THESE de DOCTORAT de l'UNIVERSITE PARIS 6

Spécialité:

ECOLOGIE

présentée par

Didier MULNET

pour obtenir le grade de DOCTEUR de l'UNIVERSITE PARIS 6

Sujet de la thèse:

CYCLE DE VIE ET DYNAMIQUE D'UNE POPULATION DE *LEUCORRHINIA DUBIA* en Haute Auvergne.

Soutenue le 21 Décembre 1995

devant le Jury composé de :

MM.	B. ELKAIM	Président du jury
	R. BARBAULT	
	P. COQUILLARD	Rapporteur
	J. DEVAUX	Rapporteur
	G. JACQUEMIN	
	P. TESTARD	

REMERCIEMENTS,

Au terme de ce travail , j'ai le plaisir de remercier les personnes dont le concours me fut précieux.

En tout premier lieu , je voudrais remercier Robert BARBAULT directeur du laboratoire d'Ecologie de l'Ecole Normale Supérieure qui a dirigé cette thèse malgré son emploi du temps très chargé.

J'exprime toute ma gratitude à Mr ELKAIM qui a accepté de présider le jury de cette thèse.

Mes remerciements vont aussi à Paul TESTARD ,maître de conférence à l'Université P.et M. CURIE , Odonatologue de longue date,toujours disponible et serviable dont les conseils ont été très utiles pour l'élaboration finale de cette thèse..

Patrick COQUILLARD, maître de conférence à la faculté de Pharmacie de Clermont-Ferrand a accepté d'être rapporteur de cette thèse Je le remercie pour l'intérêt qu'il a porté à ce sujet , pour ses conseils efficaces lors de la rédaction finale et pour ses compétences fort utiles en matière de modélisation.

Merci aussi à Gille JACQUEMIN , maître de conférence à l'Université de Nancy et Odonatologue averti , de participer à ce jury malgré ses nombreuses occupations.

Je n'oublie pas , Jean DEVAUX , qui malgré ses occupations a eu la lourde tâche de relire une première version de cette thèse ... , pour m'avoir apporté son aide en cours de recherche, pour avoir accepté d'être rapporteur de cette thèse et enfin parce qu'il est à l'origine de mon intérêt pour l' Ecologie.

Je remercie aussi Jacques BRUNHES sans qui je n'aurai probablement jamais choisi ni ce site d'étude qu'il m'a présenté, ni l'espèce. Il a su m'apporter son aide lorsque je l'ai sollicité .

Ce travail n'aurait pas vu le jour sans l'aide de la station biologique de Besse en Chandesse et des enseignants , Mr GROLIERE et Mlle MOLLET et sans le concours gracieux des services de la météorologie du Puy de Dôme et du Cantal.

J'exprime aussi toute ma gratitude à la Société Française d'Odonatologie et tout particulièrement à son président Jean Louis DOMMANGET , et à la Société Internationale Odonatologique dont les publications et rubriques bibliographiques m'ont été d'un grand secours.

J'ai une pensée pour mon entourage qui m'a souvent vu passer ces dernières années, plus de temps avec Leucorrhinia dubia qu'avec lui même.

TABLE DES MATIERES de la partie I.

Page de garde : 1
Remerciements 3
Plan du tome I: 5
Résumé: 9
Introduction: 11

Chapitre 1: ETUDE DU SITE ET DE L'ESPECE:

I Les Ecosystèmes Tourbeux : 17

II Le site d'étude : la tourbière de St-Genès Champespe: 19
2.1 Situation Géographique:
2.2 Topographie de la tourbière:
2.3 Typologie de la tourbière:

III Cycle de vie de Leucorrhinia dubia: 23
3.1 Généralités sur la biologie de cette espèce:
3.2 Données bibliographiques :

IV Leucorrhinia dubia dans son milieu : 25
4.1 La biocénose de ce milieu :
4.2 Le biotope de L.dubia:

Chapitre II: L' EMERGENCE

I Méthodes d'étude: 31
1.1 Références bibliographiques: 31
1.2 Techniques d'échantillonnage : 32
1.3 Le choix du modèle aléatoire : 33
1.4 Corrections climatiques et temporelles : 34
1.5 Modulation climatique des émergences : 35
1.6 Résumé des différentes étapes du traitement des données : 37

II Résultats de cinétique d'émergence: 38
2.1 Comparaison des différentes années : 38
2.2 Comparaison de la participation des différents types de fosses: 40
2.3 Comparaison avec les émergences des autres espèces: 43
2.4 Comparaison des caractéristiques des individus à l'émergence : 50

III Evaluation de la mortalité lors de l'émergence : 56
3.1 Méthodes d'étude: 56
3.2 Relation avec les conditions climatiques : 59

IV Synthèse: 63

chapitre III : LA VIE DES IMAGOS .

I Aspects démographiques de l'évolution de la population: 69
1.1 Méthodes d'étude : 69
1.1.1 Techniques d'étude possibles : 69
1.1.2 Présentation des données : 71
1.1.3 Problèmes liés à l'emploi de cette technique : 73

1.2 Les paramètres démographiques : 80
1.2.1 Evolution de la taille de la population : 80
1.2.2 Déterminisme de la survie chez les mâles : 83
1.2.3 Déterminisme de la survie chez les femelles: 86
1.2.4 Lien avec l'émergence : 88

1.3 Relations entre vie larvaire , émergence et vie imaginale : 90
1.3.1 Déterminisme de la taille des imagos : 90
1.3.2 Survie des imagos de l'émergence à la maturité : 94

II Aspects éthologiques en relation avec le succès reproductif : 95
2.1 Aspects généraux concernant la reproduction des Odonates: 95
2.1.1 Typologie des comportements reproducteurs : 95
2.1.2 L'importance des femelles : 95
2.1.3 L'importance des mâles : 99
2.1.4 Les stratégies de reproduction sur cette tourbière : 104

2.2 Structures Spatiales et Ponte: 105
2.2.1 Territorialité des mâles : 105
2.2.2 Répartition spatiale des femelles : 106
2.2.3 Fidélité spatiale : 109
2.2.4 Répartition en dehors de la tourbière : 110

2.3 Structures Temporelles: 113
2.3.1 Présence et activité des imagos matures : 113
2.3.2 La ponte : 115

III Synthèse des paramètres démographiques de l'émergence à la ponte : 117

Chapitre IV : ETUDE DU DEVELOPPEMENT LARVAIRE

I Problèmes posés par l'étude des larves: 121
1.1 Détermination des stades larvaires: 121
1.2 Hétérogénéité des biotopes et techniques d'échantillonnage: 129
1.2.1 Techniques d'échantillonnage dans les fosses de type 1:
1.2.2 Techniques d'échantillonnage dans les fosses de type 2:
1.3 Homogénéisation des résultats quel que soit le mode d'échantillonnage: 132
1.4 Détermination de la durée du développement : 134
1.4.1 Données bibliographiques:
1.4.2 Méthode d'étude de la durée du cycle :
1.4.3 Présentation des résultats sur les fosses de type 1:
1.4.4 Présentation des résultats sur les fosses de type 2:

II Stratégie d'échantillonnage en fonction des différents types de fosse: 138
2.1 Dans les fosses de type 1 : 139
2.1.1 Principe d'échantillonnage:
2.1.2 Exploitation des données:
2.2 Dans les fosses de type 2 : 142
2.3 Résumé des choix des échelles spatio-temporelles: 145

III Résultats de Cinétique Larvaire: 146
3.1 Dans les fosses de type 1: 146
3.1.1 Evolution temporelle des stades larvaires dansla fosse H1:
3.1.2 Résultats obtenus sur les autres fosses de type 1 :
3.2 Dans les fosses de type 2 : 149
3.3 La prise en compte du stade initial, l'oeuf : 150

IV La dynamique larvaire: 156
4.1 Etude de la cinétique larvaire: 156
4.1.1 Elaboration du modèle d'après l'exemple des fosses de type 1: 156
4.1.2 Résultats dans les fosses de type 1: 160
4.1.3 Résultats dans les fosses de type 2: 165
4.1.4 Comparaison du développement dans les deux types de fosses: 167

4.2 Les facteurs de contrôle de cette cinétique larvaire: 171
4.2.1 Confrontation des données bibliographiques aux observations de terrain: 171
4.2.2 Données de l'analyse comparative : 175
4.2.3 Données de l'analyse expérimentale : 182
4.2.4 les interactions chez les Odonates : 192
4.2.5 Résumé des facteurs de régulation chez *Leucorrhinia dubia* : 195

4.3 La production larvaire: 197
4.3.1 Etude des variations de biomasse: 197
4.3.2 Evolution de la productivité: 200

4.4 Dynamique larvaire et place dans le fonctionnement de cet écosystème: 203

V Synthèse : 206

chapitre V: DISCUSSION **211**

TABLE DES MATIERES de la **partie II**.

Partie I : Annexes I.1a à I.1d 5

Partie II : Annexes II.1 à II.14 9

Partie I : Annexes III.1 à I.20 22

Partie IV : Annexes IV.1 à IV.26 32

Bibliographie: 59

Résumé:

La tourbière de St-Genès Champespe (Puy de Dôme) correspond à un haut marais évolué constellé de près de 900 fosses de tourbage à tous les stades de recolonisation. Ces fosses sont subdivisées en deux types principaux : le type 1 dont le volume est entièrement occupé par des sphaignes et le type 2 qui présente une partie de sa surface en eau libre.

L'espèce étudiée, *Leucorrhinia dubia* (VAN DER LINDEN) (Odonate , Anisoptère, Libellulidae) présente sur cette tourbière un spectre temporel et spatial lors de l'émergence plus large que les autres espèces qu'elle domine numériquement (61% des émergences globales, soit plus de 19000 individus). Les individus émergeant sur les fosses de type 2 sont plus nombreux (71%), de plus grande taille (longueur de l'aile supérieure de 0,6 mm) et plus précoces (12 jours en moyenne) que ceux issus des fosses de type 1. La mortalité lors de l'émergence est en moyenne de 23% dont 10,1 % lié à la prédation et 12,9 % lié aux conditions climatiques.

Le sexe ratio (mâles sur total) qui était à l'émergence de 47,66 % passe à 66,22% chez les imagos matures. Les femelles durant la période de maturation présentent une augmentation de masse supérieure à celle des mâles. Ceci est lié à l'effort de ponte mais s'avère coûteux en terme de survie. La plus faible survie des femelles durant la période d'immaturité est essentiellement due à un allongement de cette période.

Les imagos choisissent les zones de la tourbière en fonction de l'importance des fosses de type 2 et 1 et reviennent préférentiellement sur les zones déjà fréquentées durant leur période de vol. Une certaine fidélité à la zone où s'est effectuée le développement larvaire semble exister. La ponte par femelle est en moyenne de 11500 oeufs sur l'ensemble de sa période de vie. La ponte globale à l'échelle de l'ensemble de la tourbière est de 11,6 millions d'oeufs en 1991.

Sur les fosses de type 1 le développement se fait en 5 ans avec une assez forte survie en début de développement; cette survie baisse considérablement au cours de la croissance larvaire. Ceci est lié aux fortes densités et aux conditions trophiques limitantes. Un système de régulation densité-dépendant, basé sur le cannibalisme est alors observé.

Sur les fosses de type 2, le développement larvaire se fait en trois ans. La survie plus faible chez les premiers stades est plus forte en fin de croissance. Le cannibalisme est réduit par l'abondance de Cladocères consommateurs de mycobactéries. Le meilleur développement de *Leucorrhinia dubia* y est lié à l'exploitation de la boucle microbienne.

Si l'abondance globale de *L.dubia* dans ces milieux acides semble liée à l'absence de poissons prédateurs, la réussite démographique dans les fosses de type 2 est essentiellement conditionnée par la réduction de la durée du cycle.

La survie larvaire dans les fosses de type 1 est faible. Les émergences y sont donc limitées. Le nombre de femelles matures issues de ce type de fosse aptes à se reproduire ne suffirait pas à entretenir les effectifs observés dans ce type de fosse. Les imagos issus des fosses de type 2 contribuent par leur ponte à l'entretien des effectifs larvaires des fosses de type 1.

La biomasse des larves dans les fosses de type 1 est de 60,3 Kg de M.S. sur l'ensemble de la tourbière alors que celle des larves présentes sur les fosses de type 2 est de 11,9 Kg de MS. Cette espèce qui est quantitativement dominante à l'état larvaire sur les fosses de type 1, n'arriverait pas à se perpétuer s'il n'existait que des fosses de ce type. Les interactions entre ces deux systèmes sont asymétriques: « apport démographique » des fosses de type 2 vers les fosses de type 1.

Mots clés :

Leucorrhinia dubia ,
Dynamique des populations,
Cannibalisme ,
Odonates,
Modélisation,
Cycle de vie ,
Régulation des populations,
Compétition ,
Tourbière,
Systèmes interactifs

INTRODUCTION.

Leucorrhinia dubia (Odonate Anisoptère)(VAN DER LINDEN,1825) est une espèce paléarctique peu abondante en France. Elle peut cependant présenter localement de fortes densités comme sur la tourbière de St-Genès (Puy de Dôme , France). Le **but de cette étude** est d'expliquer l'**abondance** de cette espèce sur ce **site**.

Cette abondance peut résulter de conditions favorables au développement larvaire et/ou à la vie imaginale. Peu d'études en Odonatologie tendent à prendre en compte l'ensemble du cycle de vie . GARRISON (1981) chez *Ischnura gemina* aux USA et DUFFY (1984) chez *Lestes disjuntus* aux USA ont réalisé des études de ce type dans le sous-ordre des Zygoptères . Concernant les Anisoptères ,des études globales du cycle de vie ont été réalisées au Japon par ARAI & MURABAYASHI (1983) chez *Aeshna juncea* et UBUKATA(1979) chez *Cordulia aenea*, au Canada par HALVERSON(1984) chez *Aeshna tuberculifera et umbrosa* , et DEACON (1975) chez *Cordulia aenea.*

Le site d'étude correspond aux **sites** de **développement larvaire** mais aussi aux centaines d'hectares de l'**écocomplexe** correspondant à la zone habitée par les **imagos** . Il convient de se libérer du cliché réducteur Libellule/marais mais il est cependant indispensable de centrer l'étude sur les sites biologiquement les plus importants . La durée de cette étude est conditionnée par la durée du cycle de développement larvaire estimée à deux ou trois ans par de nombreux auteurs . La durée des différentes phases de la vie de *Leucorrhinia dubia* est très variable : des années pour la vie larvaire , des jours ou mois pour la vie imaginale , et des heures ou minutes pour l'émergence ou la ponte . Malgré les difficultés dans l'**intégration** des **problèmes** liés à **l'échelle spatio-temporelle** , l'**approche «mécaniste»** (SCHOENER , 1986) a été résolument privilégiée .

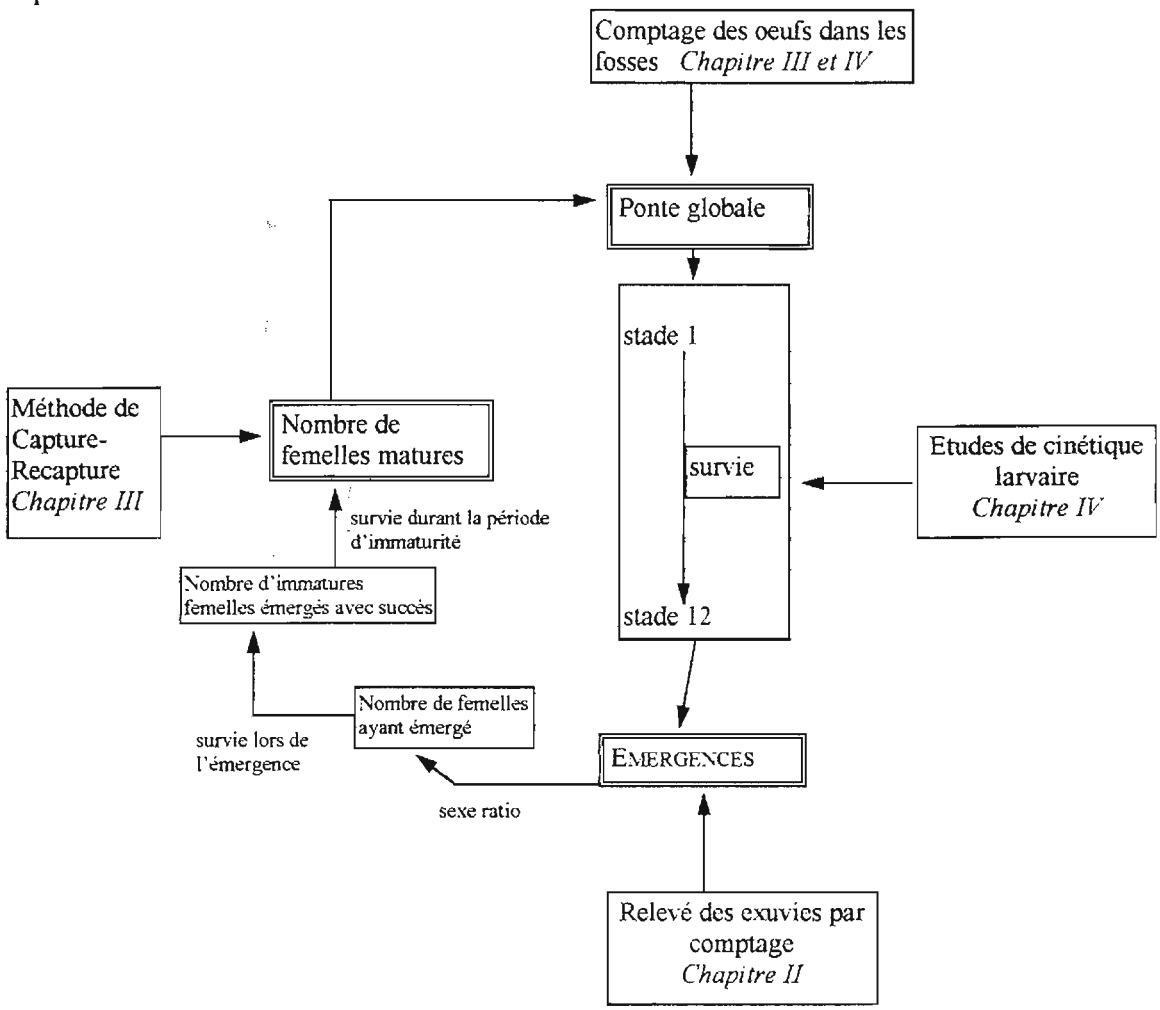
« L'analyse comparative , qui consiste à tirer profit des contrastes ou des similitudes observées dans les structures...d'un même type de système biologique - organisme, population ...-exposé à une gamme de conditions variées est la base même de l'approche naturaliste . C'est de la perception et de l'interprétation des différences ou des convergences observées que naissent les premières hypothèses , que s'ouvrent les voies de recherche et que se dessinent les premières expériences à mettre en oeuvre » (BARBAULT , 1992)

Ce texte résume en tout point l'esprit de cette étude . En effet la structure mosaïque du milieu se prête à l'**approche comparative** qui remplace avantageusement l'expérimentation naturelle . L'**approche expérimentale** n'a été adoptée , que dans un second temps lorsque les premiers résultats de l'approche comparative étaient disponibles , et lorsqu'il était possible de respecter les conditions de mise en oeuvre (HAIRSTON,1989).

Prendre en compte l'intégralité du cycle de développement dans un milieu mosaïque où la **variabilité** est une composante intrinsèque de la population et non un artefact dû à l'échantillonnage , suppose une **diversification** des **techniques** : celles ci doivent être adaptées à l'écophase étudiée , au site et à l'objet réel de l'étude . Par exemple , les techniques de capture-recapture chez les imagos, donnent des résultats démographiques , mais la capture au filet induit d'importantes perturbations comportementales ce qui pratiquement interdit toute exploitation éthologique et nécessite donc l'usage de techniques complémentaires.

Comprendre la forte abondance de *Leucorrhinia dubia* sur ce site pose le problème des mécanismes de régulation des populations chez cette espèce .

Le modèle de développement de Leucorrhinia dubia résulte de quatre types d'études complémentaires:



Le but de cette thèse est donc de préciser le ou les mécanismes de régulation mis en jeu chez *Leucorrhinia dubia* dans les différents biotopes occupés sur le site de St-Genès .

Ce mémoire est présenté en deux parties.

La partie I présente le principe général des méthodes employées ainsi que les résultats obtenus.

Cette partie I est subdivisée en 5 chapitres :

- le chapitre 1 présente le site et l'espèce
- le chapitre 2 traite de l'émergence ; il présente les résultats de cinétique puis ceux concernant certains paramètres écophysiologiques ou démographiques .
- le chapitre 3 traite de la vie imaginale et présente les aspects démographiques , puis les aspects éthologiques en relation avec le succès reproductif .
- le chapitre 4 traite de la phase larvaire , et présente successivement la structure spatio-temporelle , les résultats de la cinétique larvaire puis les éléments essentiels de la dynamique larvaire .
- le chapitre 5 est une synthèse des trois chapitres précédants ,resituant les connaissances nouvelles concernant *Leucorrhinia dubia* dans le contexte plus général des recherches actuelles en Odonatologie.

La partie II qui une annexe présente le détail des techniques , certains résultats intermédiaires ainsi que quelques planches illustratives.La bibliographie est positionnée à la suite des annexes.

Chapitre I :

Etude du site et de l'espèce.

Les Ecosystèmes tourbeux

Le site d'éude : la tourbière de St-genès Champespe

Cycle de vie de *Leucorrhinia dubia*

Leucorrhinia dubia dans son milieu

CHAPITRE 1 :

PRESENTATION DU SITE ET DE L'ESPECE :

I Les Ecosystèmes Tourbeux :

Les tourbières sont des milieux plus ou moins acides , constitués de tourbe (matière végétale peu décomposée) et caractéristiques des terrains humides (PARENT,1991)
On parle de tourbière , lorsqu'il y a accumulation de tourbe : au moins 30 cm dans les pays scandinaves (KIVINEN & PAKARINEN , 1981) , 50 cm en France (BOURNERIAS , 1980) mais ceci n'est qu'un problème de définition.

Cet écosystème est caractérisé (FRANCEZ,1991) par :

1. la présence continuelle de l'eau
2. des facteurs abiotiques édaphiques très contraignants (acidité) qui limitent le nombre d'espèces végétales , animales et microbiennes
3. une production primaire toujours supérieure à la décomposition en raison de la faible activité détritique liée à l'acidité dans certains cas ou à l'anaérobiose dans d'autres.

Lorsque le mauvais drainage est à l'origine de l'accumulation d'eau , on parle de tourbières topogènes. Elles sont basiques ou 'alcalines' (REFFAY, 1980) et eutrophes (LEMEE,1945). Elles correspondent au « fens » des anglo-saxons (NEWBOULD,1958) , terme officiellement utilisé actuellement pour décrire tout ce qui est bas -marais (STANEK & WORLEY,1983)c'est à dire la zone généralement innondée.

Lorsque c'est l'abondance des précipitations qui est à l'origine de l'accumation d'eau , on parle de tourbière ombrogènes , bien que le terme de climatique soit plus judicieux. Ces tourbières sont acides et oligotrophes . Elles correspondent aux tourbières bombées des auteurs français ou aux « bogs » des anlo-saxons . Ce terme est actuellement utilisé pour décrire tout ce qui est haut-marais (STANEK & WORLEY,1983) c'est à dire la zone généralement assèchée.
C'est à WEBER (1949) que l'on doit attribuer l'idée du processus d'atterrissement et d'une succession de biotopes propres à chaque étape de cette édification .
L'évolution peut se faire d'un bas-marais vers un haut-marais (GILLET & al,1980 ; OZENDA,1982).La végétation comble progressivement le milieu aquatique à semi-aquatique : cette évolution est marquée par un atterrissement progressif , une diminution de l'humidité .

Les tourbières sont essentiellement réparties dans les régions humides et froides , c'est à dire , soit dans les zones boréales soit en altitude dans les zones tempérées . On estimait (BULOW,1929 ; MOORE & BELLAMY,1974) à 100 à 150 millions d'hectares la superficie des tourbières , soit 1% de la superficie du globe .Aujourd'hui , on estime plutôt cette surface à 400 à 500 millions d'hectares (KIRVINEN & PAKARINEN,1981)

En France , cet écosystème occuperait 120 000 hectares (GOODWILLIE,1980) qui se répartissent essentiellement dans le Jura , le Massif-Central ,les Vosges et la Bretagne pour les tourbières à Sphaignes. Les tourbières eutrophes sont surtout réparties dans les vallées alluviales du Nord .

Une description précise et concrète en été faite par (FRANCEZ et .BRUNHES,1983) , (FRANCEZ, 1987) ; (MOLLET & al, 1985):

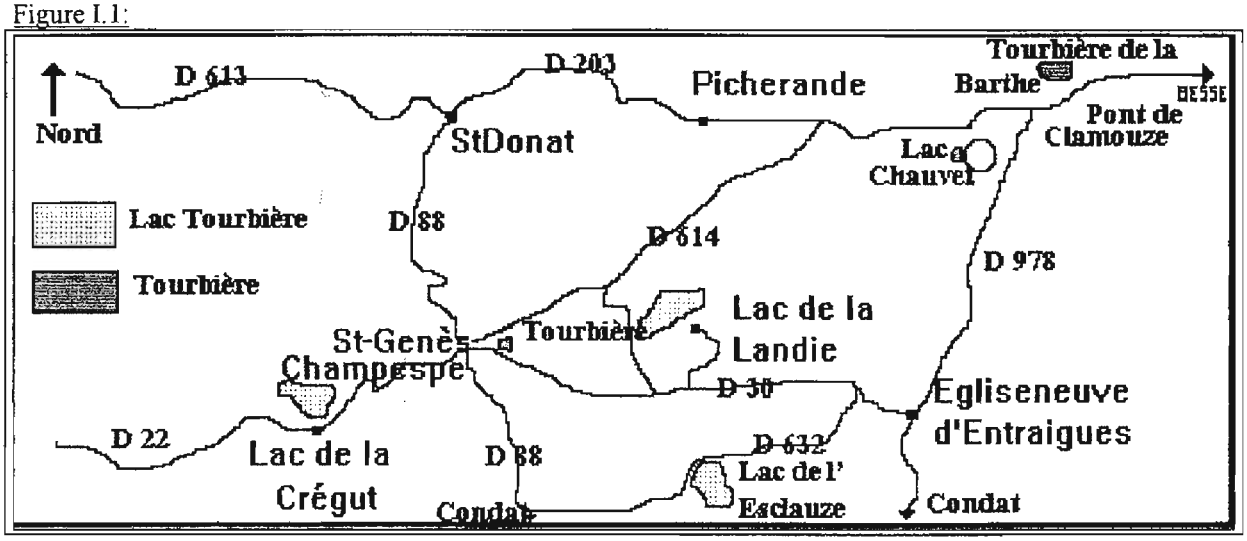
- Dans le bas-marais eutrophe à mésotrophe (5,5 < pH < 6,5) les Sphaignes (*Sphagnum contortum, S.terres et S.warnstorfii*) émergent des gouilles (flaques) plus ou moins grandes.Cette zone inondée en hiver ,ne s'assèche que très partiellement en été .L'accumulation des *Comarum palustre. Equisetum fluviatilis* , *Menyanthes trifoliata et Carex lasiocarpa* (association du caricion lasiocarpae) et l'extension de leur rhizomes contribuent à la consolidation du tremblant sur lequel se développent les premières sphaignes.
- Dans le bas-marais oligotrophe et le haut-marais actif (3 < pH < 4,5) *Sphagnum magellanicum. S.rubellum, S.pallustre et S.angustifolium* dominent (association du Sphagnetum magellanici) en mosaïque avec le Caricion canescenti fuscae.C'est à ce stade que l'on localise les plantes les plus connues(*Andromeda polifolia* , *Drosera rotundifolia* .*Eriophorum vaginatum et Vaccinium oxycoccos*..) Des trous d'eau y sont disséminés aussi mais ils ne subsistent plus en été qu'à l'état de boue .
- Le haut-marais évolué (pH 4) est marqué par l'accumulation de tourbe et l'assèchement du milieu L'association végétale est le Sphagnetum magellanicum trichophorum ,avec des mousses telles que *Dicranum bergeri.Leucobrium glaucum ,Pleurozium schreberi et Polytrichum strictum* qui forment des touffes parmis la *Calluna vulgaris* .Quelques sphaignes du stade d'évolution précédent *(S.rubellum etmagellanicum)* subsistent à coté de *S.nemoreum* typique de ce haut-marais évolué.
- Il existe aussi des fosses de tourbage (3< pH < 4) résultant de l'exploitation de la tourbe du marais. Leur taille est généralement de 0,5à1,5 mètre de profondeur , et de 5 à 100m² de surface) selon le degré de recolonisation par les végétaux (*Sphagnum cuspidatum ,Drepanocladium fluitans,Carex* ..)
- Il existe enfin des ruisseaux (pH voisin de 7) ou des drains, avec une végétation de *Fontinalis sp, Renoncules*..

II Le Site d'étude : la tourbière de St-Genes Champespe .

2.1 Situation Géographique :

Le site de l'étude est une tourbière située dans le Puy de Dôme à une trentaine de km de Besse en Chandesse, sur la commune de St-Genès-Champespe au site dit de «l'Arbre», à une altitude de 1040m.

Figure I.1:

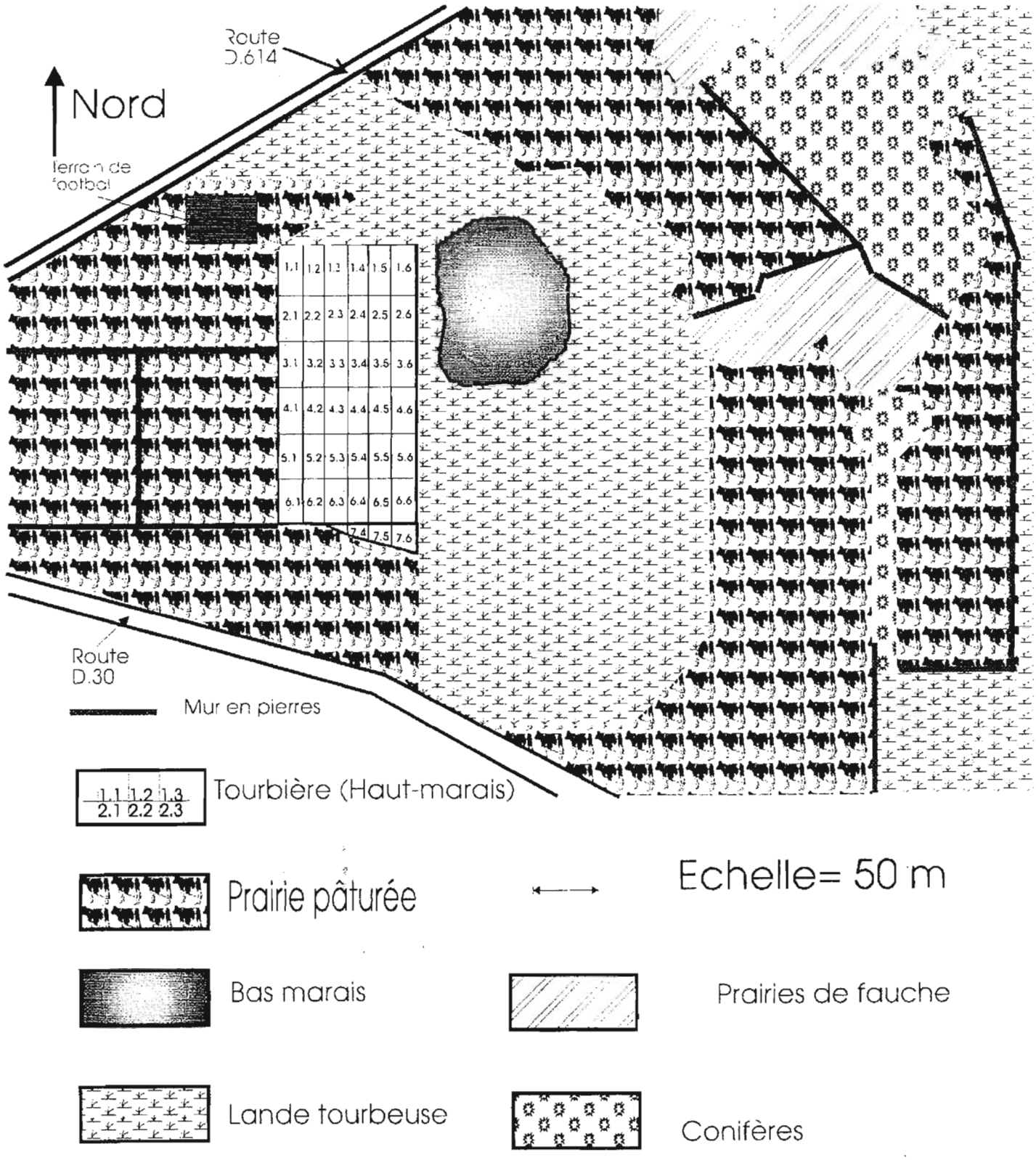


2.2 Topographie de la tourbière :

Cette tourbière d'une douzaine d' hectares est constituée d'un bas marais mésotrophe , d'une petite zone de haut marais oligotrophe ,d'un haut marais évolué constellé d'environ 900 fosses de tourbage .

La partie de la tourbière étudiée (2,9 ha) correspond au haut marais évolué parsemé de fosses de tourbage.Ce haut-marais évolué a été subdivisé en quadrats de 20m sur 40 m (nommés Q1-1 , Q1-2 etc..)Dans chacun de ces quadrats toutes les fosses de tourbage ont été répertoriées.La taille de ces fosses varie de moins d'un mètre carré à plusieurs dizaines de mètres carrés .

Sur la figure I.2 ci contre , l'accès à la tourbière se faisant par l'ouest les colonnes ont été déterminées du nord au sud (face à l'observateur) et les lignes d'ouest en est (dans le sens de la progression sur la tourbière).


