum*, *Sympetrum sanguineum*)
- et enfin d'un groupe d'« immigrants possibles ».

En confrontant ces modifications faunistiques à long terme avec les modifications anthropiques introduites dans le milieu étudié et avec une typologie des espèces en fonction du biotope des larves, DE RICQLES (1988) donne des explications à ces modifications de richesse et d'abondance : par exemple *Orthetrum coerulescens*, dont les larves colonisent plutôt de très petites mares boueuses, est en régression comme celles-ci. Par contre, *Enallagma cyathigerum* est venu coloniser les nouveaux vastes plans d'eau établis dans les Combes. L'auteur suggère que richesse et abondance de la faune odonatologique pourraient être le signe d'une dégradation irréversible du milieu, par action anthropique, ce qui le conduit à évoquer la possibilité, pour les Odonates, d'être des « indicateurs de tendance ». Ce travail montre effectivement l'intérêt informatif de l'étude temporelle des populations, sur le moyen et long terme, et permet même d'envisager qu'il puisse être donné un caractère « prédictif » à ces études.

De la même façon, VOSHELL & SIMMONS (1978) étudient la faune odonatologique (larves) d'une rivière, préalablement à la mise en service d'une retenue artificielle, en 1969 (station R69 sur la rivière et station T69, ses affluents) puis, annuellement, de 1972-1973 à 1974-1975, la colonisation de ce réservoir par les libellules (Lake Anna, Virginie, États-Unis ; stations nommées L72, L73, L74). Ils constatent qu'antérieurement à la mise en eau du barrage, 16 espèces au total étaient présentes sur le réseau lotique considéré (soit 11 sur R69, et 11 également sur T69), et qu'après mise en eau, ce chiffre est passé à 6 espèces (L72), puis 9 (L73 et L74) dans le lac artificiel. Il s'agit donc là d'étudier à la fois une « perte de biodiversité » suite à un impact anthropique, mais aussi la colonisation du milieu nouvellement créé. Les conclusions des auteurs conduisent à l'émergence de quatre groupes : les « rhéophiles obligatoires » (*Calopteryx maculata*, *Cordulegaster maculatus*, *Progomphus obscurus*), les « précurseurs facultatifs » (*Enallagma civile*), les « tardifs facultatifs » (*Argia apicalis*, *Enallagma basidens*, *Dromogomphus spinosus*, *Macromia georgina*, *Perithemis tenera*), et enfin les « limnophiles » (*Epithea cynosura* et *Epithea princeps*). Une double analyse de synécoparcimonie (figs 4 et 5) montre des résultats sensiblement différents.

Si effectivement la dimension temporelle est bien établie, les taxons informatifs, qui soutiennent les groupes monocoenotiques, sont différents : en prenant l'intégralité des espèces rhéophiles (c'est-à-dire collectées à la fois sur R69 et T69), il est impossible de conclure (fig. 4) puisqu'on obtient une polytomie basale.

En soumettant la matrice à une nouvelle analyse (groupe externe vide, distinction entre les espèces de la rivière (R69) et des affluents (T69), on obtient (fig. 5) un seul arbre parcimonieux (L=29, CI=0.82, RI=0.68).

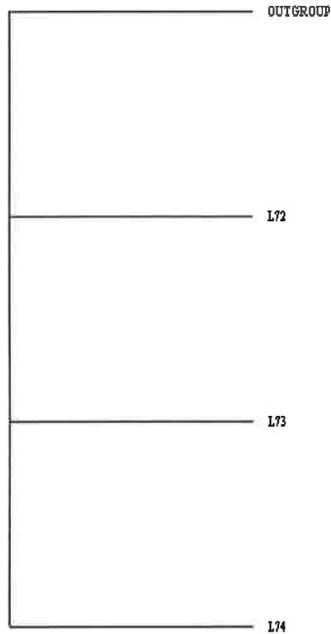


Figure 4. Arbre de consensus de deux arbres également parcimonieux ($L=30$; $CI=0.76$; $RI=0$) selon les données de VOSHELL & SIMMONS, 1978 en regroupant l'ensemble de l'odonatocoenose des milieux lotiques (voir texte).

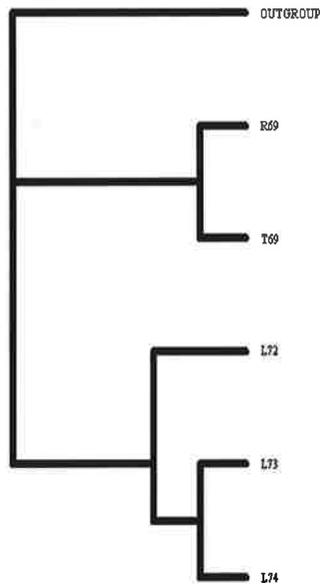


Figure 5. Unique arbre parcimonieux ($L=29$; $CI=0.82$; $RI=0.68$) selon les données de VOSHELL & SIMMONS (1978), outgroup hypothétique vide, (voir texte pour les abréviations).

