

Répartition et écologie de *Gomphus graslinii* (Odonata : Gomphidae) sur le Loir angevin : une étude pilote

Par Jérôme TOURNEUR¹ et Philippe LAMBRET²

¹ CPIE Loire Anjou, Rue Robert Schuman, La Loge, Beaupréau,
F-49600 Beaupréau-en-Mauges ; j-tourneur@cpieloireanjou.fr

² Institut de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, F-13200 Arles ;
lambret@tourduvalat.org

Reçu le 18 avril 2016 / Revu et accepté le 12 janvier 2017

Mots-clés : ÉCOLOGIE, FRANCE, *GOMPHUS GRASLINII*, HABITAT, MAINE-ET-LOIRE (49), RÉPARTITION.

Keywords : DISTRIBUTION, ECOLOGY, FRANCE, *GOMPHUS GRASLINII*, HABITAT, MAINE-ET-LOIRE DEPARTMENT.

Résumé – Le Loir était connu pour abriter les seules populations de *Gomphus graslinii* recensées en Pays-de-la-Loire. Une étude a été menée en 2014-2015 afin de préciser la répartition de l'espèce dans le département du Maine-et-Loire et d'identifier les facteurs environnementaux conditionnant sa présence. Les résultats indiquent que les populations les plus importantes se concentrent sur le Loir mais que l'espèce se reproduit aussi sur les rivières Mayenne et Sarthe. L'étude de différentes variables montre que les facteurs environnementaux caractérisant le mieux les sites d'émergence de *G. graslinii* sur la rivière du Loir sont l'absence d'herbiers aquatiques, la présence d'une ripisylve continue générant un fort ombrage et la limitation du développement des semi-ligneux. L'éventuelle expansion récente de l'espèce est discutée.

Repartition and ecology of *Gomphus graslinii* in the Maine-et-Loire department (Odonata : Gomphidae)

Abstract – The Loir River was known to host the only populations of *Gomphus graslinii* identified in the Pays-de-la-Loire region. A survey was conducted to map the distribution of the species on the course of the Loir River in the Maine-et-Loire department and to identify the environmental factors controlling its presence. The results show that the largest populations are found along the Loir River but that the species also breeds on the Mayenne and Sarthe Rivers. Studying different variables, we found that the most important environmental factors characterising the emergence sites of *G. graslinii* on the Loir River are the absence of aquatic vegetation, the presence of a continuous riparian forest inducing large shaded areas and the limitation of semi-ligneous plants on the banks. The possibility of a recent expansion of the species is discussed.

Introduction

Gomphus graslinii Rambur, 1842 est une espèce endémique de l'ouest de l'Europe présente uniquement en France, en Espagne et au Portugal (GRAND & BOUDOT, 2006). Les populations de la péninsule Ibérique, bien que réparties sur l'ensemble du territoire et localement abondantes, restent dispersées. Seuls le nord de l'Estrémadure, avec plus de 50 stations recensées, et le sud de l'Andalousie font figures d'exception (SÁNCHEZ GARCÍA *et al.*, 2009; TORRALBA-BURIAL *et al.*, 2012; BOUDOT & KALKMAN, 2015). Ces noyaux de population sont disjoints, ce qui ne favorise pas les échanges inter-populationnels à grande échelle. L'espèce est ainsi considérée comme rare en Espagne et au Portugal. En France les populations les plus importantes sont localisées dans les bassins de la Garonne, de l'Hérault et de l'Ardèche, ainsi que dans le département de Charente-Maritime (GRETIA, 2012). Ces secteurs, où *G. graslinii* peut être relativement fréquent et abondant, concentrent l'essentiel des effectifs mondiaux, tandis que des populations périphériques, de moindre ampleur, sont situées en Aquitaine, Touraine, Provence-Alpes-Côte d'Azur et Pays-de-la-Loire (GRAND & BOUDOT, 2006 ; IORIO, 2011 ; KUNZ, 2016).

L'endémisme et la répartition restreinte et fragmentée de *G. graslinii* confèrent aux pays accueillant l'espèce – et particulièrement à la France – un rôle majeur quant à la préservation en bon état de conservation de ses populations. Cela s'est notamment traduit par l'inscription de l'espèce sur plusieurs listes de menace ou règlementaires. L'espèce est ainsi considérée comme « Quasi menacée » (NT) aux niveaux mondial et européen (BOUDOT, 2010 ; KALKMAN *et al.*, 2010) avec des populations en déclin. Elle est inscrite en annexes II et IV de la directive « Habitats, Faune, Flore » (directive de l'Union européenne 92/43/CEE) et figure à l'annexe II de la convention de Berne. En Espagne *G. graslinii* est considéré « En danger » (EN) dans le livre rouge des invertébrés menacés (VERDÚ *et al.*, 2011). En France, il n'est pas considéré comme menacé et ses populations sont semble-t-il globalement stables (UICN *et al.*, 2016). Il y est néanmoins protégé au niveau national par l'Arrêté du 23 avril 2007 fixant les listes des insectes protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection. Il fait partie des taxons concernés par la déclinaison régionale Pays-de-la-Loire du Plan national d'actions en faveur des Odonates (PNAO) (GRETIA, 2012) ainsi que par la Stratégie de création d'aires protégées (SCAP) en Pays-de-la-Loire (MONTFORT & VIGNARD, 2015).

Paradoxalement, malgré d'évidents enjeux de conservation, la plupart des aspects de la biologie de *G. graslinii* demeurent obscurs (GRAND & BOUDOT, 2006), peut-être du fait de mœurs très discrètes rendant les adultes difficiles à observer. Si la plupart de la littérature mentionne l'importance pour le développement de l'espèce d'un courant faible, de la présence d'une ripisylve et d'un lit de rivière sableux (GRAND & BOUDOT, 2006 ; DUPONT, 2010), peu d'études ont été consacrées à la définition précise de son habitat – à l'exception notoire de celle de LEIPELT & SULHING (2001) qui ont montré que les larves sélectionnent les plages de sable recouvertes d'une litière végétale en décomposition. Des connaissances précises quant aux exigences de l'espèce en termes d'habitat sont pourtant nécessaires si l'on souhaite mettre en place une gestion conservatoire efficace de l'espèce.

Les Pays-de-la-Loire constituent la limite septentrionale de l'aire de répartition de *G. graslinii*. Dans la région, à la date de mise en place de la déclinaison régionale du PNAO, il n'était connu que du bassin du Loir (GRETIA, 2012). C'est sur cette rivière que

l'espèce a été décrite pour la première fois : RAMBUR (1842) rapporte sa « [d]écouverte dans la forêt de Bercé, aux environs de Château-du-Loir, par [s]on ami Adolphe Graslin ». Il ajoute qu'il a « reçu la femelle [...] de M. Blisson, qui l'a prise dans les environs du Mans ». L'espèce ne fera plus l'objet de mention jusqu'en 1963, date à laquelle THIBAUT (1966) la retrouve sur le Loir dans le cadre de prospections odonatologiques menées dans la région. Par la suite *G. graslinii* est « redécouvert » en 1998 à Luché-Pringé par HUBERT (1999). Des exuvies sont récoltées à plusieurs reprises, toujours dans le même secteur, attestant de son autochtonie (LANGLET, 2007 ; BANASIAK & VANNUCCI, 2009). En 2014, de nouvelles exuvies sont trouvées plus à l'est, sur les communes de Marçon et de la Chartre-sur-le-Loir (SINEAU, 2015). Ce n'est qu'en 2008 que l'espèce est découverte dans le Maine-et-Loire par Benjamin Même-Lafond sur la commune de Lézigné, l'observation d'un adulte fraîchement émergé démontrant l'indigénat local (CHARRIER *et al.*, 2013). Un individu mâle est observé en 2012 par l'auteur en forêt de Chambier (commune de Durtal) à 2 km du Loir, probablement en phase de maturation. Puis, en 2013, Fabrice Rayer observe deux individus à Seiches-sur-le-Loir (CHARRIER *et al.*, 2013). Les rares observations angevines se concentraient donc toutes dans la partie amont du Loir angevin, directement au contact des populations sarthoises.

Faute de prospections systématiques, aucune information sur l'extension réelle et l'abondance de ses populations en Anjou n'était toutefois disponible. La connaissance de *G. graslinii* s'inscrivant dans le cadre de la déclinaison régionale du PNAO (actions AC2.1 : « orienter les prospections vers des secteurs sous-prospectés et des taxons particuliers » et AC4.5 : « étudier les anisoptères de rivières des Pays de la Loire »), une étude ciblée sur les populations angevines a été lancée en 2014 par le CPIE Loire Anjou, en partenariat avec le Groupe d'étude des invertébrés armoricains (GRETIA), référent régional du PNAO.

Au vu de la répartition très localisée de l'espèce (noyau principal sur le Loir en sud Sarthe débordant sur le Loir angevin), l'hypothèse était que les populations du Maine-et-Loire restaient cantonnées à la partie amont du tracé angevin de la rivière. Du fait de l'absence de données dans la partie aval du Loir, pourtant très prospectée par les naturalistes, nous estimions que les populations devaient décroître sensiblement du nord au sud pour disparaître à l'approche de la confluence avec la Sarthe. Par ailleurs les larves de *G. graslinii* sont fréquemment trouvées sur des cours d'eau à la végétation riveraine développée et dont le fond sableux est recouvert d'une couche de détritiques (LEIPELT & SUHLING, 2001 ; BENSETTITI & GAUDILLAT, 2002). Nous postulions donc qu'une certaine configuration des berges conditionnait le bon développement des larves.

L'objectif de l'étude était donc de préciser la répartition de *G. graslinii* sur le Loir angevin afin de cerner les noyaux de population les plus importants. Parallèlement, nous nous proposons d'étudier, au travers de relevés stationnels, l'influence de différents facteurs environnementaux liés aux berges afin de préciser les éléments nécessaires ou favorisant *a minima* son émergence, si ce n'est son développement larvaire ou la ponte des adultes. Ces données devaient ainsi contribuer à identifier les zones à enjeux prioritaires pour sa conservation ainsi qu'à fournir un premier cahier des charges aux différents acteurs de la rivière leur permettant de prendre en compte la présence de *G. graslinii* dans les futures actions de gestion.