Route
D.614
Nord
Terrain de
football
1.1 1.2 1.3 1.4 1.5 1.6
2.1 2.2 2.3 2.4 2.5 2.6
3.1 3.2 3.3 3.4 3.5 3.6
4.1 4.2 4.3 4.4 4.5 4.6
5.1 5.2 5.3 5.4 5.5 5.6
6.1 6.2 6.3 6.4 6.5 6.6
7.4 7.5 7.6
Route
D.30
Mur en pierres
1.1 1.2 1.3
2.1 2.2 2.3
Tourbière (Haut-marais)
Prairie pâturée
Echelle= 50 m
Bas marais
Prairies de fauche
Lande tourbeuse
Conifères

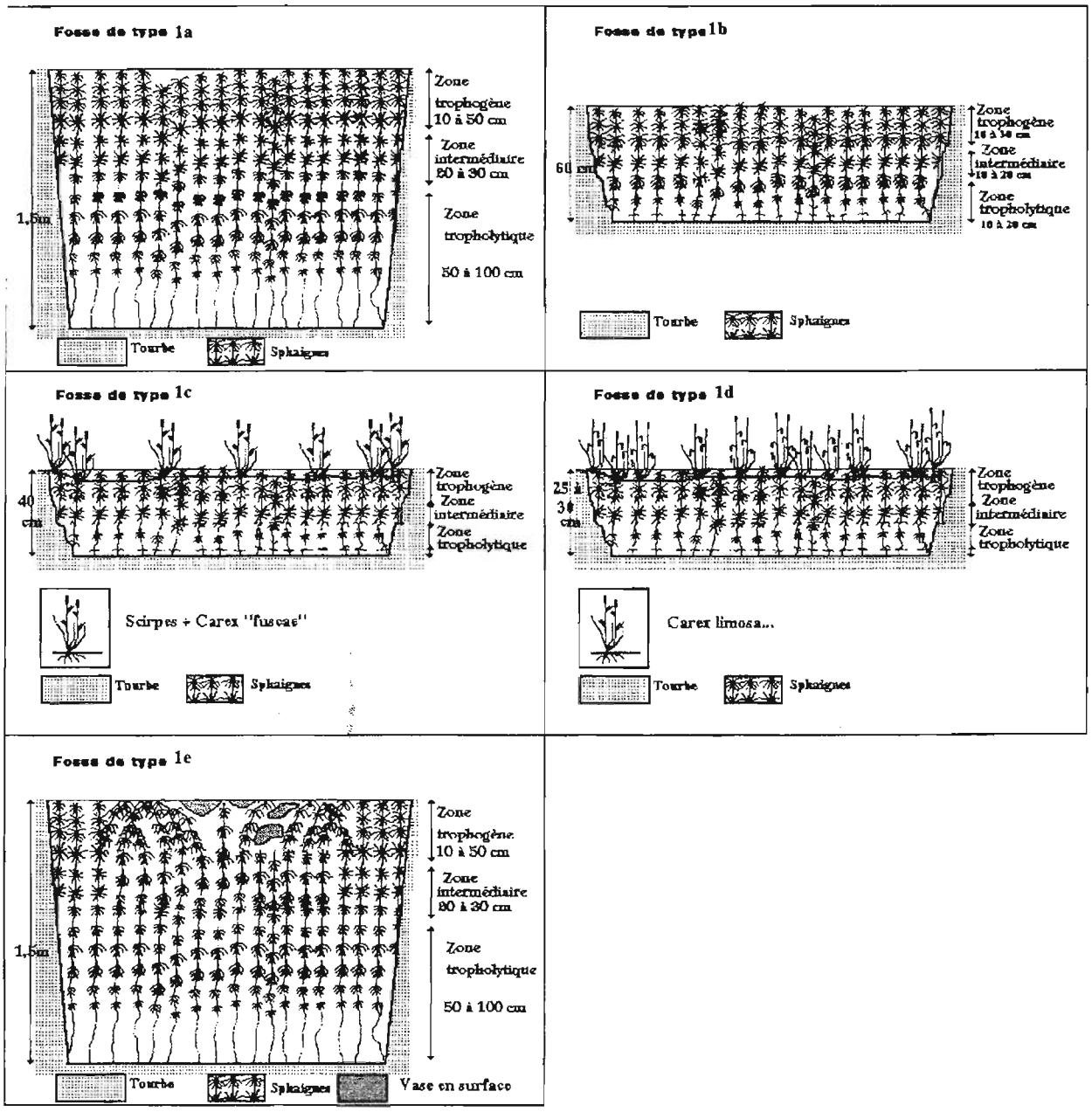
2.3 Typologie de la tourbière :

2.3.1 Les Différents types de fosse :

Les fosses des types 1a à 1e ont été regroupées en raison de leur **occupation totale par des sphaignes** qui constituent l'essentiel de la biomasse .

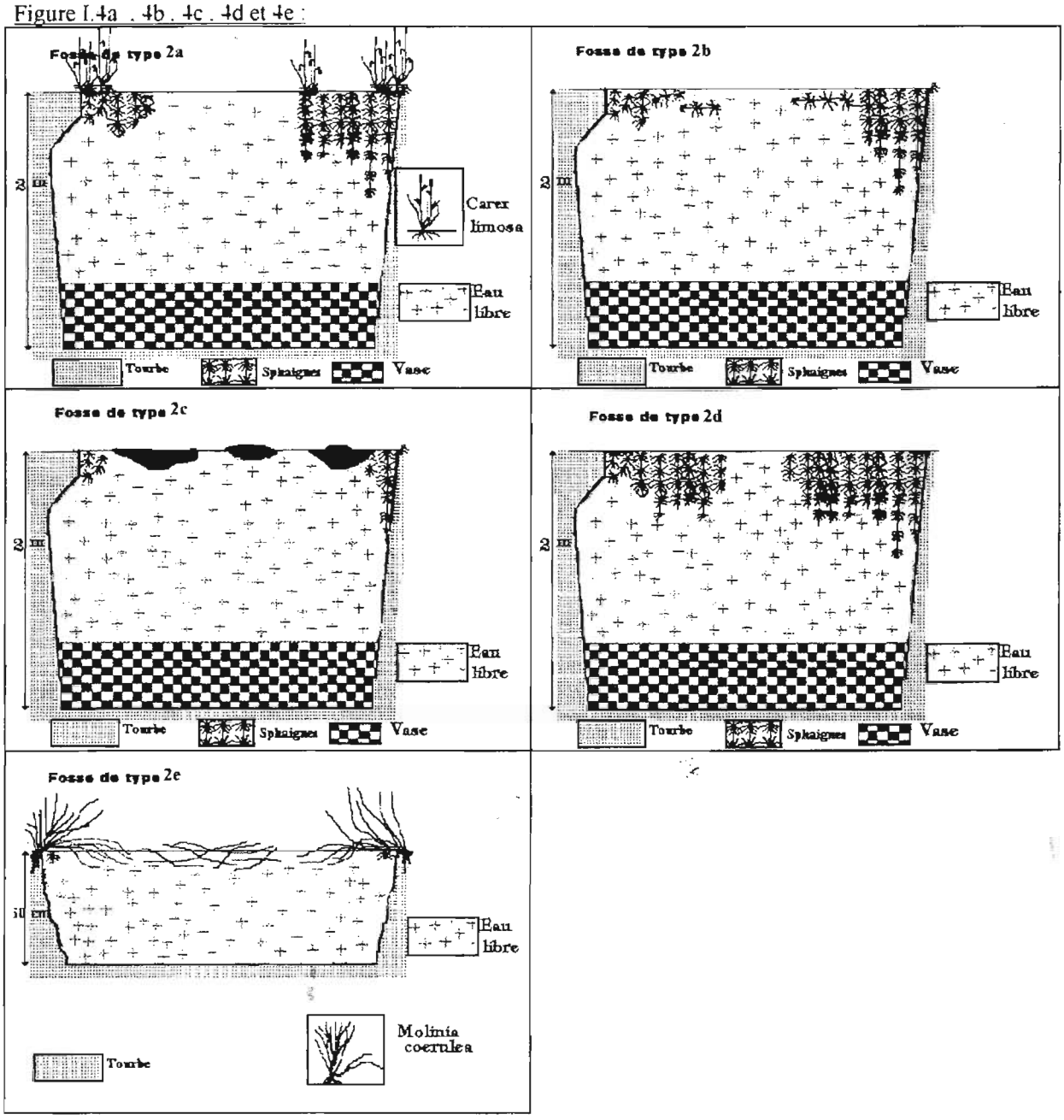
Ce groupe se différencie secondairement en fonction de sa profondeur et/ou des espèces se développant en plus des sphaignes .

Figures I.3a , 3b , 3c , 3d et 3e .



Les fosses des types 6 à 10 présentent toutes le **point commun** d'avoir une partie de leur **surface en eau libre**.

Figure I.4a . 4b . 4c . 4d et 4e :



Ces fosses de type 2 sont très légèrement moins acides que les fosses de type 1 et généralement plus profondes . Les sphaignes sont limitées à un « mur » en périphérie et ne descendent que très rarement jusqu'au fond même sur les bords .Elles se différencient les unes des autres par la végétation colonisant la surface , et l'extension plus ou moins grande du mur de sphaignes.

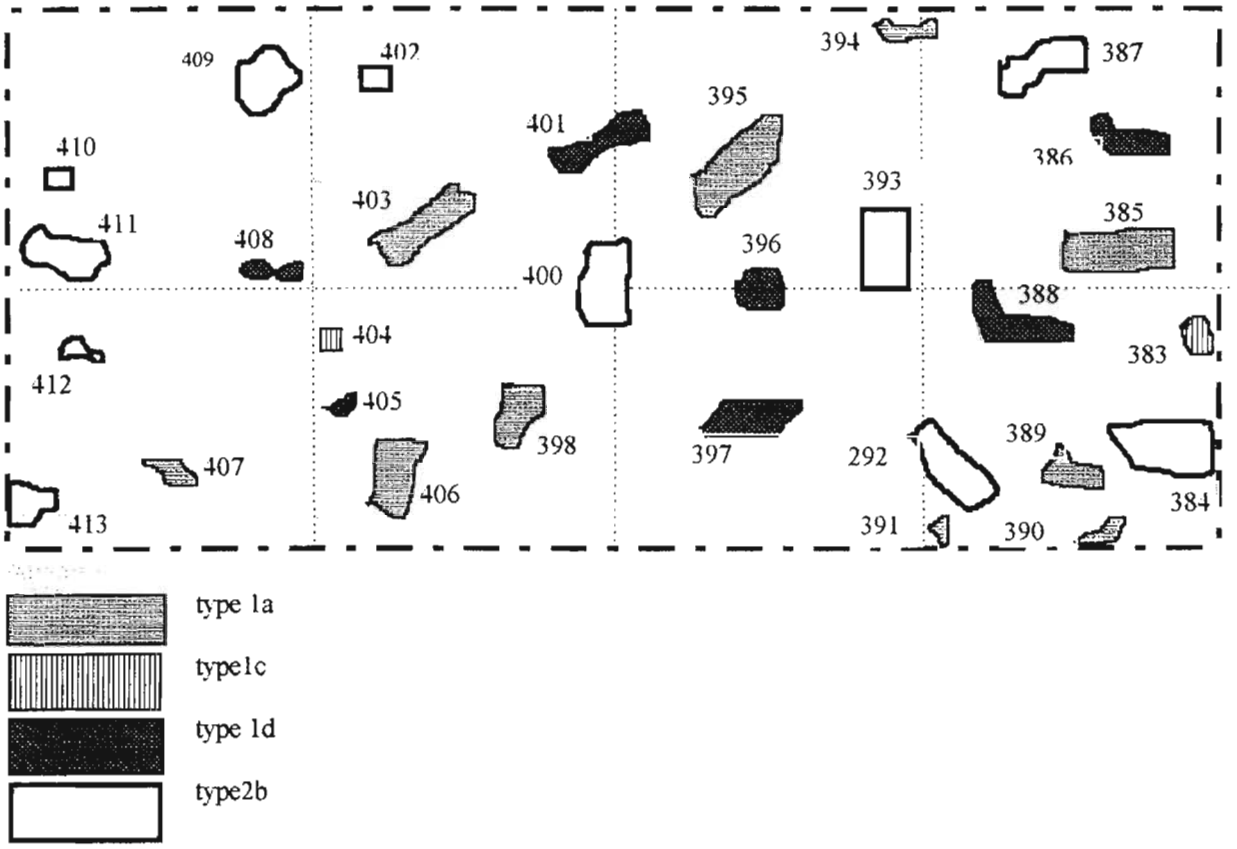
La fosse de type 2e se distingue des autres par l'absence des sphaignes .Un autre type de fosses existerait , le type 3 caractérisé par un assèchement durable en été.

Cette **distinction** est **d'ordre pratique** ; il est clair que ces fosses s'organisent le long d'un continuum .

2.3.2 Répartition sur la tourbière :

Sur la tourbière découpée en quadrats , chaque fosse a été identifiée par un numéro , sa surface évaluée et son type noté en fonction de la typologie énoncée .

FigureI.5.



Le plan (annexe I.1a,b,c et d) ne tient compte que de la zone de Haut-marais sur laquelle Leucorrhinia dubia se développe .Il a été réalisé dans un premier temps d'après deux photographies aériennes prises par l'IGN en 1984 et en 1988 , puis d'après les relevés de terrain pour préciser la taille et le type de chaque fosse.

Les fosses ont été représentées en doublant l'échelle de façon à favoriser la lecture de ce plan .

III Cycle de vie de Leucorrhinia dubia:

3.1 Généralités sur la biologie de cette espèce :

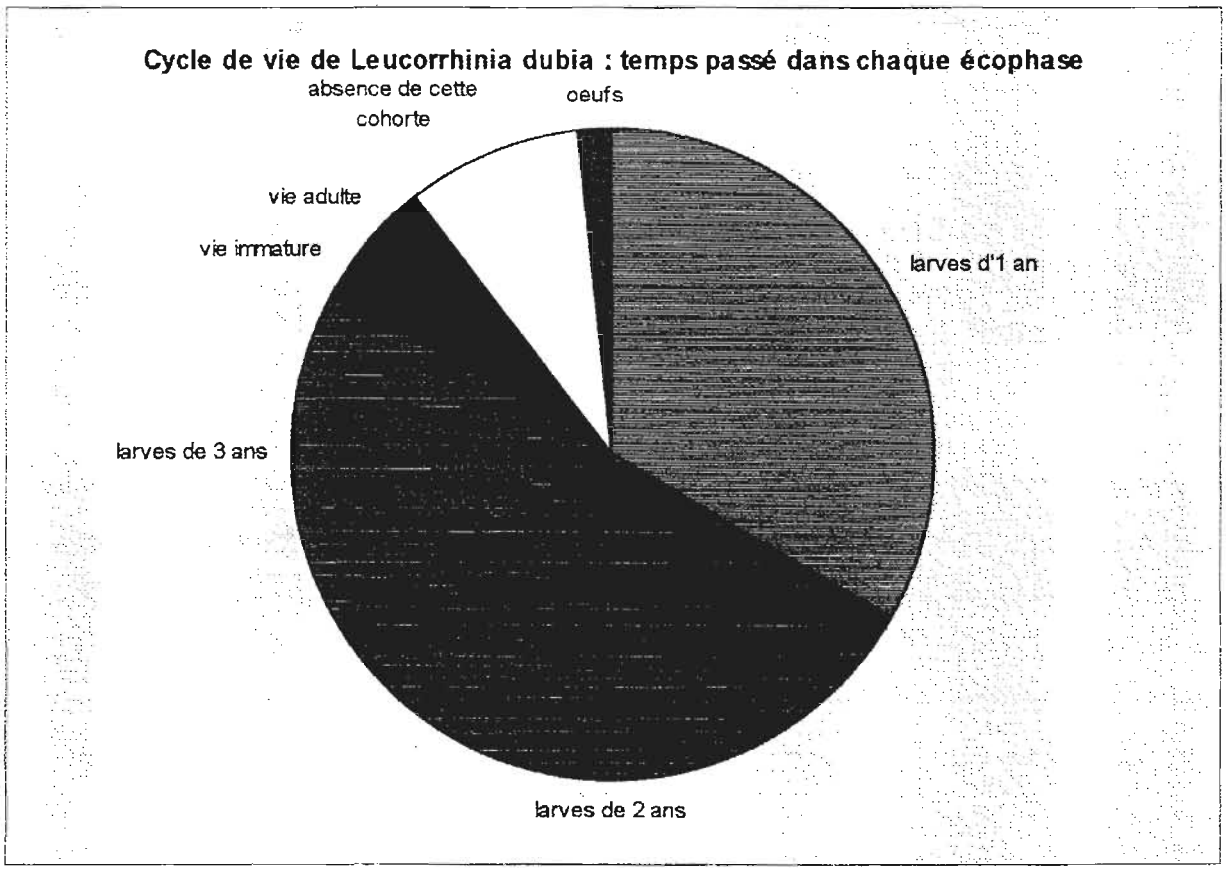
Cet Odonate Anisoptère est très largement répandu à la surface du globe : du Japon à la frontière des Républiques Soviétiques et de la Corée , de l'Europe Centrale jusqu'à la Scandinavie .L'espèce type est répandue en Europe centrale et du Nord .La sous espèce *L.d.orientalis* Belyshev, atteint la Sibérie et le

cercle arctique . Les formes légèrement différentes, répandues en Asie septentrionale et moyenne ,et jusqu'au Japon ,. tendent actuellement à être considérées comme des espèces différentes .

En France ,l'espèce est connue dans les Massifs Montagneux entre 300 m dans les Ardennes et 2000m (COPPA,1990),.. C'est la seule de son genre à ne pas avoir été classée sur la liste rouge des espèces menacées ; en effet bien que localisée , elle peut être localement abondante. Si elle n'est pas menacée à l'échelle de l'Europe , elle semblerait être en déclin en Suisse ,Belgique ,Allemagne,Pays-Bas .Elle est menacée en Champagne-Ardenne , et il semble qu'il existe certaines différences entre l'évolution des populations de l'Ardenne Française et celles de la Haute Ardenne Belge (COPPA, 1990).

Concernant son origine , elle est classée comme élément eurosibérien (ST QUENTIN,1960) ,Ouest-sibérien (GEIJSKES & Van TOL,1983) ou boréo-alpine (DEGRANGE & SEASSEAU,1970) .

Elle est inféodée aux tourbières oligotrophes ou mésotrophes , ainsi qu'aux sphaignes et souvent aux Eriophorum (ASKEW, 1988) Elle est considérée comme tyrphobionte (MIELEWICZYK,1969) c'est à dire strictement inféodée aux biotopes à Sphaignes .



3.2 Données Bibliographiques:

PRENN (1930) a montré qu'il existait en captivité treize stades larvaires et que le développement ,qu'il estimait à deux ans , pouvait être réduit en onze à douze mois . GARDNER (1953) a confirmé le

nombre de stades larvaires , et obtenu un développement en 703 jours avec deux arrêts de développement , au stade 8 (arrêt de 185 jours) et au dernier stade (arrêt de 276 jours) .
ROBERT (1958) et DOMMANGET (1990) estiment la durée de ce cycle à deux ou trois ans selon l'altitude .NORLING(1976 & 1984) le décrit comme étant de trois ans au Sud de la Suède , mais l'estime plus long vers le Nord. La longueur de ce cycle semble donc variable en fonction de la latitude et de l'altitude mais les données sont souvent basées sur des études en laboratoire ou sur la conviction des Naturalistes !

Cette espèce n'émerge pas avant la fin Juin au Nord de la Finlande (HAMALAINEN,1984) . Au nord de la Suède , l'émergence aurait lieu à la fin juin aussi , alors qu'au sud de la Suède le phénomène peut commencer dès le début Juin .

L'écologie et l'éthologie des imagos ont été décrites par PAJUNEN (1962,1964) à l'aide des méthodes de marquage capture-recapture pour évaluer les .paramètres démographiques . PAJUNEN (1980) s'est à nouveau intéressé à cette espèce avec une approche purement éthologique concernant les phénomènes d' agrégation et d'agressivité.
STEINER, 1948 puis SCHIENENZ, 1954 ont étudié le comportement des imagos , en insistant sur le comportement reproducteur .
Des données vidéo sont disponibles concernant les différents modes de ponte (RUPPELL, 1990)
Des notes ont été publiées au Japon sur un accouplement hétérospécifique (avec une femelle de Sympetrum danae) (EDA,S.,1980)

FRANCEZ, & BRUNHES (1983) ont décrit la phénologie de cette espèce en Auvergne ainsi que les espèces qui lui sont couramment associées.
Dans les Ardennes , COPPA, 1989, s'est intéressé à cette espèce dans le cadre de la gestion de landes tourbeuses ,en créant des fosses artificielles de façon à redynamiser l'odonatofaune .

IV Leucorrhinia dans son milieu :

4.1 La biocénose de ce milieu :

4.1.1 Le peuplement odonatologique de cette tourbière :

Je serai amené ici à faire deux distinctions : les espèces qui se reproduisent sur la tourbière , les interactions pouvant intervenir aux stades larvaires ou à l'état imaginal , et les espèces en interactions uniquement à l'état imaginal avec la Leucorrhine sur la tourbière mais aussi en dehors de la tourbière (sur les landes tourbeuses et dans les zones boisées).

Les espèces se reproduisant sur la tourbière :

- *Leucorrhinia dubia* (VANDER LINDEN ,1825)
- *Libellula quadrimaculata* (LINNAEUS,1785)
- *Sympetrum danae* (SULZER ,1776)
- *Somatochlora arctica* (ZETTERSTEDT ,1840)
- *Aeshna juncea* (LINNAEUS , 1758)
- *Aeshna cyanea* (MULLER ,1764)
- *Lestes dryas* (KIRBY ,1890)
- *Pyrrohosoma nymphula* (SULZER , 1776)
- *Coenagrion puella* (LINNAEUS , 1758)

Les espèces en interaction uniquement à l'état imaginal :

Il s'agit ici de visiteurs occasionnels du Haut-marais , qui viennent sur la tourbière essentiellement dans un but trophique .Certains se développent dans des biotopes voisins : 1 dans les flaques en bordure de tourbière, 2 dans les rases utilisées pour drainer les landes tourbeuses , 5 et 6 dans un petit ruisseau distant d'environ 700m et 3,4 ,7 & 8 dans les lacs tourbières voisins .

1. *Platetrum depressum* (LINNAEUS ,1758)
2. *Orthetrum brunneum* (FONSCOLOMBE ,1837)
3. *Somatochlora flavomaculata* (VANDER LINDEN ,1825)
4. *Sympetrum flaveolum* (LINNAEUS ,1758)
5. *Cordulegaster boltoni* (DONOVAN ,1807)
6. *Calopteryx virgo* (LINNAEUS , 1758)
7. *Ceriagrion tenellum* (VILLERS , 1789)
8. *Ischnura elegans* (VANDER LINDEN , 1820)

4.1.2 Les autres espèces :

Les espèces aquatiques:

Une voie qui selon mes sources , n'est que peu exploitée à l'heure actuelle , est l'impact bactérien avec l'importance des mycobactéries (KAZDA, 1980) et son importance dans la nutrition des invertébrés aquatiques (BAKER. & ABRADMAN , 1976) (SOEFFRING, 1988) Des méthodes d'évaluation de cette activité bactérienne par la mesure du potentiel redox ont été proposées (BRUENBERGER, 1982). Une autre approche est le rapport C/N (LEFEBVRE, 1968) qui donne une bonne idée de l'activité microbienne.

Les espèces vivant dans les fosses de tourbage sont trop nombreuses pour être inventoriées ici; je ne signalerai donc que quelques références concernant les travaux sur ce sujet en Auvergne. Les études ont porté sur les Protozoaires (GROLIERE,1975) , les Rotifères (FRANCEZ,1981 ,84 & 88) , les Cladocères (OLIVER, 1950) (BATUT, 1959), (FRANCEZ, 1984 & 1988) .

Les Cladocères ont une importance trophique particulière et seront étudiés plus en détail dans le chapitre2. Je ne ferai ici que citer les principales espèces trouvées sur l'ensemble des différents types de fosse:

Chydorus sphaericus
Chydorus latus
Alonella excisa
Acroperus harpae
Ceriodaphnia quadrangula
Macrothrix laticornis
Macrothrix rosea
Streblocerus serricaudatus
Acantholeberis curvirostris

De nombreuses études portent sur les peuplements d'insectes aquatiques L'une des plus méticuleuses synthèses est celle de MATTHEY(1971) ; cette synthèse est d'autant plus intéressante que son support est la tourbière du Cachot dont de nombreux faciès rappellent ceux de la tourbière de St Genès.

Les espèces aériennes :
Les prédateurs potentiels des Leucorrhines sur la tourbière sont les Fourmis , les Araignées , les Bergeronnettes grises et les Pipits farlouse , les Grenouilles et les Lézards vivipares .
En dehors de la tourbière , les prédateurs se diversifient et leur activité peut être intense dans certaines zones (bois de Conifère). où les Leucorrhines viennent dormir et se nourrir .

Sur la tourbière des nuées de Moustiques volent , mais avant et après la période d'activité des *Leucorrhines* qui ne se nourrissent pas sur la tourbière mais dans les zones voisines (cf chapitre 3) .

4.2 Le biotope de L.dubia :

La structure mosaïque du Haut-marais :

La réussite du recrutement de cette espèce est liée à la présence de gîtes larvaires favorables.
Ce Haut-marais rajeuni par les activités humaines jusqu'à il y a une quarantaine d'années , aboutissant à la formation de fosses de tourbage , présente tous les stades de recolonisation depuis les petites fosses de type 1c et 1d presque comblées , jusqu'aux grandes fosses de type 2 encore à des stades pionniers de la colonisation .
La diversité des types de fosse est donc liée aux différents **stades** de recolonisation de cette **succession secondaire .**

L'évolution des fosses après creusement dépend des effets de bassin versant : l'observation de la répartition des différents types de fosse sur la tourbière montre que les fosses de type 2a et 1d sont plus répandues en périphérie sud soumise aux apports d'eau de ruissellement et aux apports d'origine anthropique .Il existe donc une **zonation** .

Cette évolution est aussi sous l'effet du **hasard** : en effet la taille et la profondeur des fosses est ,de l'avis de ceux qui les ont creusées à St-Genès , liée au fait que l'eau envahie plus ou moins vite le trou creusé .Lorsque l'exploitant avait « de la chance » il tombait sur une zone imperméable , et pouvait creuser longtemps ; plus souvent l'eau envahissait le trou en moins d'une heure , ce qui amenait à des fosses de moindre profondeur.

L'écocomplexe :

L'autre facteur ayant favorisé cette espèce est l'ensemble de l'écocomplexe (tourbière + lande + prairie+ bois) permettant le développement surtout à l'état imaginal .Celui-ci permet la survie de l'espèce en fournissant une alimentation suffisante mais aussi en n'occasionnant pas une mortalité trop importante liée à la prédation et aux conditions climatiques extrêmes . Cet écocomplexe satisfait à des exigences éthologiques spécifiques (grégarité nocturne)

Un raisonnement basé sur une seule phase du cycle de développement serait voué à l'échec pour les facteurs influençant la cinétique du développement de l'espèce , c'est à dire la dynamique de *Leucorrhinia dubia* .En effet il faut prendre en compte un nombre maximum de dimensions de la niche écologique réalisée par *Leucorrhinia.dubia* .

Le site (mosaïque de fosses de tourbage) décrit dans cette étude rappellera à de nombreux naturalistes de moyenne montagne d'Auvergne , des Vosges ou du Jura , des sites familiers . Les relevés faunistiques succincts se rapprochent aussi beaucoup de relevés qui auraient pu être réalisés en de nombreux autres endroits de semi-altitude des pays tempérés ou des zones plus nordiques .

Cette structure mosaïque en elle même est intéressante ; les mares installées dans d'anciennes excavations de pierre meulière du Parc Naturel Régional de la Montagne de Reims , présentent des analogies Odonatologiques (COPPA, 1989) avec notamment *Leucorrhinia pectoralis* (CHARPENTIER,1825) dont la place pourrait être analogue.

Les descriptions du biotope et du peuplement Odonatologique associés à une population de *Leucorrhinia hudsonica* de forte densité aux Etats Unis, données par HILTON (1984), sont elles aussi intéressantes , car elles soulignent **l'importance de la structure mosaïque** , même si ici il ne s'agit pas de fosses de quelques m² mais de petites tourbières de quelques dizaines de m² .

Si l'on intègre ce changement d'échelle , et que l'on élargit le problème aux espèces réalisant des niches analogues , cela pourrait être une voie d'étude des vastes étendues d'eau: Brenne , ou complexes lacustres Canadiens et Scandinaves .

Chapitre II

L'EMERGENCE

Méthodes d'étude

Résultats de cinétique d'émergence

Evaluation de la mortalité lors de l'émergence

CHAPITRE 2 : L'EMERGENCE

L'émergence est une période de vie très brève mais c'est une étape très sélective à l'échelle de la dynamique de la population .

Le but de cette partie est de :

quantifier le nombre d'individus ayant émergé

en distinguant les sexes

en prenant en compte leur taille

et en tenant compte de leur mortalité.

La problématique globale de cette étude se décompose en deux points :

1er problème : Dans quelle mesure la **structure spatio-temporelle** observée lors de l'émergence à l'échelle de la tourbière est-elle **conditionnée** par la **vie imaginale** (ponte) et le **développement larvaire**? Ceci revient à étudier les causes de la structure observée .

2ème problème : En quoi l'**émergence module** t-elle la **dynamique** globale de cette espèce ? c'est à dire quelles en sont les conséquences ?

1. METHODES D'ETUDE:

1.1 Références bibliographiques:

Les problématiques à l'origine des recherches sur les émergences sont variables (MULNET,1996b).

mais les méthodes d'étude sont fondamentalement de deux types :

①cage à émergence

②relevé des exuvies : cueillette

Une technique d'étude des émergences avait été proposée pour *Leucorrhinia intacta* (SAVAN & GIBO,1974) . Cette technique consistait en la mise en place dans le milieu ou en laboratoire d'une bouteille en verre, surmontée d'un treillis, permettant la récolte de l'imago et de l'exuvie. Les critiques de cette technique sont que cette technique est relativement artificielle (la bouteille en verre isolant les larves du milieu extérieur permet de voir l'influence des conditions climatiques seules); d'autre part elle ne permet pas d'étude sur de très grands nombres (impossibilité de faire cohabiter trop de larves en raison du cannibalisme , et modifications de l'émergence en raison de conditions trophiques particulières

liées au confinement) Ses avantages sont que l'on peut tester l'influence de facteurs spécifiques ; ce type de culture se positionnerait donc après les études comparatives .Un autre avantage est qu'en pratiquant l'élevage d'une seule larve par bouteille , il est possible d'établir des liens allométriques entre la larve et l'imago.

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

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

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

Mais ces valeurs ne sont guère comparables car dans le premier cas l'échantillonnage est stratifié alors que dans le second il est aléatoire , prenant en compte toute la surface de la zone marécageuse alors que certaines zones ne sont pas favorables à l'émergence.

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

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

1.2. Techniques d'échantillonnage:

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

La position des exuvies récoltées a été notée en fonction de leur répartition horizontale (éloignement par rapport au bord de la fosse) et de leur répartition verticale (hauteur par rapport à la surface de la fosse).

Parmi les sept espèces d'Odonates étudiées durant cette phase (MULNET,1996b), *Leucorrhinia dubia* est celle qui a la plus étroite amplitude de répartition verticale et horizontale lors de l'émergence ce qui

favorise la collecte des exuvies. Des phénomènes d'aggrégation des exuvies sont observables à plusieurs échelles spatiales (du m² au dm²); ces phénomènes sont aussi observables dans le temps. Il existe dans chaque fosse quelques sites d'émergence variant en cours d'année. Le repérage des exuvies en est ainsi facilité.

1. 3 Le choix du modèle aléatoire :

Sur les 889 fosses répertoriées , 74 ont été choisies de façon purement aléatoire . Ces fosses sont variables en type et en surface ; il faut donc évaluer ce qu'elles représentent à l'échelle de la tourbière en vérifiant qu'il n'y ait pas de sur ou de sous-estimation de certains types de fosse . Il faut donc raisonner sur le nombre et sur la surface .

Tableau II.1 :

Surface en m² en fonction du TYPE de fosse	*Surface sur la tourbière*	*Surface dans l'échantillon*	*Nombre sur la tourbière*	*Nombre dans l'échantillon*
1a	767,7	69,6	270	21
1b	123	12,8	116	8
1c	230,8	17,8	85	8
1d	230,2	7,6	73	6
1e	337,6	37,5	92	9
2a	119,5	3,8	28	2
2b	687,1	48,9	145	10
2c	93	6	24	1
2d	15,8	1	5	1
2e	101,2	19,9	46	7
3	46	11	4	1
Somme	**2752**	**236**	**888**	**74**

L'échantillonnage représente **8,324 %** des fosses si l'on raisonne sur le **nombre**, ou **8,572 %** si l'on raisonne sur la **surface**

Ces deux valeurs restent très cohérentes . La priorité a été donnée à la surface qui tient compte à la fois de la taille individuelle des fosses et de leur nombre .

Pour obtenir les valeurs sur l'ensemble de la tourbière ,il faudrait multiplier l'échantillon par 100 / 8,572 c'est à dire 11,67. Mais certains types de fosses 'rares' sont surestimés (type 2e et 3) ou sous-estimés (types 1d et 2a) dans l'échantillon ; il convenait de rétablir la proportion correspondant à la tourbière.

Tableau II.2 : Correction des effectifs en tenant compte de la surface réellement occupée par ce type de fosse sur la tourbière et non dans l'échantillon.

Type de fosse	% de surface occupée par ce type de fosse sur la tourbière	% de surface occupée par ce type de fosse dans l'échantillon	coefficient permettant de rétablir les bonnes proportions	coefficient rendant compte de la surface totale de la tourbière	**coefficient de correction de surface**
1	27,90	29,50	0,9455	11,67	**11,03**
2	4,47	5,43	0,8237	11,67	**9,61**
3	8,39	7,55	1,1115	11,67	**12,97**
4	8,37	3,22	2,5964	11,67	**30,30**
5	12,27	15,90	0,7717	11,67	**9,01**
6	4,34	1,61	2,6957	11,67	**31,46**

7	24,97	20,73	1,2045	11,67	**14,05**
8	3,38	2,54	1,3287	11,67	**15,50**
9	0,57	0,42	1,3544	11,67	**15,80**
10	3,68	8,44	0,4359	11,67	**5,09**
11	1,67	4,66	0,3585	11,67	**4,18**

L'utilisation de ce coefficient de correction de surface permet de convertir les effectifs observés dans les échantillons sur les différents types de fosse, en effectifs globaux à l'échelle de la tourbière.

1.4 Corrections climatiques et temporelles :

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

Certaines exuvies peuvent aussi avoir disparu , en liaison avec les conditions météorologiques (pluie violente et vent) et avec leur âge . Ce phénomène ne pose guère de problèmes à la seule condition de pouvoir ***évaluer ce taux de destruction*** , et là encore la solution réside dans l'homogénéité des conditions climatiques durant l'intervalle entre deux échantillonnages .

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

Tableau II.3 : Evaluation du taux de perte et d'oubli

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

La moyenne arithmétique de ce taux de perte journalier établi sur les 858 exuvies marquées serait de 12,59%. Mais les neuf échantillons sont d'inégale importance et une moyenne plus significative est obtenue en multipliant chaque taux journalier par les effectifs de chaque échantillon .

Le **taux** moyen de **perte** et d'**oubli** ainsi obtenu est de **11,15 %** .

L'exemple de l'année 1991 sera pris pour illustrer le traitement des données. Le début des émergences a commencé cette année là le 5 Juin. Le tableau des résultats intermédiaires est présenté en annexe (annexe II.1) Pour traiter les données du 22/6/91, il y a 6 jours d'intervalle entre cette date et l'échantillonnage qui précédait. Si l'on applique le taux de perte de 11,15 % , cela signifie que pour obtenir le nombre d'exuvies au jour j_{-1} il faut multiplier par 1,115 , au jour j_{-2} reprendre cette valeur et la multiplier à nouveau par 1,115 etc . Dans le cas présent où l'intervalle est de 6 jours , toutes les émergences n'ont pas eu lieu le premier jour , donc il convient d'appliquer un taux de perte moyen , c'est à dire prenant en compte la moitié des jours , ici 3 .
Le tableau ci-dessous donne un aperçu de l'utilisation de ce coefficient de correction.

Tableau II.4:

Intervalle entre les périodes d'échantillonnage en 1991	**durée de l'intervalle**	**valeur de n**	**coefficient de correction**
du 5/6 au 16/6	11	5	$x\,(1,1115)^5 = 1,6964$
du 16/6 au 22/6	6	3	$x\,(1,1115)^3 = 1,3732$
du 22/6 au 6/7	14	7	$x\,(1,1115)^7 = 2,0958$
du 7/7 au 16/7	10	5	$x\,(1,1115)^5 = 1,6965$
du 16/7 au 23/7	7	3	$x\,(1,1115)^3 = 1,3732$
du 23/7 au 29/7	6	3	$x\,(1,1115)^3 = 1,3732$

Ce taux moyen a été utilisé durant toute la période d'étude (1985,86,90 et 91).Le taux véritable varie en fonction des conditions climatiques mais la principale cause de destruction est la durée de l'intervalle entre les périodes d'échantillonnage , c'est à dire l'âge des exuvies qui se fragilisent au cours du temps.