L'étude taxon par taxon, par analyse de congruences sur l'arbre minimal, fait alors apparaître :

- des taxons strictement inféodés au cours principal de la rivière : *Enallagma* sp., *Nehalennia* sp., *Progomphus obscurus*, *Leucorrhinia frigida* ;
- des taxons strictement inféodés aux affluents : *Calopteryx maculata*, *Anax* sp., *Neurocordulia* sp., *Ladona* sp., *Cordulegaster maculatus* ;
- des taxons indifférents au type de milieu lotique : *Argia* sp., *Aeschna* sp. ;
- deux taxons strictement précurseurs (et disparus ensuite) sur le lac artificiel : *Enallagma civile* (qui représente alors selon les auteurs, 95% de la faune odonatologique du lac) et *Erythemis simplicicollis* ;
- des taxons présents dès l'origine du lac artificiel, mais ne disparaissant pas ensuite : *Epitheca cynosura*, *Epitheca princeps* ;
- des taxons plus tardivement colonisateurs (deuxième année) : *Argia apicalis*, *Enallagma basidens*, *Ischnura* sp. ;
- des taxons ubiquistes (vivant en milieux lotique et stagnant) : *Perithemis tenera*, *Macromia georgina*, *Boyera vinosa*, *Hagenius brevistylus*, *Dromogomphus spinosus*.

On note ici que :

- a) les conclusions, à partir d'une même matrice de données, peuvent être grandement influencées par l'outil d'analyse,
- b) l'étude des processus de colonisation nécessite des déterminations fines (si possible spécifiques) des taxons étudiés puisque dans le même genre (*Enallagma* par exemple), les comportements sont très différents d'une espèce à l'autre,
- c) la nécessité à l'avenir d'études auto-écologiques spécifiques pour étayer les discussions.

Par ailleurs, l'étude de VOSHELL & SIMMONS (1978) ne souffre pas de biais relatifs à l'autochtonie des taxons, puisqu'elle a été réalisée sur des larves. Une étude de PILON & LEBUIS (1976) sur des milieux aquatiques canadiens (mais reposant en grande partie sur des adultes) fait par exemple apparaître des présences d'espèces en « sous-bois » (donc en milieu strictement terrestre), *Boyera vinosa* et *Leucorrhinia frigida* sur des lacs dystrophes (alors que les larves de ces deux espèces n'ont été prélevées qu'en zone lotique par VOSHELL & SIMMONS), *Cordulegaster maculatus* sur des lacs eutrophes au Canada alors que rhéophiles en Virginie ; à l'inverse, *Hagenius brevistylus* n'est signalé que de ruisseaux par les Canadiens, alors qu'il est ubiquiste pour VOSHELL & SIMMONS.

La notion d'« indicateurs de tendance » évoquée par DE RICQLES (1988) est donc pertinente, sous réserve de respecter un protocole de prélèvement s'assurant de la réelle autochtonie des taxons, et de le limiter à cette seule recherche d'information.

Cette méthode limitative a par ailleurs été employée en Allemagne (OTT, 2001) pour évaluer les conséquences possibles des variations de niveau d'eau sur une zone d'environ 50 ha d'un complexe de vallées, riche en milieux humides variés, au sud-est de Kaiserslautern (*Täler und Verlandungszone am Gelterswoog*). OTT indique que

très peu de facteurs ont affecté la population odonotologique, à l'exception de réempoissonnements et de variations dans les niveaux d'eau. Une liste de taxons sensibles à ces différents effets est établie sur la base d'observations empiriques, et nécessiterait des études complémentaires pour en confirmer les conclusions, et transformer une simple évaluation en outil d'analyse. Il semble cependant nécessaire de noter qu'il s'agit là de tenter d'évaluer des impacts anthropiques potentiels sur une odonotocoenose, donc de se situer dans une perspective conservacionniste, plutôt que de réaliser un véritable outil de bio-surveillance, tel que défini en préalable au présent travail. Une variation de niveau d'eau peut se mesurer en continu avec un appareillage simple, plutôt que de recourir à une étude lourde de biomonitoring. A l'inverse, l'absence d'Odonates d'un ruisseau peut être (JOLIVET *et al.*, 2002) une indication relative à l'aspect temporaire du cours d'eau considéré, lequel peut ne pas être l'objet d'un suivi hydrologique programmé.

7.3. Les Odonates descripteurs de l'évolution paysagère

BLANDIN (1986) donne un bilan sur les travaux liés au concept de « paysage » en écologie. Le travail de DE RICQLES (1988) suggère que les Odonates pourraient être des *media* descriptifs de l'évolution paysagère, ce qui ne correspond pas à l'appellation de bio-indication, telle que nous l'avons définie ci-dessus, mais représente toutefois un incontestable intérêt scientifique, voire économique (politique d'aménagement du territoire).