Matériel & méthode

Site d'étude et plan d'échantillonnage

La présentation du Loir s'appuie sur les données du SAGE (Schéma d'aménagement et de gestion de l'eau) validé par arrêté interpréfectoral le 25 septembre 2015 (ANONYME, 2015). Le Loir s'étend sur un linéaire de 320 km. Il prend sa source en Eure-et-Loir au sud-ouest de Chartres et s'écoule selon un axe nord-est/sud-ouest jusqu'à sa confluence avec la Sarthe. Sa pente moyenne est faible (0,5 ‰). Son bassin versant est essentiellement occupé par des terrains agricoles, notamment en amont où ces derniers représentent jusqu'à 82 % de l'ensemble des parcelles. La naturalité des milieux a tendance à augmenter de l'amont vers l'aval du cours d'eau. Les Pays-de-la-Loire s'inscrivent dans le sous-bassin Loir aval. Dans ce secteur la rivière présente un fond sableux, d'où la présence de plusieurs sablières à proximité immédiate du lit du cours d'eau. Les activités agricoles sont principalement représentées par de l'élevage bovin ou de la polyculture-élevage, ménageant de nombreuses prairies permanentes. Ce sous-bassin présente une bonne qualité biologique et physico-chimique des eaux avec des taux de nitrates, de matières phosphorées et de pesticides totaux conformes au bon état (il existe néanmoins peu de points de contrôle pour ces derniers). À l'inverse, les continuités écologiques et l'écoulement des sédiments sont fortement contrariés par la présence de nombreux ouvrages hydrauliques et des altérations des berges et du lit mineur de la rivière sont constatées. Les impacts des perturbations hydrologiques et morphologiques sont ainsi jugés, du point de vue du SAGE, forts à très forts dans le sous-bassin.

Sur les 38 km de cours d'eau considérés (partie angevine du Loir), dont la largeur oscillait entre 50 et 60 m, huit sections d'environ 1 km ont été prospectées. Ces dernières ont été réparties entre Durtal et Briollay selon un schéma plus ou moins régulier, avec une section tous les 5 km, le début de chacune d'elles profitant d'un accès facile à la rivière (Fig. 1). Les sections 1 à 7 sont situées sur une partie du Loir présentant de nombreux obstacles à l'écoulement (10 chaussées recensées sur 32 km). En revanche, la section 8 est située sur un tronçon non endigué au fonctionnement de type « Loire » avec de fortes variations annuelles des niveaux d'eau. Chaque section a été prospectée une fois. Différents paramètres stationnels ont été relevés (*cf. infra*). Par ailleurs, plusieurs prospections à visée exploratoire, sans relevé stationnel, ont été entreprises sur les rivières Sarthe et Mayenne, principalement à la confluence du Loir et de la Mayenne avec la Sarthe en amont d'Angers. Les cinq dates d'observations d'imagos de *G. graslinii* en Maine-et-Loire s'étalant du 22 juin au 12 juillet (CHARRIER *et al.*, 2013), les prospections ont été fixées à la dernière semaine de juin et à la première de juillet. Vingt journées réparties équitablement sur les années 2014 et 2015 ont été consacrées à ces prospections.

Caractérisation des habitats et identification des espèces

Le protocole d'inventaire utilisé sur le Loir est directement inspiré du projet d'étude des Anisoptères des cours d'eau des Pays-de-la-Loire mis en place par plusieurs associations (GRETIA, Bretagne vivante, CPIE vallée de la Sarthe et du Loir, Groupe naturaliste Loire-Atlantique, Mayenne nature Environnement, LPO, Entomologie tourangelle et ligérienne). Il est fondé sur la collecte des exuvies, méthode désormais privilégiée dans le cadre d'études odonatologiques concernant les anisoptères : elle est non destructrice, permet de détecter les espèces discrètes et d'attester de leur autochtonie (*e.g.* LOLIVE & GUERBAA, 2007 ; LOUBOUTIN *et al.*, 2015).

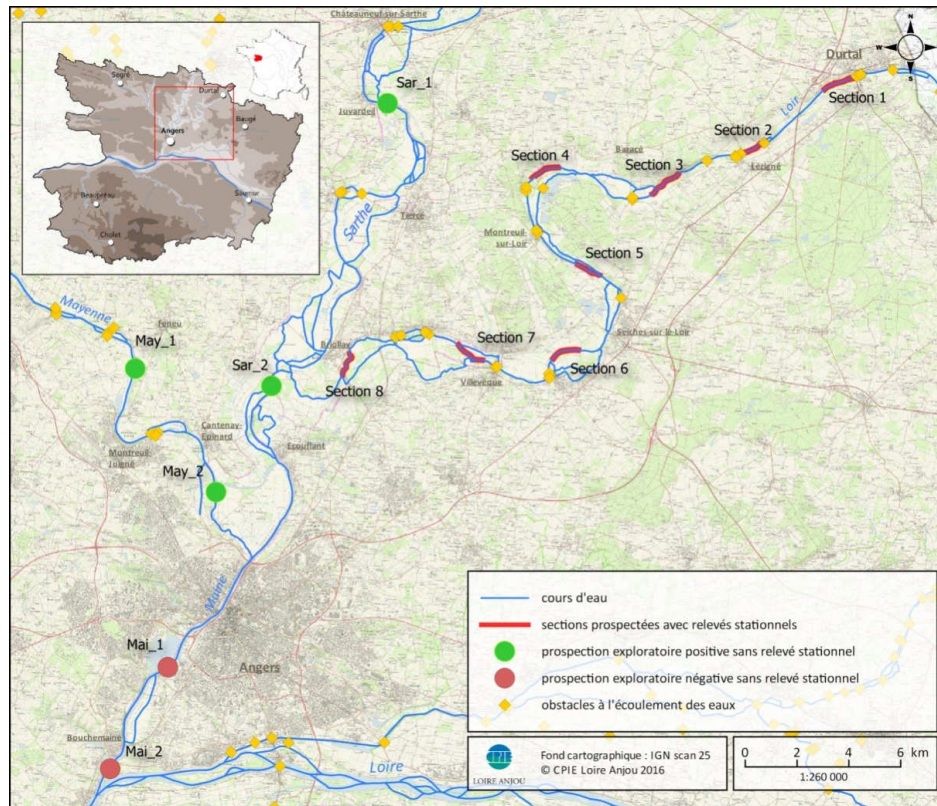


Figure 1. Localisation du site d'étude et des secteurs prospectés.
Localisation of the studied site and the prospected areas.

Afin de caractériser les habitats rivulaires, les deux berges de chaque section ont été prospectées en canoë (16 940 m de berges prospectés au total). La berge de chaque section a été scindée en sous-sections considérées comme homogènes du point de vue de leur physionomie, de la conformation de leur végétation rivulaire et de leur gestion. Dès qu'un de ces facteurs variait, une nouvelle sous-section était donc définie. Onze à 21 sous-sections ont ainsi été identifiées sur les huit sections prospectées, soit 136 sous-sections au total. Les facteurs environnementaux relevés pour chaque sous-section sont présentés dans le tableau 1. Pour précision, la ripisylve (Rip_cont) est considérée comme continue si les couronnes de la plupart des arbres principaux sont jointives et qu'il existe une strate arbustive dense assurant une continuité d'essences ligneuses sur l'ensemble de la sous-section. Elle est discontinue si, tous les autres facteurs étant égaux par ailleurs, les couronnes des arbres principaux ne sont pas jointifs ou s'il n'existe que la strate herbacée entre des arbres principaux éloignés d'au moins 10 m. L'ombre portée est nulle en l'absence de ripisylve, faible quand la projection verticale de la couronne des arbres n'atteint pas le pied de berge, modérée quand elle surplombe le pied de berge et forte quand elle s'étend largement sur la rivière. Les herbiers aquatiques (Hrb_flo et Hrb_im) ne sont pris en compte que s'ils sont présents sur au moins 30 % de la sous-section. La strate semi-ligneuse est principalement représentée par les ronciers et les lianes (*Solanum dulcamara*, etc.).

Les exuvies, toutes espèces confondues, ont été collectées sur une largeur d'un à deux mètres depuis le pied de la berge en fonction de la configuration de celle-ci. Elles ont ensuite été regroupées par sous-section. Le type de support d'émergence de *G. graslinii* (arbre, herbacée, héliophyte, berge, autre) a été noté lorsque celui-ci était identifiable sur site. Le cas échéant l'espèce et la classe de diamètre de l'arbre support ont été relevées. La détermination des exuvies a été réalisée au moyen d'une loupe binoculaire (grossissement maximal : $\times 50$) à l'aide de la clé de DOUCET (2010). En cas d'hésitation entre *G. graslinii* et *Gomphus simillimus* Selys, 1840 les caractères discriminants proposés par CLOUPEAU *et al.* (1987) ont été utilisés. À noter que les exuvies femelles d'*Anax sp.* ont toutes été rattachées à *Anax imperator* Leach, 1815, les milieux n'étant pas favorables à *Anax parthenope* (Selys, 1839) qui n'est pas connu du secteur et dont les indices de reproduction sont rares en Anjou (CHARRIER, 2013).

Analyses statistiques

Nous avons tout d'abord sélectionné les variables explicatives (*i.e.* les facteurs environnementaux) à retenir pour les analyses subséquentes. Pour cela, nous avons choisi d'écartier les variables sous-représentées, c'est-à-dire qui avaient une valeur non nulle dans moins de 15 % des sous-sections. Ensuite, grâce à une matrice de corrélation, nous avons recherché les variables colinéaires et écarté une variable sur deux lorsque celles-ci étaient fortement ($|r| > 0,7$) et très significativement ($p < 0,001$) corrélées (DORMANN *et al.*, 2013). Cet examen a été fait pour chaque sous-jeu de données (*i.e.* présence / absence puis abondance ; voir ci-après), la structure de colinéarité des variables pouvant varier d'un sous-jeu à l'autre.

Pour des raisons de distribution des données et de validité des modèles (*cf* Annexe), nous avons choisi d'analyser dans un premier temps l'ensemble du jeu de données selon la loi binomiale, c'est-à-dire en considérant la présence / absence d'exuvie de *G. graslinii* par sous-section (soient 136 individus statistiques au total). Les variables

Tableau 1. Facteurs environnementaux relevés pour chaque sous-section prospectée. Environmental factors recorded for each prospected sub-section.