1.5 Modulation climatique des émergences :

Si l'évolution globale peut être quantifiée et corrigée grâce au relevé des exuvies, il convient d'adopter une autre technique complémentaire , plus fine pour décrire l'évolution durant ces périodes de deux à douze jours. Le rythme des émergences est de toute évidence modulé par les conditions climatiques (pluviosité et température)(MULNET,1985). Il convient donc de vérifier cette supposition de terrain et d'établir un lien semi-quantitatif entre les émergences et les conditions climatiques .

Les périodes d'émergence sont généralement entrecoupées d'épisodes pluvieux et froids durant lesquels les émergences cessent .Mais si les intervalles entre deux échantillonnages ne sont parfois que de deux jours , lorsque l'instabilité climatique l'impose , ils peuvent atteindre une dizaine de jours ! Le problème essentiel n'est plus de connaître les effectifs des individus ayant émergé, mais plutôt de savoir si les émergences ont été régulières ou s'il y a eu des pics durant cette période. En 85 et 86 , des cotations d'abondance ont été réalisées par la méthode des points contacts, durant 15 mn exactement entre 11h et 12 h , ce qui correspond à la tranche horaire la plus favorable aux émergences. Des données de ce type n'étaient cependant pas disponibles pour tous les jours d'émergence durant les quatre années d'étude.

Les données météorologiques ont été gracieusement procurées par le Service Météorologique National par l'intermédiaire des centres départementaux du Puy de Dôme et du Cantal .Ces données disponibles ont été la pluviométrie mesurée à St-Genès Champespe , les températures mesurées soit sur le site de Picherande soit sur celui de Marcenat ; la force et la direction du vent sur le site de Marcenat.Ces données ont été disponibles pour les quatre années d'étude .Les données de l'année 1990 sont présentées en annexe II.2.

Le lien quantitatif entre les conditions climatiques et le rythme des émergences est présenté ci-dessous. Les données correspondantes sont présentées en annexe II.3. Ceci permet de décomposer les émergences moyennes durant une période en émergences journalières proportionnelles aux conditions climatiques.
L'évaluation journalière T_1 est réalisée comme suit :

T_1 = évaluation journalière

T = effectifs globaux échantillonnés entre le jour i et le jour j .

Q_{t1} = quotation le jour t_1

$\sum Q_{i.j}$ = somme des quotations du jour i au jour j .

$$T_1 = T \times \frac{Q_{t1}}{\sum Q_{i.j}}$$

La valeur de cotation Q pour un jour donné (t_1) est proportionnelle aux températures maximales observées ce jour t_1 .

1.6 Résumé des différentes étapes du traitement des données :

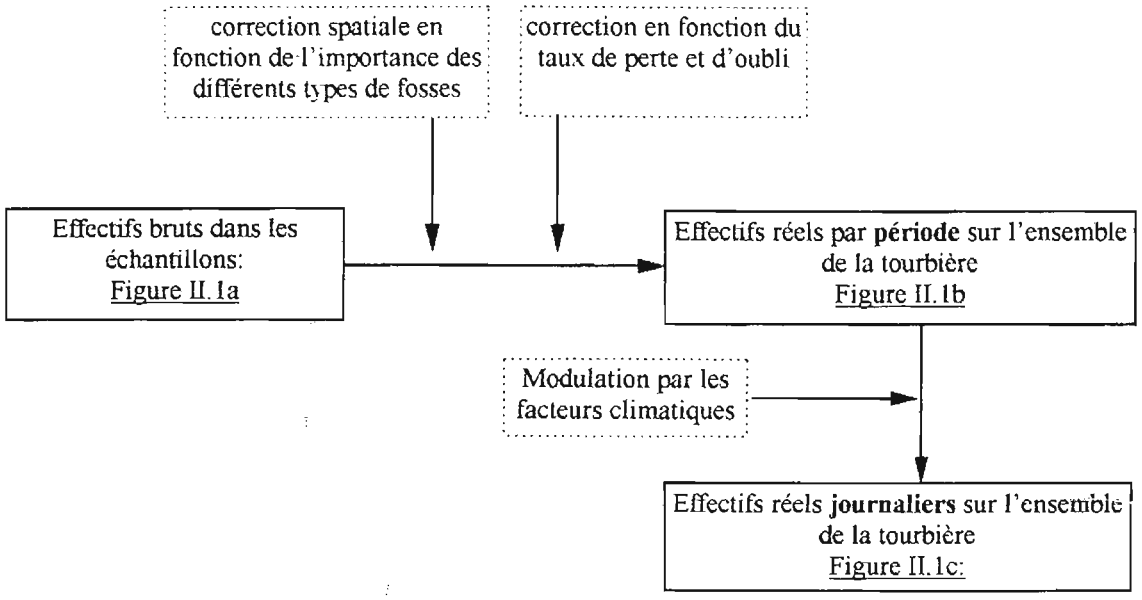


Figure II.1a:

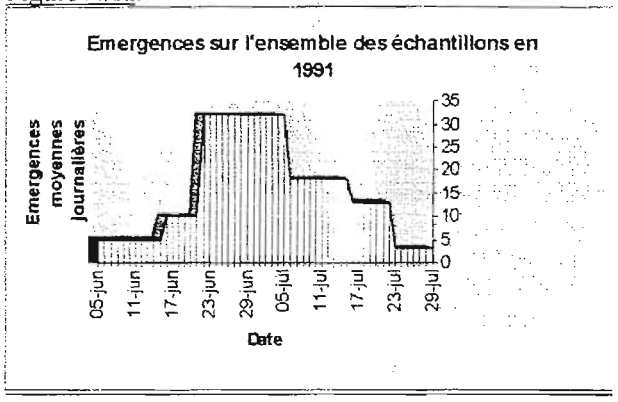


Figure II.1b:

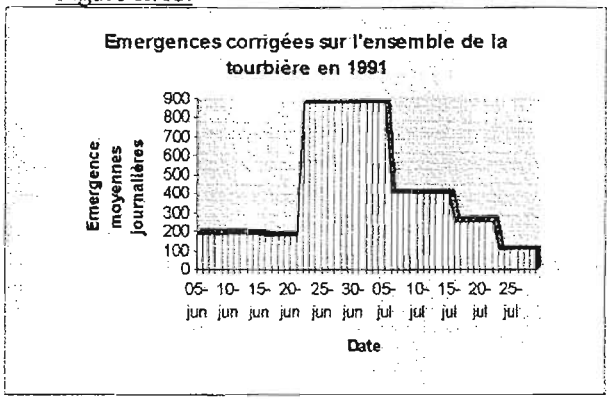
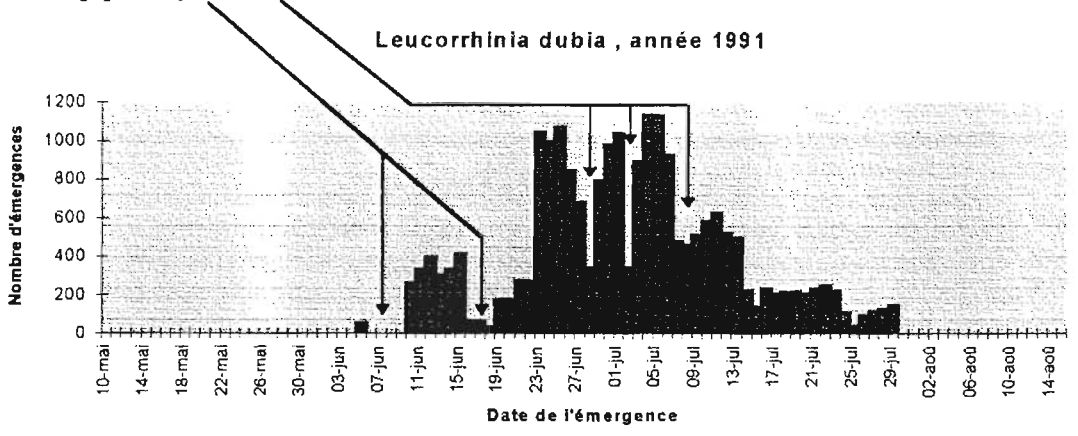


Figure II.1c:
modulations par des conditions météorologiques défavorables

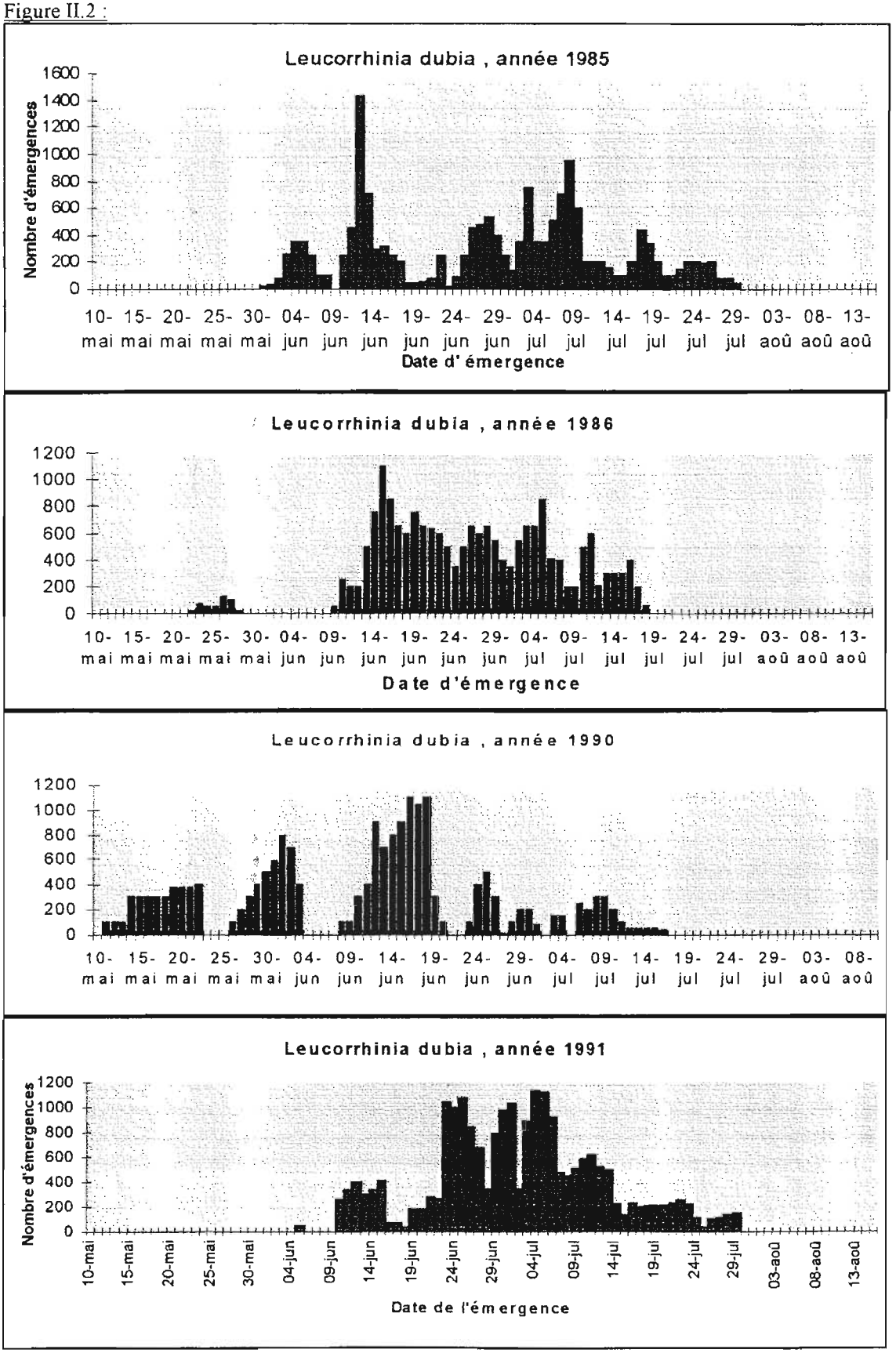


Malgré les « artéfacts climatiques » le phénomène général répond globalement à une loi de Gauss.

2. RESULTATS DE CINETIQUE D'EMERGENCE

2.1 Comparaison des différentes années:

Figure II.2 :



Pour comparer les différents descripteurs de l'émergence , il est nécessaire de disposer de variables quantitatives . La durée , la quantité et l'amplitude d'habitat sont des variables quantitatives; il faut convertir les dates . La 1ère valeur(0) est la date (toutes années confondues) à laquelle ont été notées les toutes premières émergences pour la cotation de début (annexe II.4a). Pour la cotation de fin la valeur (0) pour la toute dernière émergence observée (annexe II.4b).

Tableau II.5 :

EMERGENCE	année 1985	année 1986	année 1990	année 1991
début de la période	31/5	22/5	10/5	5/6
Qd cotation début	5	4	1	7
fin de la période	29/7	18/7	16/7	29/7
Qf cotation fin	2	4	5	2
durée en jours	60	56	66	54
A'_s (normalisé)	0,3551	0,4658	0,50333	0,4708
quantité d'émergences	16553	19550	18961	21794

Il n'y a aucune relation apparente entre les périodes de début et de fin d 'émergence, la durée , l'amplitude temporelle (A') et la quantité globale de ces émergences.

Le tableau II.6 résume les conditions thermiques et pluviométriques rencontrées durant les trois mois potentiels d'émergence pour les quatre années d'étude.

Tableau II.6 :

	année 1985				année 1986				année 1990				année 1991			
Mois	Mai	Juin	Juillet	moy	Mai	Juin	Juillet	moy	Mai	Juin	Juillet	moy	Mai	Juin	Juillet	moy
θ moy	7,6	11,8	16,3	11,9	10,2	13	14,5	12,6	11	12,1	15,8	13	6,5	11,2	16	11,2
θ mini	2,9	6,4	11	6,8	5,4	8	9,2	7,5	5,4	7,5	9,6	7,5	1,8	6,7	10,4	6,3
θ max	12,3	17,2	21,5	17	14,9	17,9	19,9	17,6	16,6	16,6	22	18,4	11,2	15,8	21,6	16,2
écart de θ	15	14,2	11,2	13,5	14,7	20,5	10	15,1	5,1	13,9	12,5	10,5	13,3	10,4	12	11,9
pluvio	6,4	14,5	1,6	7,5	3,8	15,4	3,7	7,6	2,1	14,3	2,9	6,4	2	4,3	2,6	3

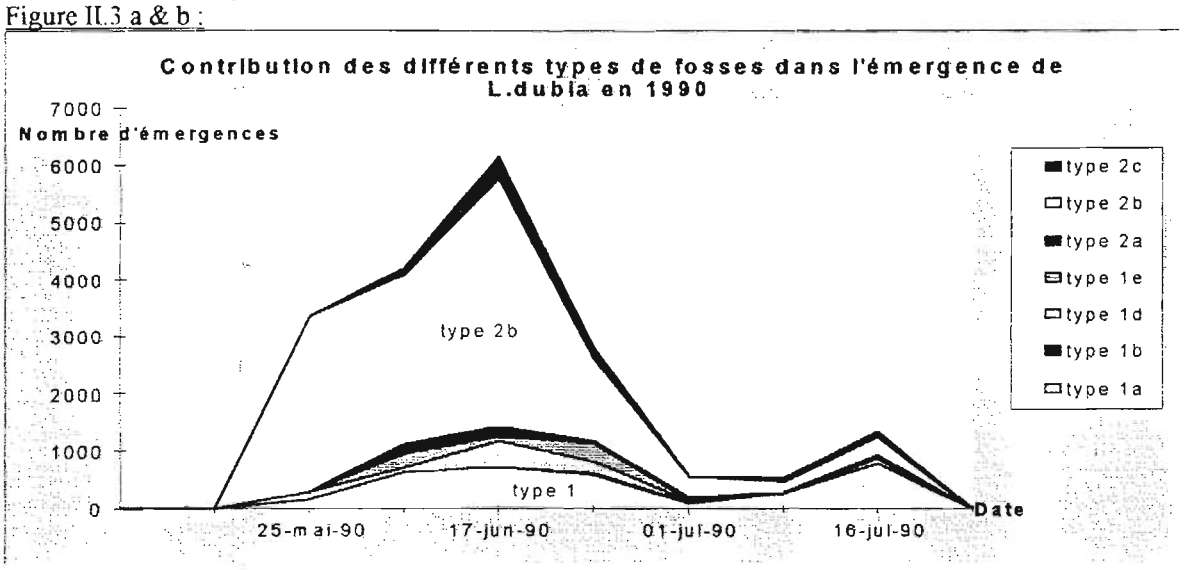
Seul le gradient de précocité (90>86>85>91) correspond au gradient de θ moyen du mois de Mai . La précocité des émergences en 1990 est liée aux fortes températures alors qu'en 1991 les faibles températures du mois de Mai ont décalé le début de la période d'émergence.

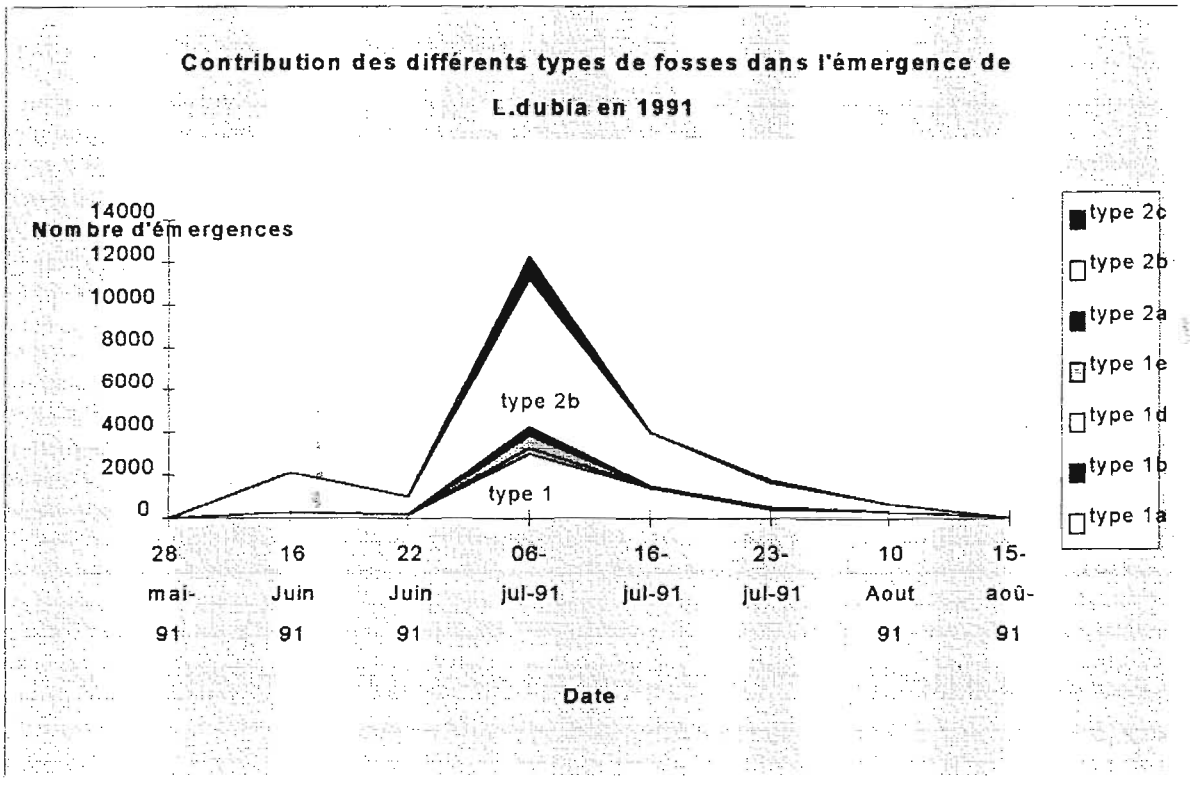
Les gradients de précocité et de fin de période évoluent de façon inverse ce qui semblerait montrer que la fin de la période d'émergence est avant tout conditionnée par la date du début.

2.2 Comparaison de la participation des différents types de fosses:

Comparaison des années 1990 et 1991:

Figure II.3 a & b :





De la comparaison de ces graphiques , on peut dégager deux axes:

❶ il existe des ressemblances fondamentales : la dominance des fosses de type 2 et 1 .

❷ on observe un léger pic en fin de saison 1990 dans lequel les fosses de type 1 ont une importance prédominante , l'autre en début de saison 1991 lié aux fonctionnement des fosses de type 2.

Importance relative des différents types de fosses :

Tableau II.7 :

	type 1a	type 1b	type 1c	type 1d	type 1e	type 2a	type 2b	type 2c	type 2d	type 2e	type 3
% d'émergences sur les fosses de ce type en 1990	17,34	0,15	0	5,22	3,95	2,27	66,63	4,44	0	0	0
% d'émergences sur les fosses de ce type en 1991	24,48	0,28	0	1,35	4,79	1,51	62,44	5,16	0	0	0
% d'émergences sur les fosses de ce type en moyenne	**20,91**	0,22	0	3,29	4,37	1,89	**64,54**	4,8	0	0	0
% de fosses de ce type sur la tourbière	27,9	4,47	8,39	8,37	12,27	4,34	24,97	3,38	0,57	3,68	1,67

La variabilité dans la contribution relative des différents types de fosse d'une année sur l'autre est faible.Les fosses de type 1a et 2b produisent 85 à 87 % des émergences , ce qui explique le choix de ces deux types de fosses dans l'étude larvaire (chapitre IV) .

La comparaison du % d'émergence dans un type de fosse et de la disponibilité de ce type de fosse (représentée par sa surface), montre qu'il existe des différences .Les fosses de type 2a contribuent pour 64,54% alors qu'elles ne représentent que 24,97% des fosses de la tourbière. Certaines fosses (types 1c,2d,2e et 3) ne produisent aucune Leucorrhinia dubia. Les fosses de type 1a,1b et 1d contribuent moins à l'émergence que ne l'aurait laissé supposer leur abondance.

Deux questions se posent:

existe-t-il des différences statistiques entre les résultats de l'année 1990 et 1991 ?

existe-t-il une relation statistiquement vérifiable entre les émergences liées à chaque type de fosse et leur disponibilité ?

Etude de la variabilité entre 1990 et 1991:

Le nombre de types de fosses est de 11 ; les répartitions d'effectifs dans ces fosses ne suivent pas la loi normale , il était donc indispensable de comparer ces effectifs par les techniques statistiques non paramétriques : test des corrélations de rang de Spearman.

Tableau II.8 :

test de corrélation 1990 et 1991	R	t(N-2)	p
Spearman	0,9428	8,4892	0,000014

La corrélation entre les résultats des deux années est très élevée ; les **différences observées** ne présentent **pas de valeur statistique** .

Etude de la relation entre émergence et disponibilité des types de fosses:

Tableau II.9:

test de corrélation effectifs / disponibilité	R	t(N-2)	p
Spearman	0,6388	2,4910	0,034360

Si la **corrélation** entre l'**émergence** et la **disponibilité** des fosses reste significative , elle est beaucoup plus basse , ce qui signifie que s'il existe une relation globale évidente , elle est modulée par un autre phénomène : le **choix des sites de développement** larvaires ou un **développement favorisé** ou **défavorisé** dans certains types .

L'indice de Feisinger $PS = 1 - 0,5 \sum (pi - qi)$ tend vers 1 lorsque $pi \cong qi$, c'est à dire lorsque la disponibilité de la ressource est équivalente à son exploitation.

Dans le cas présent l'indice de Feisinger est égal à 0,6152 ; les *Leucorrhinia dubia* exploitent donc de façon assez large les différents types de fosses à leur disposition mais avec deux types de contre exemple : les fosses de type 2d,2e et 3 dans lesquelles les imagos ne pondent pratiquement pas et les fosses de type 2b dans lesquelles le développement larvaire est nettement favorisé .

Phénologie et types de fosses :

Les résultats des années 1990 et 1991 étant analogues , il était possible de comparer la participation des différents types de fosses sans tenir compte des particularités des deux années .Mais il existe deux obstacles à la prise en compte simultanée des deux années :

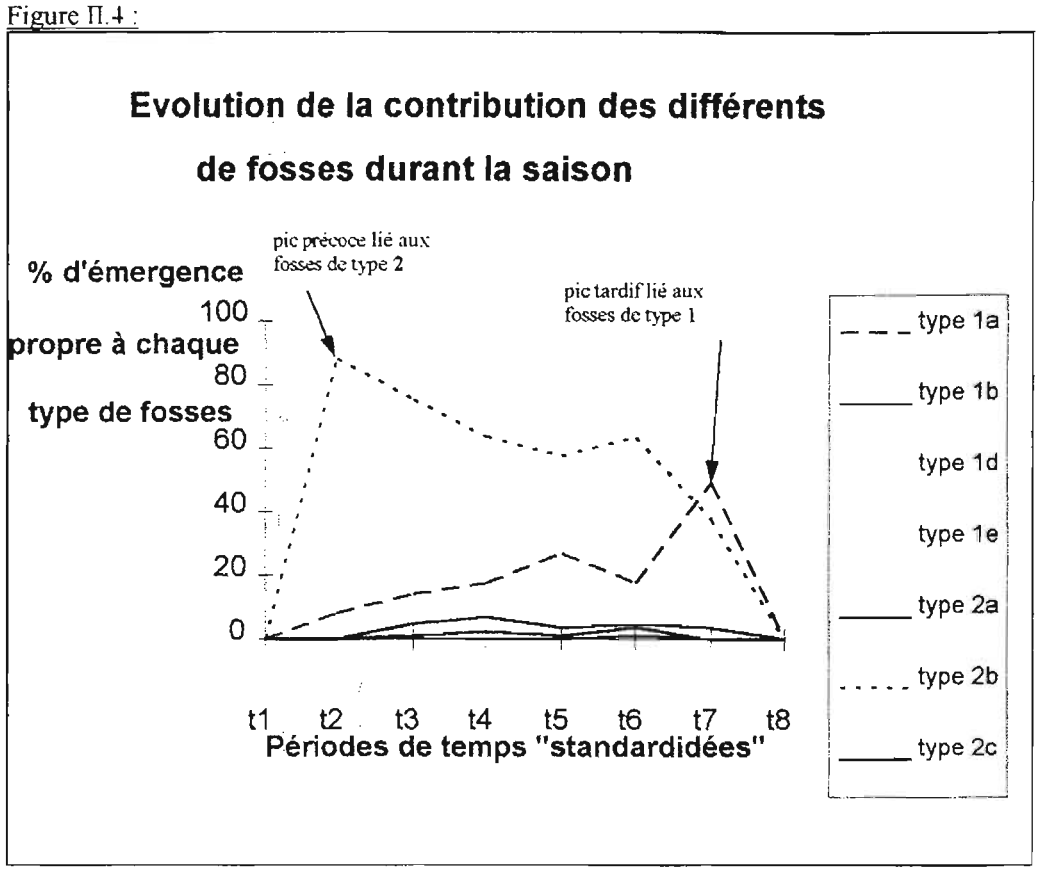
la durée de la période est différente : 12 jours de plus en 1990

le début de la période n'est pas identique : 13 jours d'avance en 1990

La période d'émergence a donc été subdivisée en sept intervalles de temps de durée comprise entre 9 et 15 jours (11,5 en moyenne) . Ces intervalles sont plus longs de 1 à 2 jours en 1990 pour tenir compte du fait que la période d'émergence est plus longue . Le point de départ correspond au premier jour des émergences, ceci quelle qu'en soit la date .

Si l'on se réfère aux travaux de CORBET (1980) , les espèces printanières comme Leucorrhinia dubia , ont une période d'émergence brève , et après un tiers du temps par rapport au début de la période , la moitié des individus ont émergé . CORBET considère cette seconde caractéristique comme tout aussi importante.

Figure II.4 :



Les fosses de **type 2** produisent **plus tôt et plus vite** que les fosses de type 1 .

Les fosses de **type 1** produisent **plus tardivement** , mais de façon croissante puis marquent un pic en fin de période

2.3 Comparaison avec les émergences des autres espèces :

L.dubia se développe de façon préférentielle dans les fosses de type 2 et 1 mais pourquoi Leucorrhinia dubia ne se développe -t-elle pas plus dans les autres fosses ? Est-elle limitée par la présence d'autres espèces ?

2.3.1 Quantités globales:

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

Figure II.5a :

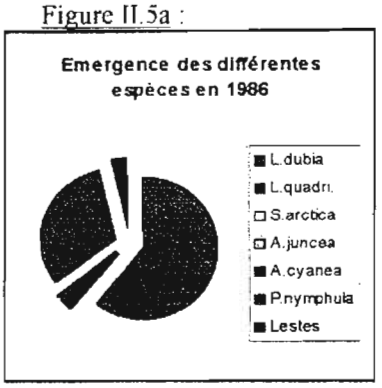


Figure II.5b:

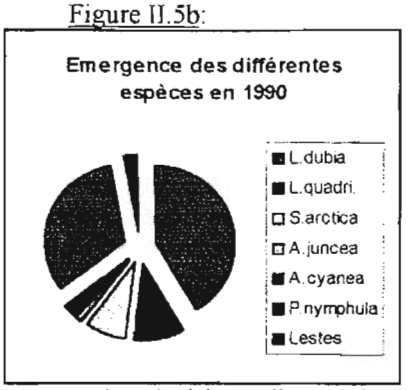
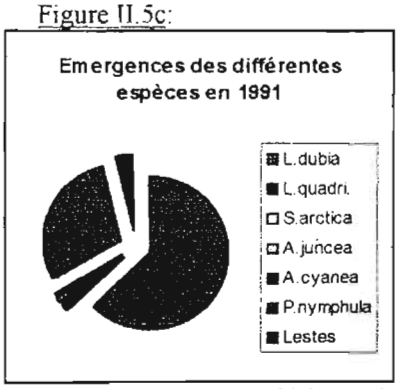
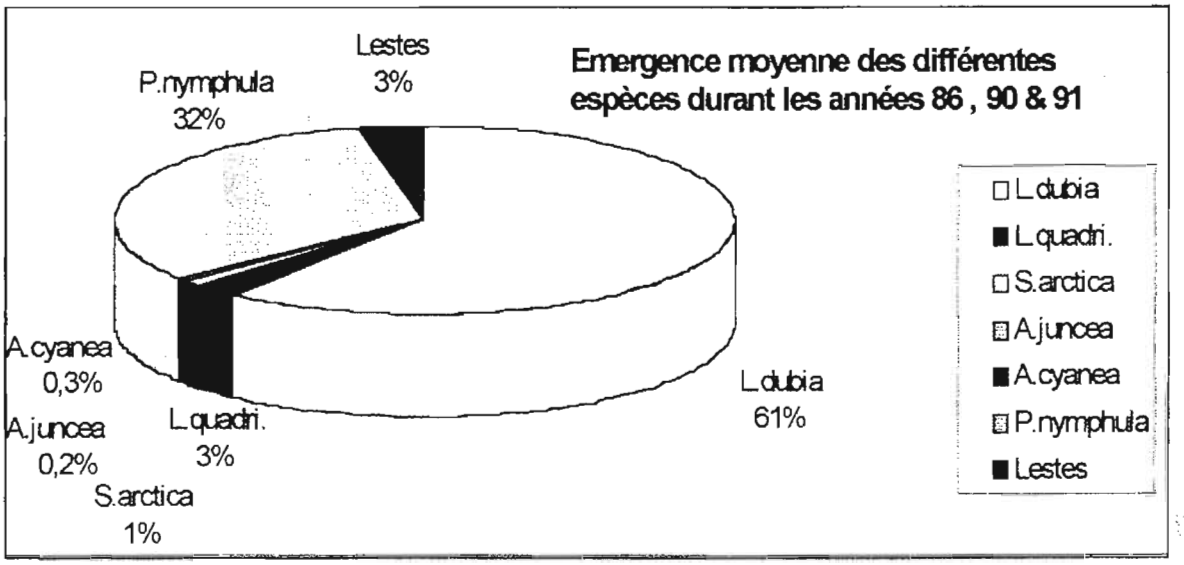


Figure II.5c:



N.B: Les résultats de 1985 ne sont pas présentés ici car ils ont du être corrigés en raison du biaisage de l'échantillonnage cette année là .

Figure II.6:



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

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

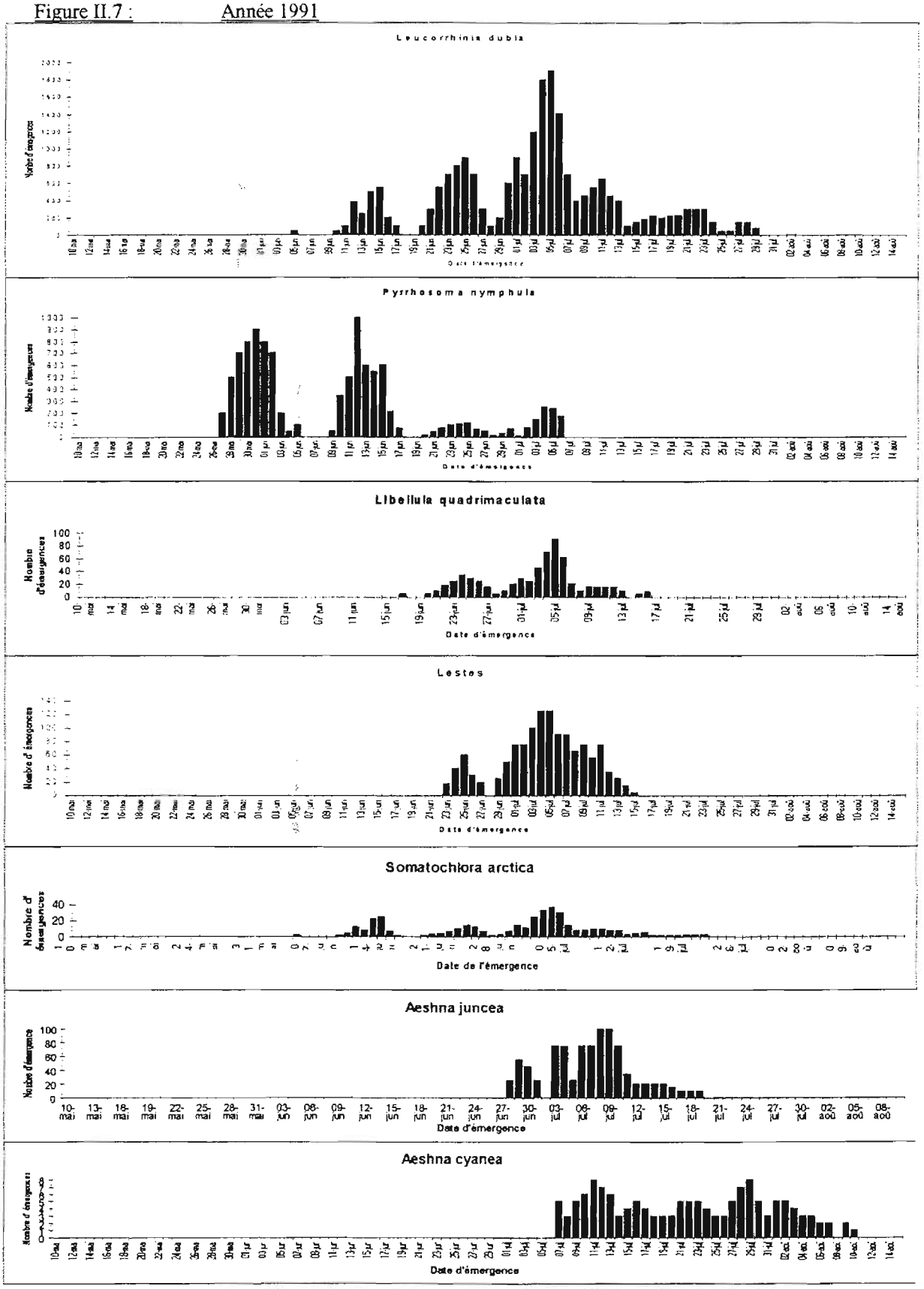
La dominance de *Leucorrhinia dubia* lors de l'émergence est conditionnée par son développement larvaire .