Néanmoins, CORBET (1999) souligne les problèmes que peuvent poser les Odonates en tant qu'« indicateurs de qualité générale de l'habitat » :

- 1) les critères de définition des habitats peuvent être différents selon les Libellules et l'idée que s'en font les chercheurs ;
- 2) les espèces peuvent avoir d'autres exigences en matière d'habitat que le besoin d'eau non polluée ;
- 3) il faut s'intéresser aux assemblages d'espèces (« representative spectrum of Odonates (RSO) » *sensu* SCHMIDT, 1985), plutôt qu'aux espèces individuelles ;
- 4) des espèces qui coexistent peuvent toutefois avoir des exigences similaires en matière de micro-habitats, et des niveaux différents de tolérance aux polluants ;
- 5) des aspects particuliers de pollution (sédimentation, colmatage des fonds, etc.) peuvent affecter fortement l'abondance et la répartition des espèces ;
- 6) la vitesse de recolonisation post-impact varie en fonction des capacités des adultes de se disperser.

Une utilisation des Odonates comme indicateurs de la qualité générale de l'habitat passe par une meilleure connaissance de la biologie au sens le plus large de ces organismes.

8. Conclusion

De la définition précise des concepts prévalant à toute démarche de nature scientifique dépend la robustesse des conclusions. Le terme « bio-indicateur » pour les Odonates recouvre actuellement des notions très différentes.

L'utilisation d'insectes indicateurs de qualité des milieux devrait privilégier ceux qui sont les plus « proches » de la ressource primaire, s'ils sont bien connus et

facilement déterminables lors des premiers stades, si leur biologie est suffisamment étudiée, leur écologie connue, et leur polluosensibilité rigoureusement établie par des études éco-toxicologiques. En revanche, la fonction de bio-descripteur, et surtout d'outil de « datation » des modifications du milieu semble une voie intéressante, qu'il convient d'assurer par des études fondamentales et des expérimentations nombreuses, sur des périodes longues, avant d'en tirer des outils de gestion.

Une place particulière doit être attribuée par ailleurs aux insectes prédateurs, donc aux Odonates, dans la mesure où ils sont susceptibles d'accumuler les polluants.

Il a été proposé de privilégier la prise en compte des taxons les plus déterminants (« keystone species » *sensu* MILLS *et al.*, 1993 ou « ecosystem engineer », *sensu* STORK & EGGLETON, 1992) pour le milieu, plutôt que leurs épicoenoses, qui peuvent apporter un « bruit de fond » à l'étude plutôt que de l'étayer. Mais la qualité de la caractérisation d'un milieu s'accroissant en raison du nombre de caractères qui y participent, l'analyse devrait plutôt se faire initialement en « total evidence » et donc idéalement inclure l'ensemble des macro-invertébrés benthiques. Les impératifs du gestionnaire (coûts notamment) peuvent imposer une réduction du nombre de taxons à prendre en considération, mais l'état actuel des connaissances (biologie, écologie, écotoxicologie, etc.) n'autorise pas, sans risque d'erreur, un tel abandon d'informations.

Retenir une espèce comme informative suppose que l'on sache exactement tout des contraintes nécessaires et suffisantes pour qu'elle soit autochtone dans une station. Or un taxon peut (plasticité écologique) être présent en de nombreux lieux, parfois fort différents les uns des autres, sauf quelques rares exceptions (par exemple larves de *Lestes macrostigma* inféodées aux eaux saumâtres, DOMMANGET, *comm. pers.*). Sa présence peut donc être liée à de multiples causes, certaines échappant encore à l'analyse.

Réciproquement, il faut aussi définir exactement quelles causes peuvent provoquer sa disparition de la station étudiée. Ces causes peuvent aussi être multiples, voire complexes, résultant d'une conjonction d'éléments très différents. En admettant que la seule solution pour déterminer les causes de disparition serait de modifier arbitrairement un milieu X, à titre expérimental, élément par élément, jusqu'à disparition du taxon de la station étudiée, rien ne permet cependant d'extrapoler en un autre lieu Y, puisqu'il n'existe pas deux stations rigoureusement identiques, et que les raisons de la présence du taxon en X ne sont peut-être pas les mêmes qu'en Y.

Cette liste de problèmes, dont le moindre n'est pas le choix des taxons informatifs, nécessite la poursuite d'études fondamentales en synécologie théorique, écologie, chorologie, écotoxicologie des stades larvaires, biogéographie et en systématique voire phylogénie, au besoin à la lumière des techniques modernes, telles par exemple la microscopie électronique et la biologie moléculaire. Il est indispensable que les outils d'analyse utilisés pour l'exploitation des données introduisent le moins d'artefacts possibles, qu'ils ne procèdent à aucune exclusion de taxons *a priori*, à aucune scénarisation des phénomènes, et qu'ils permettent de confronter aux résultats biologiques intrinsèques, le plus possible sinon l'ensemble des données externes, biotiques et abiotiques.

Remerciements

C'est pour nous un plaisir de remercier pour son aide, notamment bibliographique, le Professeur Jean Legrand (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris). Jean-Louis Dommanget (INRA) nous a fourni de nombreuses informations de terrain non publiées : qu'il en soit remercié.