Type	Facteur	Description
Berge	Bg_pte	Pente de la berge : 0 = [0-5°], 1 =]5-15°], 2 =]15-45°], 3 =]45-90°]
	Bg_eros	Érosion de la berge : 0 = non, 1 = oui
	Bg_roch	Enrochement de la berge : 0 = non, 1 = oui
Gestion/ entretien	Gst_bg	Berge récemment restaurée : 0 = non, 1 = oui
	Gst_rip	Gestion récente de la ripisylve : 0 = non, 1 = oui
	Gst_hb	Gestion récente de la strate herbacée : 0 = non, 1 = oui
Ripisylve	Rip_cont	Présence de ripisylve : 0 = non, 1 = discontinue, 2 = continue
	Rip_omb	Ombre portée : 0 = nulle, 1 = faible, 2 = modérée, 3 = forte
Herbiers aquatiques	Hrb_flo	Présence d'herbiers flottants : 0 = non, 1 = oui
	Hrb_im	Présence d'herbiers immergés : 0 = non, 1 = oui
Héliophytes	Str_hl	Présence d'héliophytes : 0 = non, 1 = oui
Herbacées	Str_hb	Présence d'une strate herbacée : 0 = nulle, 1 = faible, 2 = forte
Semi-ligneux	Str_sl	Développement de la strate semi-ligneuse : 0 = nulle, 1 = faible, 2 = forte

environnementales influençant de manière significative la probabilité de présence de ces exuvies ont été identifiées grâce à des modèles mixtes linéaires généralisés (GLMM). Les modèles mixtes ont été utilisés afin de prendre en considération les faits que (1) plusieurs sous-sections appartenaient à une même section, d'où un risque d'auto-corrélation spatiale des sous-sections et que (2) les sous-sections étaient de longueurs variables, une plus grande longueur augmentant les chances de trouver une exuvie. Les variables « section » et « longueur » ont donc été utilisées comme effets aléatoires (*random factors*) dans les modèles de présence / absence. La distance de chaque sous-section à l'aval (*i.e.* confluence entre le Loir et la Sarthe : 47,5584° N / - 0,5272° E, WGS84) – Dist_avl – a été utilisée en tant que variable explicative (*fixed effect*) afin d'évaluer l'effet de cette éventuelle auto-corrélation spatiale. Les modèles ont été construits en ajoutant les variables environnementales une à une (*onward selection*) car nous ne disposons que de 136 individus statistiques, c'est-à-dire moins de 30 par variable explicative. La « performance » des modèles a été évaluée en considérant qu'un modèle est meilleur qu'un autre lorsque son AIC (*Akaike's information criterion*) est inférieur à celui de l'autre (Δ_{AIC}) d'au moins deux points ; lorsque deux modèles ont un $\Delta_{AIC} < 2$, le modèle le plus parcimonieux (*i.e.* avec le moins de variables explicatives) a été retenu (BURNHAM & ANDERSON, 2002). Cependant, compte tenu de la récente controverse quant à la sélection des modèles mixtes d'après la valeur de leur AIC (Aurélien Besnard, com. pers.), la sélection s'est faite en parallèle d'après le niveau de significativité d'une analyse de la déviance (test de χ^2 entre un modèle considéré et un modèle nul). Nous avons également porté notre attention à la pertinence des modèles d'un point de vue biologique.

Dans un deuxième temps, en reprenant la procédure de sélection décrite dans le paragraphe précédent, nous avons évalué l'influence des variables environnementales sur l'abondance des exuvies de *G. graslinii*. Pour cela, nous avons utilisé seuls les comptages non nuls (79 individus statistiques) et transformé ceux-ci en densités d'exuvies par km que nous avons arrondies aux entiers les plus proches. Cette transformation nous a permis d'analyser des données de « comptages » distribuées selon la loi négative binomiale, ce qui est préconisé en cas de sur-dispersion de celles-ci (VER HOEF & BOVENG, 2007 ; cf Annexe). Ici, seule la variable « section » a donc été utilisée comme effet aléatoire. La validité du modèle retenu a été établie par l'examen de ses résidus et plus particulièrement : la normalité de leur distribution, l'homoscédasticité et leur indépendance vis-à-vis des variables explicatives (ZUUR *et al.*, 2009 ; cf Annexe).

Les analyses et les graphiques ont été effectués au moyen des logiciels R version 3.3.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016), plus particulièrement des packages « Hmisc » (HARRELL, 2016) et « lme4 » (BATES *et al.*, 2014), et Microsoft® Excel.

Résultats

Répartition

La longueur moyenne des 79 sous-sections où aucune exuvie n'a été comptée était de 107,5 m (écart-type $s = 66,2$; min = 8 ; max = 288,6) tandis que celle où au moins une exuvie a été trouvée était de 139,4 m ($s = 85,7$; min = 13,8 ; max = 390,6). Ceci suggère que les sous-sections d'où les exuvies sont absentes ont été suffisamment prospectées.

Les exuvies collectées sur les huit sections du Loir indiquent que *G. graslinii* se reproduit sur l'ensemble du linéaire de la rivière (Tab. 2). Avec 42,8 % des exuvies trouvées, cette espèce est la mieux représentée dans nos collectes, devant *Gomphus pulchellus* Selys, 1840 (41,3 %).

Les prospections exploratoires menées sur la Mayenne et la Sarthe montrent que *G. graslinii* est également présent sur ces deux rivières en amont d'Angers (Fig. 1). Sept exuvies ont été découvertes entre Feneu et Montreuil-Juigné (May_1) et vingt sur les berges de l'île Saint-Aubin entre Avrillé et Cantenay-Épinard (May_2). Sur la Sarthe neuf exuvies ont été récoltées dans le secteur de Juvardeil (Sar_1) et 16 autres immédiatement en aval de la confluence avec le Loir (Sar_2). Aucune exuvie n'a été collectée plus en aval, sur la Maine (Mai_1 et Mai_2).

Tableau 2. Nombre d'exuvies collectées par espèce sur l'ensemble des huit sections du Loir prospectées. Number of exuviae per species collected along the eight prospected sections of the Loir River.

Section	1	2	3	4	5	6	7	8	Total
Longueur (m)	2 633	1 596	2 569	1 995	1 895	2 225	2 160	1 869	16 940
<i>Gomphus graslinii</i> Rambur, 1842	86	49	94	45	38	63	187	44	606
<i>Gomphus pulchellus</i> Selys, 1840	242	124	39	62	45	38	35	0	585
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (L., 1758)	8	9	9	3	43	2	2	0	76
<i>Onychogomphus forcipatus</i> (L., 1758)	9	1	1	0	29	2	20	12	74
<i>Anax imperator</i> Leach, 1815	2	7	4	2	2	3	0	0	20
<i>Orthetrum cancellatum</i> (L., 1758)	6	3	4	2	1	2	0	0	18
<i>Boyeria irene</i> (Fonscolombe, 1838)	0	0	3	4	3	7	0	0	17
<i>Oxygastra curtisii</i> (Dale, 1834)	10	4	0	0	0	0	0	0	14
<i>Gomphus simillimus</i> Selys, 1840	0	0	0	0	2	0	1	1	4
<i>Libellula fulva</i> Müller, 1764	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Aeschna cyanea</i> (Müller, 1764)	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Total	363	198	155	118	163	117	245	57	1416

Influence des variables de berges sur la présence d'exuvies de G. graslinii et sur leur abondance

Sélection des variables de berges

Variables « monocordes »

Les variables Bg_roch, Gst_bg, Gst_rip et Gst_hb ont pris une valeur non nulle dans respectivement 6,6 %, 0,7 %, 9,6 % et 14 % des 136 sous-sections. Elles n'ont donc pas été retenues, car « variant » trop peu.

Colinéarité

Les variables Rip_con et Rip_omb, d'une part, et Hrb_flo et Hrb_im, d'autre part, sont fortement et très significativement corrélées que ce soit pour l'ensemble des sous-sections (Tab. 3a) ou pour le sous-jeu de sous-sections où au moins une exuvie de *G. graslinii* a été trouvée (Tab. 3b). Pour la suite des analyses, nous avons donc éliminé Rip_con, car avec trois modalités (vs quatre pour Rip_omb), et Hrb_im, car avec une valeur non nulle dans 27,9 % des cas (vs 39,7 % pour Hrb_flo). D'autres paires de variables sont très significativement corrélées mais moins fortement (Tab. 3a). On

retiendra notamment : l'érosion de la berge plus forte en aval qu'en amont (Bg_eros négativement corrélée à Dist_avl) ainsi que la moins forte présence des herbiers aquatiques et des hélophytes lorsque la ripisylve est continue (Hrb_flo, Hrb_im et Str_hl négativement corrélées à Rip_con).

Tableau 3a. Matrice de corrélation des variables environnementales relevées sur l'ensemble des 136 sous-sections à la recherche d'exuvies de *Gomphus graslinii*. Les zones grisées indiquent les corrélations les plus fortes et significatives. Correlation matrix of environmental variables for all counts of *Gomphus graslinii* exuviae (n = 136). Shaded cells indicate strongest and most significant correlations.

	Dist_avl	Bg_Pte	Bg_eros	Rip_con	Rip_omb	Hrb_flo	Hrb_im	Str_hl	Str_hb	Str_sl
Dist_avl		$r = 0,06$	$r = -0,46$	$r = 0,09$	$r = -0,11$	$r = 0,02$	$r = -0,18$	$r = 0,24$	$r = -0,07$	$r = 0,07$
Bg_Pte	$p = 0,503$ ns		$r = -0,23$	$r = 0,14$	$r = 0,02$	$r = -0,29$	$r = -0,24$	$r = -0,18$	$r = 0,22$	$r = 0,27$
Bg_eros	$p < 0,001$ ***	$p = 0,008$ **		$r = -0,02$	$r = 0,03$	$r = -0,10$	$r = -0,07$	$r = -0,21$	$r = -0,22$	$r = -0,12$
Rip_con	$p = 0,323$ ns	$p = 0,115$ ns	$p = 0,860$ ns		$r = 0,77$	$r = -0,46$	$r = -0,44$	$r = -0,39$	$r = -0,15$	$r = -0,05$
Rip_omb	$p = 0,221$ ns	$p = 0,783$ ns	$p = 0,696$ ns	$p < 0,001$ ***		$r = -0,33$	$r = -0,21$	$r = -0,42$	$r = -0,07$	$r = -0,07$
Hrb_flo	$p = 0,831$ ns	$p = 0,001$ ***	$p = 0,250$ ns	$p < 0,001$ ***	$p < 0,001$ ***		$r = 0,70$	$r = -0,47$	$r = 0,03$	$r = -0,16$
Hrb_im	$p = 0,040$ *	$p = 0,005$ **	$p = 0,411$ ns	$p < 0,001$ ***	$p = 0,016$ *	$p < 0,001$ ***		$r = 0,36$	$r = 0,15$	$r = -0,04$
Str_hl	$p = 0,004$ **	$p = 0,038$ *	$p = 0,014$ *	$p < 0,001$ ***	$p < 0,001$ ***	$p < 0,001$ ***	$p < 0,001$ ***		$r = 0,11$	$r = -0,11$
Str_hb	$p = 0,437$ ns	$p = 0,011$ *	$p = 0,011$ *	$p = 0,082$ ns	$p = 0,398$ ns	$p = 0,692$ ns	$p = 0,086$ ns	$p = 0,210$ ns		$r = 0,05$
Str_sl	$p = 0,433$ ns	$p = 0,002$ **	$p = 0,167$ ns	$p = 0,597$ ns	$p = 0,411$ ns	$p = 0,066$ ns	$p = 0,627$ ns	$p = 0,198$ ns	$p = 0,594$ ns	

Tableau 3b. Matrice de corrélation des variables environnementales relevées sur les 79 sous-sections où au moins une exuvie de *Gomphus graslinii* a été observée. Les zones grisées indiquent les corrélations les plus fortes et significatives. Correlation matrix of environmental variables for the subset of counts for which at least one *Gomphus graslinii* exuvia has been found (n = 79). Shaded cells indicate strongest and most significant correlations.