La dominance de *L.dubia* laisse supposer que si des phénomènes de compétition interspécifique existent , ils doivent être limités et jouer en faveur de *L.dubia* , du moins dans le cas général . Une analyse plus fine dans l'espace et dans le temps est nécessaire pour mieux cerner ces relations interspécifiques .

2.3.2.Phénologie des différentes espèces:

La technique employée est la même que pour *L.dubia* : une évaluation globale sur des intervalles de temps de quelques jours , modulée ultérieurement par une prise en compte journalière des conditions climatiques .Les données concernant les années 1986 et 1990 sont présentées en annexe II.5a & b , celles concernant l'année 1991 correspondent à la figure II.7 ci-dessous .

Figure II.7 : Année 1991



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

La seconde différence concerne l'étalement dans le temps : *L.dryas* émerge sur une période de temps brève alors que les L.dubia étalent leur période d'émergence sur une plus longue période. Ceci n'est pas tout à fait conforme aux prédictions de CORBET,1980 .

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

Connaissant les fréquences relatives des émergences des différentes espèces pour toutes ces périodes de t_1 à t_{19} (d'après les données de l'annexe II.6) , il est possible de calculer l'amplitude temporelle (indice de Shannon A') pour les 7 espèces et pour les trois ans d'étude .

Tableau II.10 : Amplitude temporelle en fonction de l'année et de l'espèce.

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

Leucorrhinia dubia présente **l'amplitude** dans le temps **la plus élevée** .
La cause essentielle en est sa grande **plasticité larvaire** .

Les fréquences d'utilisation des différents types de fosses en 1990 et 1991 par les différentes espèces sont présentées dans le tableau en annexe III.7.

Ce tableau montre qu'il existe des préférendums très nets pour les différentes espèces , mais que certaines exploitent les mêmes types de fosses .Il faut donc quantifier l'importance de ces relations synécologiques .

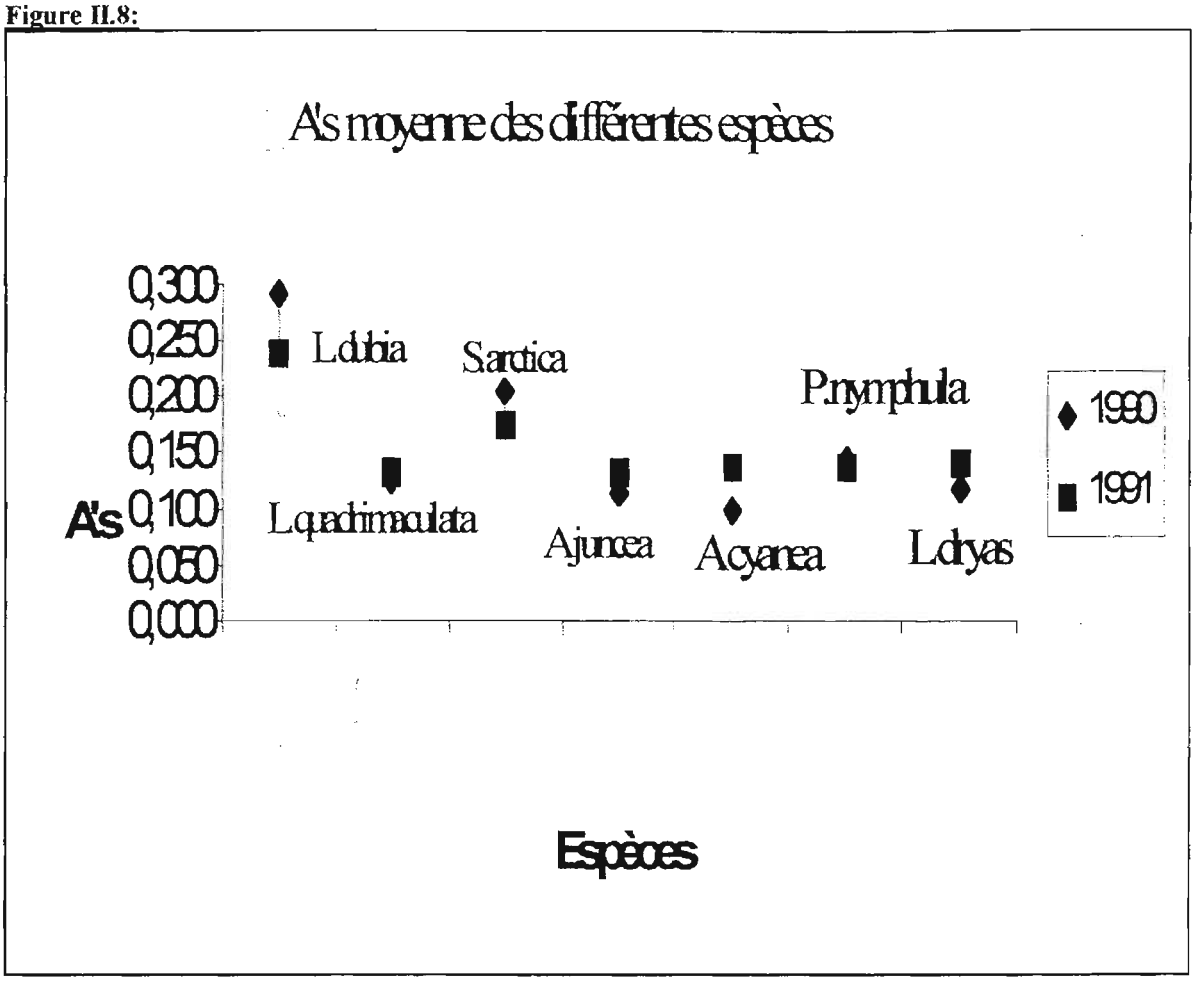
2.3.3 Relations synécologiques :

Amplitude d'habitat des différentes espèces:

La comparaison des différentes espèces a été faite grâce à l'indice de Shannon A's .

Aussi bien en 1990 qu'en 1991 , les ***Leucorrhinia dubia*** présentent l'**A's la plus élevée** (figure II.8). Celle ci augmente en milieu de période d'émergence , ce qui correspond aussi à la période d'émergence maximale.(annexe II.8a et b)

Figure II.8:



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

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

Il semblerait que l'A's des *P.nymphula* qui sont légèrement plus précoces, diminue lorsque l'émergence des *L.dubia* commence (annexe II.8) Il faut donc vérifier s'il y a chevauchement de l'habitat pour envisager l'éventualité de relations de compétition .

Chevauchement de niche spatiale chez ces différentes espèces:

Le recouvrement de niche, ici chevauchement de spectre d'utilisation de l'espace, est mesurable par divers indices de similitude . Les indices de similitude permettent de comparer les spectres d'utilisation , il a semble préférable d'employer un indice symétrique variant de 0 à 1.

L'indice choisi est le O*jk* de Pianka (1973) de formule :

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

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

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

	L.dubia	L.quadi	S.arctica	A.juncea	A.cyanea	P.nymphula	L.dryas
L.dubia	1	**0,9527**	0,17831	**0,83522**	**0,43756**	**0,98109**	0,04619
L.quadri.	0,95855 0,94685	1	0,07173	**0,67318**	**0,48325**	**0,97516**	0,16438
S.arctica	0,16073 0,19588	0,09447 0,04899	1	0,30903	0,00793	0,20411	0,08512
A.juncea	0,72160 0,94884	0,51980 0,82656	0,31303 0,30503	1	0,36485	**0,71610**	0,00449
A.cyanea	0 0,87511	0 0,96650	0 0,01587	0 0,72971	1	**0,49893**	0,27204
P.nymph.	0,94878 0,97340	0,96383 0,98649	0,31364 0,09458	0,56298 0,86922	0,04435 0,95351	1	0,08509
L.dryas	0,05326 0,03913	0,16813 0,16064	0,10520 0,06504	0 0,08974	0,27475 0,26934	0,09893 0,07162	1

Tableau II.11.

P.nymphula et *L.dubia* présentent des chevauchements importants ; la domination numérique de ces deux espèces explique pour partie ce phénomène .

Mais si les chevauchements de niche spatiale semblent assez généralisés , chevauchement ne signifie pas compétition et c'est en tenant compte de la disponibilité des différents types de fosses qu'il faut réexaminer le problème ..

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

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

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

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

Chevauchement de niche temporelle chez ces différentes espèces:

Il n'était pas possible dans la figure 23 ci contre de présenter les résultats comme dans le cas précédant , car l'étude temporelle a été ,elle, réalisée de façon parfaitement fiable durant les années 1986, 90 & 91 .

Les résultats de 1986 sont présentés au dessus , de 1990 au milieu et de 1991 en dessous dans la partie gauche de ce tableau.Comme pour le tableau concernant le chevauchement spatial , la moyenne des trois années est ici présenté en haut à droite.

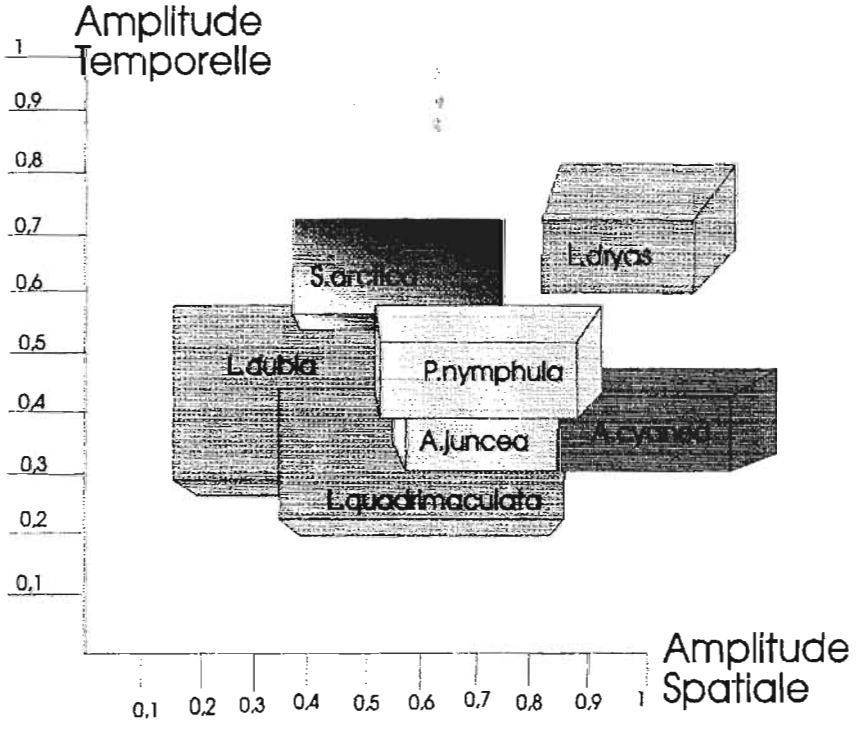
	L.dubia	L.quadi	S.arctica	A.juncea	A.cyanea	P.nymphula	L.dryas
L.dubia	1	**0,90399**	**0,94296**	**0,47207**	**0,27480**	**0,64497**	**0,61741**
L.quadri. 86	*0,95901*	1	**0,90371**	**0,29817**	**0,12404**	**0,68044**	**0,45969**
90	*0,79876*						
91	*0,96420*						
S.arctica	*0,93496*	*0,97737*	1	**0,43757**	**0,30875**	**0,63990**	**0,58626**
	0,92527	*0,81340*					
	0,96864	*0,92037*					
A.juncea	*0,59619*	*0,41672*	*0,42703*	1	**0,83179**	**0,15072**	**0,56727**
	0,19845	*0,00264*	*0,34417*				
	0,62158	*0,47516*	*0,54152*				
A.cyanea					1	**0,02428**	**0,20473**
	0,16449	*0*	*0,29821*	*0,89184*			
	0,38511	*0,24808*	*0,31928*	*0,77173*			
P.nymph.	*0,87184*	*0,90056*	*0,83488*	*0,33611*	*0*	1	**0,11593**
	0,80055	*0,95928*	*0,73998*	*0,04825*	*0,0532*		
	0,26251	*0,18148*	*0,34484*	*0,06779*	*0,01964*		
L.dryas	*0,45676*	*0,27662*	*0,36488*	*0,86110*	*0*	*0,03716*	1
	0,45682	*0,14292*	*0,49021*	*0,31846*	*0,2770*	*0,15272*	
	0,93918	*0,95954*	*0,90369*	*0,52226*	*0,3372*	*0,15791*	

Tableau II.12.

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

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

Figure II.9:



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

S.arctica et *L.quadrimaculata* présentent une séparation spatiale partielle , occupant respectivement les deux pôles opposés dans les types de fosses de tourbage (type 1c et 1d pour S.arctica, et type 2c et 2d pour *L.quadrimaculata*).

Un chevauchement spatial important existe entre *L.dubia* , *P.nymphula* et *A.juncea*.
La séparation de ces trois espèces semblerait être trophique : *L.dubia* étant planctonophage , alors que les deux autres présenteraient des tendances benthophages nettement plus marquées.

2.4 Comparaison des caractéristiques des individus à l'émergence :

2.4.1 Sexe Ratio à l'émergence:

Le sexe ratio est il globalement équilibré lors de l'émergence? Présente t-il des tendances évolutives au cours de la saison? Y-a-t-il des différences entre les fosses de type 1 et 2.

Technique des filets:

Cette technique (déjà employée pour l'étude du développement larvaire) consiste à couvrir une fosse avec un bâtis présentant une armature centrale en bois et des pieds métalliques allant reposer à quelques dizaines de cm du bord . Cette « araignée » recouverte d'un filet empêchant les imagos matures de venir pondre sert ici **à piéger les individus qui viennent d'émerger** . Il faut alors relever ces pièges de façon régulière pour recueillir les imagos immatures et en déterminer le sexe .

Les résultats sont fiables mais il n'est guère possible de multiplier le nombre de pièges afin d'obtenir des résultats statistiques précis. Trois pièges ont été utilisés en 1985 , 90 et 91 .

Relevé des exuvies :

Il est possible d'identifier le sexe des derniers stades larvaires et des exuvies chez les Anisoptères Libellulidés d'après l'observation des pièces copulatrices du mâle (annexe II.9).

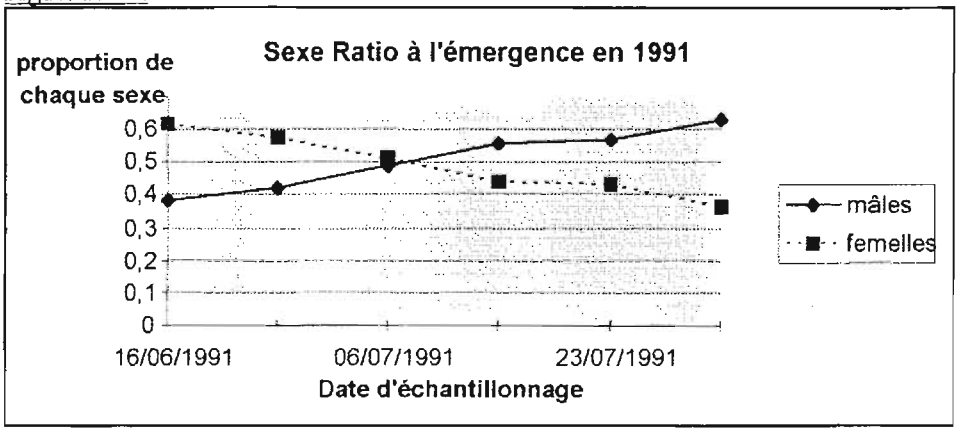
Lorsque les exuvies sont suffisamment fraîches et non altérées , les pièces copulatrices sont faciles à identifier et ne présentent aucune ambiguïté. La recherche d'autres critères d'identification s'étant révélée infructueuse lorsque ces pièces sont abîmées les individus seront notés comme indéterminés .

Cette technique est simple . ne perturbe pas les fosses étudiées et est réalisable à l'échelle de la tourbière .

Sexe Ratio et Phénologie:

Le sexe ratio global correspond à l'ensemble des émergences de tous les types de fosses. En 1991 pour un effectif récolté de 685 exuvies, le % de mâles est de 47,66 et le % de femelles est de 53,21 .Il émerge donc légèrement plus de femelles que de mâles durant la saison .

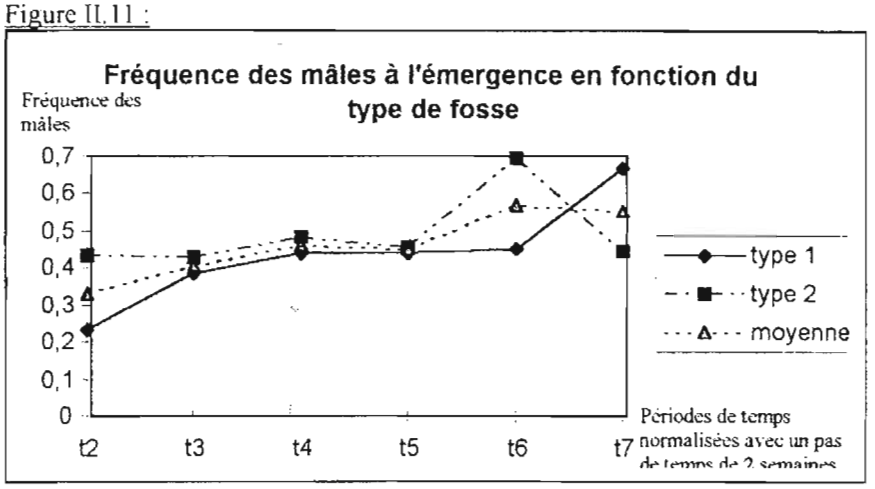
Figure II.10 :



Les **femelles émergent** en plus forte proportion en **début de saison ;** ce phénomène s'inverse progressivement en cours de saison . Cette tendance a été décrite par LUTZ & MAHAN (1973) chez *Tetragoneuria cynosura.*

Sexe Ratio et typologie des fosses:

Figure II.11 :



La tendance évolutive est la même dans les deux types de fosses. La fréquence des mâles est toujours légèrement supérieure dans les fosses de type 2 (excepté en fin de saison, mais les chiffres ne sont alors guère significatifs ,en raison des très faibles effectifs)

Le sexe ratio chez *Leucorrhinia dubia* :

TIENSUU (1935) donne des valeurs de 43,1 % de mâles , et explique ce pourcentage en supposant qu'il existe une plus grande mortalité dans les derniers stades larvaires chez les mâles .Cette hypothèse est séduisante , aussi j'ai analysé le sexe ratio des stades larvaires 12 qui est de 50,9 % en faveur des femelles mais cette valeur est non significative (n= 378 à p=0,05%) . L' hypothèse d'une mortalité larvaire mâle supérieure est la seule ; il serait intéressant de savoir si ce phénomène correspond à un mécanisme de régulation.

PAJUNEN (1962) donne la valeur de 46,2 % de mâles , ce qui est encore inférieur aux chiffres que j'avance. Cet auteur ne note par contre pas de différences dans les dates d'émergence chez les deux sexes .

Leucorrhinia dubia présente sur cette tourbière un léger excès de **femelles (52,21%).**

Le sexe ratio chez les Odonates :

Une brève synthèse de ce problème est présentée dans les tableaux de l'annexe III.10 a & b pour différentes espèces d'Anisoptères et de Zygoptères, le sexe ratio (% de mâles) en mentionnant la technique employée (exuvies ou étude des larves).En règle générale le sexe ratio à l'émergence est déséquilibré en faveur des femelles chez les Anisoptères et des mâles chez les Zygoptères.

TESTARD (1973) a étudié le sexe ratio chez les larves et chez les imagos à l'émergence sans noter de différences chez Mesogomphus genei. L'emploi de deux techniques simultanées et complémentaires semble prudent.

La prédominance des femelles pourrait présenter une certaine valeur adaptative , celles-ci restant l'élément déterminant pour perpétuer l'espèce .

2.4.2 Taille à l'émergence :

Techniques d'étude:

Le choix des descripteurs :

L'évaluation de la taille d'après les renseignements apportés par l'exuvie nécessitait le choix d'un descripteur fiable , faisant le lien entre les descripteurs larvaires et les descripteurs imaginaux .Les descripteurs de taille larvaire étaient la longueur du corps , la largeur de la tête et la longueur du mentum . Il est impossible de raisonner sur la longueur du corps chez l'exuvie car celle ci est généralement recroquevillée ou étirée. La mesure de la largeur de la tête serait possible mais la précision des mesures est limitée .

Le descripteur choisi pour les exuvies est la longueur du mentum , mesurée au pied à coulisse avec une précision de 0,1mm .

Le descripteur de taille choisi pour les imagos (cf chapitre 4) est la longueur de l'aile antérieure (facile à mesurer à l'aide d'un morceau de plastique transparent millimétré appliqué sur l'articulation de l'aile antérieure droite et sans danger pour la survie de l'imago) .

Relation entre le descripteur larvaire et imaginal :

Cinquante-sept imagos immatures ont été prélevés en même temps que leur exuvie alors que la croissance des ailes était entièrement terminée . Les individus ont été conservés dans un flacon avec leur exuvie pour être mesurés ultérieurement .

Les deux variables AAD (longueur de l'Aile Antérieure Droite) et M (longueur du masque , plus exactement du mentum) sont fortement corrélées (0,7492).

La liaison entre ces deux variables sera quantifiée par la technique de régression linéaire ; le coefficient de régression est de 4,4008 et le terme constant de 2,9647 .La relation est donc :

$$AAD = 2,9647 + 4,4008 \bullet Masque$$

Validation de cette technique :

Pour vérifier la validité de cette équation il a été procédé à une mesure de la longueur du mentum des exuvies sur une fosse recouverte (annexe II.11). La taille moyenne de l'aile des imagos évaluée grâce à l'équation ci dessus était de 26,65mm. La taille réellement mesurée sur les imagos piégés était de 26,26mm.(std=0,74).

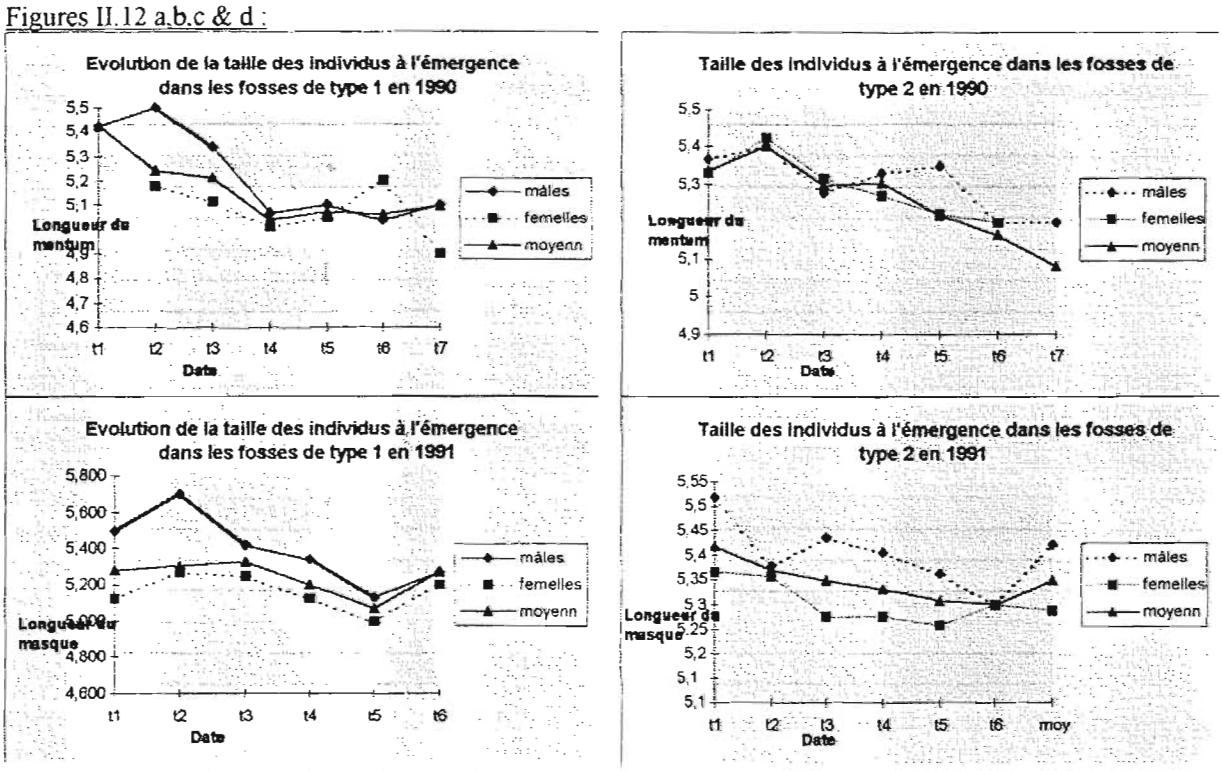
La différence entre la taille estimée et observée est non significative (p=0,5%);cette technique est donc fiable pour évaluer la taille des imagos à l'émergence d'après le seul examen des exuvies.

Dans toutes ces mesures il existe une différence significative entre la taille des mâles plus gros et des femelles . Le sexe ratio est variable dans le temps et selon les types de fosse, il faut donc séparer les valeurs concernant les mâles de celles concernant les femelles .

Les facteurs de variations:

La longueur du prémentum a été mesurée en 1990 et 1991 , dans les fosses de type 1 et 2 . La comparaison de ces deux types de fosses fait suite aux études comparatives menées sur les larves dans ces deux biotopes .Les résultats sont présentés pour les mâles , les femelles et pour la moyenne des individus . Cette moyenne tient compte de l'importance relative des mâles , femelles et des individus dont le sexe n'était pas identifiable .

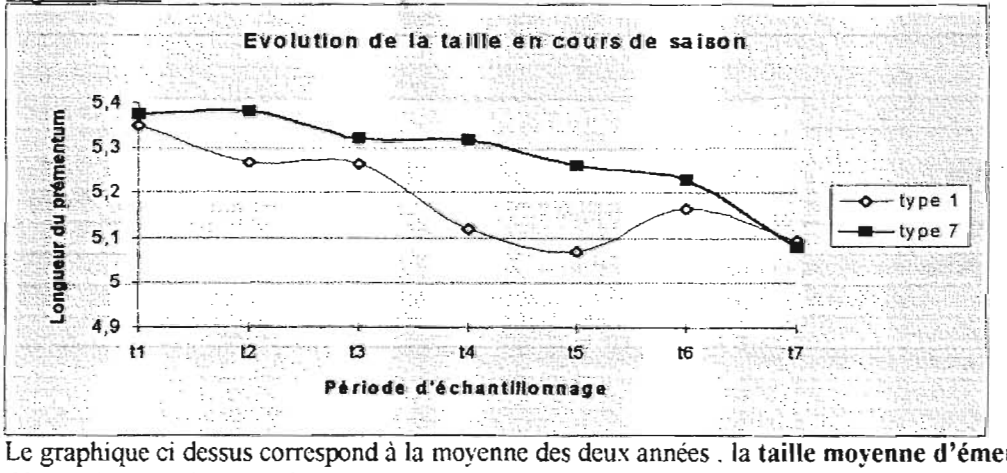
Figures II.12 a,b,c & d :



Malgré quelques imprécisions liées aux faibles effectifs de début et de fin de saison , en 1990 comme en 1991 , la **taille** des individus à l'émergence tend à **baisser** en **cours de saison** chez les mâles comme chez les femelles .

Evolution de la taille au cours de la saison:

Figure II.13 :



Le graphique ci dessus correspond à la moyenne des deux années . la **taille moyenne d'émergence** qui était **au départ** de **5,37** n'est plus **à la fin** que de **5,09 mm** soit une différence de 0,28 mm imputable soit :

1. *à la phénologie au sens strict*
2. *au fait que les fosses de type 7 produisent plus au début pour être relayées par les fosses de type 1*
3. *au décalage phénologique entre mâles et femelles*

Variations en fonction du type de fosse:

Le tableau ci-dessous permet de comparer la longueur du masque (mâles ,femelles et en moyenne) ,en 1990 et 1991, en fonction du type de fosses .

Tableau III.13:

longueur du mentum	mâles des fosses de type 1	mâles des fosses de type 2	femelles des fosses de type 1	femelles des fosses de type 2	moyenne sur les fosses de type 1	moyenne sur les fosses de type 2
année 1990	5,22	5,30	5,08	5,29	5,16	5,26
année 1991	5,38	5,42	5,19	5,29	5,27	5,35

La taille des individus est **plus élevée** sur les fosses **de type 2** que sur les fosses de type 1 **.**

Si l'on applique la formule ci dessous , l'incidence de ce phénomène sur la taille des imagos peut être évaluée:

$$AAD = 2,9647 + 4,4008 \bullet Masque$$

Tableau III.14

longueur de l'aile antérieure droite	mâles des fosses de type 1	mâles des fosses de type 2	femelles des fosses de type 1	femelles des fosses de type 2	moyenne sur les fosses de type 1	moyenne sur les fosses de type 2
année 1990	25,96	26,31	25,30	26,26	25,69	26,10
année 1991	26,64	26,82	25,80	26,24	26,15	26,50

La **longueur** des **ailes** des **mâles** à **l'émergence** est en moyenne **supérieure** de **0,53 mm** à celle des femelles**.**

La **longueur** des **ailes** des **mâles** à l'émergence est sur les fosses de **type 2 supérieure** de **0,26 mm** à celle observée sur les fosses de type 1.

Cette différence est encore plus marquée chez les **femelles :0,70**

Déterminisme de l'évolution de la taille en cours de saison :

Les trois hypothèses explicatives de la diminution de taille sont le décalage de l'émergence des mâles et femelles , la part de plus en plus importante prise par les fosses de type 1 et la phénologie au sens strict.

Le descripteur utilisé ici est la longueur du masque.

Importance du décalage phénologique entre mâles et femelles:

Les mâles sont en moyenne plus gros que les femelles: 5,33 mm pour les mâles contre 5,21 mm pour les femelles soit + 0,12 en faveur des mâles .

Les femelles émergeant plus précocement , la taille devrait être plus faible au départ s'il n'y avait que ce phénomène qui intervienne .

La longueur du prémentum sur l'ensemble de la population , toutes années confondues , toutes fosses confondues et en moyenne sur les deux sexes , est de 5,27 mm .

■ Le sexe ratio au départ est de 0,617 pour les femelles et 0,383 pour les mâles ; la taille prévisible de la population devrait être de : 5,27 +(0,38 x 0,12) - (0,62 x 0,12)= 5,24 mm .

■ Le sexe ratio à la fin est de 0,367 pour les femelles et 0,633 pour les mâles ; la taille prévisible de la population devrait être de : 5,27 +(0,63 x 0,12) - (0,37 x 0,12)= 5,30 mm .

Tableau III.15:

	début de période	fin de période
moyenne estimée	5,24	5,30
moyenne mesurée	5,35	5,10

La moyenne mesurée est supérieure au début et inférieure à la fin . L'évolution de la proportion des sexes durant la saison ne permet donc nullement d'expliquer l'évolution des tailles . bien au contraire . Un autre phénomène se surimpose.

Importance du décalage phénologique entre fosses de type 1 et 2 :

Les individus émergés sur les fosses de type 2 sont en moyenne plus gros (5,30 mm) que ceux émergés sur les fosses de type 1 (5,22 mm) , soit + 0,09 en faveur des individus issus des fosses de type 2 .

Les individus légèrement plus grands émergeant plus précocement , la taille devrait être plus forte au départ s'il n'y avait que l'importance respective des fosses de type 1 et 2 qui intervienne .

La longueur du prémentum sur l'ensemble de la population , toutes années confondues , toutes fosses confondues et en moyenne sur les deux sexes , est de 5,27 mm .

■ La proportion d'individus issus des fosses de type 2 est de 0,95 au départ et 0,05 pour ceux issus des fosses de type 1 ;

la taille prévisible de la population devrait être de : 5,27 +(0,95 x 0,09) - (0,05 x 0,09)=

= 5,27 + 0,08 - 0,01 = 5,35 mm .

■ La proportion d'individus issus des fosses de type 2 est de 0,29 à la fin et 0,71 pour ceux issus des fosses de type 1 ;

la taille prévisible de la population devrait être de : 5,27 +(0,29 x 0,09) - (0,71 x 0,09)=

= 5,27 + 0,03 - 0,06 = 5,24 mm .

Tableau III.16 :

	début de période	fin de période
moyenne estimée	5,35	5,24
moyenne mesurée	5,35	5,10

Les **proportions** respectives des **fosses de type 1 et 2** semblent donc **prépondérantes** dans le **déterminisme** des **tailles** à l'**émergence .**

Synthèse :

Tableau III.17:

taille moyenne théorique =5,2719	début de période	fin de période
influence du sexe	- 0,03	+ 0,03
influence du type de fosse	+ 0,08	- 0,04
taille moyenne estimée	**5,33**	**5,27**
moyenne mesurée	**5,35**	**5,10**

Le raisonnement doit tenir compte du sexe , même si celui-ci semble avoir des effets inverses à l'évolution globale .Si les résultats en début de saison semblent très conformes aux prévisions , il existe une distorsion en fin de saison, ce qui laisse supposer l'existence d' un autre facteur non envisagé intervenant en cours de saison : la phénologie . Indépendamment de leur sexe et fosse d'origine les individus ont tendance a être de plus en plus grands au cours de la saison.

III EVALUATION DE LA MORTALITE LORS DE L'EMERGENCE :

Les émergences globales ont été évaluées . Les effectifs des imagos le seront dans le chapitre3 .
Il ne suffit donc pas de savoir combien d'individus ont émergé , mais il faut évaluer combien ont émergé avec succès .

3.1 Méthodes d'étude employées:

Observation directe :

Le matin , les larves se positionnent sur le bord des fosses , puis grimpent sur la végétation qui leur servira de support .L'auteur considère que l'émergence commence à partir de leur sortie de l'eau , même si biologiquement le phénomène commence lorsque la larve se positionne .
L'émergence dure en moyenne 1h30 mn : 1 heure environ pour la métamorphose proprement dite et une demi-heure durant laquelle l'imago immature est capable de s'envoler mais reste souvent immobile avec seulement des mouvements d'ailes. Il s'expose alors au maximum aux rayons solaires.
Les individus en cours d'émergence sont repérés puis observés trois ou quatre fois durant leur émergence .

Les causes de mortalité sont nombreuses et variables:

La pluie et le vent endommagent les ailes et entraînent souvent la noyade .

Les Fourmis ne sont pas que des «éboueurs» de bord de fosse , mais sont surtout des prédateurs efficaces capables de consommer les immatures en cours d'émergence en moins d'une heure . Lorsque l'attaque n'est conduite que par un très faible nombre de Fourmis , l'immature en essayant de se dégager froisse ses ailes encore fragiles , ce qui le rend irrémédiablement inapte au vol et en fait une proie privilégiée pour d'autres prédateurs . Dans d'autres cas , l'immature en se débattant tombe à l'eau et se noie .