9. Bibliographie

- AGUESSE P. 1964. Notes sur l'écologie et la répartition des Odonates du Massif Central. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **69**: 223-232.
- AGUESSE P. 1968. *Les Odonates de l'Europe occidentale, du nord de l'Afrique et des îles atlantiques*. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen, 4, Masson, Paris: 268 pp.
- ALBA-TERCEDOR J., PICAZO-MUNOZ J. & ZAMORA-MUNOZ C. 1995. Relationships between the distribution of mayfly nymphs and water quality in the Guadalquivir River Basin (southern Spain). In: Corkum L.D. & Ciborowski J.J.H. (eds). *Current Directions in Research on Ephemeroptera*. Canadian Scholar's Press, Toronto: 41-54.
- ARMITAGE P.D., MOSS D., WRIGHT J.F. & FURSE M.T. 1983. The performance of a new biological water quality score system based on macroinvertebrates over a wide range of unpolluted running-water sites. *Water Research*, **17**: 333-347.
- BAGGE, P. & SALMELA, V.-M. 1978. The macrobenthos of the River Tourujoki and its tributaries (Central Finland). 1. Plecoptera, Ephemeroptera and Trichoptera. *Notulae Entomologicae*, **58**:159-168.
- BARONI-URBANI C. & BUSER M.W. 1976. Similarity of binary data. *Systematic Zoology*, **25** : 251-259.
- BASAGUREN A., CACHO M. & ORIVE E. 1991. Ordination of small fast-running rivers by means of selected taxa of Plecoptera, Ephemeroptera and Trichoptera. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **24**(3) :1979-1981.
- BAUMGARTNER A. & WARINGER J.A. 1998. Longitudinal zonation and life cycles of macrozoobenthos in the Mauerbach near Vienna Austria. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, **82** : 379-394.
- BELLAN-SANTINI D., DAUVIN J.C. & BELLAN G. 1994. Analyse de données en écologie benthique: utilisation de la méthode de l'analyse de parcimonie. *Oceanologica Acta*, **17**(3): 331-340.
- BLANDIN P. 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d'Ecologie*, **17** (4) : 215-307.
- BOTOSANEANU L. 1979. Quinze années de recherche sur la zonation des cours d'eau: 1963-1978 (Revue commentée de la bibliographie et observations personnelles). *Bijdragen tot de Dierkunde*, **49**(1): 109-134.
- BROWN A.F. & PASCOE D. 1988. Studies on the acute toxicity of pollutants to freshwater macroinvertebrates. 5. The acute toxicity of cadmium to twelve species of predatory macroinvertebrates. *Archiv für hydrobiologie*, **114**: 311.

- BUCHWALD R. 1992. Vegetation and dragonfly fauna-characteristics and examples of biocenological field studies. *Vegetatio*, **101**: 99-107.
- BURMEISTER E.G. & F. REISS 1983.- Die faunistische Erfassung ausgewählter Wasserinsektengruppen in Bayern. Teil I - Die faunistische Erfassung der Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera und Trichoptera (Insecta) in Bayern. - *Informationsber. Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft*, **7**: 9-141, München.
- CAO Y. 1999. Rare species are important in bioassessment (Reply to the comment by Marchant). *Limnology and Oceanography*. **44**(7) : 1841-1842.
- CAO Y., WILLIAMS D. D. & WILLIAMS N. E. 1998. How important are rare species in aquatic community ecology and bioassessment? *Limnology and Oceanography*, **43** (7) : 1403-1409.
- CARCHINI G. & ROTA E. 1985. Chemico-physical data on the habitats of rheophile Odonata from Central Italy. *Odonatologica*, **14**(3): 239-245.
- CASTELLA, E., 1987. Larval odonata distribution as a describer of fluvial ecosystems: the Rhône and Ain Rivers, France. *Advances in Odonatology*, **3**: 23-40.
- CHANDLER J.R. 1970.- A biological approach to water quality management. *Water Pollution Control*, **69**: 415-421.
- CHUTTER F.M. 1970. Hydrobiological studies in the catchment of Vaal Dam, South Africa. Part 1. River zonation and the benthic fauna. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* . **55**:445-494.
- CORBET P. S. 1999.- *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Ed. Harley Books, Colchester : 862 pp.
- CULP J.M & DAVIES R.W. 1982. Analysis of longitudinal zonation and the river continuum concept in the Oldman – South Saskatchewan River system. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **39** : 1255-1266.
- D'AGUILAR J. & DOMMANGET J-L. 1998. *Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du Nord*. Les Guides du Naturaliste ; Delachaux & Niestlé 2^{ème} édition. 463 pp.
- DARBLADE S. & AVIGNON S. 1999. Influence du traitement des eaux et de la réaffectation d'un site sur les Odonates (Arjuzanx, Landes). *Gibier Faune Sauvage. Game Wild*, **16**(4): 339-353.
- DE RICQLÈS A. 1988. Les odonates de Dordogne et leur intérêt comme indicateurs de l'évolution des milieux à moyen terme. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, **43**: 177-194.
- DECAMPS H. 1967. Introduction à l'étude écologique des Trichoptères des Pyrénées. *Annales de Limnologie*, **3**(1): 101-176.
- DEVAN P. 1986. Structure, zonation and species diversity of the mayfly communities of the Belá River basin, Slovakia. *Hydrobiologia*, **135** : 155-165.
- DOHET A., D. DOLISY, L. ECTOR, L. HOFFMANN 1996. «Distributions of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera in first-order streams of the river Our (Luxembourg) in relation to the biological and chemical quality of water», publié dans les Actes du «Third Benelux Congress of Zoology», 1996, Namur (Belgique).