	Dist_avl	Bg_Pte	Bg_eros	Rip_con	Rip_omb	Hrb_flo	Hrb_im	Str_hl	Str_hb	Str_sl
Dist_avl		$r = 0,14$	$r = -0,42$	$r = -0,17$	$r = -0,43$	$r = -0,02$	$r = -0,16$	$r = 0,14$	$r = 0,19$	$r = 0,24$
Bg_Pte	$p = 0,223$ ns		$r = -0,23$	$r = 0,04$	$r = -0,11$	$r = -0,08$	$r = -0,06$	$r = -0,02$	$r = 0,30$	$r = 0,24$
Bg_eros	$p < 0,001$ ***	$p = 0,038$ *		$r = 0,08$	$r = 0,06$	$r = -0,18$	$r = -0,26$	$r = -0,08$	$r = -0,41$	$r = -0,22$
Rip_con	$p = 0,144$ ns	$p = 0,707$ ns	$p = 0,500$ ns		$r = 0,69$	$r = -0,43$	$r = -0,35$	$r = -0,49$	$r = -0,16$	$r = 0,01$
Rip_omb	$p < 0,001$ ***	$p = 0,336$ ns	$p = 0,607$ ns	$p < 0,001$ ***		$r = -0,28$	$r = -0,21$	$r = -0,45$	$r = -0,14$	$r = -0,12$
Hrb_flo	$p = 0,877$ ns	$p = 0,466$ ns	$p = 0,104$ ns	$p < 0,001$ ***	$p = 0,012$ *		$r = 0,71$	$r = 0,43$	$r = 0,12$	$r = -0,16$
Hrb_im	$p = 0,171$ ns	$p = 0,598$ ns	$p = 0,022$ *	$p = 0,002$ **	$p = 0,062$ ns	$p < 0,001$ ***		$r = 0,29$	$r = 0,17$	$r = -0,04$
Str_hl	$p = 0,216$ ns	$p = 0,858$ ns	$p = 0,492$ ns	$p < 0,001$ ***	$p < 0,001$ ***	$p < 0,001$ ***	$p = 0,009$		$r = 0,20$	$r = -0,10$
Str_hb	$p = 0,091$ ns	$p = 0,008$ **	$p < 0,001$ ***	$p = 0,162$ ns	$p = 0,217$ ns	$p = 0,289$ ns	$p = 0,141$ ns	$p = 0,077$ ns		$r = 0,10$
Str_sl	$p = 0,031$ *	$p = 0,032$ *	$p = 0,053$ ns	$p = 0,933$ ns	$p = 0,294$ ns	$p = 0,153$ ns	$p = 0,739$ ns	$p = 0,378$ ns	$p = 0,402$ ns	

Modélisation des variables environnementales influençant la probabilité de présence d'exuvies

Le modèle que nous avons retenu montre que les herbiers flottants et la quantité d'ombre portée ont un effet significatif sur la probabilité de trouver des exuvies de *G. graslinii* ($\chi^2_4 = 42,93$; $p < 0,001$). Dans ce modèle, la présence d'herbiers flottants est négativement corrélée à celle de *G. graslinii* (*coefficient estimé* = -2,20) tandis que l'ombre portée lorsqu'elle est forte l'est positivement (*coefficient estimé* = 1,94). Les effets de l'ombre portée lorsqu'elle est faible ou modérée sont moindres (*coefficients estimés*, respectivement : 0,60 et 1,00). En somme, on a plus de chance de trouver des exuvies de *G. graslinii* lorsque les herbiers flottants sont peu développés et lorsque l'ombre portée par la ripisylve est étendue.

Modélisation des variables environnementales influençant l'abondance des exuvies

Notre meilleur modèle retient encore l'effet de l'absence d'herbiers flottants et de la quantité d'ombre portée, ainsi que cette fois du degré de développement de la strate semi-ligneuse (Fig. 2). Ce modèle se révèle significatif ($\chi^2_6 = 34,00$, $p < 0,001$). L'effet négatif de la présence d'herbiers flottants est le plus fort (*coefficient estimé* = -1.19). Ensuite, viennent l'effet positif de l'ombre portée et l'effet négatif du degré de développement des semi-ligneux lorsque ceux-ci sont forts (*coefficients estimés*, respectivement : 1,04 et -0,65). Les effets de l'ombre portée lorsqu'elle est faible ou modérée ainsi que du faible développement des semi-ligneux sont moindres (*coefficients estimés*, respectivement : 0,97, 0,33 et -0,59).

Supports d'émergence

Les arbres représentent 81 % des supports utilisés par les larves de *G. graslinii* pour émerger, qu'il s'agisse du chevelu racinaire, du tronc ou de cépées (Fig. 3a). Les arbres, souches et cépées utilisés pour l'émergence ont un diamètre supérieur à 25 cm (82 % du total sur ligneux ; figure 3b). Les émergences sur héliophytes, présents sur 25 % des

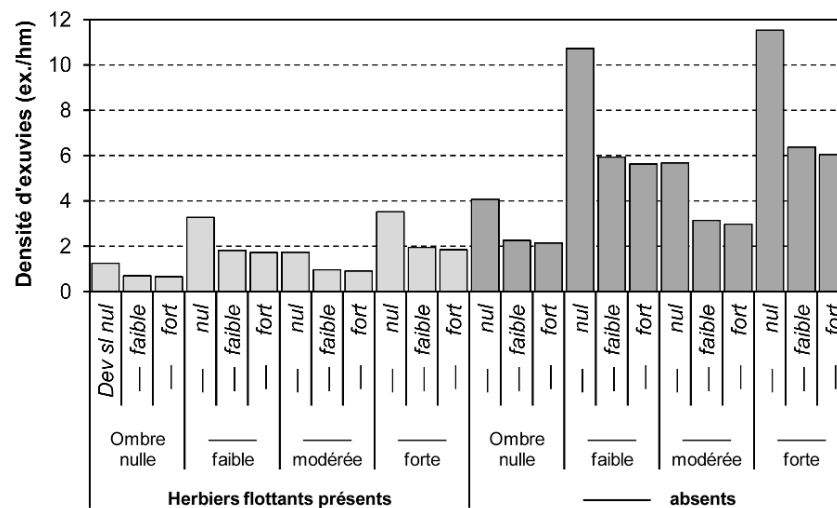


Figure 2. Densité d'exuvies de *Gomphus graslinii* prédites par GLMM en fonction de la présence d'herbiers flottants, de la quantité d'ombre portée par la ripisylve et du degré de développement de la strate semi-ligneuse (Dev sl). *Predicted densities of Gomphus graslinii exuviae regarding the presence of floating aquatic plants, shadow induced by riparian trees and development of semi-ligneous plants.*

sous-sections, et sur « d'autres supports » (e.g. ouvrages d'art) sont peu nombreuses. La strate herbacée, représentée sur 58,8 % des sous-sections, n'accueille que 3,5 % des exuvies trouvées.

Le frêne *Fraxinus sp.* et l'Aulne glutineux *Alnus glutinosa* sont les supports dominants (76 % des émergences). Omniprésents sur le Loir, l'aulne disparaît cependant quasiment sur les sections 7 et 8. Le Cornouiller sanguin *Cornus sanguinea*, jamais dominant et très peu présent dans les sections explorées (bien que plus fréquent en aval sections 7 et 8), accueille 10 % des émergences. Le peuplier *Populus sp.*, très peu représenté en bord de rivière et toujours de manière ponctuelle, représente 7 % des supports ligneux d'émergence.