D'autres prédateurs existent : les Araignées Dolomèdes qui attendent postées à la surface de l'eau ; les Lézards vivipares qui patrouillent sur le bord des fosses et les Grenouilles .Un autre danger aérien les guette encore: le Pipit farlouse et la Bergeronnette grise qui nichent sur la tourbière et dont les cycles de nidification sont liés aux émergences des Odonates .

Le dernier danger , mais non le moindre, est celui des mâles adultes qui considèrent les immatures parfois comme des concurrents , plus souvent comme des femelles avec lesquelles ils essayent de s'accoupler. Ils endommagent les ailes ou l'abdomen des immatures qui parfois n'ont que les ailes fripées , mais finissent plus souvent noyés ou inaptes au vol.

En 1985 , sur 234 émergences étudiées , 48 avaient abouti à la mort de l'immature : soit 20,5 %

morts sans avoir pu se dégager de l'exuvie : 1,3 %
ailes endommagées : 9 %
noyés : 3,8 %
attaqués par les Fourmis : 5,1 %
consommés par les Lézards vivipares , Oiseaux et Grenouilles : 1,3 %

Les critiques essentielles à cette méthode sont que:

① les causes ne sont pas bien quantifiées (sous estimation de la prédation par les Lézards et Batraciens)

② l'absence de l'imago en fin d'émergence peut être interprétée comme une consommation intégrale de l'individu ou au contraire comme une émergence réussie (envol de l'imago) .

D'après l'étude des émergences sous les filets des fosses recouvertes

On retrouve sous les filets , toujours beaucoup plus d'exuvies que d'immatures .L'étanchéité des filets n'étant pas en cause , cela signifie que les immatures disparaissent en nombre important sous les pièges. Pour 311 exuvies récoltées , 204 immatures seulement avaient été retrouvés , soit 34,4 % d'imagos disparus .

Pour expliquer ces disparitions , après vérification de l'étanchéité , pensant qu'ils se noyaient et disparaissaient dans les fosses , j'ai disposé une quarantaine d'individus morts à la surface de ces fosses. Ils subsistaient une semaine environ et leurs ailes restaient en surface pendant une quinzaine de jours. Or j'avais relevé mes pièges tous les deux ou trois jours , et n'avait que très rarement trouvé de traces .

Il fallait donc supposer que :

soit les individus étaient consommés en entier

soit ils étaient consommés avant que leurs ailes ne soient raidies

J'ai donc disposé sous les filets de deux fosses 18 immatures .Trois jours plus tard , il n'en restait que huit. La prédation s 'effectuait donc bien sur la phase immature après l'émergence . La présence du Lézard vivipare en était vraisemblablement la cause. Sur la fosse A les disparitions avaient cessé pendant quelques jours ce qui coïncidait avec la mise bas (le 15 Juillet 85) de la femelle occupant ce territoire.

Le Lézard vivipare abondant sur la tourbière est une importante cause de mortalité .

Les valeurs de l'ordre de 34,4 % estimées grâce à ce piégeage , sont surestimées vis à vis de la prédation du Lézard , des Grenouilles et des Dolomèdes , car les immatures confinés sous le filet durant toute une journée y sont évidemment plus sensibles . Mais par contre ils étaient protégés des attaques aériennes des Oiseaux et des intempéries .

Une mortalité moyenne de 25 à 30 % à l'émergence semble vraisemblable .

Ce chiffre est cependant variable , comme j'avais pu en faire l'estimation un jour où un orage à mi journée s'était soldé par une véritable hécatombe (80 % des émergences détruites ce jour là) alors que par beau temps , la durée de l'émergence est nettement réduite (45 mn parfois) et la mortalité aussi (5 % environ)

Synthèse des deux techniques:

Il est nécessaire de faire un compromis entre l'évaluation qualitative et quantitative de la mortalité; pour cela il est nécessaire :

1. de faire une quantification globale, toutes causes confondues, mais suffisamment précise , sur un nombre restreint de jours , et de faire en sorte que cette quantification soit transposable aux jours non échantillonnés .
2. d'évaluer de façon parallèle l'impact des différentes causes de mortalité de façon à obtenir des résultats semi-quantitatifs et non pas seulement qualitatifs .

Etude semi -quantitative des causes de mortalité :

L'évaluation semi-quantitative des différentes causes de mortalité a été faite en utilisant la méthode des points contacts en restant discret pour ne pas limiter la prédation par les Vertébrés sur les Odonates.

Il faut ne pas sous estimer ou surestimer la prédation des différents prédateurs :

- on peut surestimer la prédation du Pipit farlouse si l'on prend en compte la prédation dans un endroit éloigné de la tourbière où l'on risquait fort de ne pas aller. Il convenait donc de fixer pour cette étude un **transect très précis** en faisant abstraction des événements extérieurs .
- on peut surestimer la prédation par les Fourmis , car celle ci peut durer plus d'une heure si les Fourmis sont peu nombreuses . Il faut alors de ne **pas comptabiliser la même attaque plusieurs fois** .
- on peut sous estimer la prédation par le Lézard vivipare en confondant consommation et envol . Pour limiter ce biais , la solution était un suivi des émergences suivant **un pas de temps rapide** (10 mn maximum) ce qui imposait un rythme de déplacement très rapide et bloquait toute autre activité lorsque les émergences étaient nombreuses.

Etude -quantitative de la mortalité :

L'inspiration est la même que celle qui a guidé l'estimation semi-quantitative des causes :il fallait conduire une étude selon un pas de temps ne laissant pas d'ambiguïté entre prédation sans trace et envol .La **méthode du transect** a été adoptée , mais ce transect n'est pas défini à priori. Il l'est en **fonction des émergences** notées et évolue en cours de journée et varie chaque jour . Ceci garantie un **nombre suffisant** d'observations non biaisées .

Les données concernant la mortalité à l'émergence résultent de 34 jours d'observation en 1986 , 90 et 91 . Pour évaluer cette mortalité durant toute la période d'émergence , il faut relier cette mortalité à des données disponibles durant toute la durée de cette période (les données météorologiques).

3.2 Relation entre mortalité et conditions climatiques :

Méthode:

Après une analyse de variance , 5 jours d'étude sur les 34 ont du être écartés , il en restait donc 29 . Les descripteurs climatiques pris en compte ont été la pluviométrie , les températures moyennes, minimales et maximales ainsi que la force du vent .Le tableau des données brutes mettant en relation la mortalité avec les facteurs climatiques est présenté en annexe II.12.

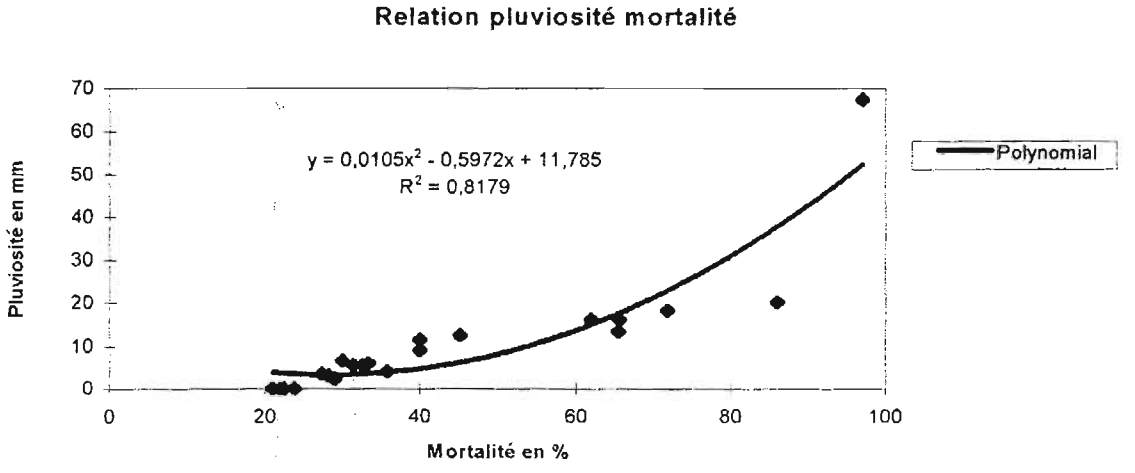


Figure II.14.

Trois types de conditions peuvent être dégagées:
1ère partie : à forte pluviosité et forte mortalité.
2ème partie : à pluviosité limitée et plus faible mortalité.
3ème partie : à pluviosité nulle et mortalité limitée.

Lorsque la **pluviométrie** se situe dans une gamme allant **de 11,5 à 67,7 mm** , la mortalité est de **76 %** en moyenne. Le facteur essentiel de cette mortalité est la **pluviométrie**.

Lorsque la **pluviosité** est comprise entre **2,3 et 9 mm**, la mortalité est de **32,9 %** en moyenne , cette pluviosité n'est plus un facteur de mortalité, pas plus que les températures minimum ou maximum , mais par contre la **force du vent** devient alors la **principale cause de mortalité** (corrélation 0,7218 , significative à p=0,05)

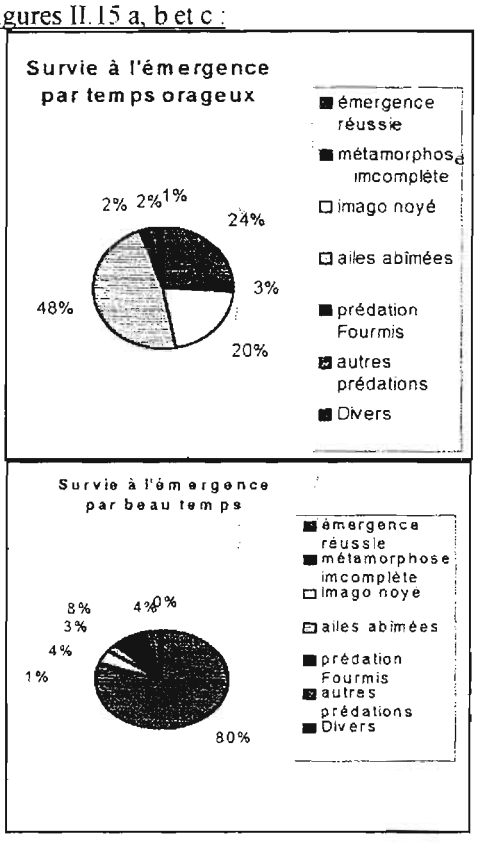
Lorsque la **pluviométrie est nulle** , ce qui coïncide avec une amélioration des conditions climatiques globales, la **mortalité (20%)** est fortement et de façon significative **corrélée** aux **températures maximales** (coefficient de 0,7782) et minimales (coefficient de 0,8041) .

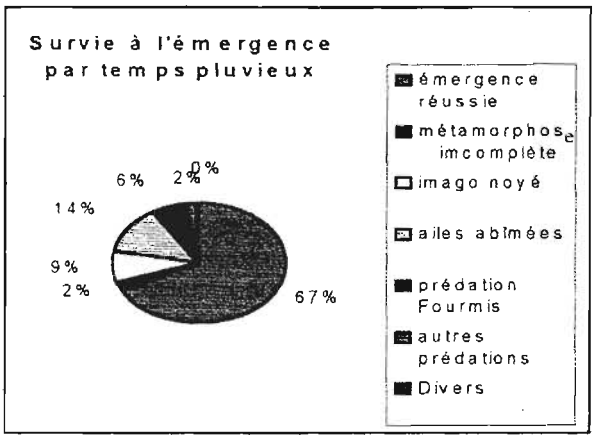
La température augmente la mortalité à l'émergence en **favorisant l'activité** des **prédateurs**. En effet les *L. dubia* émergent en majorité entre 11 et 12 h , à une période où certains prédateurs ne sont pas encore très actifs (**Lézards vivipares** par exemple). Lorsque la température matinale est élevée , ces Lézards sont très vite actifs et aptes à exercer une activité prédatrice.

Causes de mortalité en fonction des conditions climatiques:

Les tableaux présentés en annexe II.13 a, b & c distinguent les différentes causes de mortalité en séparant les trois types de conditions climatiques définis. Les graphiques ci-dessous correspondent à ces données.

Figures II.15 a, b et c :





La **mortalité globale diminue très nettement lorsque les conditions météorologiques s'améliorent**. La **principale cause de mortalité reste donc les intempéries** qui agissent de façon directe en abîmant les ailes... ou de façon indirecte en augmentant la durée d'émergence et donc en favorisant certains types de prédation .

Lorsque les **conditions sont clémentes** , on note une **diminution de la mortalité « climatique »** , mais le **tribut biologique** à payer aux prédateurs **reste sensiblement constant** , voire augmente . Le prélèvement des prédateurs est modulé par les conditions climatiques : en effet s'il survient une période pluvieuse et froide , les émergences chutent assez brutalement , ce qui correspond aussi à une période d'éclipse du Lézard vivipare .Mais lorsque survient à nouveau une période favorable , si les émergences reprennent à un rythme élevé , les Lézards vivipares sont affamés après ces quelques jours de diète .

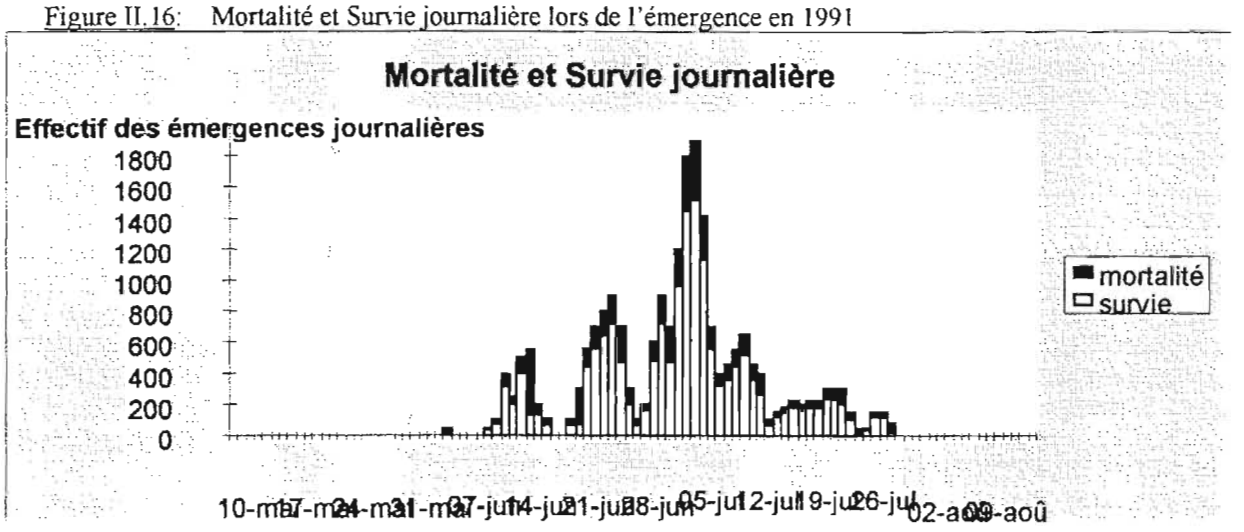
Il ne faudrait pas raisonner sur les mortalités moyennes , car les *Leucorrhines* émergent en nombre lorsque les conditions sont favorables . De même pour présenter des résultats significatifs de la réalité biologique , il faut **étudier jour par jour** ce phénomène en appliquant les **chiffres de mortalité correspondant à chaque type** de condition climatique . Les résultats doivent être modulés en tenant compte de l'importance quantitative de chaque jour dans l'émergence globale.

Evaluation de la mortalité journalière ::

Le principe consiste à reprendre les données déjà présentées concernant les émergences journalières . On se trouve alors dans trois cas de figure :

1. soit la pluviométrie est nulle ; la mortalité sera de 20 % .
2. soit la pluviométrie est comprise entre 0,1 et 10 mm ; la mortalité sera égale à 32,9 %
3. soit la pluviométrie est supérieure à 10 mm ; la mortalité sera égale à 76 %

Figure II.16: Mortalité et Survie journalière lors de l'émergence en 1991



Les résultats concernant les années 1985,86 et 90 sont présentés dans l'annexe II.14 a, b & c .

Quelle que soit l'année , les périodes d'émergence coïncident avec les périodes de beau temps ce qui réduit considérablement les pertes.

Tableau II.18 :

année	émergences totales	survivants	individus morts	% de mortalité
1985	16555	12027	4528	27,25
1986	19550	14229	5321	27,22
1990	18959	13716	5243	28,18
1991	21795	16446	5349	24,54

La **mortalité** durant ces quatre années est étonnamment **stable** . En raison du petit nombre d'années étudiées , il est impossible de corréler cette mortalité à d'autres paramètres . Elle ne **semble pas liée** à la **quantité** d'**émergences annuelle** .

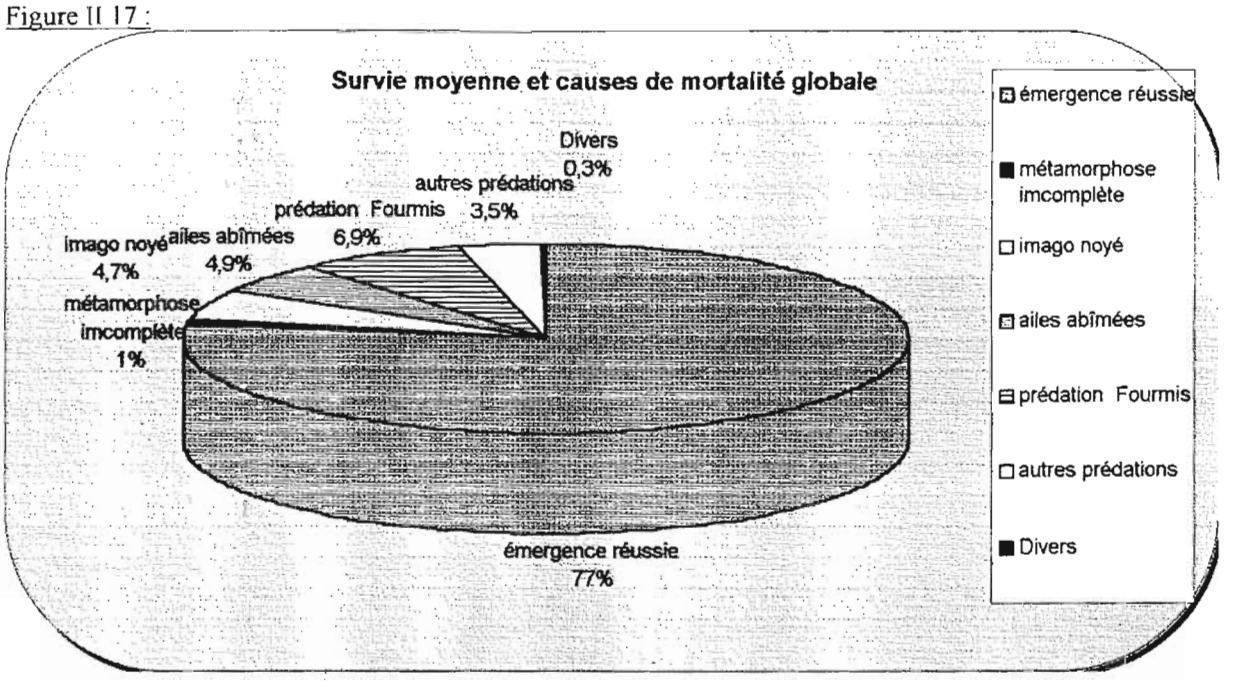
Pour évaluer l'importance quantitative des différentes causes de mortalité , il faut attribuer le véritable poids concernant les trois types de conditions climatiques . Les données des 4 années ont été réparties en trois lots selon les conditions climatiques puis les effectifs des émergences s'y rattachant ont été calculés.

Ceci a permis de calculer la portée de chaque type de conditions climatiques exprimé ici en fréquence:

en cas d'orage , fréquence = 0,0068
en cas de pluie , fréquence = 0,1649
en cas de beau temps , fréquence = 0,7675

Les pourcentages des différentes causes de mortalité (annexe II.13 a, b & c) sont ensuite multipliés par ces trois fréquences puis additionnées (figure II.17).

Figure II 17 :



La mortalité à l'émergence est plus faible que ce que l'on aurait pu supposer sur la vue des figures III.16 a, b &c dans les trois conditions climatiques (orage , temps pluvieux et beau temps) . Evaluer la mortalité en faisant une moyenne de ces conditions biaiserait les résultats.

La mortalité de cette espèce est de 23 % toutes causes confondues sans différences entre les sexes.

PAJUNEN(1962) estimait cette mortalité chez *Leucorrhinia dubia* à 6,59 % pour les femelles et 8,62 % pour les mâles ; les causes essentielles étaient les dommages mécaniques causés aux ailes . Il est difficile de comparer à mes chiffres car les dommages sur les ailes peuvent être la conséquence de l'action des Fourmis ou du vent . Un individu ayant les ailes abîmées sera par ailleurs une proie privilégiée pour les Fourmis , ou se noiera dans une fosse . PAJUNEN notait aussi que la prédation par les Bergeronnettes pouvait détruire 10 à 30 % des individus .
UEDA (1987) estime que la survie à l'émergence chez *Cercion calamorum* (Zygoptère) est de 83,7% pour les mâles et 83,3% pour les femelles.

Tableau II.19 :

Espèce	mortalité à l'émergence	auteurs
Pyrrhosoma nymphula (Zygoptères)	27,9 %	GRIBBIN & THOMPSON,1990
Coenagrion puella (Zygoptères)	30 %	THOMPSON et al. , 1985
Coenagrion puella (Zygoptères)	3 à 5 %	BENETT,& MILL , 1993
Cercion calamorum (Zygoptère)	16,5	UEDA,1987
4 espèces tropicales (Anisoptères)	8,35 à 16,8 %	MATHAVAN & PANDIAN ,1977
Cordulia aenea (Anisoptère)	4.2 %	UBUKATA , 1981
Anax impérator (Anisoptère)	8,5 à 15,8 %	CORBET ,1962

D'une façon générale la mortalité à l'émergence est inférieure chez les Anisoptères . Les données obtenues se situent dans une gamme nettement supérieure aux données bibliographiques .
Les valeurs sont cependant très variables et très dépendantes de la technique d'échantillonnage. Il faudrait cependant uniformiser les techniques pour pouvoir faire des comparaisons rigoureuses.

IV SYNTHESE:

4.1 Relations entre développement larvaire et l'émergence:

D'après l'étude du développement larvaire (chapitre IV), il est possible d'évaluer le nombre de derniers stades larvaires prêts à émerger sur l'ensemble de la tourbière .

Tableau III.20 :

types de fosse:	effectifs des derniers stades au m²
1	9,21 individus /m²
2	38,54 individus /m²

Les fosses de type 1c et 1d ont été écartées car elles s'assèchent et les larves de *Leucorrhinia* n'y subsistent que difficilement.

Tableau III.21 :

	Type 1a	type 1b	type 1e	type 2b	type 2c	type 2d
surface en m²	767,7	123	337,6	687,1	93	15,8
effectifs des derniers stades au m²	9,21	9,21	9,21	38,54	38,54	38,54
effectifs des derniers stades sur les fosses de type :	7070	1132	3104	26476	3584	609
% de larves (stade 12) sur les fosses de type	**16,84**	2,70	7,39	**63,07**	8,54	1,45
% d'émergences observé sur les fosses de type	**20,91**	0,22	4,37	**64,54**	4,80	0

Si l'on raisonne en comparant les pourcentages , les émergences observées correspondent aux estimations d'abondance larvaire .

Si l'on raisonne en effectifs , la somme des derniers stades estimés est de **41975** individus sur l'ensemble de la tourbière , alors que les émergences sont en moyenne pour les 4 ans d'étude (d'après le tableau III.22) de **19215** individus !

Les résultats semi-quantitatifs restent très cohérents bien que les émergences soient deux fois moins nombreuses que les effectifs prévus d'après la dynamique larvaire .

Plus de la moitié des derniers stades meurent donc avant d'émerger . La mortalité larvaire (cf chapitre II) est insuffisante pour expliquer une telle différence.

BENKE & BENKE (1975) ont comparé les populations larvaires et les émergences de trois Anisoptères (*Ladona deplanata, Epitheca sp.* et *Celithemis fasciata*).Leur conclusion est que *80% des* **stades finaux meurent juste avant l'émergence** .

Cela correspondait à des observations qualitatives de terrain et de laboratoire: j'avais observé que lorsque les individus étaient prêts à émerger , ils pouvaient attendre quelques jours s'ils n'étaient pas trop engagés, moins d'une journée sinon . Ces individus semblaient se « noyer ». Après une période de pluie , nombre de larves sont retrouvées mortes sur le bord des fosses.

Lorsque les larves sont engagées dans le processus d'émergence , elles ne peuvent plus qu'émerger ou mourir dans les deux ou trois jours qui suivent.

Cette **mortalité de plus de la moitié (54,23%)des derniers stades** doit être intégrée dans la dynamique globale.

Cette mortalité surviendrait surtout durant les brusques **périodes de froid** succédant à une période favorable à l'émergence ; ceci module l'idée que la mortalité durant les périodes de froid était réduite par le fait que les émergences cessaient . En effet , il y a une **chute** de la **mortalité** des **émergences** mais une **augmentation** de la **mortalité larvaire** des **stades 12**.

4.2 Exportation de matière à l'échelle de la tourbière :

Les derniers stades larvaires pèsent en moyenne 153,27 mg , l'individu à l'émergence 120 mg et l'exuvie sensiblement 25,5 mg .
Si je considère que la mortalité juste avant l'émergence est équivalente dans tous les types de fosses, il faut diviser par 2,18 les effectifs par m² du tableau III.20 pour obtenir les effectifs ayant émergé.

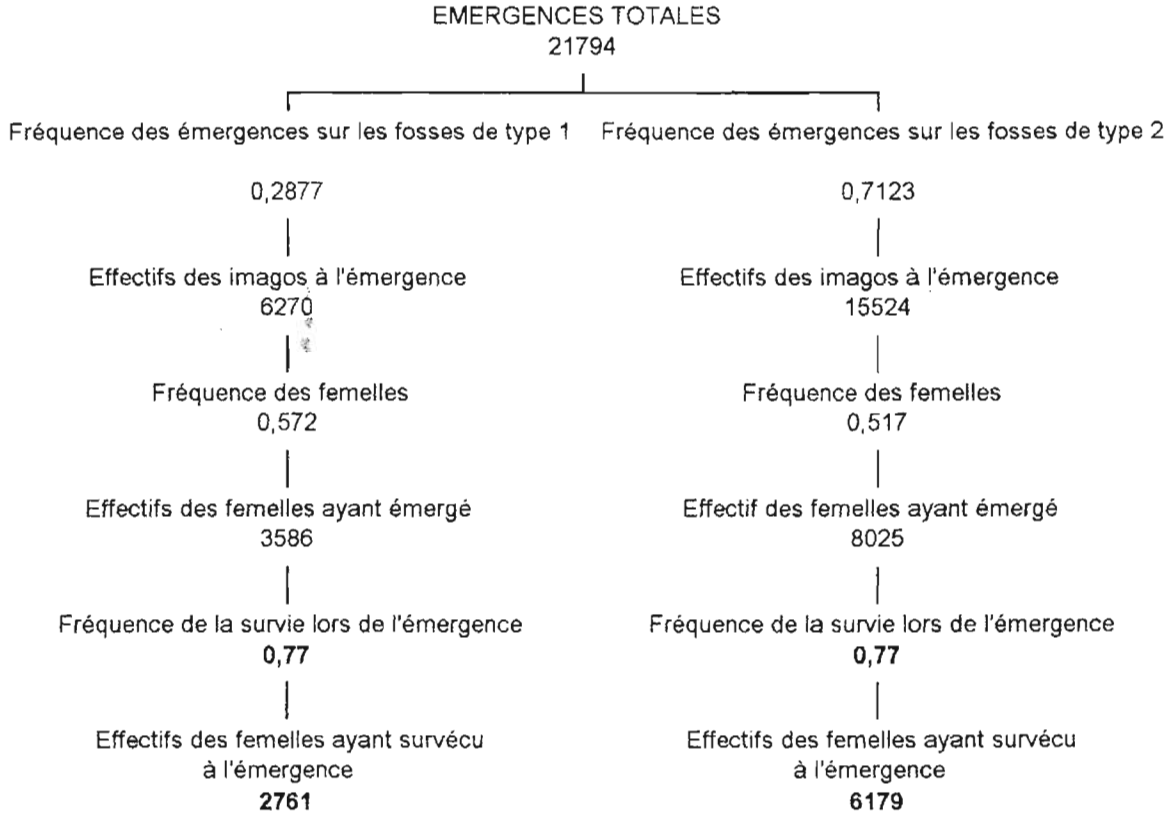
Tableau III.22:

fosse	émergences au m²	Productivité des individus à l'émergence : x 153 mg	**Exportation brute** de matière hors de la tourbière : x 120	**Exportation nette** de matière hors de la tourbière
type 1	4,22 individus	0,647 g/m²	0,506 g/m²	0,389 g/m²
type 2	17,68 individus	2,710 g/m²	2,12 g/m²	1,632 g/m²

Pour le calcul de l'**exportation brute** de matière hors de la tourbière , les exuvies ne sont pas comptabilisées puisqu'elles restent habituellement sur le site .
Pour le calcul de l'**exportation nette** de matière hors de la tourbière , les individus morts à l'émergence soit 23 % sont retranchés car ils restent sur la tourbière.

4.3 Synthèse des paramètres démographiques du dernier stade larvaire à l'imago immature:

Dans le cadre d'une étude de dynamique des populations , l'effectif des femelles ayant survécu à l'émergence dans les deux types de fosse est le paramètre démographique essentiel.

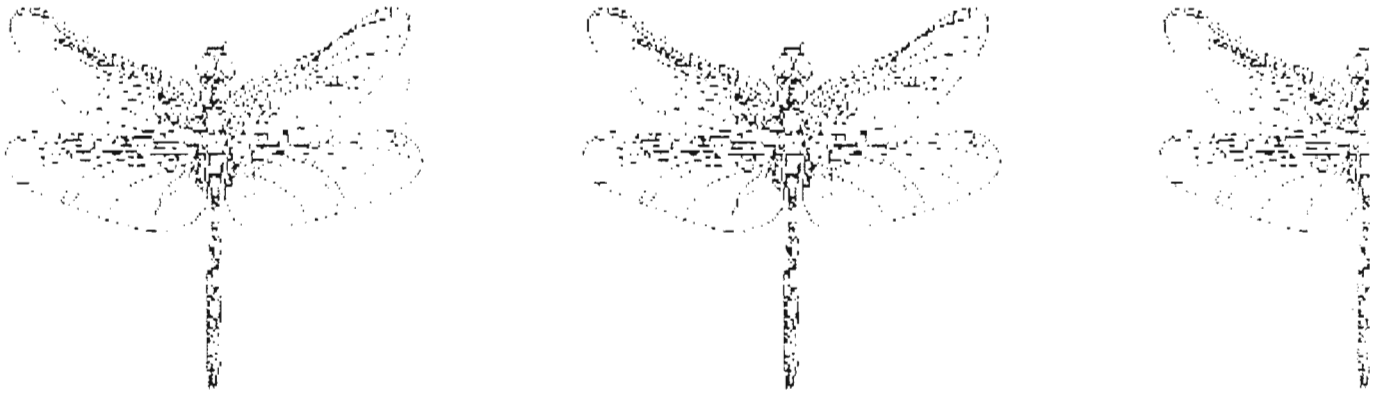


La stratégie d'émergence de *Leucorrhinia dubia* dans le temps est d'élargir sa période d'émergence lorsque les conditions climatiques l'imposent , mais de la rétrécir lorsque les conditions sont

favorables. Son **adaptabilité** est donc forte. A l'échelle de la journée , il existe un pic d'émergence entre 10 et 12 heures .Cette synchronisation est souvent interprétée comme un **moyen anti prédateur** .

La stratégie d'émergence de *Leucorrhinia dubia* dans l'espace est là aussi caractérisée par sa **plasticité** . C'est elle qui occupe le plus de types de fosses . A l'échelle des fosses les émergences ont tendance à se faire par agrégat , probablement là encore pour limiter l'impact des prédateurs .

Chapitre III



La Vie des Imagos

Aspects démographiques de l'évolution de la population

Aspects éthologiques en relation avec le succès reproductif

CHAPITRE 3 :

LA VIE DES IMAGOS

Le but de cette étude est d'évaluer les paramètres démographiques essentiels: survie et ponte
Cette partie fait le lien entre émergence et vie larvaire .

I ASPECTS DEMOGRAPHIQUES DE L'EVOLUTION DE LA POPULATION :

1.1 METHODES D'ETUDE :

1.1.1 Techniques d'étude:

Les techniques d'étude d'une population animale :

L'étude de la **démographie** d'un insecte nécessite l'évaluation des **effectifs** ce qui se révèle rapidement insuffisant. Le **taux de renouvellement** de la population est beaucoup plus important que le nombre d'individus présents .

Le problème d'une étude démographique se pose de façon très différente selon le type de biotope . S'il s'agit d'une **zone délimitée** avec des espèces végétales et animales associées , le biologiste dispose de certaines techniques d'étude (capture-recapture).

S'il s'agit d'un **continuum** (immenses surfaces , ou écosystème sans frontières apparentes) ou que les populations sont immensément importantes le biologiste est moins bien armé car il ne peut guère évaluer que les densités . Une telle étude a été réalisée (MIURA & al , 1990) sur *Enallagma civile* et *Ischnura denticollis* . Les auteurs par des techniques de régression ont pu évaluer les **densités absolues** et **relatives** , la **distribution temporelle** (pics d'abondance) et **spatiale** peuvent être étudiées de façon très précise . Des facteurs explicatifs de cette structure spatio-temporelle ont été dégagés , mais aucune donnée ne peut être apportée concernant les taux de renouvellement des populations , donc la survie reste inconnue .
Les techniques d'estimation de l'abondance des animaux , basées sur le **principe des transects en ligne** se perfectionnent d'année en année . Des modèles paramétriques (TERRANCE & GALLUCI, 1980) et non paramétriques (JOHNSON & ROUTLEDGE, 1985) sont proposés pour améliorer l'exploitation des résultats. Les séries de Fourrier peuvent aussi être utilisées pour l'analyse des données

(BUCKLAND, 1982). HAYES & BUCKLAND (1983) proposent un modèle basé sur les distances radiales .

Ces techniques ne permettent que l'**étude** des **densités** , mais permettent une **analyse** très poussée des **structures** spatiales et temporelles.

Mon but principal dans l'étude de cette population étant la survie des individus , ces techniques ne peuvent venir qu'en complément . Les techniques de capture recapture seront largement utilisées pour éviter la confusion entre présence et abondance c'est à dire limiter la **distorsion** entre ce que nous **croyons observer** et ce qui **existe** effectivement .

Le modèle stochastique de JOLLY et SEBER :

Le but des techniques de capture-recapture était initialement d'évaluer la taille réelle d'une population pour pallier à la distorsion mentionnée ci-dessus.

Plusieurs modèles sont présentés en annexe III.1 (Le Modèle de LINCOLN-PETERSEN , le Modèle de BAILEY de triple capture et le Modèle de DU FEU & al).

La critique majeure de ces modèles , est qu'il s'agit de **modèles déterministes** qui supposent que le taux de **survie** durant un intervalle correspond à une **valeur exacte**, alors qu'il serait plus correct de considérer que dans la nature un animal a une **probabilité** de survie durant cet intervalle .

Cette probabilité est à la base des **modèles stochastiques** .

Le but du modèle de JOLLY et SEBER est d'étudier la taille de la population , sa survie et sa mortalité durant une période donnée.