- DOMMANGET J-L. 1987. *Etude faunistique et bibliographique des Odonates de France*. Secrétariat Faune-Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; Collection Inventaires de Faune et de Flore, **36**: 1-283.
- DREUX P. 1963. Evaluation de l'effectif d'une population par la méthode des marquages et recaptures. *La Terre et la Vie*, **3** : 367-381.
- ELLIOTT J.M. 1993. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Association, Scientific Publication n° 25*: 159 pp.
- FERRERAS ROMERO M. 1984. The Odonate communities associated with distinct aquatic environments of the Sierra Morena (Andalusia), Spain. *Notulae Odonatologica*, **2**(4): 53-72.
- FRIDAY L.E. 1987. The diversity of macroinvertebrate and macrophyte communities in ponds. *Freshwater Biology*, **18**: 87-104.
- GALDEAN N. BACALU P. & STAIU G. 1995. Biological division of the River Crisul Alb and Crisul Negru (Romania) into zones according to the mayflies fauna and of the ichthyofauna. *Trav. Mus. Hist. nat. «Grigore Antipa»*, **35**: 567-592.
- GAUFIN A.R., CLUBB R., & NEWELL R. 1974. Studies on the tolerance of aquatic insects to low oxygen concentrations *Great Basin Naturalist*, **34**(1) : 45-59.
- GERKEN B. & STERNBERG K. 1999 *Die Exuvien Europäischer Libellen* [The exuviae of european dragonflies]. Huxaria Druckerei GmbH, Verlag und Werbesagentur, Höxter: 354 pp.
- GIBON F.M. & STATZNER B. 1985. Longitudinal zonation of lotic insects in the Bandama system (Ivory Coast). *Hydrobiologia*, **122** : 61-64.
- GRAND D., 1996. *Coenagrion mercuriale* (Charpentier, 1840). In : HELSDINGEN P. J., WILLEMSE L. & SPEIGHT M. C. D., *Background information on invertebrates of the Habitats Directive and the Bern Convention*.- Conseil de l'Europe, Nature and environment, n°80, Part II - Mantodea, Odonata, Orthoptera and Arachnida : 245-253.
- GUINAND B., IVOL J-M. & TACHET H. 1996. Longitudinal distribution of Trichoptera in the Loire River (France): simple ordination methods and community structure. *Hydrobiologia*, **317**: 231-245.
- HABDIJA I., I. RADANOVIC, AND B. PRIMC-HABDIJA. 1997. Longitudinal distribution of predatory benthic macroinvertebrates in a karstic river. *Archiv für Hydrobiologie*, **139**(4): 527-546.
- HAURY J. & PELTRE M.C. 1993. Intérêts et limites des " indices macrophytes " pour qualifier la mésologie et la physico-chimie des cours d'eau : exemples armoricains, picards et lorrains. *Annales de Limnologie*, **29**(3-4) : 239-253.
- HAURY J., PELTRE M.C., MULLER S., TREMOLIERES M., BARBE J., DUTARTRE A. & GUERLESQUIN M. 1995. Des indices macrophytes pour estimer la qualité des cours d'eau : premières propositions du Groupement d'Intérêt Scientifique " Macrophytes et eaux continentales " *Ann. A.N.P.P. Marqueurs Biologiques de Pollution*, 21-22 septembre 1995, Chinon : 243-253.
- HELLAWELL J.M. 1986. *Biological indicators of freshwater pollution and environmental management* . Elsevier applied science publ. London New York : 546 pp.