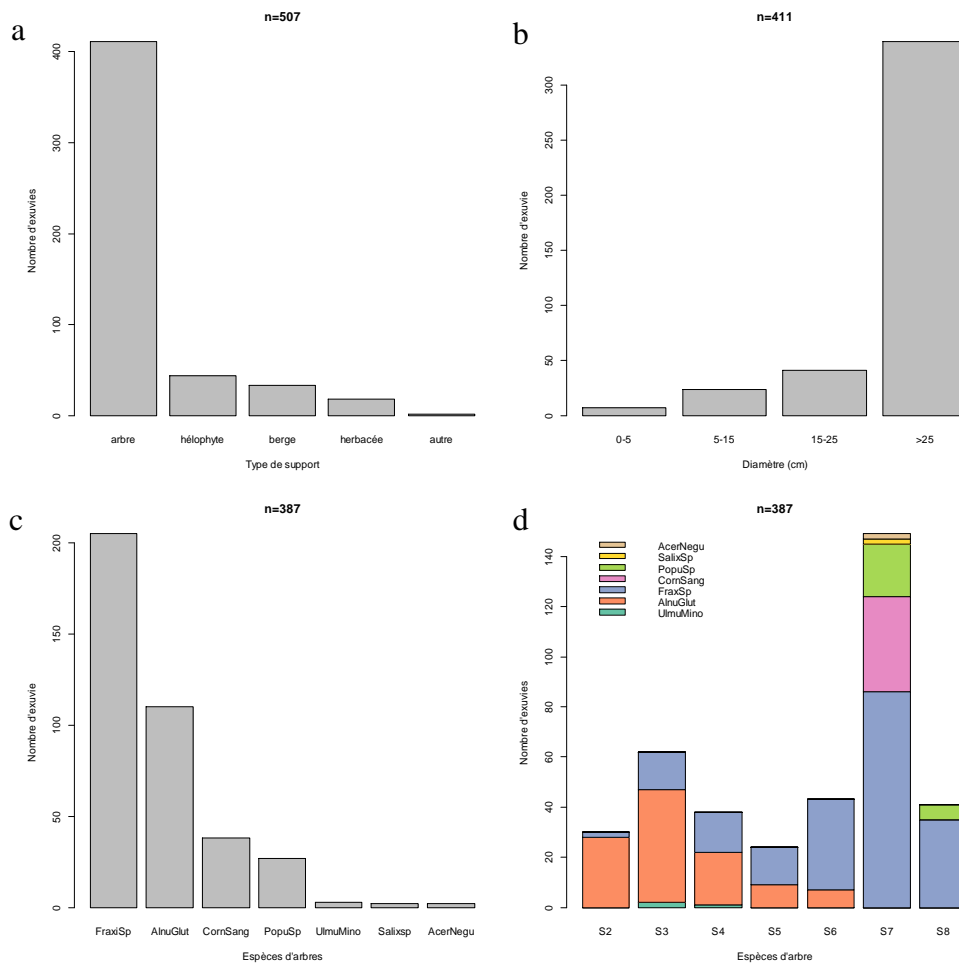


Figure 3. Supports d'émergence utilisés par *Gomphus grasilinii* : (a) par type de support ; (b) par classe de diamètre d'arbre ; (c) par espèce d'arbre sur l'ensemble des sous-sections ; (d) par espèce d'arbre et par section (AcerNegu = *Acer negundo* ; SalixSp = *Salix sp.* ; PopuSp = *Populus sp.* ; CornSang = *Cornus sanguinea* ; FraxSp = *Fraxinus sp.* ; AlnuGlut = *Alnus glutinosa* ; UlmuMino = *Ulmus minor*). Emergence supports used by *Gomphus grasilinii*. (a) by type; (b) for trees, by diameter; (c) for trees, by species along all sub-sections; (d) by tree species and by section.

Discussion

Répartition et densité de l'espèce en Pays-de-la-Loire

Contrairement à ce qui était attendu, les prospections menées sur le Loir attestent de la reproduction de *G. graslinii* sur l'ensemble de la section angevine du cours d'eau. En prenant en compte les données les plus récentes (SINEAU, 2015), on constate que les populations reproductrices connues s'étendent de manière certaine de la confluence du Loir avec la Sarthe en Maine-et-Loire jusqu'à la commune de la Chartre-sur-le-Loir en Sarthe, soit la quasi-totalité du cours du Loir présent en Pays-de-la-Loire (Fig. 4). Les densités d'exuvies observées varient néanmoins d'un secteur à l'autre de la rivière. En Maine-et-Loire la moyenne par section est de 3,50 ex./100 m (min = 2,20, max = 7,95). Des prospections menées en 2015 en Sarthe entre Durtal et Bazouges-sur-le-Loir sur 6 km de berges ont livré un total de 84 exuvies de *G. graslinii*, soit une densité moyenne de 1,42 ex./100 m seulement (François Cudennec, com. pers.). Avec seulement 20 exuvies récoltées entre 2007 et 2014 sur 26,2 km de berges prospectés entre Bazouges-sur-Loir et Luché-Pringé, la densité moyenne observée sur le reste du Loir sarthois est encore plus faible : en 2007, elle était de 0,02 ex./100 m (min = 0, max = 0,03) (LANGLET, 2007). Dix exuvies de *G. graslinii* réparties sur trois stations (linéaire prospecté inconnu) ont été découvertes en 2009 sur la commune de Vaas (BANASIAK & VANNUCCI, 2009). Plus récemment une densité de 0,05 ex./100 m sur plus de 10 km prospectés a été observée sur les communes de Marçon et la Chartre-sur-le-Loir (SINEAU, 2015). Les densités hors Loir dans les stations ayant fait l'objet de prospections exploratoires apparaissent inférieures à 0,5 ex./100 m, l'espèce disparaissant en aval d'Angers. En l'état actuel des connaissances, les populations les plus denses et les plus importantes se concentrent donc sur le cours angevin du Loir, avec une chute rapide des effectifs en Sarthe au-delà de Bazouges-sur-Loir. Les données concernant le secteur de Bazouges-sur-Loir à Vaas sont cependant anciennes et mériteraient d'être actualisées afin de vérifier si une augmentation de la taille des populations est constatée dans les secteurs de présence connue de l'espèce ou si de nouveaux sites d'émergence apparaissent dans des secteurs où les prospections s'étaient révélées négatives.

Une espèce en expansion ?

L'importance des populations angevines de *G. graslinii* pose la question de la possibilité d'une expansion récente de l'espèce. En effet, la faible détectabilité de *G. graslinii* – due à la discrétion des adultes, à une période de vol assez réduite (de fin mai à mi-août) (BOUDOT & KALKMAN, 2015), à une émergence plus tardive que pour les autres Gomphes (DIJKSTRA & LEWINGTON, 2007) et à un habitat difficile à prospecter – s'accorde difficilement avec la multiplication récente des observations d'imago et l'apparente colonisation de nouveaux secteurs. En Anjou, l'espèce n'avait été observée qu'à six reprises avant 2013 (CHARRIER *et al.*, 2013) tandis que la base de données Faune-Anjou recense huit observations d'adultes pour les seules années 2014 et 2015 (FAUNE ANJOU, 2016). Par ailleurs les prospections exploratoires menées sur l'île Saint-Aubin (figure 1 : station May_2) ont livré assez facilement une vingtaine d'exuvies dans un secteur ayant déjà fait l'objet d'une étude en 2001 sans que l'espèce n'y soit détectée (VILLENAVE & CLOUPEAU, 2003). La placette, d'une longueur de 100 m, ayant été visitée au minimum toutes les deux semaines (Johanna Villenave-Chasset, com. pers.) en période favorable (mi-juin à mi-juillet), il y a peu de risques que l'espèce soit passée

inaperçue à cette époque. On notera par ailleurs que les premières mentions pour de nouveaux territoires se multiplient. Une femelle adulte a été observée pour la première fois en 2015 sur la commune de Velluire en sud Vendée (CHARPENTIER, 2015), ce qui pourrait éventuellement indiquer une remontée progressive depuis les noyaux de populations charentais. Dans le Cher, une femelle adulte a été observée pour la première fois en 2012, puis son autochtonie a été prouvée en 2013 (SPEH & LAMY, 2013 ; MANGOT & HESSE, 2014). Parallèlement, les noyaux de populations connus « se développent » avec un nombre de données d'observations ou de stations qui augmente dans de nombreuses régions (BAETA *et al.*, 2012 ; COSTES *et al.*, 2013 ; ROBIN *et al.*, 2015), même si cet état de fait ne s'observe pas partout (PRECIGOUT, 2013).

Cependant, l'augmentation des données est probablement, dans tous ou partie des cas, le résultat de prospections accrues ou plus efficaces (Renaud Baeta, com. pers.), notamment du fait de la mise en place du PNAO. Par exemple, les premières mentions de l'espèce en Provence-Alpes-Côte d'Azur étaient attribuées à IORIO (2011, 2012) pour les Bouches-du-Rhône et par la suite à BLANCHON & RONNE (2015) pour le Var, alors que ces observations sont en réalité des « redécouvertes » à l'échelle régionale (KUNZ, 2016).

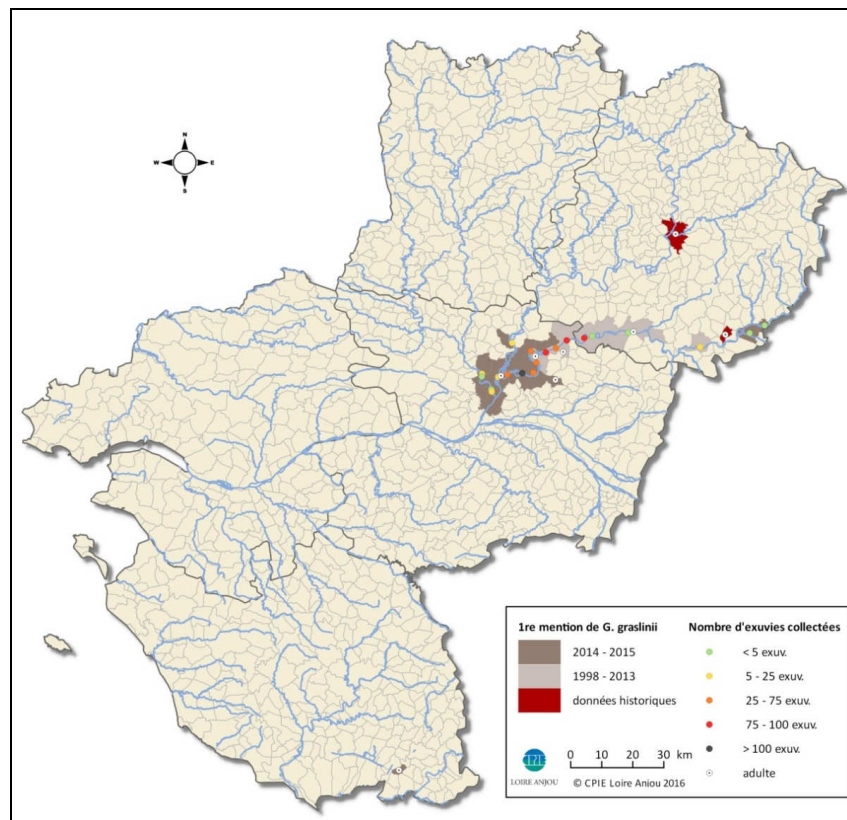


Figure 4. Répartition de *Gomphus graslinii* en Pays-de-la-Loire en 2015 (compilation des données historiques et des données du CPIE Loire Anjou, du CPIE vallée de la Sarthe et du Loir et de la LPO Anjou). Distribution of *Gomphus graslinii* in the Pays-de-la-Loire region in 2015 (compilation of historical data and data from CPIE Loire Anjou, CPIE vallée de la Sarthe et du Loir and LPO Anjou).

Afin de valider l'hypothèse d'une augmentation réelle du nombre des populations, ce qui apparaît cohérent avec l'expansion de cette espèce d'affinité méridionale dans le cadre du réchauffement climatique (HASSALL & THOMPSON, 2008), il serait bon de suivre régulièrement l'éventuel front de colonisation des populations septentrionales du Loir.