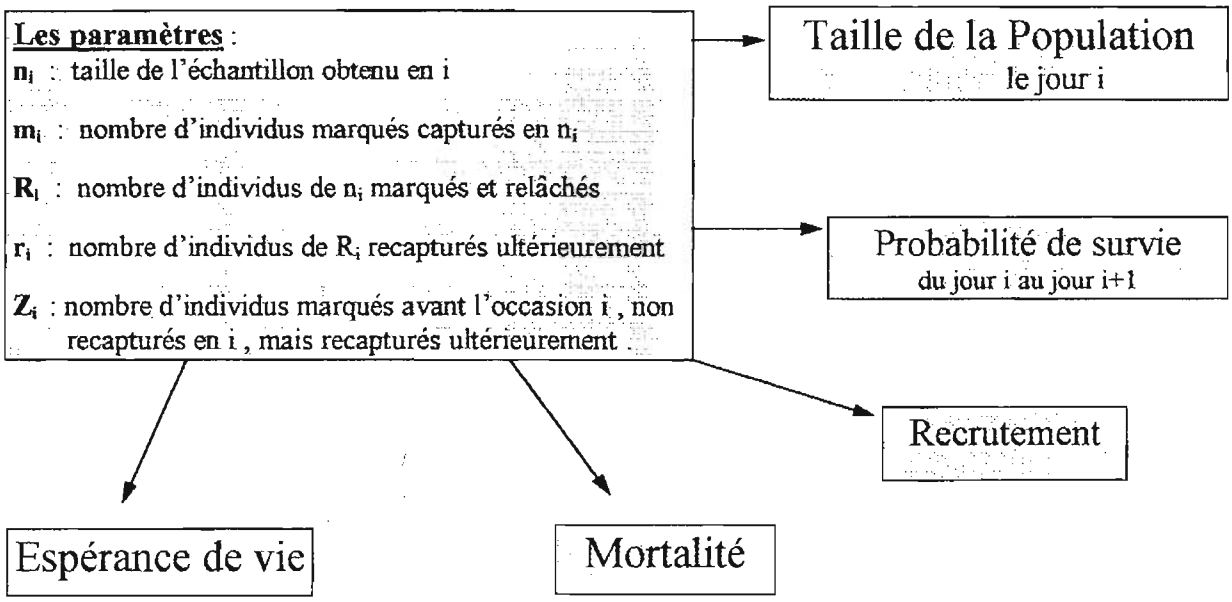
Le marquage des individus :

Cette technique nécessite un marquage individuel des imagos . Les marquages ne peuvent guère être effectués que sur les ailes . Certaines techniques consistent en l'application de vernis ou peintures ...avec un système codé de barres .Elles sont surtout utilisées chez les Zygoptères où la taille des ailes impose un système de codes.

La taille des ailes des Leucorrhinia dubia étant suffisante , le marquage a été effectué sur l'aile postérieure droite (plus large que l'antérieure) , à l'aide d'un feutre indélébile utilisé pour écrire sur les transparents .La marque a parfois tendance à s'estomper avec le temps , mais il subsiste toujours une trace opaque visible par transparence . Ce type de marquage présente l'avantage par rapport à l'utilisation des vernis , de ne modifier ni les capacités de vol , ni l'aspect extérieur de ces animaux . Il ne modifie donc vraisemblablement pas la survie.La taille et le sexe des individus , l'heure et le quadrat de capture sont notés à chaque fois.

Les possibilités offertes par ce modèle :

A partir d'un nombre limité de paramètres , tous les éléments essentiels de la démographie ,peuvent être évalués.



Les estimations des descripteurs démographiques cités ci-dessus proposés par JOLLY & SEBER (JOLLY,1963) ; (SEBER,1965) ;(JOLLY,1965) sont présentées dans l'annexe III.2.

Des améliorations à ce modèle ont été réalisées par COOK &al (1967) où le taux de survie journalier peut être converti en espérance de vie (en jours). SCOTT(1973) a légèrement modifié le principe de calcul du taux de survie journalier proposé par JOLLY et SEBER . Les équations correspondant à ces estimations sont présentées dans l'annexe III.3 .

WATT et al (1977) , ont testé ces formules et estimé qu'elles donnaient une bonne estimation de la survie de la population .GARRISSON (1978) a utilisé cette technique pour l'étude d'*Argia vivida* (Zygoptère).

1.1.2 Présentation des données :

Tableau de tri des données de capture recapture :

Le principe de calcul des paramètres de ce modèle est présenté dans le tableau III.1 ci-contre où m_i correspond aux sommes latérales et r_i correspond aux sommes verticales .Le calcul de Z_i est visualisé sur ce tableau .

Tableau III.1 : Données de 1990

	Capturés n_i ⇓	Relâchés Ri ⇓		Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12	Z13	Z14		m_i
t1 15/6	7	7		9	10	3	9	15	22	24	44	24	7	2	0	0		
t2 16/6	24	23	2															2
t3 21/6	60	58	6	8														14
t4 29/6	63	58	3	5	1													9
t5 8/7	46	43		2		1												3
t6 13/7	71	68			1	4	3											8
t7 18/7	67	63				2	7	9										18
t8 21/7	91	86				1	4	9	13									27
t9 23/7	46	43						2	5	14								23
t10 25/7	45	43				1		2	8	13	5							29
t11 26/7	27	25						3	2	11	2							18
t12 8/8	15	15						1	2	1	1	1						5
t13 11/8	10	10							1				1	2				4
t14 19/8	1	1													1			1
		r_i ⇒	11	15	2	9	14	25	29	41	8	1	1	1	2	1		

L'échantillonnage au filet à papillon a été optimisé en utilisant un filet « tropical » à long manche et à très large ouverture . Ceci augmente l'efficacité des coups de filets et limite la mortalité . Les individus ont été le plus souvent possible capturés au sol pour limiter la mortalité et l'altération des ailes. Lorsqu'il y a cependant mortalité , le modèle en tient compte (**Ri**), et les résultats ne sont pas biaisés .

En raison du mode de calcul les évaluations sont impossibles pour le premier et le dernier échantillonnage .

Les probabilités de survie , le recrutement et la mortalité sont évalués sur des intervalles de temps entre deux épisodes d'échantillonnage .

Tableau d'estimation des paramètres:

Tableau III.2 : Données de 1985

	date	n_i	Z_i	R_i	m_i	r_i	N_i	stds N_i
t2	19/6	7	2	7	1	2	56	43
t3	28/6	24	4	24	3	11	94	30
t4	3/7	45	30	45	6	34	343	36
t5	6/7	20	36	20	5	14	226	35
t6	7/7	24	41	24	7	9	399	109
t7	9/7	60	69	60	20	37	396	42
t8	13/7	91	65	91	26	42	584	71
t9	21/7	239	97	233	75	118	849	58
t10	26/7	258	56	252	111	70	727	71
t11	1/8	93	21	89	43	8	598	200
t12	15/8	37	13	34	12	4	377	183

Prob.Survie	Recrutement	Mortalité	var survie	std survie	std . recrutement.
0,714	54	16	35	6	106
0,450	300	52	14	4	267
0,527	45	162	24	5	1464
0,818	214	41	79	9	667
0,97	9	12	1012	32	687
0,802	267	78	199	14	1729
0,931	305	40	418	20	1939
0,713	125	248	340	18	6447
0,539	209	338	943	31	5683
0,761	-74	146	8574	93	3463

Certains écarts types et variances apparaissent dans ce tableau . Les valeurs sont globalement élevées ; l'estimation des différents paramètres démographiques sera analysée avec prudence .

Les écarts-types sont d'autant plus grands que la taille de la population est petite , c'est à dire en début et en fin de saison . Bon nombre de résultats sont donc biologiquement justes mais statistiquement peu exploitables .

Il ne faut , à mon avis , pas se faire « piéger » par les impératifs statistiques: en début de saison , lorsque moins d'une quarantaine de mâles est en vie , il ne peut guère s'en trouver plus d'une vingtaine sur la tourbière. Il sera donc impossible d'obtenir des résultats statistiquement fiables.
Il faut donc se contenter à certaines périodes d'un échantillonnage considéré comme maximal et en accepter les limites. En effet on travaille « en aveugle » jusqu'au dernier jour d'échantillonnage , ce qui est peu sécurisant.

Une étape au traitement des données manque: la conversion des valeurs calculées sur des intervalles de temps de plusieurs jours en des valeurs journalières .

Estimation des paramètres journaliers :

Concernant les valeurs de mortalité, recrutement , il suffit de diviser par le nombre de jours . Pour les probabilités de survie il convient d'utiliser la formule suivante :

$survie journalière = (taux de survie)^{1/d}$ où d est la durée entre les deux épisodes de capture recapture

Tableau III.3:

1991	d en jours	probabilité de survie journalière	recrutement journalier	mortalité journalière
du 19 au 28/6	10	0,9669	5,4	1,6
du 28/6 au 3/7	6	0,8754	50	8,6
du 3 au 6/7	4	0,8523	11,2	40,5
du 6 au 7/7	1	0,8180	214	41
du 7 au 9/7	3	0,9898	2,9	4
du 9 au 13/7	5	0,9568	53,2	15,6
du 13 au 21/7	9	0,9920	33,9	4,5
du 21 au 26/7	6	0,9451	20,9	41,4
du 26/7 au 1/8	7	0,9155	29,9	48,3
du 1 au 15/8	15	0,9819	-4,9	9,7

Ces données sont disponibles en 1985 , 86 , 90 et 91 pour *Leucorrhinia dubia* , et en 1990 et 91 pour plusieurs espèces sympatriques (*Pyrrhosoma nymphula* , *Lestes dryas*, *Sympetrum danae* ...)

1.1.3 Problèmes liés à l'emploi de cette technique :

Le postulat de la population fermée :

Le modèle de JOLLY et SEBER , postule que la population est fermée . Il m'est impossible de prouver qu'il n'existe pas d'échanges avec les populations voisines.

En Juillet 1986 , il a été procédé à l'examen de 63 individus sur le lac tourbière de Laspialade (cf figure I.1) , de 15 sur la tourbière de Lasparet et de 76 sur la tourbière de La Barthe. Sur ces sites , les plus proches de la tourbière de St-Genès , aucun individu n'était marqué .
Des visites effectuées à la mi Juillet en 1990 sur ces sites , ne m'ont jamais permis de retrouver un individu marqué à St-Genès .Ceci ne prouve pas qu'il n'existe pas d'échanges , mais montre seulement que s'il y en a , ceux-ci sont limités .

Les expériences de création de fosses de tourbage réalisées par COPPA(1989) montraient pourtant que cet insecte est capable de coloniser très rapidement des sites éloignés de plus d'un kilomètre.
Le site le plus proche est le lac de La Landie , situé à un peu plus d'un km ; ce lac est peu favorable à Leucorrhinia dubia probablement en raison de son fort empoissonnement .

Des imagos prélevés sur la tourbière de La Barthe ont été marqués puis relâchés sur la tourbière de St-Genès. Je les y ai retrouvés pendant plusieurs jours (24 individus sur 54) . Les quelques visites alors effectuées à La Barthe ne m'ont jamais permis d'en retrouver un seul .

Il semblerait donc que les individus de cette grande population soient peu mobiles .

L'équiprobabilité de capture :

Le cas des femelles :

GARRISON (1978) pose le problème alors qu'il travaille sur *Enallagma cyathigerum* (Zygoptère).De nombreux auteurs travaillant sur les Odonates , et surtout sur les Anisoptères ne sont pas en mesure de produire des données concernant les femelles.
Les femelles sont en effet beaucoup moins nombreuses (4 à 5 fois) que les mâles sur la tourbière ; ceci peut s'expliquer de plusieurs façons: soit elles y viennent moins souvent et/ou longtemps , soit elles sont moins nombreuses .Ce phénomène est encore plus marqué chez les Anisoptères que chez les Zygoptères.
Les **résultats** concernant les **femelles** seront donc toujours statistiquement **moins fiables** que pour les mâles à moins d'aller les chercher en dehors des zones marécageuses où elles se trouvent bien souvent .

Le cas des immatures:

Mes **essais** de **marquage** des **immatures** à l'émergence n'ont **pas** été couronnés de **succès** . Pris trop tôt après leur métamorphose les ailes sont trop fragiles , et le marquage les abîme . Leur probabilité de survie en est très nettement affaiblie , ce qui crée un biais d'échantillonnage trop important .

En prélevant les immatures et en les conservant quelques heures , le temps que leurs ailes se durcissent , des résultats auraient pu être obtenus , mais là encore durant cette période d'attente nombre d'entre eux s'étaient abîmés les ailes .Les immatures auraient pu être prélevés , les jours qui suivaient dans les prairies et zones forestières voisines, mais leur dilution sur cet écocomplexe est trop importante pour permettre une telle approche .

Le problème du marquage :

Le **marquage** ne doit **pas diminuer** la probabilité de **survie** des imagos marqués .

UTZERI (1988) a montré que la longévité des *Crocothemis erythraea* (Anisoptère) était réduite par le marquage surtout si celui-ci couvre une grande surface sur l'aile ou est de couleur rouge. Cela rendrait l'animal plus sensible à la prédation (Oiseaux) . Le marquage n'avait par contre pas d'influence sur *Lestes barbatus*.

Pour **tester** si le **marquage** avait une **influence** sur la **prédation** des *Leucorrhinia dubia* , j'ai prélevé les ailes des individus ayant été capturés par le Pipit farlouse . Il y a sur la tourbière 2 à 3 couples qui élèvent en général deux couvées par an . Les Pipits consomment leurs proies toujours sur le même perchoir ; de ce fait en dessous de ce perchoir , s'accumulent de jour en jour des dizaines d'ailes.

Ces ailes (postérieures droites sur lesquelles est éventuellement effectué le marquage) ont été triées selon qu'elles portaient un marquage de capture-recapture ou non.

Le nombre d'imagos ayant vécu en 1990 est de 1838 , celui des individus marqués et relâchés est :

$$\Sigma Ri - \Sigma mi = 602 - 166 = 436 .$$

Le rapport des «ailes marquées» sur «non marquées» est:

dans la population = 436/1838 = 0,2372

dans la prédation du Pipit = 16/58 = 0,2758

La différence n'est pas significative (ni à p 1 % d'erreur , ni à 5%) .

Il ne semblerait donc **pas** qu'il y ait de **prédation sélective** par les oiseaux sur les imagos **marqués**.

Répartition aléatoire dans l'espace :

La territorialité des mâles :

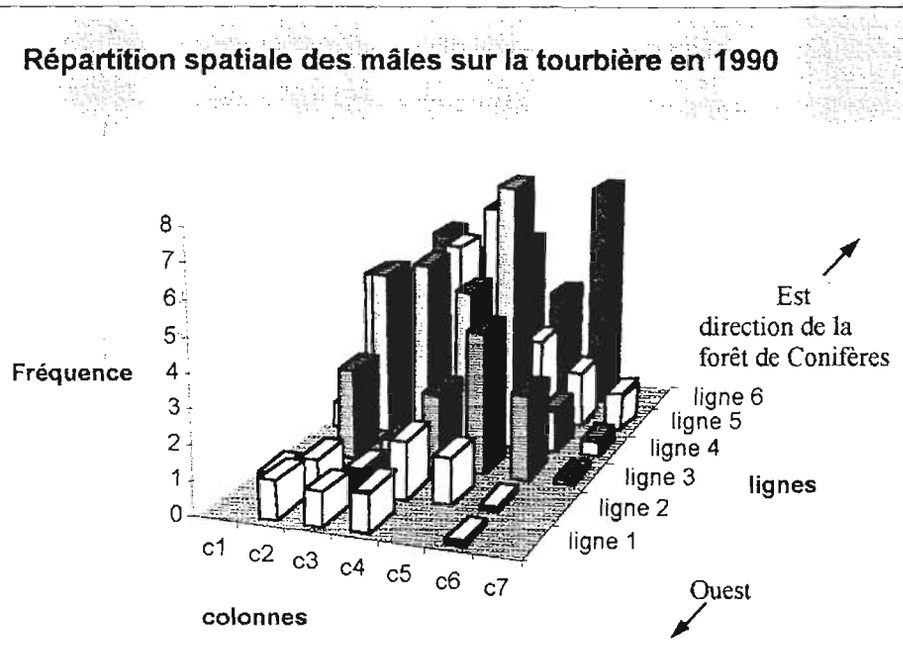
Le postulat principal du modèle de JOLLY et SEBER , est l'équiprobabilité de capture , or celle ci suppose que les individus se distribuent au hasard sur la tourbière.

Ce phénomène a été étudié en 1990 . Il n'est présenté ici que le résumé de l'étude , qui sera exploitée ultérieurement. Les lignes et colonnes correspondent à la figure I.2 du 1er chapitre.

Tableau III.4: Répartition spatiale des mâles exprimée en % sur les différents quadrats de la tourbière

	colonne 1	colonne 2	colonne 3	colonne 4	colonne 5	colonne 6	colonne 7
ligne 6	2,24	5,04	4,48	4,90	3,36	6,86	
ligne 5	4,20	4,34	5,32	6,58	2,52	1,68	1,12
ligne 4	0,70	4,90	5,32	4,62	7,84	1,26	0,42
ligne 3		2,66	0,70	2,24	4,20	2,52	0,14
ligne 2	0,28	0,84	0,70	1,68	1,40	0,14	
ligne 1		1,12	0,98	1,12		0,14	

Figure III.1 :



Les mâles sont beaucoup moins nombreux sur le côté ouest de la tourbière . La répartition n'est donc **pas aléatoire** Pour améliorer le taux de capture , une tentation serait d'échantillonner là où les mâles sont les plus nombreux ce qui serait une erreur .

Les mâles présentent en effet une certaine **fidélité spatiale** (cf sous-partie 2.2.2). Si l'on suréchantillonne les quadrats de plus forte abondance , la probabilité de capturer un mâle déjà marqué augmente et il y a donc sous-estimation globale de la population .

En conséquence , malgré les pertes de temps il convient d'**échantillonner tous les quadrats** quelle que soit leur abondance .

Les sites de capture des femelles:

Les femelles sont capturées dans deux types de conditions :

①alors qu'elles sont en train de s'accoupler .

②alors qu'elles sont en train de pondre ou de se déplacer d'un lieu de ponte à un autre .

Dans le premier cas , le plus fréquent ,la répartition correspond sensiblement à celle des mâles. Dans le second cas la répartition est plus large (cf sous-partie 2.2.2) .

La **répartition** spatiale au moment de la capture n'est globalement **pas aléatoire** chez les femelles non plus ; il convient donc d'adopter la même stratégie d' échantillonnage que pour les mâles.

Répartition aléatoire dans le temps :

A l'échelle de la journée :

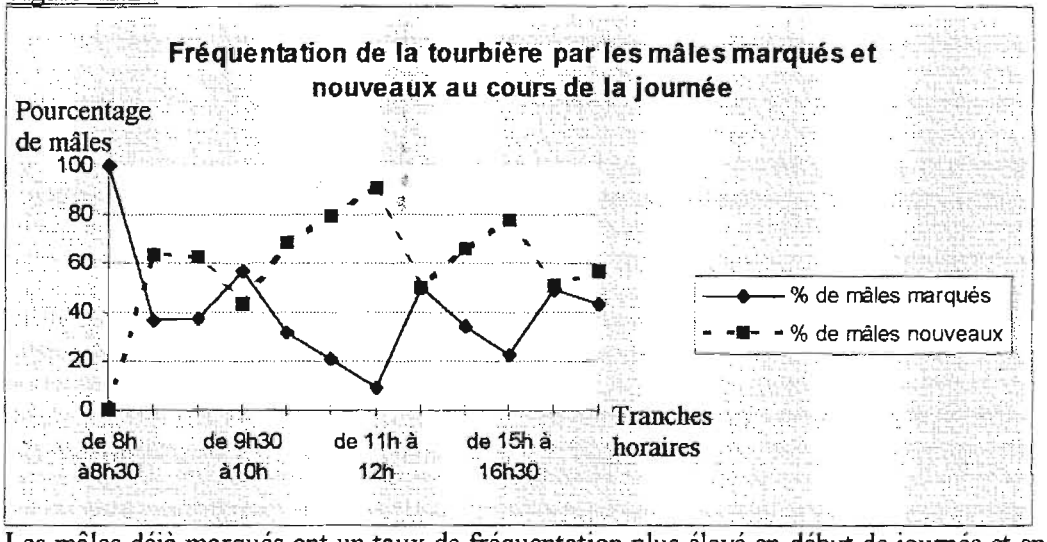
L'hypothèse selon laquelle l'**âge** des mâles avait une **influence** sur leur mode de **fréquentation de la tourbière** a été testée en Juillet 1990. En effet vers le midi solaire , le nombre de mâles peu colorés donc jeunes semblait plus important que le matin où l'après midi .Le nombre de mâles déjà marqués semblait aussi diminuer vers midi . Si l'on admet l'hypothèse hautement probable que plus un mâle est âgé , et plus ses chances d'avoir déjà été marqué sont importantes , le marquage est un indice relatif de l'âge.

Les résultats sont présentés du 13/7/90 au 26/07/90 sur un effectif de 407 individus mâles .A chaque fois , l'heure de la capture a été notée ainsi que le fait que le mâle est déjà marqué ou non (noté comme nouveau) . Les résultats sont présentés par tranche horaire. Celles-ci sont inégales , car les résultats ont été regroupés de façon à avoir des effectifs de plusieurs dizaines d'individus par tranche D'autre part certains crénaux horaires sont consacrés à d'autres activités (éthologie des imagos, relevé des émergences ou échantillonnage des larves).

Tableau III.5 :

	de 8h à8h30	de 8h30 à9h	de 9h à9h30	de 9h30 à10h	de 10h à 10h30	de10h30 à11h	de 11h à 12h	de 12h à 13h30	de 13h30 à 15h	de 15h à 16h30	de 16h30 à 17h	de 18h à 19h30
% de mâles marqués	100	36,36	37,50	56,52	31,58	20,83	9,38	50,00	34,55	22,86	49,06	43,48
% de mâles nouveaux	0	63,64	62,50	43,48	68,42	79,17	90,63	50,00	65,45	77,14	50,94	56,52

Figure III.2 :



Les mâles déjà marqués ont un taux de fréquentation plus élevé en début de journée et en fin de journée. Leur fréquence relative diminue aux alentours du midi solaire en raison de l'arrivé en plus grand nombre de mâles non marqués .

Un suréchantillonnage le matin et en fin d'après midi , ferait que le nombre de mâles déjà marqués serait supérieur à la réalité , ce qui entraînerait une sous évaluation de la population.

A l'échelle de la saison :

L'observation individuelle a montré que certains mâles viennent sur la tourbière plusieurs jours de suite alors que d'autres , après une visite d'une journée , s'éclipsent pendant un à trois jours .
Si l'on échantillonne des jours consécutifs , ce phénomène risque de biaiser les résultats en diminuant la fréquence des individus déjà marqués . Il convient donc dans ces conditions , surtout lorsque les échantillons sont de petite taille , de regrouper certains jours . Ceci a été fait lors du traitement des données dans cette étude. (Il faut cependant de ne pas comptabiliser comme recapture un individu marqué la veille.)

Le mode de fréquentation des mâles à l'échelle de la saison influence-t-il les résultats :

Tableau III.6 :

	03/07/85	07/07/85	08/07/85	17/07/85	01/08/85
Nombre de mâles présents en moyenne sur l'ensemble de la tourbière	48	48	80	160	116
Taille de la population existante ce jour là .	342	399	396	849	598
Fraction de la population présente en moyenne sur la tourbière	14 %	12 %	20.2 %	18 %	19.4 %

La technique d'obtention de ces résultats a déjà été exposée (MULNET, 1985) .Si l'on considère que les imagos sont présents de 10 à 18 heures ces jours là, les mâles sont présents en moyenne 1h30 . Mais comme il apparaît ci-dessus (le 07 et le 08 Juillet 1985) et comme il sera démontré ultérieurement , à une même taille de population peut correspondre une fréquentation variant du simple au double . Si les individus avaient une équiprobabilité de capture , ceci ne poserait pas problème , mais dans les fait lorsque le « turn over » des individus présents augmente , la fréquence des individus déjà marqués tend à diminuer , et un risque de surestimation apparaît , compensé dans les jours qui suivent par une sous-estimation .
Des fluctuations apparaissent alors , ne témoignant que du taux de fréquentation de la tourbière et pas de la taille réelle de la population .

Il serait théoriquement possible de limiter ce biais en échantillonnant en dehors de la tourbière de façon à évaluer la taille réelle de la population . Cela n'a pas été fait car :
① j'ai privilégié l'étude de la population reproductrice . La différenciation des individus matures par rapport aux immatures est en effet délicate alors que leurs significations biologiques sont très différentes.
② l'étude des imagos n'était que l'un des trois volets d'une étude globale , et le temps consacré à cette phase devait être limité sous peine d'empiéter sur les autres parties . J'ai considéré qu'il valait mieux prendre conscience de ce biais et en tenir compte au niveau des interprétations , que de déséquilibrer le plan d'échantillonnage global .

MICHIELS et DHONDT (1991) ont réalisé une étude des imagos de *Sympetrum danae* en élargissant la zone d'échantillonnage, aux sites proches du marais . Leur but était :

d'éviter les problèmes liés à l'émigration .

de fournir des valeurs exactes de densité et de sexe ratio .

d'évaluer certaines données phénotypiques non disponibles autrement .

Ce type d'étude suppose de pouvoir différencier sans ambiguïté les individus matures des individus immatures.

Le modèle de JOLLY et SEBER est basé sur deux postulats principaux :

❶la population doit être fermée .

❷les individus doivent avoir une équiprobabilité de capture .

❶Concernant le premier postulat , il est impossible de prouver que cette population est fermée ; il est par contre possible de montrer que les échanges sont limités . Ce postulat ne constitue par ailleurs plus un réel obstacle aux techniques de capture-recapture (MANLY , 1985) ; (WHITEHEAD,1990) .

❷Concernant le deuxième postulat , l'équiprobabilité signifie que tous les individus ont la même probabilité de capture : ①les marqués comme les non marqués
②les immatures comme les matures
③les plus jeunes comme les plus vieux
④les mâles comme les femelles

La supposition ① a été étudiée et cette exigence est sensiblement respectée .

La supposition ② n'est ni respectée, ni biologiquement cohérente . Ces deux populations sont à échantillonner de façon indépendante . Les données essentielles concernant les immatures proviennent plus de la comparaison des émergences avec les imagos matures , que des techniques de capture - recapture .

La supposition ③ : la répartition spatio-temporelle des individus des différents âges n'est nullement aléatoire ; pour compenser ce phénomène il faut réaliser un échantillonnage stratifié (FRONTIER,1983) dans l'espace et dans le temps.

La supposition ④ ne pourra jamais être respectée. Par contre les mêmes techniques d'étude pourront être employées en séparant l'étude des mâles de celle des femelles puis en confrontant les résultats .

L'évolution de ces techniques offre de nouvelles perspectives (MULNET,1990) dont certaines s'avèrent transposables aux Odonates en général , et à cette population de *Leucorrhinia dubia* en particulier.

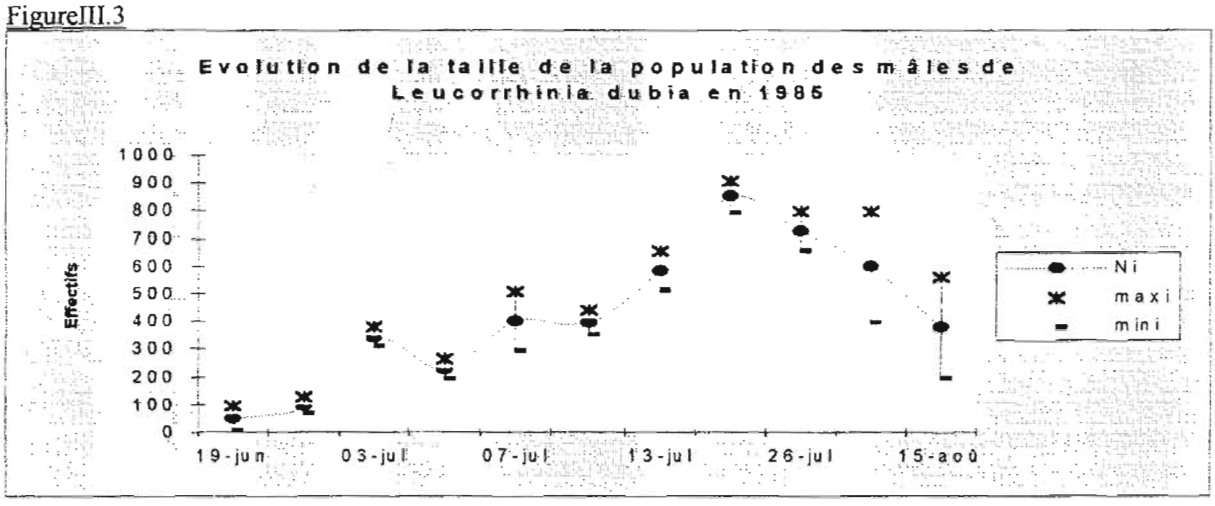
1.2 LES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES :

Les résultats des mâles seront présentés en premier , puis ceux de la population globale. Les caractéristiques de la population femelle seront alors déduites de la comparaison entre la population globale et celle des mâles . Ceci biaise légèrement les données concernant les femelles mais permet une vue comparative , car les erreurs standards associées aux données démographiques femelles interdisent l'analyse directe.

1.2.1 Evolution de la taille de la population:

Taille de la population chez les mâles :

La taille de la population a été étudiée en 1985,86,90 et 91 . L'année 1985 est présentée ci-dessous.
FigureIII.3



La taille de la population Ni (le jour i) est représentée associée aux valeurs minimales et maximales (Ni +/- erreur standard) En 1985 , l'évaluation s'était arrêtée le 20 Août ; la population a très rapidement décru après cette date. L'absence de la fin de cette période limitera cependant certaines comparaisons avec les autres années.

Les données des années 1986, 90 & 91 sont présentées en annexe III.4 . Pour toutes ces années la taille de la population n'est pas présentée durant les 10 ou 15 premiers jours (premiers épisodes de capture-recapture) en raison des forts écarts types associés à cette estimation.

Les descripteurs principaux de l'évolution de ces populations sont résumés dans le tableau ci-dessous. La durée de la période de vol n'est prise en compte que lorsque la population est suffisamment nombreuse. Le début et la fin de cette période de vol correspondent aux dates d'apparition et disparition des imagos .

Tableau III.7 :

	Amplitude du pic de population	Date du pic	Durée de la période de vol (en négligeant les périodes à très faibles effectifs)	Début de la période de vol	Fin de la période de vol
1985	900	20 Juillet	2 mois	6 Juin	30 Aout
1986	3000	du 4 au 10 Juillet	2 mois	11 Juin	26 Aout
1990	800	du 26 Juin au 8 Juillet	1,5 mois	20 mai	19 Aout
1991	2800	9 Juillet	1 mois	20 Juin	20 Aout

En 1991 la période de vie imaginale n'a duré qu'un mois alors qu'en 1985 et 86 , cette période avait duré plus de 2 mois. La période de vol est plus large en cette année 1991 : du 20 Juin au 20 Août Mais en Juin comme en Août les populations ne sont constituées que de quelques dizaines d'imagos alors qu'il en existait plus de mille en Juillet.

Les paramètres démographiques moyens peuvent se présenter ainsi: un pic démographique dans le premier tiers du mois de Juillet , une durée de vol «efficace» (en négligeant les périodes à très faible effectif car durant ces périodes le rôle reproducteur des individus est très limité) de 2 mois et une amplitude temporelle allant du début Juin à la fin Août.

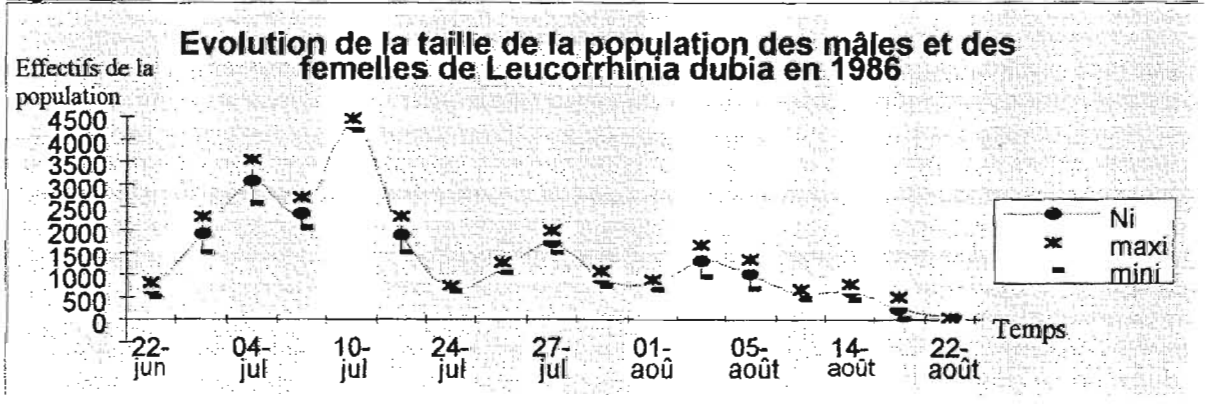
En 1985 la population était de faible effectif et le pic tardif.
En 1986 seuls les effectifs étaient beaucoup plus importants (les autres paramètres étant moyens).
En 1990 la population était de faible effectif comme en 85 mais à l'inverse le pic est précoce.
En 1991 la population est de grande taille et la durée de la période de vol efficace très brève.

Les différences observées entre les années ne permettent pas d'établir de liens entre l'importance de la population , la date du pic , la durée de vol efficace , le début et la fin de la période de vol.