- HEYDEMANN H. & SEIDENBUSCH R., 1993. *Die Libellenlarven Deutschlands und Frankreichs. Handbuch für Exuviensammler*. Verlag Erna Bauer. Keltern: 391 pp.
- HILTY J. & MERENLENDER A. 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation*, **92**: 185-197.
- ILLIES J. 1982. Längsprofil des Breitenbachs im Spiegel der Emergenz (Ins : Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera). *Archiv für Hydrobiologie*, **95**(1-4) : 157-168.
- ILLIES J. & BOTOSANEANU L. 1963. Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes considérées surtout du point de vue faunistique. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie Mitteilungen*, **12**: 1-57.
- IVOL J.M., GUINAND B., RICHOUX P. & TACHET H. 1997. Longitudinal changes in Trichoptera and Coleoptera assemblages and environmental conditions in the Loire river (France). *Archiv für Hydrobiologie*, **138** : 525-557.
- JACOBI G.Z. & DEGAN D.J. 1977. Aquatic macroinvertebrates in a small Wisconsin trout stream before, during, and two years after treatment with the fish toxicant antimycin. *Invest. Fish Contr. (U.S. Dept. Inter., Fish & Wildl. Serv.)*, **81**: 1-24.
- JARRY D. & VIDAL. 1960. Introduction à l'étude écologique des Odonates de la région montpelliéraine. *Vie et Milieu*. **11**: 261-283.
- JOHNSON R.K. WIEDERHOLM T. & ROSENBERG D.M. 1993. Freshwater Biomonitoring using individual organisms, populations, and species assemblages of benthic macroinvertebrates pp 40-125. in *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates* Rosenberg & Resh (eds.). Chapman & Hall. New-York.
- JOLIVET S., MASSELOT G., NEL A., 2002.- Présence de *Metreletus sp.* (Ephemeroptera : Amemetidae) en Forêt de Rambouillet (Yvelines, France). Utilisation de substrats artificiels pour l'étude du macrobenthos de ruisseaux temporaires.- *Ephemera*, 2001, 3 (1): 53-68.
- KAISER R. 1976. Impact de la pollution sur les biocénoses benthiques d'une rivière canalisée de Belgique. *Bull. Fr. Pisc*, **260**: 110-120.
- KOMNICK H. 1978. Osmoregulatory role and transport ATPases of the rectum of dragonfly larvae. *Odonatologica*, **7**: 247-262.
- LAMBSHEAD J.D. & PATERSON G.L.J. 1986. Ecological cladistics. An investigation of numerical cladistics as a method for analysing ecological data. *Journal of Natural History*. **20**: 895-909.
- LENAT D.R. 1993 A biotic index for the southeastern United States : derivation and list of tolerance values, with criteria for assigning water-quality ratings. *Journal of the North American Benthological Society*, **12**: 279-290.
- MACAN T.T. 1962. Ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, **7**: 261-288.
- MACAN T.T. 1965. The fauna in the vegetation of a moorland fishpond *Archiv für Hydrobiologie*, **61**: 273-310.
- MACAN T.T. 1966. The influence of predation on the fauna of a moorland fishpond. *Archiv für Hydrobiologie*, **61**: 432-452.

- MACAN T.T. 1975. Structure of the community in the vegetation of a moorland fishpond. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **19**: 2298-2304.
- MACAN T.T. 1977. A twenty years study of the fauna in vegetation of a moorland fishpond. *Archiv für hydrobiologie*, **81**: 1-24.
- MARCHANT R. 1999. How important are rare species in aquatic community ecology and bioassessment? A comment on the conclusions of Cao *et al.* *Limnology and Oceanography*, **44**(7) : 1840-1841.
- MASSELOT G., NEL A., THOMAS A. & NEL J. 1997. Parcimonie de Wagner et biomonitoring de cours d'eau : application au bassin de la Risle (Normandie, France). *Annales de la Société Entomologique de France*, **33**(3) : 237-258.
- MASSELOT G., NEL A., & THOMAS A. (en prép.) Synecoparsimony versus cluster analysis. An example from literature: Lapwai Creek (Idaho, USA).
- METCALFE J.L. 1989. Biological water quality assesment of running waters based on macroinvertebrate communities: history and present status in Europe. *Environmental Pollution*, **60**: 101-139.
- MILLS L.S., SOUL & M.E. & DOAK D.F. 1993. The keystone species concept in ecology and conservation. *BioScience*, **43** : 219-224.
- MOORE N.W. 1991. The development of dragonfly communities and the consequences of territorial behaviour: a 27 years study on small ponds at Woodwalton Fen, Cambridgeshire, United Kingdom. *Odonatologica* **25**: 49-58
- MUIRHEAD-THOMPSON R.C. 1973. Laboratory evaluation of pesticide impact on stream invertebrates. *Freshwater Biology*, **3** : 479-478.
- NEL A., NEL J., MASSELOT G. & THOMAS A. 1998. An investigation into the application of the Wagner parsimony method in synecology. *Biological Journal of the Linnean Society*, **65** : 165-189.
- NEL, A. & PAICHELER, J.-C. 1994. Les Lestoidea (Odonata : Zygoptera) fossiles : un inventaire critique. *Annales de Paléontologie*, **80** (1) : 1-59.
- OLECHOWSKA M. 1982. Zonation of mayflies (Ephemeroptera) in several streams of the Tatrans and the Podhale Region. *Acta Hydrobiologica*, **24** (1): 63-71.
- ORMEROD S.J., WEATHERLEY N.S. & MERRETT W.J. 1990. The influence of conifer plantations on the distribution of the golden ringed dragonfly *Cordulegaster boltoni* (sic) (Odonata) in upland Wales. *Biological Conservation*, **53**: 241-251.
- OTT J. 2001. Zum Einsatz von Libellen als Bioindikatoren und Monitoringorganismen in Feuchtgebieten – das Beispiel einer geplanten Wasserentnahme im Naturschutzgebiet „Täler und Verlandungszone am Gelterswoog“ (Biosphärenreservat Pfälzerwald). *Ann. Sci. Rés. Bios. Trans. Vosges du Nord-Pfälzerwald*, **9**: 151-177.
- PALMER M. 1973. A survey of the animal community of the main pond at Castor Hanglands National Nature Reserve, near Peterborough. *Freshwater Biology*, **3**: 397-407.
- PALMER M. 1981. Relationship between species richness of macrophytes and insects in some water bodies in the Norfolk breckland. *Entomologist's Monthly Magazine*, **117**: 35-46.