Caractérisation de l'habitat rivulaire d'émergence de *G. graslinii*

Nos résultats montrent tout d'abord l'importance de l'absence d'herbier flottant – et d'herbier immergé puisque leur présence est positivement corrélée – pour l'émergence de *G. graslinii*. La présence de ces herbiers est par ailleurs négativement corrélée à l'étendue de l'ombre portée et à la continuité de la ripisylve (Tab. 3). Parallèlement, nos résultats confirment l'importance de la ripisylve, et notamment de sa continuité (Fig. 5b), et par conséquent de l'étendue de l'ombre portée. Dans les faits cela se traduit par l'étalement des branches basses de la ripisylve au-dessus du cours d'eau. Sur le Loir cet étalement dépasse habituellement les 4 ou 5 m de portée, les branches se développant au ras de l'eau dans les secteurs endigués (Fig. 5a). Ces facteurs sont tous liés au développement de la ripisylve, celui-ci augmentant l'ombre portée et réduisant le potentiel photosynthétique, et donc le développement des herbiers. De nombreux arbres sur la rive favorisent certainement l'accumulation au fond de l'eau de matière végétale en décomposition, habitat privilégié par les larves de *G. graslinii* (LEIPELT & SUHLING, 2001). Les larves de Gomphidae sont capables d'émerger, voire de se développer, dans des milieux très différents de ce que l'on considère « classiquement » comme leur habitat de prédilection (DE KNIJF *et al.*, 2014). Par ailleurs, les larves de Gomphidae peuvent se déplacer afin de trouver un site convenable pour leur émergence (SUHLING, 1994) et un site d'émergence peut ne pas correspondre à un habitat larvaire convenable (Frank Suhling, com. pers.). Cependant, DUBOIS & SMITH (2016) ont montré chez *Ophiogomphus rupinsulensis* (Walsh, 1862) que ces déplacements se font sur moins de 100 m. Ici, bien que nous ayons travaillé sur les exuvies, il apparaît très probable que l'habitat rivulaire caractéristique des zones d'émergence de *G. graslinii* corresponde à celui des zones de développement larvaire privilégié par l'espèce.

En premier examen, l'étude des supports d'émergence suggère que certains supports sont privilégiés par rapport à d'autres. En effet, les arbres ou cépées de diamètre supérieur à 25 cm nous semblent plus utilisés qu'ils ne sont disponibles ; l'inverse est pressenti pour la strate herbacée. Des investigations plus poussées sont nécessaires afin de tester si les supports utilisés ont des fréquences différentes des supports observés le long de la berge, ce qui démontrerait alors une réelle sélection du support d'émergence. Nous faisons l'hypothèse que le diamètre, et en conséquence l'âge des arbres et cépées, serait à mettre en relation avec le développement d'un chevelu racinaire important et dense (Fig. 5c). Ce chevelu racinaire pourrait ainsi agir comme facilitateur de l'émergence lors de la remontée des larves : dans les secteurs où les variations de niveau d'eau sont importantes (fonctionnement de type « Loire »), les émergences sont localisées quasi exclusivement sur le chevelu, les berges érodées restant pratiquement vierges de toute exuvie (Fig. 5d). L'importance de la densité en racines immergées a également été mise en évidence lors d'études menées sur les populations du Rhône méridional (LOUBOUTIN *et al.*, 2015).

Il faut remarquer que l'ensemble des facteurs évoqués ci-dessus – continuité, ombre portée, classe d'âge – sont intimement liés et qu'une ripisylve âgée présente

naturellement des branches surplombant le cours d'eau, un chevelu racinaire abondant et une certaine continuité. En l'état il est impossible de dire si c'est la concomitance de ces facteurs qui influe sur les émergences de *G. graslinii* ou si seulement l'un d'entre eux est nécessaire. Des observations réalisées dans des secteurs de la Sarthe *a priori* peu favorables apportent néanmoins un premier élément de réponse : dans ces secteurs la ripisylve est presque totalement absente et seuls quelques arbres, isolés ou groupés par deux ou trois, apparaissent de place en place. L'ombre portée de ces arbres est en général plus limitée (Fig. 6) mais le chevelu racinaire est bien développé. Sur les 14 exuvies collectées sur 1 km de linéaire de berge, huit ont été collectées sur un même arbre isolé. Ceci suggère *a minima* que, parmi les facteurs évoqués plus haut, le chevelu racinaire serait celui qui serait le plus favorable aux émergences. Le modèle d'habitat d'émergence type proposé ici est donc le suivant : ripisylve continue et dense avec une forte ombre portée due à un étalement des branches basses sur le cours d'eau, absence d'herbier aquatique. Ce modèle a été testé lors des prospections exploratoires menées sur la Mayenne et la Sarthe et s'est révélé relativement prédictif : des exuvies de *G. graslinii* étaient bien présentes dans les secteurs paraissant favorables et absentes des secteurs s'écartant du modèle proposé.



Figure 5. Variables environnementales favorables à la découverte d'exuvies de *Gomphus graslinii* :
 (a) ripisylve continue et dense ; (b) forte ombre portée ; (c) chevelu racinaire développé.
 (d) Émergences de *G. graslinii* et autres *Gomphus spp.* sur chevelu racinaire (© CPIE Loire Anjou).
Environmental factors favouring the emergence of *G. graslinii*:
 (a) dense and continuous riparian forest; (b) large shaded area; (c) well-developed rootlets. (d) *G. graslinii* and other *Gomphus spp.* on rootlets.



Figure 6. Arbre isolé accueillant huit des 14 exuvies de *Gomphus graslinii*, trouvées de part et d'autre sur 1 km de berge (© CPIE Loire Anjou). *Isolated tree where height out of 14 Gomphus gralinii exuviae were found on the bank along 1 km.*

Perspectives pour les études suivantes et implications conservatoires

L'étude pilote menée en 2014-2015 a mis en évidence que l'essentiel des populations connues de *G. graslinii* en Pays-de-la-Loire se concentre sur le cours angevin du Loir et sa marge sarthoise immédiate. Elle a par ailleurs confirmé le caractère très favorable à l'émergence de l'espèce, et *a priori* à son développement larvaire, d'une ripisylve continue et développée ainsi que la nécessité de préserver des arbres matures au chevelu racinaire étendu. Cependant, la robustesse et la complexité de notre modélisation de la probabilité de présence et d'abondance des exuvies de *G. graslinii* pourraient être augmentées. Compte tenu de la difficulté du modèle actuel à prédire les fortes abondances (variance des résidus et abondance des exuvies augmentant de conserve comme le montre l'hétéroscédasticité de notre modèle), il apparaît souhaitable d'augmenter le nombre de données et de renforcer leur standardisation : compter les exuvies sur des sous-sections de longueur fixe serait certainement pertinent, tout comme fixer la durée de chaque comptage. Il serait également souhaitable d'améliorer nos compétences statistiques afin de se lancer dans un modèle plus complexe – *Zero inflated* ou *Hurdle* (JACKMAN, 2015) – traitant la totalité du jeu de données plutôt que de découper l'analyse en plusieurs modélisations. En outre, en recherchant les larves au filet troubleau et en observation des femelles en ponte, nous pourrions vérifier la similitude des variables environnementales de la berge qui indiquent (1) les sites d'émergence, (2) le milieu de développement larvaire et (3) les sites sélectionnés par les adultes lors de la dépose des œufs. Enfin des études complémentaires pourraient être menées sur la caractérisation des supports d'émergence de l'espèce.

En termes de conservation, nous pouvons augurer que toute intervention sur la ripisylve devrait être mûrement réfléchie, l'habitat ne pouvant être rapidement restauré par la suite. Cette préférence pour les habitats fermés et peu accessibles des rives pourrait expliquer la discrétion de l'espèce et sa faible détectabilité. De nombreux éléments restent néanmoins à étudier pour une bonne prise en compte de l'espèce dans les mesures de gestion régionales. Ainsi la découverte d'exuvies sur la Mayenne et la Sarthe amène à

s'interroger sur la présence de l'espèce sur l'ensemble des Basses vallées angevines qui pourraient alors porter une responsabilité substantielle quant à sa conservation. À ce titre des prospections sur ces deux rivières vont être menées en 2017 et 2018. Elles devront déterminer aussi si les différents obstacles à l'écoulement ont une influence sur les abondances de *G. graslinii*, espèce connue pour préférer les secteurs lents des cours d'eau. Par ailleurs la densité de la ripisylve et les classes d'âge des arbres rivulaires sont des paramètres maîtrisables par un gestionnaire. Dans cette optique des études complémentaires pourraient être menées sur la caractérisation fine de cette ripisylve et des supports d'émergence de l'espèce, afin de détecter d'éventuels « seuils » de densités ou de classe d'âge pouvant se révéler importants pour l'espèce. En outre le compartiment « substrat » n'a pas été pris en compte dans cette étude. L'espèce est connue pour apprécier les substrats sableux (LEIPELT & SUHLING, 2001 ; LOUBOUTIN *et al.*, 2015) et ce paramètre mériterait d'être exploré plus avant. Enfin nous attirons l'attention sur le fait que peu d'études odonotologiques s'intéressent à l'impact potentiel des éléments paysagers périphériques aux cours d'eau sur les populations de libellules. Cette approche paysagère sera utilisée au terme des prospections à venir afin de définir si le maintien en bon état des populations de *G. graslinii* angevines peut aussi dépendre d'une gestion des milieux au-delà de la rivière elle-même.

Remerciements

Cette étude a été financée à 60 % par le Conseil départemental du Maine-et-Loire, au titre de sa politique des Espaces naturels sensibles (ENS). Nous remercions Renaud Baeta, Édouard Beslot, François Cudennec, Andreas Martens, Morgane Sineau, Frank Suhling et Johanna Villenave-Chasset pour les informations qu'ils nous ont communiquées. Nous remercions par ailleurs Julien Pétillon et Élie Gaget pour les éléments de réflexion qu'ils nous ont apportés quant aux méthodes statistiques. Franck Herbrecht, Jean-Pierre Boudot et Martin Jeanmougin nous ont permis par leur relecture d'améliorer notre manuscrit.