Evolution de la taille de la population globale :

Les résultats de l'année 1985 ne seront ni présentés ni exploités par la suite pour la population globale , en raison d'un biais d'échantillonnage cette année-là concernant les femelles, surtout en début de saison. Les données de 1986 sont présentées sur la figure ci-dessous (celles de 1990 et 91 sont en annexe III.5)

Figure III.4:

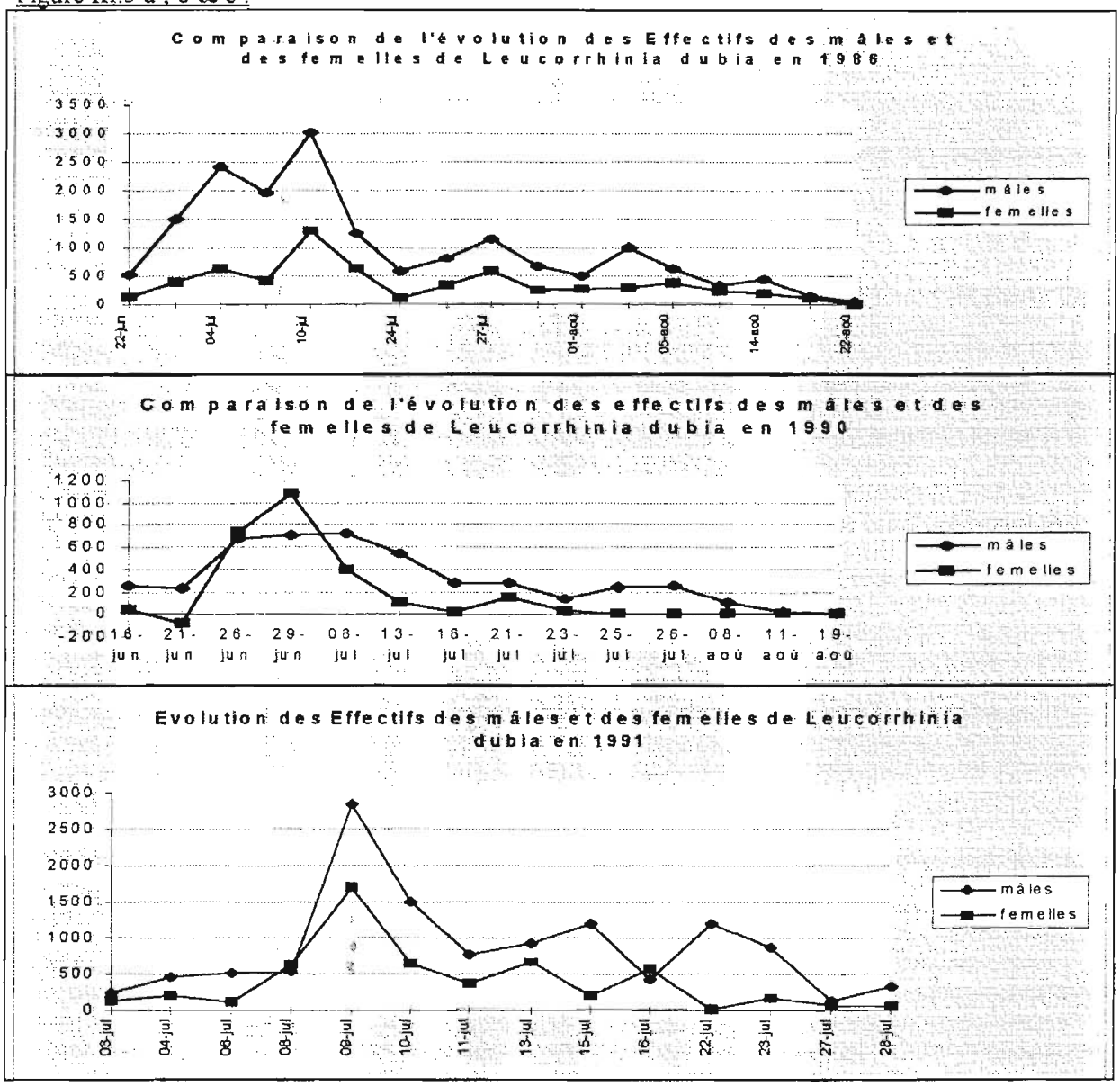


Outre les effectifs plus élevés , la concordance entre ces courbes de population globale et de population mâle est très nette soulignant le synchronisme du développement des populations mâle et femelle.

Comparaison des effectifs des mâles et des femelles :

Les données de ces graphiques concernant les femelles ont été obtenues en faisant la soustraction : population totale moins population de mâles aux différents temps d'observation .

Figure III.5 a , b & c :



Les **effectifs des mâles** sont presque toujours **supérieurs à ceux des femelles** . Il n'y a pas de net décalage phénologique en début de saison entre les sexes .Par contre la **population femelle chute plus tôt et plus nettement que celle des mâles** . La survie des femelles est donc plus faible .

Pour savoir pourquoi :
① les effectifs sont aussi variables entre les années?
② la phénologie brève ou longue?
③ les effectifs des femelles plus faibles que ceux des mâles?

Il faut évaluer les paramètres démographiques (recrutement journalier, mortalité journalière , probabilité de survie journalière et espérance de vie).

Les résultats des mâles serviront de base de comparaison pour l'étude des femelles.

1.2.2 Déterminisme de la survie chez les mâles :

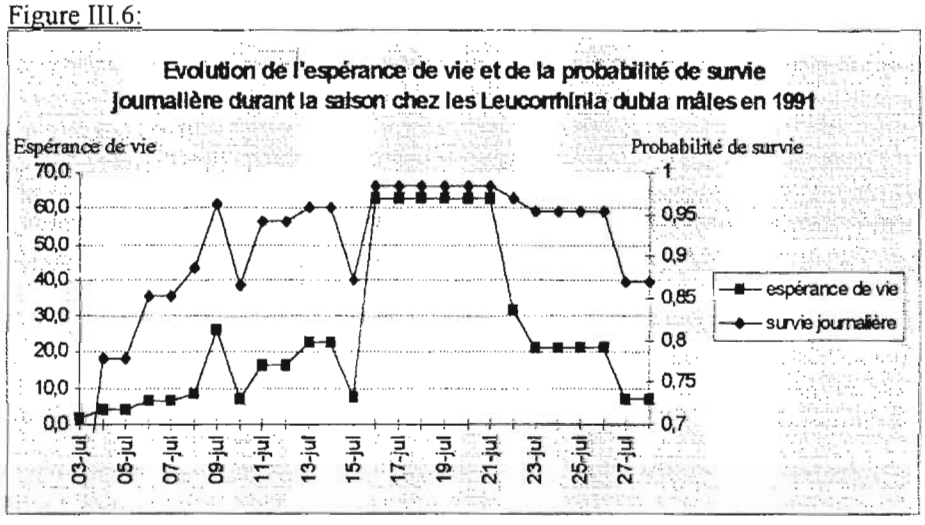
Etude comparative des différentes années:

La probabilité de survie et l'espérance de vie qui en découle , sont étudiés sur des intervalles de temps , correspondant soit à:

⇨ des regroupements d'échantillonnage lorsque ceux-ci donnaient des résultats trop imprécis en raison des faibles effectifs ou du faible nombre d'individus déjà marqués .

⇨ des périodes de temps homogènes : par beau temps , les échantillons sont souvent regroupés , et par mauvais temps l'échantillonnage est suspendu .

Figure III.6:



En 1991 les conditions climatiques ont été relativement homogènes et clémentes par rapport aux autres années. La brièveté de la saison de vol en favorise aussi l'étude .

La probabilité de survie , assez basse au début augmente durant les deux premières semaines, se stabilise (période pluvieuse) , puis diminue durant la dernière semaine. Cette diminution est vraisemblablement liée au vieillissement de la population.

Cette année là , la survie n'a pas été affectée par le passage d'une semaine pluvieuse (du 15 au 21 Juillet).

Les faibles survies en début de saison sont surprenantes dans une population jeune qui devrait présenter une survie plus élevée .

Concernant les années 85, 86 et 90 (annexe III.6) , on retrouve en 1986 et 90 une tendance à la baisse de la probabilité de survie en fin de saison (pas en 1985 car l'échantillonnage a été arrêté une semaine trop tôt).La survie est par contre systématiquement assez élevée en début de saison (entre 0,8 et 0,9) , mais chute peu après (une semaine à 10 jours) , durant les périodes de beau temps correspondant aux périodes d'activité .

La mortalité n'augmente pas durant les périodes froides et pluvieuses (donc d'inactivité et de jeûne) mais lors des périodes chaudes (de forte activité).

Les périodes de forte activité (visualisées sur les graphiques par un pas de temps d'échantillonnage plus bref) ne sont pas obligatoirement suivies d'une chute de la survie . Ceci s'explique car c'est la survie globale de la population et non la survie individuelle qui est étudiée ; lors des périodes chaudes un **apport de jeunes individus augmente la probabilité de survie**.

Les données climatiques suivantes (températures minima, maxima , moyenne, pluviométrie, force du vent et rayonnement solaire) ont été mises en relation avec la probabilité de survie journalière .
Les données des quatre années d'étude ont été mélangées pour l'analyse. Il n'existe aucune corrélation entre la probabilité de survie journalière et ces facteurs climatiques.

Ceci ne signifie pas qu'il faut écarter ces facteurs. En effet , à une température fraîche peut correspondre une faible probabilité de survie si l'on est en fin de période , mais aussi une très forte probabilité de survie si l'on est dans une période de fort recrutement.

Les conditions climatiques fraîches ne feraient que «geler» les paramètres démographiques alors que les périodes chaudes ne diminuent la survie que dans certaines conditions . Les facteurs climatiques n'agiraient que de façon secondaire en modulant la vitesse de l'évolution . Le déterminisme pourrait être biotique (relations trophiques ou de compétition inter ou intraspécifique).

Lien avec la densité de population :

Survie et densité :

Une étude globale a été faite en mettant en relation la densité de la population avec la survie durant la période de temps qui suit en regroupant les données des quatre années d'étude. Il n'y a aucune corrélation apparente . Mais c'est à l'échelle de chaque année qu'il faut raisonner : en effet la population moyenne en 1991 correspond au pic de population de l'année 1990.
La corrélation n'est significative (r=0,722) qu'en 1990. Le déterminisme de l'espérance de vie dépendant de multiples facteurs , il n'est guère surprenant que ce phénomène ne soit pas visible les autres années.

On ne peut donc qu'émettre des hypothèses plausibles. Une augmentation de densité est en effet suivie d'une:
① augmentation de l'espérance de vie, en 1985 et 90 (populations à faibles effectifs)
② diminution de l'espérance de vie , en 1986 et 91 (populations à forts effectifs)

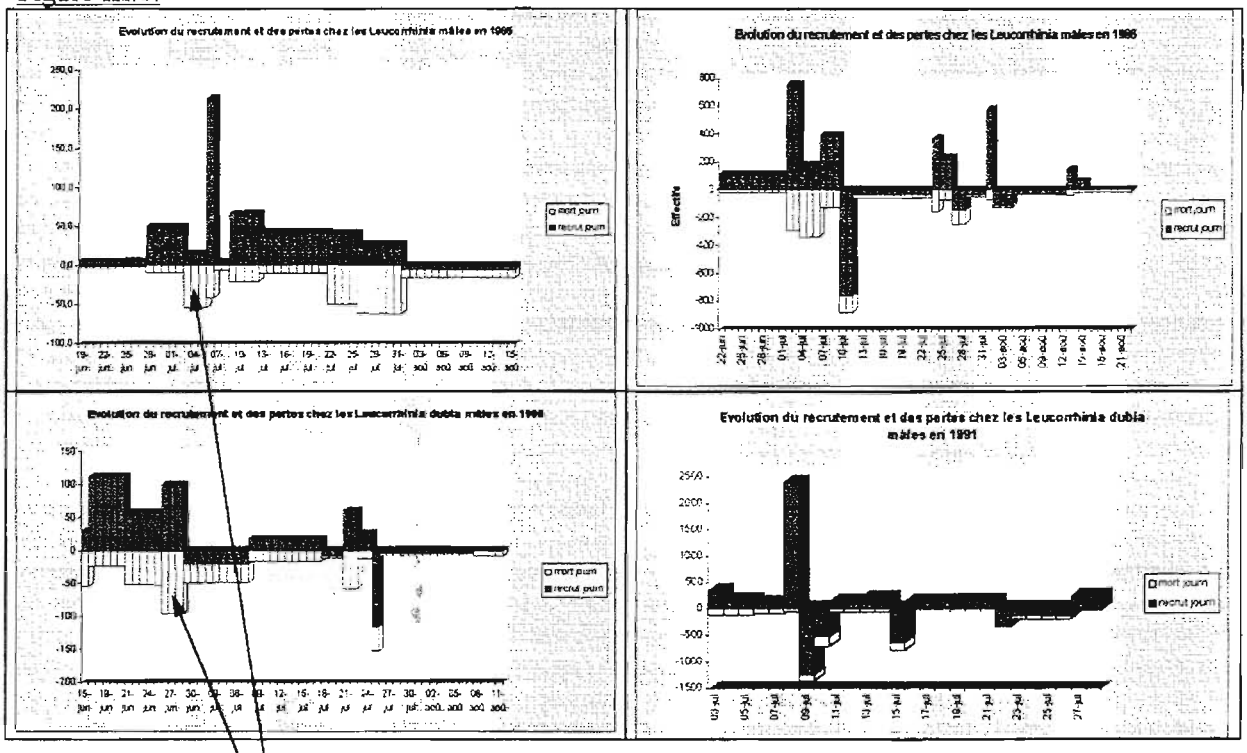
Il ne faut pas raisonner sur la valeur du pic d'abondance de la population , mais plutôt sur la **taille réelle de la population** qui peut être évaluée en faisant la **somme** de la **mortalité** (ou du **recrutement**).
Une variation de l'espérance de vie densité dépendante peut s'interpréter de deux façons opposées:

l'apport d'individus jeunes augmente cette espérance (cause)

la **présence de congénères** nombreux impose un rythme d'**activité limitant l'espérance de vie**.(conséquence) Dans ce deuxième cas , plus les individus sont nombreux et plus l'espérance de vie devrait diminuer .

Or ce n'est pas lorsque les densités sont le plus élevées que l'espérance de vie diminue le plus ; un **autre phénomène** doit probablement se surimposer.

Mortalité et recrutement chez les mâles:
La mortalité et le recrutement journaliers sont présentés ci dessous pour les quatre années.
Figure III.8:



Les graphiques 1985 et 90 ne sont pas réalisés à la même échelle que ceux de 1986 et 91 en raison des différences de densité des populations.
En 1985 et 90 , la mortalité augmente consécutivement au recrutement . Si le recrutement augmente , la taille de la population augmente aussi et donc la mortalité aussi .
En 1986 et 91 , on observe de grosses fluctuations dans le recrutement , ce qui fait apparaître la mortalité comme négligeable , alors qu'elle existe mais se fait à la même échelle qu'en 85 et 90 .
L'interprétation de ces pics négatifs de recrutement est problématique d'autant que les intervalles de confiance n'autorisent aucune conclusion . La seule interprétation est que les effectifs de la population de mâles matures varient brutalement et indépendamment de la mortalité . Ces variations ont principalement lieu les jours de très beau temps et sont ponctuelles .
Mon interprétation est que lorsque la densité augmente trop , certains mâles ne viennent plus sur la tourbière (restant dans les zones alentours ou effectuant des émigrations ?)

Bilan des **hypothèses** concernant les facteurs de mortalité des mâles:

①Le taux de mortalité est **plus faible** en **début de saison** et plus élevé en fin de saison (en raison de l'âge des individus).

②Le **taux** de **mortalité** serait **modulé** par les conditions **météorologiques** , les conditions fraîches ne semblant pas avoir d'effets réellement négatifs alors que les conditions chaudes et sèches favorisent l'activité (reproductrice entre autres) mais augmentent la mortalité .

③Le taux de mortalité peut être modulé par la **densité des mâles** :

✦ si la densité n'est pas trop importante , une stratégie d'occupation de la tourbière est adoptée, ce qui augmente l'activité (territoriale entre autres , cf sous partie 2.2.2) et donc augmente la mortalité.

★ si la densité augmente trop , la stratégie consiste à espacer les visites (ce qui est visualisé par les fluctuations du taux de recrutement) , ce qui limite les interférences entre mâles et réduit la mortalité.

Cette plasticité dans l'occupation territoriale a fait l'objet d'assez nombreuses études chez les Odonates. Le « turn over » des mâles sur la tourbière a été décrit à l'échelle de la saison (TSUBAKI & ONO,1987) chez Nannophya pygmaea (Libellulidae) ,(LEE & McGINN,1986) chez Nannothemis bella (Libellulidae) ou de la journée (MOORE,1987) chez Libellula luctuosa , (DUNHAM,1992) chez Pachydiplax longipennis (Libellulidae).

Les caractéristiques énoncées ci-dessus chez les mâles serviront de base de comparaison avec la population globale ou avec les caractéristiques démographiques femelles lorsqu'elles sont fiables.

1.2.3 Déterminisme de la survie chez les femelles :

L'espérance de vie des deux sexes :

Les données de 1986, 90 et 91 concernent l'ensemble de la population sont présentées dans l'annexe III.8. L'évolution de l'espérance de vie de l'ensemble de la population présente de flagrantes ressemblances . Ceci laisse supposer une certaine unité dans les mécanismes de régulation de la survie des deux sexes.

Tableau III.8 :

	espérance de vie moyenne des mâles en jours	**espérance de vie moyenne des mâles et femelles en jours**
année 1986	34,33	31,08
année 1990	23,30	20,29
année 1991	25,10	14,50
moyenne	27,58	21,96

La prise en compte des femelles diminue l'espérance de vie moyenne , donc **l'espérance de vie des femelles est inférieure à celle des mâles** .

L'évaluation de l'espérance de vie moyenne des femelles est possible :

espérance de vie moyenne $\left[\text{esp}_{\text{m}}\right]$ = moyenne (esp. mâles + esp. femelles)

$$\left[\text{esp}_{\text{m}}\right] \times \text{N} = \left[\left(\text{esp}_{\text{mâles}} \times N_m\right) + \left(esp_{femelles} \times N_f\right)\right]$$

$$\Rightarrow \left[\text{esp}_{\text{m}}\right] = \frac{\left[\left(\text{esp}_{\text{mâles}} \times N_m\right) + \left(esp_{femelles} \times N_f\right)\right]}{N}$$

où N est l' effectif réel de la population une année donnée

où N_m est l' effectif réel de la population de mâles une année donnée

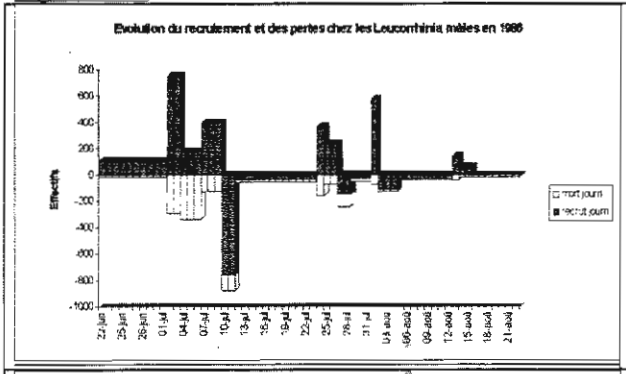
où N_f est l' effectif réel de la population de femelles une année donnée

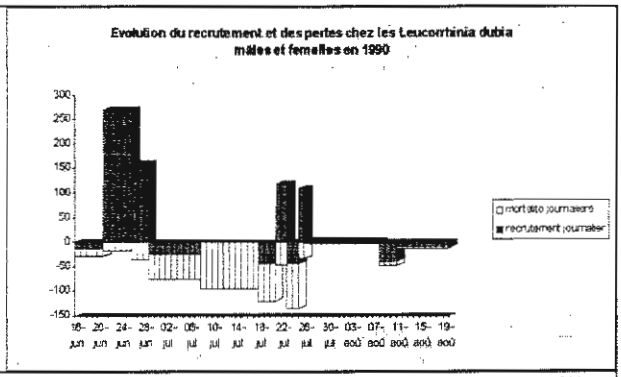
Il est donc indispensable de connaître le nombre de mâles $N_{mâles}$ et de femelles N_f ayant vécu chacune de ces années. Ces données seront fournies par les taux de recrutement et de mortalité journaliers.
L'espérance de vie moyenne ainsi que celle des mâles est connue. L'espérance de vie des femelles peut donc en être déduite :

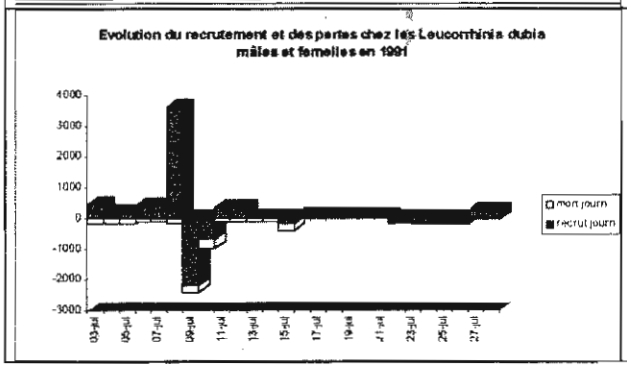
$$\Rightarrow \left[\text{esp}_{\text{f}}\right] = \frac{\left[\left(\text{esp}_{\text{m}} \times N\right) - \left(esp_{mâles} \times N_m\right)\right]}{N_f}$$

Mortalité et recrutement dans l'ensemble de la population:

Figure III.9:







Les taux de recrutement et de mortalité journalière suivent les mêmes règles générales d'évolution que les mâles (figure III.9).

En faisant la somme des recrutements journaliers , l'évaluation des effectifs suivant est possible:

N effectifs des imagos mâles et femelles ayant vécu
$\mathbf{N_f}$ effectifs des imagos femelles ayant vécu
$\mathbf{N_m}$ effectifs des imagos mâles ayant vécu

Tableau III.9:

	$\mathbf{N_m}$	$\mathbf{N_f}$	**N**	$\mathbf{e_{mâles}}$	$\mathbf{e_{moy}}$	$\mathbf{e_{femelles}}$
année 1986	3607	1992	5599	34,33	31,08	25,19
année 1990	1303	491	1794	23,30	20,29	12,30
année 1991	1950	1017	2967	25,10	18,50	5,85
				27,58		**14,45**

Les mâles ont une espérance de vie presque double par rapport à celle des femelles.

La mortalité des femelles est supérieure à celle des mâles , or elles passent beaucoup plus de temps à l'extérieur de la tourbière que les mâles . **La mortalité hors tourbière** serait donc **plus importante** que la mortalité sur la tourbière en liaison avec leur activité de chasse dans ces zones.

La cause essentielle de la mortalité plus importante des femelles résiderait donc dans le fait qu'elles doivent acquérir plus de ressources que les mâles en vue de la ponte .

Le coût de la ponte doit donc se chiffrer en énergie mais aussi en survie .

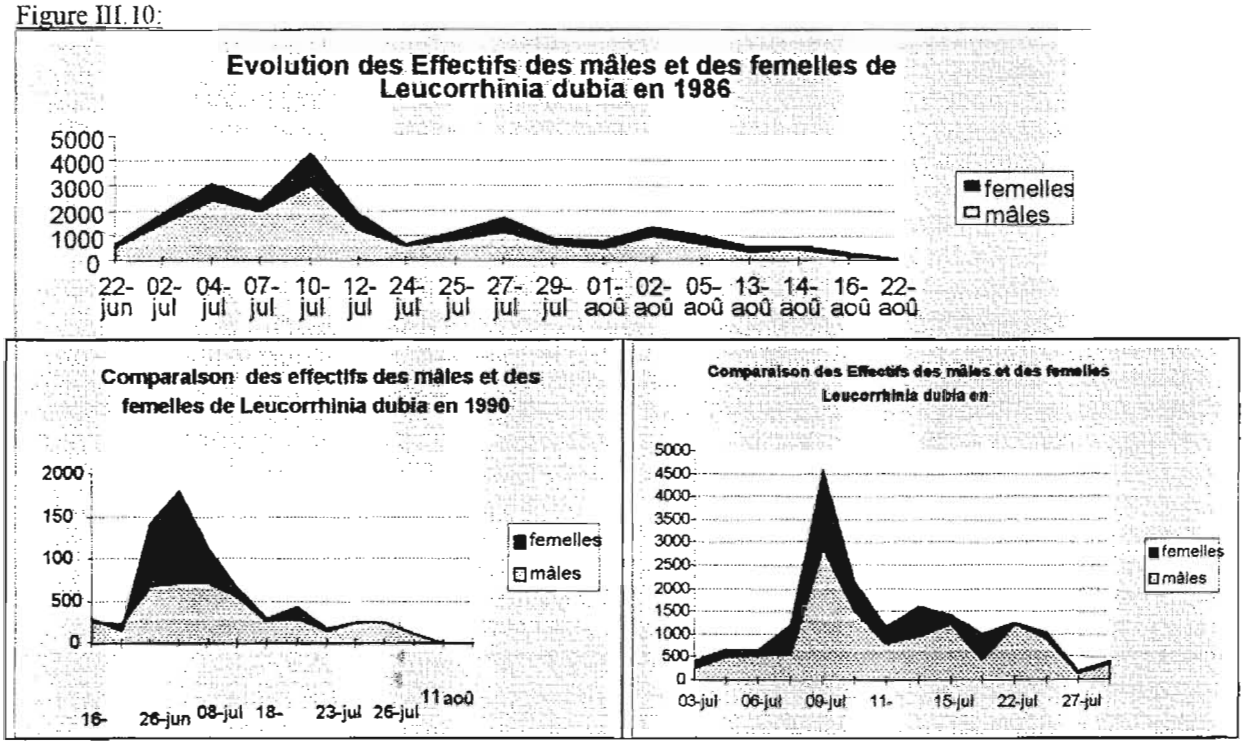
1.2.4 Lien avec l'émergence :

Le sexe-ratio chez les imagos matures :

Evolution du sexe ration durant la saison :

Comme l'indiquent les valeurs du tableau de l'annexe III.7 et l'examen des figures III.10 ci-dessous , les femelles sont moins nombreuses que les mâles et s'éteignent avant eux.

Figure III.10:



La signification du sexe ratio :

Certains auteurs (HAMILTON,1986) ; (UEDA,1987) ont décrit le « sexe-ratio opérationnel » c'est à dire la fréquence relative des mâles par rapport à la taille **globale** de la population.

Tableau III.10 :

	sexe ratio % de mâles	survie journalière	
Argia chelata (Anisoptère)	87% +/- 1	0,85 mâles, 0,86 femelles	HAMILTON, 1986
Cordulia aenea (Anisoptère)	98,6%	0,8007 à 0,9075	UBUKATA, 1975
Gomphus ozarkensis (Anisoptère)	64,8%	0,633	SUSANKE.& HARP, 1987
Ischnura denticollis (Zygoptère)	50 %	0,7053	CORDOBA-AGUILAR, 1993

Le sexe ratio opérationnel peut être évalué de diverses façons:

en faisant le rapport entre le nombre de **mâles observés** et la taille de la population. Ceci biaise énormément les résultats car on ne parle alors **que** de la **population présente sur le site** .

en faisant le rapport entre l'évaluation des **effectifs** des **mâles** et la taille de la population en tenant compte des effectifs de départ et de la **mortalité différentielle** des deux sexes.

Pour faire une description correcte du sexe-ratio , il faut :

❶ évaluer la taille véritable de la population des deux sexes **ayant existé**. Seules les techniques de capture recapture le permettent .

❷ évaluer la probabilité de survie journalière de chacun des deux sexes, pour prévoir l'évolution de ce sexe ratio au cours de la saison .

En moyenne sur les trois années d'étude, *Leucorrhinia dubia* présente :

un **sexe ratio opérationnel** (mâles sur total) de **66,22 %**

avec une **probabilité de survie moyenne** chez les **mâles** de **0,9644**

avec une **probabilité de survie moyenne** chez les **femelles** de **0,9331**

La survie des mâles et des femelles entre l'émergence et la période de maturité :

L'évolution du sexe ratio durant la période imaginale:

Le sexe ratio des imagos matures est de **66,22 %** . Or le sexe ratio à l'émergence était en moyenne de **47,66 %** ! Ceci signifie que les **femelles** présentent une **mortalité plus importante** durant leur **période d'immaturité et /ou de maturité** .

MICHIELS & DHONDT(1988) attribuent ce phénomène essentiellement à la durée de la période d'immaturité chez *Sympetrum danae* .

ANHOLT(1991) met en relation le gain de masse plus important chez les femelles durant la période d'immaturité avec la survie plus faible , insistant sur la stratégie d'acquisition des ressources .

Relations entre les effectifs à l'émergence et à l'état adulte:

Tableau III.11 :

	total des émergences réussies (mâles + femelles)	total de la population adulte (mâles + femelles)	% de survie durant cette période
année 1986	14229	5599	39,35 %
année 1990	13716	1794	13,08 %
année 1991	16446	2967	18,04 %

Il n'y a guère de relation entre l'effectif des émergences et celui de la population adulte .Ceci est imputable à la **forte variabilité** du taux de **survie** durant la période d'**immaturité**.

Pour évaluer la probabilité de survie durant cette période , il est nécessaire de connaître la durée de cette période . Cette période varie essentiellement en fonction des conditions climatiques. PAJUNEN (1962) estime que la durée de la période d'immaturité est de 6 à 12 jours chez les mâles , 10 à 16 jours chez les femelles . Mes estimations de 1985 donnent de plus grandes amplitudes , 4 à 16 jours chez les mâles , 9 à 21 jours chez les femelles.La moyenne est pratiquement identique : 9 jours chez les mâles , 14 jours chez les femelles .

Les effectifs de chaque sexe à l'émergence sont connus(chapitre II).
Les effectifs de chaque sexe ayant vécu à l'état adulte sont eux aussi connus , il est donc possible d'évaluer la survie pendant la période d'immaturité.

Tableau III.12a:

	Caractéristiques	de la population	des **mâles**		Caractéristiques	de la population	des **femelles**	
	effectifs à l'émergence	effectifs à l'état adulte	durée de la période	survie	effectifs à l'émergence	effectifs à l'état adulte	durée de la période	survie
1986	6782	3607	9 jours	05318	7447	1992	14 jours	0,2675
1990	6537	1003	9 jours	0,1534	7179	491	14 jours	0,0684
1991	7838	1950	9 jours	0.2488	8608	1017	14 jours	0,1181
	probabilité de	survie moyenne⇨	0,3113		probabilité	de survie ⇨ moyenne	0,1513	

Il est alors possible d'évaluer la survie journalière moyenne de ces trois années.
Tableau III.12b:

	survie journalière des mâles	survie journalière des femelles
durant la période d'immaturité	**0,8784**	**0,8738**
durant la période de maturité	**0,9644**	**0,9331**

Le taux de survie journalier est donc plus faible chez les femelles que chez les mâles , mais cette différence est moins marquée durant la période d'immaturité .
La **survie** des **femelles** de *Leucorrhinia dubia* nettement **plus faible** durant cette période , s'explique donc plus par la **durée de cette période** que par le rythme journalier d'acquisition des ressources .

1.3 Relations entre vie larvaire , émergence et vie imaginale:

La taille des individus à l'émergence , varie en fonction du sexe , de la saison et du type de fosse durant le développement larvaire ; retrouve t-on ces différences chez les imagos ?

1.3.1 Déterminisme de la taille des imagos :

La taille des imagos matures:
Le descripteur choisi est la taille de l'aile antérieure exprimée en millimètres, pour permettre des

comparaisons avec la taille à l'émergence ; la mesure est très rapide et sans conséquence sur la survie de l'imago.La longueur de l'aile antérieure est corrélée à la masse corporelle (r=0,877).

Ces mesures ont été prises en 1986,90 et 91 pour les mâles comme pour les femelles (tableaux de l'annexe III.8 et 9) et graphiques de l'annexe III.10a et b .

En 1986 et 90 , seuls quatre temps d'étude sont disponibles : les résultats du début juin ne sont pas exploitables en raison des trop faibles effectifs échantillonnés . Il faut donc à ces périodes ,exercer une plus forte pression d'échantillonnage pour compenser les faibles effectifs de début et de fin de saison.

Les données de 1991 sont présentées pour illustrer cette évolution.

Tableau III.13 : Evolution de la taille de l'aile antérieure chez les mâles en 1991 .

mâles en **1991**	20-juin	28-juin	11-juillet	18-juillet	27-juillet	10-août	20-août
n	5	55	102	80	90	76	49
moyenne	26	26,8	26,7	26,2	26,3	25,8	26,1
std	0,89	1,3	1,32	1,46	1,37	1,32	1,38

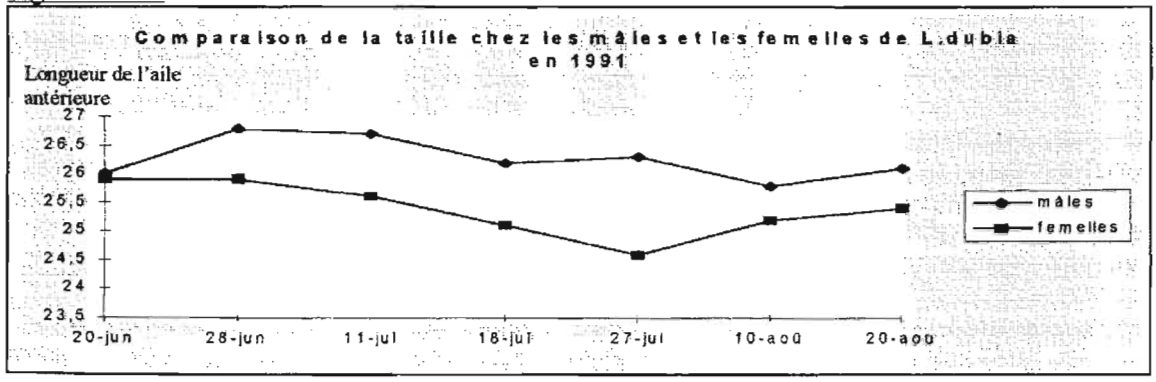
Un effort d'échantillonnage plus important qu'en 1986 et 90 a été exercé en début et en fin de saison . Les résultats concernant le début et la fin de saison correspondent à des regroupements d'échantillons (en effet dans l'échantillonnage du 20 Aout correspondant à la somme des échantillons du 10 au 20 , certains individus sont comptabilisés jusqu'à 7 fois car repris de jour en jour) .

Tableau III.14 : Evolution de la taille de l'aile antérieure chez les femelles en 1991

femelles	28-jun	05-jul	11-jul	18-jul	27-jul	10-aoû	20-aoû
n	14	23	48	11	14	13	12
moyenne	25,9	25,9	25,6	25,1	24,6	25,2	25,4
std	1,51	1,21	1,39	1,43	1,45	1,65	1,33

Les effectifs mesurés chez les femelles sont plus faibles témoignant de leur plus faible taux de fréquentation de la tourbière

Figure III.11:



Les **femelles** sont en moyenne **plus petites** que les mâles : - 0,89 mm en 1986 , - 1,51 mm en 90 et - 1,34 mm en 1991 ce qui est **qualitativement compatible** avec les prévisions lors de l'**émergence**.
La différence observée est-elle quantitativement compatible avec les prévisions?

Tableau III.15 : Longueur de l'aile

1991	à l'émergence sur les fosses de type 1	à l'émergence sur les fosses de type 2	moyenne pondérée par le % de chaque type	taille observée chez les imagos	Différence : imago - émergence
mâles	26.641	26.811	26.76	27.97	+ 1.21 mm
femelles	25.80	26.236	26.11	26.63	+ 0.52 mm

La taille des individus mâles et femelles de la population des imagos est supérieure à la taille de la population qui a émergé . Ceci laisse supposer une **contre sélection** des plus **petits individus** .

Au cours de la saison , la taille des mâles (annexe III.11 a) et des femelles (annexe III.11 b) a tendance a diminuer . Lorsque la taille a pu être évaluée du début (en 1986 et 91) , une augmentation survient en tout début de saison . Ce phénomène n'est pas visible en 1990 où le début de l'étude est légèrement tronqué .Une légère augmentation de la taille existe en fin de saison chez les mâles comme chez les femelles en 1991 .

Déterminisme de cette diminution de la taille durant la saison:

Relation avec l'évolution de la taille des individus à l'émergence :
La **diminution globale de la taille** en cours de saison correspond au phénomène observé lors de l'émergence, mais cette diminution de taille est **amplifiée** par rapport aux prévisions découlant de l'observation des **émergences**.

Cette contre sélection sur les individus de petite taille peut avoir plusieurs causes non exclusives :

①les individus ont une probabilité de survie plus faible du fait de leur petite taille.

②les individus émergés en début de saison (et donc globalement plus petits) ont une probabilité de survie plus faible que les individus émergés plus tard.

③les individus plus petits qui émergent plutôt en fin de saison , ont principalement pour origine les fosses de type 1 (figure II.8) . Les individus issus des fosses de type 1 pourraient avoir une survie plus faible que ceux plus grands issus des fosses de type 2 .

Hypothèse d'une sélection taille dépendante :
VAN BUSKIRK (1987) ne note chez *Sympetrum rubicundum* , aucun changement significatif de la taille , et par la suite , n'observe aucune corrélation entre la taille et la survie .
ANHOLT (1991) en arrive aux mêmes conclusions chez les femelles *d'Enallagma boréale*. La survie est par contre plus faible chez les individus s'éloignant le plus de la moyenne. Les résultats sont aussi différents pour les mâles : les petits mâles ont une survie plus limitée jusqu'à la maturité .