- PEROCHON E., MASSELOT G. & NEL A. 2001. Freshwater macroinvertebrates sampling problems in synecological analyses and biomonitoring : a concrete example. *Annales de la Société Entomologique de France*, **37**(3) : 341-346
- PHILLIPS D.J.H. 1980. *Quantitative aquatic biological indicators. Their use to monitor trace metals and organochlorine pollution*. Applied Science Pubs. London.
- PILON J-G. & LEBUIS M-A. 1976. Peuplement odonatologique (Insecta: Odonata) de différents milieux aquatiques de la région de Saint-Hippolyte, Cté Prévost, Québec, Canada. *Annales de la Société Entomologique du Québec*, **21**: 126-135.
- RAMADE F., COSSON R. ECHAUBARD M. LE BRAS S. MORETEAU J.C. & THYBAUD E. 1984. Détection de la pollution des eaux en milieu agricole. *Bulletin d'Ecologie*, **15**(1): 21-37.
- REHFELDT G. 1986. Libellen als Indikatoren des Zustandes von Fließgewässern des nordwestdeutschen Tieflandes. *Archiv für hydrobiologie*, **108**: 77-95.
- ROSENBERG, D.M. 1975a. Fate of dieldrin in sediment, water, vegetation, and invertebrates of a slough in Central Alberta, Canada. *Quaestiones Entomologicae*, **11**: 69-96.
- ROSENBERG, D.M. 1975b. Food chain concentration of chlorinated hydrocarbon pesticides in invertebrate communities: a re evaluation. *Quaestiones Entomologicae*, **11**: 97-110.
- ROSENBERG D.M. & WIENS A.P. 1976. Community and species responses of Chironomidae (Diptera) to contamination of fresh waters by crude oil and petroleum products, with special reference to the Trail River, Northwest Territories. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **33**: 1955-1963.
- RUST J. 1999. *Biologie der Insekten aus dem ältesten Tertiär Nordeuropas*. Habilitationsschrift, Biologische Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen: 482 pp.
- SAMWAYS M.J., CALDWELL P.M. & OSBORN R. 1996. Spatial patterns of dragonflies (Odonata) as indicators for design of a conservation pond. *Odonatologica*, **25**(2): 157-166
- SCHMIDT E. 1985. Habitat inventarization, characterization, and bioindication by a «Representative Spectrum of Odonata Species (RSO)». *Odonatologica*, **14** (2): 127-133.
- SCHOFIELD K., TOWNSEND C.R. & HILDREW A.G. 1988. Predation and the prey community of a headwater stream. *Freshwater Biology*, **20** : 85-95.
- SCHULTE H. & A. WEINZIERL 1990 Beiträge zur Faunistik einiger Wasserinsektenordnungen (Ephemeroptera, Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera) in Niederbayern. - *Lauterbornia* **6**: 1-83.
- SKRIVER J., FRIBERG N. & KIRKEGAARD J. 1998. Biological assessment of watercourse quality in Denmark: Introduction of the Danish Stream Fauna Index (DSFI) as the official biomonitoring method. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **27**
- SOWA R. & FIALKOWSKI W.. 1988. Diversity, abundance, and zonation of stoneflies (Plecoptera) from the water system : Olszowy Potok stream river Raba (Southern Poland). *Acta Hydrobiologica*, **30** (374) : 381-391.

- SPENCER M., BLAUSTEIN L., SCHWARTZ S.S. & COHEN J.E. 1999. Species richness and the proportion of predatory animal species in temporary freshwater pools : relationships with habitat size and permanence. *Ecology letters*, 2 : 157-168.
- STEINER C., SIEGERT B., SCHULZ S. & SUHLING F. 2000. Habitat selection in the larvae of two species of Zygoptera (Odonata): biotic interactions and abiotic limitation. *Hydrobiologia*, 427: 167-176.
- STORK N.E. & EGGLETON P. 1992. Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. *American Journal of Alternative Agriculture*, 7: 38-47.
- STROOT P. 1984. Faunistique et répartition longitudinale des Trichoptères dans une rivière salmonicole de basse montagne, en Belgique. *Hydrobiologia*, 108 : 245-258.
- THORP V.J. & LAKE P.S. 1974. Toxicity bioassays of cadmium on selected freshwater invertebrates and the interaction of cadmium and zinc on the freshwater shrimp, *Paratya tasmaniensis* Riek. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 25: 97-104.
- TOWNS D.R. 1979. Composition and zonation of benthic invertebrate communities in a New Zealand kauri forest stream. *Freshwater Biology*, 9:251-262.
- VAILLANT F. 1967. Sur le choix des espèces indicatrices pour une zonation des eaux courantes *Travaux du Laboratoire d'Hydrobiologie et de Pisciculture de Grenoble*, 57. 58:7-15.
- VANNOTE R.L., MINSHALL G.W., CUMMINS K.W., SEDELL J.R., & CUSHING C.E. 1980, The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- VOSHELL J.R., JR., & SIMMONS G.M. JR. 1978. The Odonata of a new reservoir in the Southeastern United States. *Odonatologica*, 7(1): 67-76.
- WESENBERG-LUND C. 1913. Odonaten-Studien. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, 6: 155-228 & 373-422.
- WIEDERHOLM T. 1980. Use of benthos in lake monitoring. *Journal of the Water Pollution Control Federation*, 32: 537-547.
- WIXSON B.G. & CLARK W.J. 1967. Gamma radiation effects on nymphs of the damselfly *Argia translata*. *Annals of the Entomological Society of America*, 60: 485-486.