Travaux cités

- [ANONYME, 2015. *Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SAGE) du bassin versant du Loir*. Doc.3. *Évaluation environnementale*, 86 pp.]
- [BAETA R., SANSALUT É. & PINCEBOURDE S., 2012. *Déclinaison régionale du Plan National d'Actions en faveur des Odonates en région Centre 2013-2017*. Association Naturaliste d'Étude et de Protection des Écosystèmes « Caudalis »/Institut de Recherche sur la biologie de l'Insecte/DREAL Centre, 112 pp.]
- [BANASIAK M. & VANNUCCI O., 2009. *Étude complémentaire sur des espèces d'intérêt communautaire du site Natura 2000 « Vallée du Loir de Vaas à Bazouges » : Odonates et Fadet des lâches*. CPIE Vallée de la Sarthe et du Loir, La Flèche, 15 pp.]
- [BATES D., MAECHLER M., BOLKER B., WALKER S. (2014) *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. R package, version 1.1-7 <<http://CRAN.R-project.org/package=lme4>>.]

- BENSETTITI F. & GAUDILLAT V. (coord.), 2002. « Cahiers d'habitats » Natura 2000. *Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 7 - Espèces animales*. MEDD/MAAPAR/MNHN (éd), La Documentation française, Paris, 353 pp + cédérom.
- BLANCHON Y. & RONNE C., 2015. Première preuve d'autochtonie de *Gomphus graslinii* dans le département du Var (Odonata : Gomphidae). *Martinia*, 31 (1) : 49-52.
- [BOUDOT J.-P., 2010. *Gomphus graslinii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T59728A12008538. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-1.RLTS.T59728A12008538.en>. ; consulté 14/03/2016.]
- BOUDOT J.-P., & KALKMAN V.J. (éds), 2015. *Atlas of the European dragonflies and damselflies*. KNNV publishers, Zeist, Pays-Bas, 381 pp.
- BURNHAM K. P. & ANDERSON D. R., 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach* (2^e ed.), Springer, New York, 488 pp.
- [CHARPENTIER A.-L., 2015. Première observation du Gomphe de Graslin *Gomphus graslinii*, en Vendée. *La Lettre des Naturalistes Vendéens* <http://sites.google.com/site/lettrenv/home/01-articles/22015-08-15-Gomphus_graslinii> ; consulté le 21/03/2016.]
- CHARRIER M. (coord.), BESLOT É., BOUTREUX TH., CHASSELOUP P., COURANT S., DOUILLARD E., DURAND O., GABORY O., GUIBERT S., LEROY N., MEME-LAFOND B., TOURNEUR J. & VILLENAVE-CHASSET J., 2013. *Les libellules de Maine-et-Loire. Inventaire et cartographie*. Anjou Nature, 4, 91 pp.
- CLOUPEAU R., LEVASSEUR M. & BOUDIER F., 1987. Clé pour l'identification des exuvies des espèces ouest-européennes du genre *Gomphus* Leach, 1815 (Anisoptères : Gomphidae). *Martinia*, 5 : 3-12.
- [COSTES A., DELPON G., CALVIGNAC R., ALQUIER D., HABER E., DANFLOUS S., POLISSET P. & PELOZUELO L., 2013. *État des lieux des connaissances de quatre odonates d'intérêt patrimonial en Midi-Pyrénées : la Cordulie splendide* *Macromia splendens*, *la Cordulie à corps fin* *Oxygastra curtisii*, *le Gomphe de Graslin* *Gomphus graslinii* *et l'Agrion bleuissant* *Coenagrion caerulescens*. In : NATURE MIDI-PYRENEES (éd.), 2013. 4^{èmes} *Rencontres Naturalistes de Midi-Pyrénées - Actes du colloque tenu à Albi (Tarn) du 31 janvier au 2 février 2013*. Nature Midi-Pyrénées, Toulouse, 232 pp.]
- DE KNIJF G., ADRIAENS T., VERMYLEN R. & VAN DER SCHOOT P., 2014. Ontdekking van een populatie Rivierrombout (*Gomphus flavipes*) op het Albertkanaal (België), een van de drukst bevaren kanalen van Europa, en een overzicht van de status in West- en Midden-Europa. *Brachytron*, 16(1/2) : 3-17.
- DIJKSTRA K.-D. B. & LEWINGTON R., 2007. *Guide des libellules de France et d'Europe*. Delachaux & Niestlé, Paris, 320 pp.
- DORMANN C. F., ELITH J., BACHER S., BUCHMANN C., CARL G., CARRÉ G., GARCÍA MARQUÉZ J. R., GRUBER B., LAFOURCADE B., LEITÃO P. J., MÜNKEMÜLLER T., MCCLEAN C., OSBORNE P. E., REINEKING B., SCHRÖDER B., SKIDMORE A. K., ZURELL D. & LAUTENBACH S., 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36 (1) : 27-46.
- DOUCET G., 2010. *Clé de détermination des exuvies des Odonates de France*. Société française d'Odonatologie, Bois-d'Arcy, 64 pp.

- DUBOIS R. B. & SMITH W. A., 2016. Pre-emergent movements and survival of F-0 larvae of *Ophiogomphus rupinsulensis* (Odonata: Gomphidae) in a northern Wisconsin river. *International Journal of Odonatology*, 19 (1-2) : 83-93.
- DUPONT P. (coord.), 2010. *Plan national d'actions en faveur des Odonates*. Office pour les insectes et leur environnement – Société française d'odonatologie – Ministère de l'écologie, de l'énergie, du développement durable et de la Mer, Paris, 170 pp
- [FAUNE ANJOU, 2016. Carte de distribution de *Gomphus graslinii*. <http://www.faune-anjou.org/> ; consulté le 14/03/2016.]
- GRAND D. & BOUDOT J.-P., 2006. *Les libellules de France, Belgique et Luxembourg*. Biotope, Mèze (coll. Parthénope), 480 pp.
- [GRETIA, 2012. *Plan national d'actions en faveur des odonates : Déclinaison Pays-de-la-Loire (2012-2015)*. Rapport pour la DREAL Pays-de-la-Loire, 203 pp.]
- [HARRELL F. E. Jr, 2016. *Harrell miscellaneous*. R package, version 4.0-1 <<https://cran.r-project.org/web/packages/Hmisc/Hmisc.pdf>>.]
- HASSALL C. & THOMPSON D. J., 2008. The effects of environmental warming on Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, 11 (2) : 131-153.
- HUBERT S., 1999. Présence de *Gomphus graslinii* (Rambur, 1842) dans le département de la Sarthe. *Martinia*, 15 (3) : 83-84.
- IORIO É., 2011. Observation de *Gomphus graslinii* Rambur, 1842 dans les Bouches-du-Rhône (Odonata, Anisoptera : Gomphidae). *Martinia*, 27 (1) : 39-43.
- IORIO É., 2012. Nouvelles observations de *Gomphus graslinii* Rambur, 1842 dans le canal de la Vallée des Baux (Bouches-du-Rhône) (Odonata, Anisoptera : Gomphidae). *Martinia*, 28 (2) : 103-106.
- [JACKMAN S., 2015. *Political Science Computational Laboratory, Stanford University*. R package, version 1.4.9 <<https://cran.r-project.org/web/packages/pscl/pscl.pdf>>.]
- KALKMAN J., BOUDOT J.-P., BERNARD R., CONZE K.-J., DE KNIJF G., DYATLOVA E., FERREIRA S., JOVIĆ M., OTT J., RISERVATO E. & SAHLÉN G., 2010. *European Red List of Dragonflies*. Luxembourg : Publications Office of the European Union, 28 pp.
- KUNZ B., 2016. Première observation historique de *Gomphus graslinii* en Provence-Alpes-Côte d'Azur (Odonata : Gomphidae). *Martinia*, 32 (2) : 76.
- [LANGLET É., 2007. *Inventaires des Amphibiens et des Odonates et préconisations de gestion de leurs habitats sur le site Natura 2000 « Vallée du Loir de Vaas à Bazouges-sur-Loir et abords »*. Mémoire de 2^e année de Master ERNDD, Angers : Université Catholique de l'Ouest, 60 pp. + annexes.]
- LEIPELT K. G. & SUHLING F., 2001. Habitat selection of larval *Gomphus graslinii* and *Oxygastra curtisii* (Odonata : Gomphidae, Corduliidae). *International Journal of Odonatology*, 4 (1) : 23-34.
- LOLIVE N. & GUERBAA K., 2007. La connaissance de *Cordulegaster bidentata* Selys, 1843 en Limousin affinée par une méthode de recherche des larves très efficace (Odonata, Anisoptera, Cordulegastriidae). *Martinia* 23 : 3-8.
- [LOUBOUTIN B., JAULIN S., HOUARD X., BESNARD A., BLANCHON Y., GABANT P., GAYMARD M., MONCHAUX G., RONDEAU A. & RONNE C., 2015. *Détection des populations de Gomphidae sur le Rhône entre Caderousse et Beaucaire – Seconde année d'inventaire*. Office pour les insectes et leur environnement (coord.) – Conservatoire d'espaces naturels du Languedoc-Roussillon – Centre Ornithologique

- du Gard – Écologistes de l'Euzeière – Société française d'Odonatologie délégation PACA. Rapport d'étude pour la Compagnie nationale du Rhône, 68 pp.]
- MANGOT S. & HESSE A.-S., 2014. Première observation de *Gomphus graslinii* à l'état larvaire dans le département du Cher (Odonata : Gomphidae). *Martinia*, 30 (2) : 60-61.
- [MONTFORT C. & VIGNARD R., 2015. *Stratégie de création d'aires protégées. Méthodologie de définition des territoires à enjeu pour la conservation de la biodiversité en Pays-de-la-Loire*. DREAL Pays-de-la-Loire, collection Outils & Repères, 51 : 39 pp.]
- [PRECIGOUT L. (coord.), 2013. *Plan national d'actions en faveur des odonates : déclinaison Poitou-Charentes (2013-2017)*. Poitou-Charentes Nature, Fontaine-le-Comte, 112 pp.]
- RAMBUR M. P., 1842. *Histoire naturelle des insectes. Névroptères*. Librairie encyclopédique de Roret, Paris, 534 pp.
- [R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016. *R: a language and environment for statistical computing*. Version 3.3.1 « Bug in your hair ». Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing <<http://www.R-project.org>>.]
- ROBIN J., DANFLOUS S. & CATIL J.-M., 2015. L'odonatofaune de la région Midi-Pyrénées : état des connaissances fin 2014. *Martinia*, 31 (1) : 1-33.
- SÁNCHEZ GARCÍA Á., PÉREZ J., JIMÉNEZ DÍAZ E. & TOVAR BREÑA C., 2009. *Los Odonatos de Extremadura*. Junta de Extremadura, Mérida, Espagne, 344 pp <http://extremambiente.gobex.es/files/biblioteca_digital/atlas_odonatos.pdf>.
- [SINEAU, 2015. *Étude sur le Loir sur trois espèces d'Odonates inscrites au Plan National d'Actions sur les Odonates : La Cordulie à corps fin (Oxygastra curtisii), le Gomphe de Graslin (Gomphus graslinii) et le Gomphe serpent (Ophiogomphus cecilia) – 2014*. CPIE Vallée de la Sarthe et du Loir, La Flèche. Février, 49 pp.]
- SPEH E. & LAMY A.-M., 2013. Découverte de *Gomphus graslinii* Rambur, 1842 dans le département du Cher, France (Odonata, Anisoptera, Gomphidae). *Martinia*, 29 (1) : 47-48.
- [SUHLING F., 1994. *Einnischungsmechanismen der Larven von Onychogomphus uncatus (Charpentier) (Odonata, Gomphidae)*. Thèse de doctorat, Technische Universität Braunschweig, Cuvillier-Verlag, Göttingen, Allemagne, 174 pp.]
- THIBAUT M., 1966. Note sur les Odonates de l'ouest de la France. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 71 (3/4) : 56-67.
- [TORRALBA-BURRIAL A., OCHARAN F. J., OUTOMURO D., AZPILICUETA-AMORÍN M. & CORDERO-RIVERA A., 2012. *Gomphus graslinii*. In: MATELLANES FERRERAS R. & MARTÍNEZ TORRES R. (coord), 2012. *Bases ecológicas preliminares para la conservación de las especies de interés comunitario en España: Invertebrados*. Ministerio De Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, 81 pp.]
- UICN FRANCE, MNHN, OPIE & SFO (2016). *La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Odonates de France métropolitaine*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, 11 pp <http://uicn-france.fr/wp-content/uploads/2016/06/Liste_rouge_France_Libellules_de_metropole.pdf>.

- VERDÚ J. R., NUMA C. & GALANTE E. (éds), 2011. *Atlas y libro rojo de los invertebrados amenazados de España (Especies Vulnerables)*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio rural y Marino, Madrid, 1318 pp.
- VER HOEF J. M. & BOVENG P. L., 2007. Quasi-Poisson vs. negative binomial regression: how should we model overdispersed count data? *Ecology*, 88 (11) : 2766-2772.
- VILLENAVE J. & CLOUPEAU R., 2003. Première donnée d'*Ophiogomphus cecilia* (Geoffroy in Fourcroy, 1785) sur les berges de la Mayenne dans le département de Maine-et-Loire (Odonata, Anisoptera, Gomphidae). *Martinia*, 19 (2) : 51-55.
- ZUUR A. F., IENO E. N., WALKER N. J., SAVELIEV A. A. & SMITH G.M., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science, New York, 574 pp.

Annexe

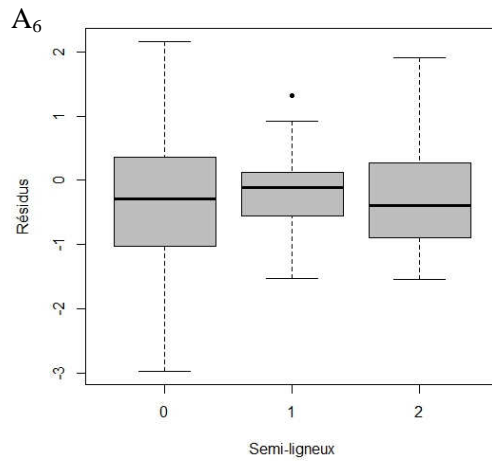
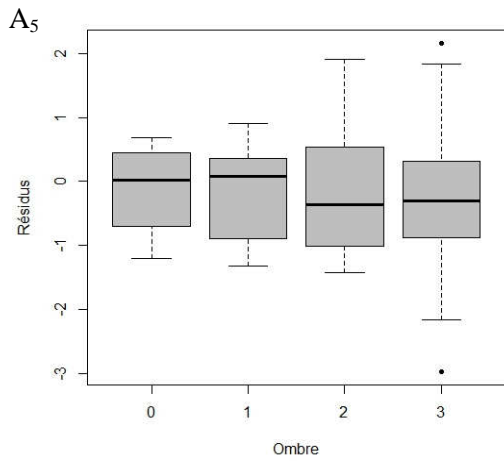
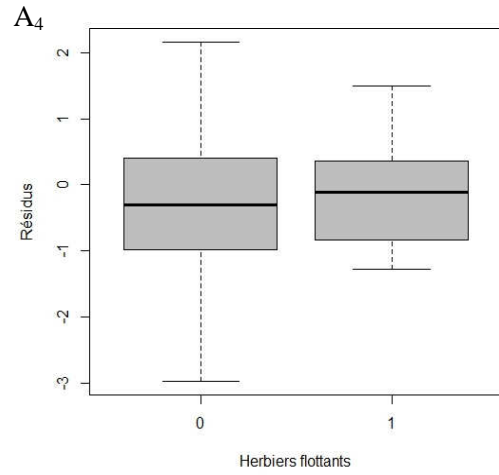
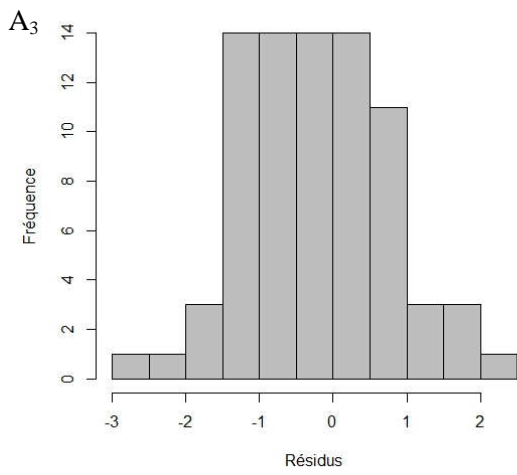
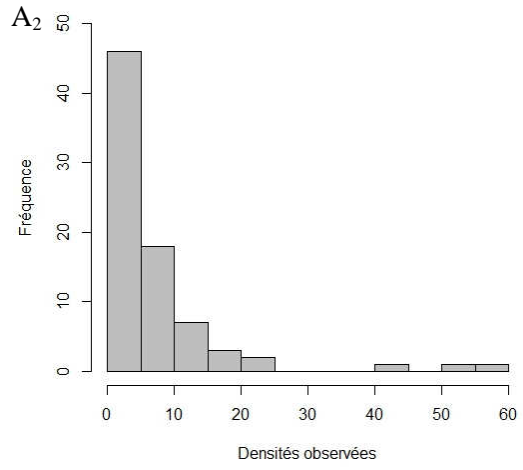
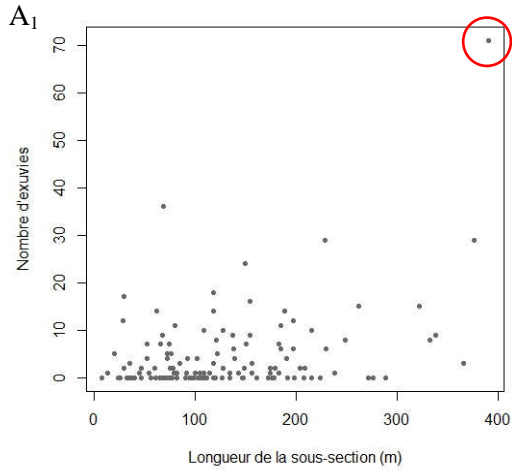
Visualisation des données de comptage d'exuvies de *G. gralinii* et validation du modèle prédisant leur abondance en fonction de l'absence d'herbiers flottants, de la quantité d'ombre portée par la ripisylve et du degré de développement des semi-ligneux sur la berge

Visualisation des données

Les valeurs de comptage ont été représentées graphiquement en fonction de la longueur des sous-sections, afin de repérer d'éventuelles valeurs aberrantes (*i.e.* outliers). Une donnée se distingue des autres (figure A₁ : cercle rouge) mais celle-ci ne correspond pas à une erreur de saisie et le comptage correspondant a été effectué à la même vitesse que les autres (les exuvies n'ont pas été recherchées plus attentivement ou plus longuement que sur les autres sous-sections) ; nous avons donc conservé cette donnée.

Afin de définir une stratégie de modélisation des données d'abondance, nous avons déterminé selon quelle loi se distribuaient les densités d'exuvies par hm de berge prospectée (dens_100m), les comptages ayant été réalisés sur des sous-sections de longueur variable. Les densités les plus élevées sont représentées par très peu de sous-sections tandis que celles prenant une petite valeur sont surreprésentées : la part des sous-sections pour lesquelles aucune exuvie n'a été trouvée représentent 41,9 % (voir figure A₁ en sachant que nombre de ces points se superposent ; $n = 136$) et, en ne considérant que les sous-sections pour lesquelles au moins une exuvie a été trouvée, la part des sous-sections avec une « faible » densité (*i.e.* dens_100m < 5) représente plus de 45 % (figure A₂ ; $n = 79$). Les données sont également sur-dispersées : la valeur de la variance de la densité est plus de 17 fois supérieure à celle de sa moyenne (respectivement : 72,14 vs 4,16). Nous avons donc choisi de les analyser suivant une loi binomiale négative.

Les résidus du modèle sont relativement bien distribués selon une loi normale (Fig. A₃). Ils sont également indépendants des variables explicatives retenues (Fig. A₄, A₅, A₆).



On remarque cependant un léger problème d'hétéroscédaticité : les résidus sont distribués de plus en plus largement à mesure que la densité des exuvies augmente (Fig. A₇ : forme en cône).

En outre, le modèle a eu quelques difficultés à converger comme en témoignent les avis de mise en garde reçus : deux gradients dont les valeurs étaient de $1,262 \times 10^{-03}$ et de $1,066 \times 10^{-03}$ alors que le seuil admis pour celles-ci est de 1×10^{-03} – ce qui n'est donc pas alarmant. Par ailleurs, le discriminant hessien (*Hessian*) du modèle est de $1,20 \times 10^{-05}$, soit nettement en deçà de son seuil maximal (1×10^{-03}). Enfin, la singularité (*singularity*) est de 0,357, bien supérieure au seuil minimal requis (1×10^{-06}).

Compte tenu de ces éléments, nous avons décidé de valider ce modèle.