Glossaire

En raison de la présence d'un certain nombre de termes techniques, nous en donnons ci-après la description. Ces définitions sont inspirées du Dictionnaire encyclopédique de l'écologie de RAMADE, 1993.

Abiotiques. Facteurs écologiques de nature physico-chimique ou contrôlés par des paramètres non biologiques.

Allochtone. Espèce initialement étrangère à un peuplement et introduite par l'homme dans celui-ci.

Arbre de consensus. Arbre parcimonieux construit lorsque plusieurs arbres également parcimonieux sont révélés par l'analyse. On peut considérer qu'il s'agit d'un arbre « moyen », qui ne résout cependant pas le problème du choix du « bon arbre »

- Arbre parcimonieux** (unique). Arbre construit en utilisant non pas des « distances mathématiques » entre objets, mais des « états de caractères » (présence/absence/abondance) et leur apparition sur les « branches de l'arbre. L'arbre le plus parcimonieux est celui où le nombre de changements d'états de caractères est le plus faible (solution dite « la plus économique »). Voir MASSELOT *et al.* 1997.
- Biotiques.** Facteurs écologiques liés aux êtres vivants (compétition intra et inter spécifique, prédation, parasitisme, etc.).
- Chorologie.** Explication des raisons de la répartition géographique des êtres vivants (discipline de la biogéographie).
- Coenogramme.** Arbre parcimonieux relatif à des données «écologiques (stations x taxons). Le terme est préféré à celui, phylogénétique, de cladogramme, car il n'existe pas de « clades » dans ce cas, deux stations n'étant pas héritières avec modification d'une station hypothétique commune.
- Congruences.** Convergence, visible sur l'arbre parcimonieux, entre des données faunistiques (taxons) étayant la topologie des stations (branches). Ces convergences peuvent s'entendre notamment dans le cas de comparaison de données externes à la construction de l'arbre (données mésologiques par exemple) avec la structure de celui-ci.
- Homoplasies.** Terme conçu initialement pour signifier l'apparition indépendante de caractères similaires chez des espèces proches. Subdivisé aujourd'hui en « convergences » (apparition chez deux espèces, ou objets, ou plus d'un même caractère, et « réversion », qui est l'apparition d'un caractère « ancestral » chez un objet étudié. On trouvera une discussion sur ce sujet in DARLU & TASSY, 1993.
- Lentiques.** Habitats aquatiques aux eaux stagnantes dont les eaux sont renouvelées lentement (étangs, marais, etc.) ou tous êtres s'y développant.
- Lotiques.** Habitats aquatiques aux eaux courantes et tous êtres s'y développant (rivières, fleuves, etc.).
- Mésologiques.** Caractéristiques du milieu *sensu lato*.
- Monocoenotiques.** Un coenogramme (voir ce terme) n'est pas un cladogramme. De ce fait, plutôt que d'utiliser l'expression « monophylétique », c'est-à-dire recouvrant une même entité de taxons ayant ensemble un ancêtre hypothétique commun, il a été préféré la création du terme monocoenotique, non « chargé » de contenu phylogénétique.
- Phytocoenose.** Ensemble des végétaux composant une biocoenose.
- Polytomie** (basale). Se dit d'un arbre irrésolu (arbre de consensus de plusieurs arbres parcimonieux), et donc dont la structure n'est pas une succession ordonnée de dichotomies. On parle alors d'une polytomie lorsque plus de deux objets sont à même niveau du point de vue de la topologie de l'arbre. Est basale une polytomie qui se situe à la base de l'arbre (racine).
- Potamale.** Partie inférieure des cours d'eau (pente faible).
- Rhéophiles.** Plantes et animaux inféodés aux eaux courantes vives.
- Rhithrale.** Partie supérieure des cours d'eau (pente forte).
- Synécologie théorique.** La synécologie est la branche de l'écologie qui s'intéresse aux relations strictes espèces vivantes/milieu.
- Synéoparcimonie.** Néologisme qui recouvre le recours aux analyses par les méthodes de parcimonie (empruntées à la phylogénie cladistique) pour étudier des données écologiques (matrices stations x taxons)
- Trophique.** Relatif à la nourriture d'un être ou d'un tissu vivant (chaîne trophique)