L'explication de la complexité du problème posé réside probablement dans cette dualité entre mâles et femelles , et entre survie pendant la période d'immaturité et de maturité .

Aucun élément bibliographique ne me permet d'envisager une contre sélection des petits individus femelles durant la période d'immaturité. Les travaux d'ANHOLT mettent en évidence un tel phénomène chez les mâles. Pour ne raisonner que sur la période d'immaturité , il convient de comparer la taille moyenne à l'émergence et la taille moyenne durant la période de maturité , sans tenir compte des phénomènes évolutifs.

Il y a chez les **mâles de Leucorrhinia dubia** (tableau IV.15) une **sélection** des plus **gros individus** (gain de 1,21mm) durant la **période d'immaturité**. Ce phénomène est moins important chez les femelles (+ 0,52 mm).

moyenne de 90/91	Erreur standard de la taille à l'émergence	Erreur standard de la taille dans la population mature
mâles	1,371	1,1127
femelles	1,440	1,282

Pour les mâles comme pour les femelles , la **variabilité** des tailles semble plus importante à l'émergence que dans la population adulte . L'interprétation est à la fois simple et séduisante : les **individus** des **tailles extrêmes** seraient **sélectionnés** durant la **période d'immaturité** , ce qui serait parfaitement conforme aux conclusions d'ANHOLT .

Hypothèse d'une sélection dépendante de la saison :

L'étude de MICHIELS et (1988) sur *Sympetrum danae* , montre que les individus qui **émergent plus tôt sont plus grands** et que leur **survie** , lorsqu'ils restent sur la zone d'étude est **supérieure** surtout chez les mâles . Ce phénomène semble correspondre au cas de cette étude de *Leucorrhinia dubia*.

Cet auteur signale par contre que la durée de maturation est inversement proportionnelle à la précocité d'émergence . Il ne m'a pas été possible de vérifier directement une telle affirmation . Mais , si la durée de la période de maturation était réduite , la survie devrait en être augmentée , donc la survie des individus plus petits émergés plus tardivement devrait être supérieure ce qui n'est pas le cas de *L.dubia* (dans cette étude).

Les conclusions de VAN BUSKIRK (1987) selon lesquelles la date d'émergence ne semblait avoir aucune influence sur la survie ultérieure sont opposées à celles de MICHIELS & DHONDT, et aux miennes:.

La période d'émergence agit probablement indirectement sur la survie , par l'intermédiaire de la taille , mais certaines conditions extérieures peuvent masquer ce phénomène .En effet les conditions météorologiques fluctuantes ou extrêmes surviennent plus souvent en début de saison qu 'en fin de saison et peuvent défavoriser les individus de grande taille qui émergent en plus grande abondance au début.

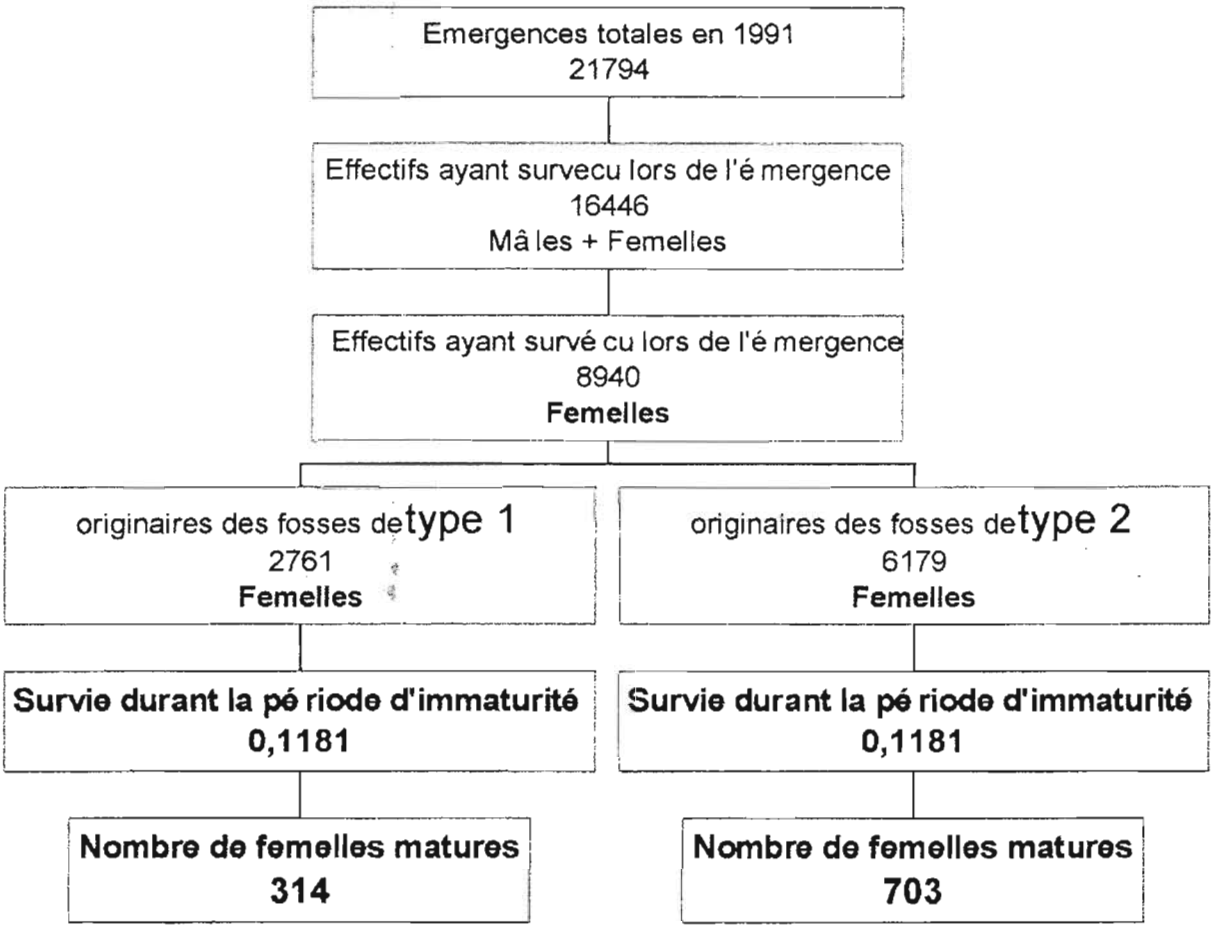
Hypothèse d'une sélection dépendante du gîte larvaire :

CONRAD (1992) en comparant non pas deux biotopes d'un même site mais deux sites géographiques différents, était arrivé à la conclusion que le développement larvaire conditionnait la survie et le succès reproductif des imagos d'*Argia vivida* .

La taille des larves des différents stades et donc celle des individus à l'émergence est plus élevée dans les fosses de type 2 . Ce fait à lui seul pourrait suffire à prédire une survie plus importante des individus issus des fosses de ce type .

1.3.2 Survie des imagos de l'émergence à la maturité:

Les données de 1991 seront étudiées , en poursuivant le schéma ébauché dans la synthèse des émergences.
Figure III.12.



Il apparait que si 23 % des individus étaient morts lors de l'émergence , 88% des femelles sont mortes durant la période d'immaturité. Le millier de femelles ayant survécu (originaire pour un tiers des fosses de type 1 et pour les deux tiers des fosses de type 2) sera à l'origine de la ponte. Le problème est alors de quantifier cette ponte dans les deux types de fosses.

II ASPECTS ETHOLOGIQUES EN RELATION AVEC LE SUCCES REPRODUCTIF :

2.1 ASPECTS GENERAUX CONCERNANT LA REPRODUCTION DES ODONATES :

2.1.1 Typologie des comportements reproducteurs:

Une typologie des comportements reproducteurs inspirée du **modèle** proposé par **PARR (1983)** et adaptée à *Leucorrhinia dubia* est présentée en annexe III.11.

L'étude présente n'est pas une étude d'éthologie spécialisée visant à préciser l'un des domaines envisagés par le modèle de PARR. L'éthologie n'est ici que l'un des moyens pour expliquer la démographie des imagos.

Pour être explicatifs , ces arguments éthologiques doivent être sinon exhaustifs , du moins couvrir les domaines essentiels . Certains , comme la territorialité ,ont déjà fait l'objet d'études précises chez *Leucorrhinia dubia* : (STEINER ,1948) ; (SCHIENENZ,1954) ; (PAJUNEN,1962a et b,1963,64a) ; (WARREN ,1964) .

Plusieurs orientations peuvent être dégagées :

①l'étude doit porter sur les **mâles** mais aussi et surtout sur les **femelles**.

②l'étude doit être **spatio-temporelle**.

Les modes de ponte et de copulation ne feront l'objet que de vérifications . Par contre malgré la littérature très abondante concernant la territorialité des Libellulidae, des compléments ont été nécessaires pour préciser les liens entre cette territorialité et la survie des mâles d'une part , et avec la ponte d'autre part .

Les modes d'activité sexuels ou non seront aussi précisés en raison de leur grande importance bioénergétique.

Enfin des notions « plus actuelles » seront étudiées (gain de biomasse et survie) . Il sera tenté de vérifier l'existence de liens entre les différents traits démographiques , phénotypiques et éthologiques de façon à réfléchir en termes de stratégie.

2.1.2 L'importance des femelles:

Le choix du site:

La taille et la structure du site peuvent influencer le choix du site de ponte (UBUKATAH.,1984) ; (WOLF & WALTZ ,1988). Le choix peut aussi être conditionné par la présence d'autres femelles (WAAGE, 1987); (MARTENS,1989); (MARTENS & REHFELDT,1989) ou des mâles (WAAGE, 1987); (MARTENS, & REHFELDT,1989) ou enfin de la prédation sur les adultes (MICHIELS & DHONDT,1990); (REHFELDT,1990).

Concernant le choix du site de ponte , plusieurs questions se posent :

①la femelle choisit-elle le mâle ou le site ?

②comment la femelle reconnaît-elle l'un ou l'autre?

③cela a-t-il des conséquences sur la ponte et lesquelles?

Concernant ce premier problème , l'étude de KOENIG (1992) sur *Plathemis lydia* (Libellulidae) montre que les femelles rejettent 48,9 % des mâles qui essaient de s'accoupler .Les femelles n'exercent aucune sélection sur la taille du corps , la longueur de l'aile , l'âge ou autre....Cet auteur a noté une forte fréquence de femelles en train de pondre alors qu'elles ne se sont pas accouplées juste avant ; il remarque aussi la faible fréquence avec laquelle une femelle se réaccouple avec le même mâle . D'une façon générale les femelles n'exercent aucune discrimination sur les mâles alors qu'elles en auraient la capacité , et ne manifestent aucun empressement vis à vis de l'accouplement probablement car les accouplements multiples n'augmentent ni leur fécondité ni leur fertilité . Le choix porte donc plus sur les sites de ponte que sur les mâles gardant ces territoires; ces sites de ponte deviennent donc des enjeux essentiels pour les mâles.

BUCHWALD (1992) décrit chez *Orthetrum coerulescens* et *Ceriagrion tenellum* , une stricte dépendance de ces espèces, de la communauté végétale. et explique le déclin de ces espèces sur les sites étudiés par une modification des communautés végétales.Il existe chez *Coenagrion puella* et *pulchellum* (LENTZ ,1991) une corrélation avec la diversité horizontale de la végétation , alors que chez *Lestes sponsa* et *dryas* , c'est avec la diversité verticale de la végétation que cette corrélation existe .

MICHIELS & DHONDT(1990) signalent une sélection des sites à sphaigne pour la ponte chez *Sympetrum danae* sur des critères visuels . Les sites situés en exposition sud sont plus utilisés en période froide et ceux en exposition nord en période chaude.

WOLF & WALTZ (1988) signalent chez *Leucorrhinia intacta* un choix des sites à eau peu profonde , ce qui tend à diminuer la prédation exercée sur les femelles et augmente le taux d 'éclosion des oeufs en raison des températures plus élevées. Les fortes densités de mâles sur ces sites favorables , entraînent une réduction de leur utilisation par les femelles. Celles ci choisissent alors les sites de façon aléatoire d'un jour sur l'autre , limitant ainsi les surabondances de mâles sur les zones favorables.

Une des toutes premières approches concernant le problème du choix du site de ponte chez les Odonates, l'a été sur *Leucorrhinia dubia* par STEINER (1948) .Travaillant sur des substrats artificiels , il énonçait que les fonds noirs étaient sans effet sur L.dubia ce qui a été vérifié chez d'autres espèces de tourbière *Somatochlora arctica* , *S.alpestris* et *Aeshna juncea,* (WILDERMUTUTH,1986) . Cet auteur pensait que la réponse des mâles et femelles aux sites de reproduction factices ne présentaient pas de caractères reproducteurs et n'était qu'une simple recherche d'habitat Ces dernières conclusions

avaient été sévèrement critiquées par SCHIEMENZ (1954) qui estimait selon ses propres expériences sur *L.dubia* que les séquences de comportement observées étaient reproductrices. SCHIEMENZ démontra aussi que les Anisoptères , et en particulier *L.dubia et Aeshna coerulea* , étaient fortement attirés par les surfaces brillantes.

WILDERMUTH & SPINNER (1991) reprenant l'expérimentation sur sites artificiels , ont démontré que *Somatochlora arctica* répond aux sites artificiels par des séquences reproductives: fidélité au site , défense du site et recherche des femelles pour les mâles , toucher de l'eau et mouvements de ponte .

La relecture des travaux de STEINER montre que cet auteur avait noté des mouvements de ponte ainsi que le « water-touching » sur des feuilles noires brillantes lorsque les mâles étaient absents . Mes observations sur la tourbière de St-Genès ont pleinement confirmé ces observations .

STEINER pensait aussi à une reconnaissance olfactive des sites, mais aucune étude ultérieure n'a pu le démontrer ,et en accord avec les travaux de WILDERMUTH(1992a et b ,93 et 94) on peut considérer que la **reconnaissance** est **visuelle** et **tactile** .

Toujours en accord avec les travaux de cet auteur , le stimulus principal semblerait être la **réflexion** ; les Odonates ne sembleraient pas capables d'intégrer cette mosaïque de réflexions sur des aires de plus d'1 m^2. Les distorsions observées dans les réponses aux aires mates et sombres, s'expliquent vraisemblablement par les variations de luminosité . WILDERMUTH (1993) , met en évidence chez *Aeshna juncea* le fait que les glaces (mimant la réflexion de la lumière sur la surface en eau libre des fosses) , n'active pas l'attraction. Les fosses naturelles sont chez cette espèce préférées en pleine lumière , alors que c'est l'inverse lorsque le temps est nuageux . Ses conclusions sont que le stimulus est une surface rugueuse d'aires réfléchissantes sur un fond sombre .Il note aussi une préférence pour les grandes fosses .

WILDERMUTH (1992) décrit le toucher de l'eau grâce à leurs pattes chez les mâles de *Perithemis moona* (Libellulidae) lors de la prise de possession du territoire et le même phénomène chez les femelles lors de la ponte . Ceci les menait à choisir un substrat à surface « gélatineux ». Mes observations qualitatives sont similaires chez *L.dubia* notamment pour les femelles.

L'importance de la ponte

WOLF & WALTZ (1988) mentionnent le choix des sites à eau peu profonde chez *Leucorrhinia intacta* , et l'interprètent comme un facteur favorisant le développement embryonnaire et la ponte . MICHIELS,& DHONDT (1990) insistent sur le choix du site en fonction de sa température. MARTENS (1993) note aussi ce phénomène chez *Pyrrhosoma nymphula* .

La **ponte** peut être **évaluée** chez les **Libellulidae en trempant l'extrémité de l'abdomen** dans l'**eau** . Le nombre d'oeufs prélevés par cette technique ne varie pas (WATANABE & HIGASHI, 1993) chez *Orthetrum japonicum* que l'animal ait été prélevé sur un site de reproduction ou de nourrissage . Le

nombre d'oeufs relâchés est très fortement corrélé au nombre d'oeufs fertilisés dans les ovarioles abdominales. Le taux d'oeufs relâchés augmente chez les Odonates en général entre 18 et 38 °C , au delà il diminue (McVEY,1984) . Un minimum de standardisation thermique doit donc être adopté lors du prélèvement des oeufs.

L'un des problèmes majeurs est le déterminisme de l'importance de la ponte . Celle-ci peut varier selon plusieurs modalités :
① nombre d'oeufs émis
② taille des oeufs émis
③ fréquence des pontes
④ survie des pontes

WATANABE & ADACHI (1987) montrent que les oeufs sont plus gros chez *Lestes temporalis* (Zygoptères) par rapport aux deux autres Lestes sympatriques . Leur taille diminue aussi globalement avec l'âge de la femelle. Le nombre d'oeufs relâchés chez les Odonates augmente avec la taille du corps si l'on compare différentes espèces de Libellulidae . Les valeurs se situent entre 600 et 1200 oeufs .

La relation entre la taille individuelle et la taille de la ponte mérite d'être étudiée.(BANKS & THOMPSON,1987) , trouvent une taille des pontes chez *Coenagrion puella* (Zygoptères) inversement proportionnelle à la taille du corps. Il n'y a pas non plus de corrélation entre la taille des oeufs et celle du corps de la femelle Les femelles chez cette espèce sembleraient augmenter leur production d'oeufs en diminuant le temps entre les pontes , plutôt qu'en augmentant la taille des pontes.
GRIBBIN & THOMPSON (1990) montrent que chez *Pyrrhosoma nymphula* , il n'y a pas de corrélation significative entre la taille moyenne des oeufs , leur nombre et la taille de la femelle un jour donné . Les très grosses pontes sont cependant le fait des femelles de très grande taille. Par ailleurs les conclusions diffèrent sensiblement à l'échelle de la saison . En effet la taille des femelles diminue durant la saison , et les femelles qui visitent le marais en fin de saison laissent des pontes plus petites en nombre et taille des oeufs (ceci indépendamment de leur taille) . La ponte est contrôlée par les conditions climatiques ; la taille de la ponte est essentiellement fonction de l'intervalle entre deux pontes , c'est à dire du rythme des jours ensoleillés et nuageux

Deux orientations générales concernant la reproduction des femelles seront dégagées:

①une étude spatiale visant à déterminer les choix du site de ponte en relation avec les différents types de fosses et la structure individuelle des fosses.

②une étude temporelle des relations entre la ponte et les caractéristiques phénotypiques des femelles , les conditions climatiques et synécologiques.

2.1.3 L'importance des mâles :

Territorialité et garde post-copulatoire:

La territorialité :

Chez les Anisoptères , il existe une grande variété des systèmes de reproduction . Tous les intermédiaires existent entre la non territorialité et la territorialité stricte.

Leucorrhinia dubia se classant dans le second groupe , le premier cas ne sera que rarement envisagé . L'attachement à un site peut être considéré comme une stratégie d' « évitement mutuel » , qui réduit l'énergie passée dans les vols interminables . Selon POETHKE & KAISER (1987) , la stratégie territoriale est favorisée par :

① les hautes densités des mâles
② le haut degré d'agressivité entre les mâles
③ la courte durée de visite des femelles

Plusieurs facteurs influencent cette compétition territoriale entre les mâles.

La territorialité dépend de la taille. (BLUM & BLUM,1979) ,en leur permettant d'acquérir des territoires meilleurs(TSUBAKI & ONO,1987) ou plus grands (FINCKE,1992) ou en favorisant leur aptitude à conserver plus longtemps ce territoire (KOENIG & ALBANO,1987).du fait qu'ils sortent plus souvent gagnant des combats (HARVEY & CORBET , 1985) .

Cette grande taille est favorisée par la sélection intersexuelle en relation avec l'âge des mâles (BANKS & THOMPSON,1985) ou le développement larvaire (HARVEY & CORBET , 1985)

Tous les individus mâles ne sont pas territoriaux . Dans ce cas de figure , les mâles territoriaux sont plus grands que les non territoriaux , chez les Zygoptères (FINCKE,1984) comme chez les Anisoptères (MILLER,1983).Des contre-exemples à cette relation entre succès reproductif et taille existent chez *Argia vivida* (Zygoptère) où les mâles s'accouplant le matin sont plus petits que ceux pris au hasard durant la journée (CONRAD,1992). La plus grande agilité des petits individus ainsi que leur plus forte mobilité le matin explique ce succès reproductif.

La résidentialité confère différents avantages : chez *Sympetrum rubicundulum* , les mâles qui arrivent ne semblent pas convoiter les territoires déjà occupés (VAN BUSKIRK,1986) . En cas de conflit les résidents semblent avoir un net avantage .

La territorialité évolue en fonction de la densité des mâles . Chez *Libellula luctuosa* (MOORE,1987) , lorsque les effectifs ne sont pas trop importants , il existe un mâle actif sur chaque territoire plus quelques rares mâles appelés satellites , se déplaçant de façon généralement plus discrète d'un territoire à un autre ou restant sur un territoire sans effectuer de vols , et attendant l'opportunité d'une femelle délaissée . A plus forte densité , le nombre de mâles effectuant des vols d'agressivité pour défendre leur territoire n'augmente guère ; c'est la durée de conservation du territoire qui diminue ; de ce fait le budget temps passé à cette activité ne varie pas , c'est le renouvellement des mâles qui varie .

Lorsque le **nombre de mâles augmente** encore chez *Libellula luctuosa* , 2 ou 3 individus peuvent défendre le même territoire en même temps et plusieurs satellites peuvent cohabiter .Ce **partage** du territoire ne correspond pas à l'évolution générale : la **réponse habituelle** est un « **turn-over** » plus rapide des territoires surtout sur les sites attractifs (TSUBAKI & ONO,1987). Une autre stratégie observée chez *Paltothemis lineatipes* (Libellulidae) (ALCOCK, 1987) consiste en un **découpage** du territoire d'origine en plusieurs plus petits.

Deux modèles de territorialité peuvent exister (DEBANO,1993) :

« **mutuel avoidance** » qui prédit que les mâles deviennent de plus en plus territoriaux lorsque leur densité augmente .

« **resource monopolization** » dont la prédiction est inverse. Une prédiction essentielle de ce modèle est que si les femelles peuvent facilement être défendues dans l'espace , alors les mâles bénéficient de leur territorialité . Ceci suppose donc que les femelles ne se répartissent pas de façon aléatoire .

Les **satellites** correspondent chez *Nannophya pygmaea* (Libellulidae) à des individus plus vieux (remplacés par des jeunes) ou à des individus de plus petite taille (TSUBAKI & ONO ,1986 & 87).Si la territorialité semble globalement une technique plus efficace , les satellites sont à temps égal aussi efficaces que les résidents car ils restent moins longtemps. (FORSYTH & MONTGOMERIE ,1987) montrent que les satellites (sneakers) chez *Calopteryx maculata* (Zygoptère) , sont souvent des mâles à succès ,émergés plus tôt dans la saison et qui adoptent cette stratégie plus tardivement pour prolonger leur carrière reproductrice.

WALTZ (1982) a montré chez *Leucorrhinia intacta* , que l'aptitude d'un mâle dominant à copuler est une fonction positive mais décroissante de la force d'attraction de son territoire et de sa propre attraction sur la femelle .Lorsque son attraction propre diminue , cela profite aux mâles satellites associés aux meilleurs sites.

(WALTZ & WOLF, 1988) toujours chez *Leucorrhinia intacta* prouvent que la probabilité d'accouplement de chaque type de mâles (territorial ou satellite) est proportionnelle au nombre de mâles adoptant cette tactique. Le choix de l'une ou l'autre de ces tactiques ne semble , chez cette espèce nullement liée aux caractéristiques phénotypiques , à leur heure d'arrivée ou aux densités présentes.

Ces tactiques recoupent les deux tactiques de recherche des femelles chez les espèces non territoriales :

« searching tactic » où les mâles recherchent activement les femelles.

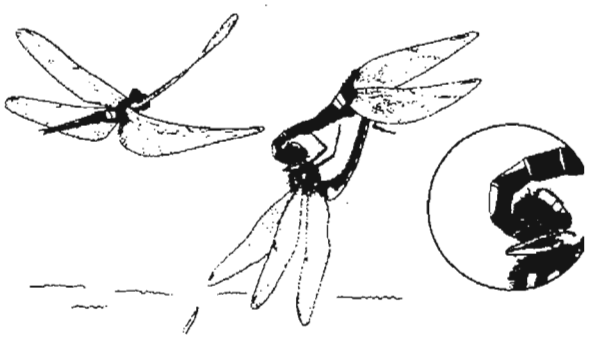
« waiting tactic » où les mâles attendent les femelles qui viennent pondre.

Une plasticité comportementale existe chez ces espèces (FINCKE ,1985) qui adoptent souvent ces tactiques en alternance , la première étant plus efficace en temps général , mais la seconde devenant plus efficace lorsque les femelles sont plus nombreuses.

Il conviendra donc dans l'étude qui suit de déterminer si les mâles ne sont que territoriaux , ou s'il existe des satellites , de savoir quelle est la part reproductive des différents types de mâles , de connaître les réponses comportementales aux augmentations de densité , de vérifier l'éventualité d'une relation entre la taille , l'âge et la territorialité.

L'accouplement :

Figure III.13 : D'après RUPPEL (1989), accouplement chez *Leucorrhinia rubicunda* .



L'accouplement chez les *Leucorrhinia dubia* se fait selon le mode tandem présenté sur la figure III.13.

Chez de nombreux Odonates , les femelles s'accouplent avec plus d'un mâle pour ne faire qu'une seule ponte . La paternité des oeufs a donc été étudiée par plusieurs auteurs chez les Libellulidae.

WOLF & al (1989) ont étudié ce phénomène chez *Leucorrhinia intacta* . La durée de l'accouplement est très variable selon les mâles , en relation avec les tactiques adoptées. La copulation des mâles qui restent sur leur territoire est plus courte . La paternité est dans ce cas élevée mais très variable , alors que lorsque les copulations sont plus longues l'efficacité est globalement plus limitée mais peu variable.
Chez Sympetrum danae , la durée moyenne de la copulation est de 23 +/- 13 mn (MICHIELS,1992). Si la durée est inférieure à 10 mn la paternité diminue nettement .
Les femelles d'*Orthetrum* présentent l'originalité de conserver très peu de sperme par rapport aux autres Libellulidae .Les accouplements multiples sont donc fréquents. Après la copulation , dans de nombreux cas la femelle impose une période de repos de une à plusieurs minutes avant de commencer la ponte. Durant ces périodes les mâles deviennent souvent agressifs envers la femelle, qui est fort capable de pondre.

MILLER & MILLER (1989) proposent plusieurs explications à ce phénomène. Cela permet aux femelles:

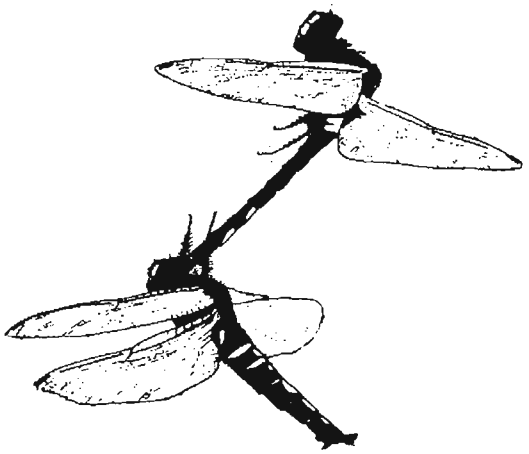
- de vérifier l'absence de prédateurs
- de juger de l'aptitude de garde du mâle
- de conserver le sperme et de le mobiliser pour la fécondation
- de le sélectionner ....en fonction de la qualité de l'accouplement??

Sans réaliser une étude complète sur ce sujet , il sera procédé à une étude mettant en relation la durée de l'accouplement avec les caractéristiques phénotypiques des individus ainsi que les données spatio temporelles (heure, date, localisation).

La garde post-copulatoire :

Après l'accouplement , plusieurs stratégies sont possibles , de la ponte solitaire de la femelle , en passant par la surveillance de la femelle par le mâle qui surveille à quelques dizaines de cm (non contact guarding), jusqu'à la garde rapprochée du mâle qui reste en contact de la femelle avec laquelle il vient de s'accoupler (figure III.14 «contact guarding»).

Figure III.14 : Contact-guarding chez Leucorrhinia rubicunda , d'après RUPPEL (1989).



La stratégie post copulatoire de tous les Odonates territoriaux connus est le « non contact guarding » WAAGE (1984).

A ce titre , *Leucorrhinia dubia* considérée comme territoriale devrait donc adopter le non contact guarding.

En 1990 , RUPPEL montre cependant en vidéo, les deux modes différents d'oviposition chez *Leucorrhinia dubia* Ceci pourrait sembler paradoxal vis à vis de l'affirmation de WAAGE . Deux hypothèses peuvent être apportées , soit il s'agit d'une exception à cette règle générale, soit toutes les *Leucorrhinia dubia* ne sont pas territoriales mais pourraient se comporter comme des satellites .

La garde post-copulatoire par les mâles qu'elle soit de type contact ou non-contact guarding présente d'évidents avantages pour ceux-ci , évitant que la femelle ne s'accouple avec un autre mâle (TSUBAKI & ONO,1985)

Mais elle est aussi avantageuse pour la femelle :

en limitant les interférences avec d'autres individus durant la ponte (JACOBS,1955) ; (CORBET,1962) ; (WAAGE,1978)

en augmentant le taux de ponte (MILLER & MILLER , 1985) , (CONVEY,1989)

en diminuant le taux de noyade (FINCKE ,1982)

Le contact guarding présente l'avantage pour le mâle de préserver de façon très efficace la prise de possession de la femelle mais risquerait d'occasionner la perte du territoire si l'individu était territorial.

Dans une étude générale sur les insectes , YAMAMURA (1986) mentionne quatre cas dans lesquels la « guarding strategie » est plus efficace que la « non guarding strategie » :

① le nombre de mâles est supérieur à celui des femelles
② l'efficacité de recherche est élevée
③ la densité de population est élevée
④ la période de préoviposition est courte

Dans l'étude présente , les mâles exercaient une garde post-copulatoire de type «non contact guarding» lorsque les densités des mâles étaient faibles ; le «contact guarding» a été observé aux heures les plus chaudes de la journée et en période de fortes abondances.

Place dans le succès reproductif:

Les mâles de *Plathemis lydia* (Libellulidae) qui défendent des territoires plus grands , s'accouplent plus souvent (par heure passée sur le marais) et vivent plus longtemps (KOENIG,1990) . La taille du territoire et la durée de sa préservation correspondent à un compromis entre le coût énergétique de sa défense et les bénéfices reproductifs .Le succès reproductif dépend chez *Nannophya pygmaea* (TSUBAKI & ONO,87) du nombre de jour ensoleillés durant la vie du mâle et durant l'occupation d'un bon territoire

Il existe une relation entre le temps consacré à la copulation et le taux d'oeufs fertilisés. Ceci représente une dépense énergétique. Le coût énergétique de la territorialité est aussi en relation avec ce taux d'oeufs fertilisés (NUYTS & MICHIELS, 1993). Il existe donc une durée optimale de copulation. qui est un compromis entre le coût énergétique territorial et de la copulation et l'augmentation du taux d'oeufs fertilisés.

SINGER (1987) , dans une étude de *Leucorrhinia frigida , proxima* et *intacta* signale que les mâles de ces trois espèces utilisent le non contact guarding et le contact guarding . Le non contact guarding utilisé seulement par 11% des mâles de ces espèces est moins efficace en terme de conservation de la femelle , mais est énergétiquement moins coûteux . Cette technique est par ailleurs nettement plus utilisée lorsque la température extérieure est basse , probablement en raison de son coût énergétique plus faible.

Qu'il s'agisse du mode de territorialité , de l'accouplement ou de la stratégie post copulatoire , les mâles réalisent un compromis entre le **coût énergétique** et les **bénéfices reproductifs**.

2.1.4 Les stratégies de reproduction sur cette tourbière:

Le gain de masse:

Dans une étude concernant 54 espèces d'Odonates de 8 familles , ANHOLT & al (1991) ne trouvent pas de différences significatives entre la masse des mâles et des femelles à l'émergence .Les femelles sont ultérieurement plus lourdes que les mâles quand elles sont matures chez 37 espèces , le phénomène étant inverse mais non significatif chez les 4 autres étudiées.Les mâles orientent l'augmentation de masse vers le thorax (muscles alaires) alors que les femelles l'orientent à la fois vers le thorax et vers l'abdomen .

Les femelles présentent une augmentation de masse de 125 % entre l'émergence et la maturité.

Les mâles ne présentent qu'une augmentation de masse de 84 %.

Jusqu' en 1990 , le seul critère pris en compte pour décrire la taille des individus de *Leucorrhinia dubia* dans mon étude était la taille de l'aile qui était corrélée avec la biomasse de l'individu immature. En 1991 ,la prise de poids durant la période d'immaturité a été étudiée ce qui imposait le sacrifice des imagos. Les effectifs échantillonnés pour quantifier la prise de poids durant la période d'immaturité ont été limités au strict minimum de 29 individus mâles et 29 individus femelles .

Tableau III.16:

en mg de Matière Sèche	**mâles**	**femelles**
masse des immatures	120,48 +/- 7,60	119,62 +/- 8,33
masse des matures	227,03 +/- 29,06	258,07 +/- 34,11
gain de masse	**89,2%**	**115%**

Il n'existe pas de différence significative entre la masse des mâles et des femelles à l'émergence.

Le gain de masse des mâles est inférieur à celui des femelles ce qui est conforme aux prévisions d'ANHOLT. En effet , ce dimorphisme sexuel de masse (ANHOLT,1992) est plus important chez les *Coenagrionides* non territoriaux que chez les **territoriaux** . La différence de masse est supérieure à 60 % chez les non territoriaux et beaucoup plus limitée chez les territoriaux : + **32 %** en **faveur** des **femelles** .

Dans le cas de l'étude présente concernant *Leucorrhinia dubia* sur cette tourbière en 1991 , la différence de gain de masse entre les deux sexes est de **25,8%** , c'est à dire une valeur cohérente vis à vis des moyennes proposées par ANHOLT, quoique se situant à des valeurs légèrement plus faibles.

Une interprétation de cette différence nécessite une étude comparative détaillée des différentes espèces intégrant des données biométriques ,démographiques et éthologiques disponibles chez *L dubia*.

Relation avec l'effort de ponte chez les femelles:

L'écart type associé à ces estimations de masse des adultes est plus élevé chez les femelles (34,11) que chez les mâles (29,06) . Les femelles ont été prélevées en lisière de tourbière ou hors tourbière c'est à

dire avant qu'elles n'aient pu commencer la ponte . Leur plus grande variabilité n'est donc pas due au fait qu'elles aient pondu ou pas , mais plutôt à une variabilité dans la taille de leur ponte .

Ce **gain de masse** qui permet d'**augmenter** la **fécondité** des femelles, entraîne chez *Lestes disjunctus* (ANHOLT,1992) une **mortalité** beaucoup **plus importante** en relation avec le rythme d'activité de ces dernières qui est plus intense que celui des mâles

Conséquences fonctionnelles chez les mâles :
Les mâles gagent donc moins de masse , mais ont une survie supérieure . Y-a-t-il un avantage au gain de masse chez les mâles ?
L'étude d'ANHOLT & al (1991) apporte des informations sur ce sujet:

chez les espèces non territoriales , les mâles plus lourds n'ont pas d'avantage reproductif car l'acquisition des ressources pour la masse coûte du temps et de la mortalité .Il y a de plus des coûts de maintenance de la masse en surplus.

chez les espèces territoriales , les mâles les plus lourds sont plus aptes à acquérir et conserver un territoire donc le gain de masse leur sert .

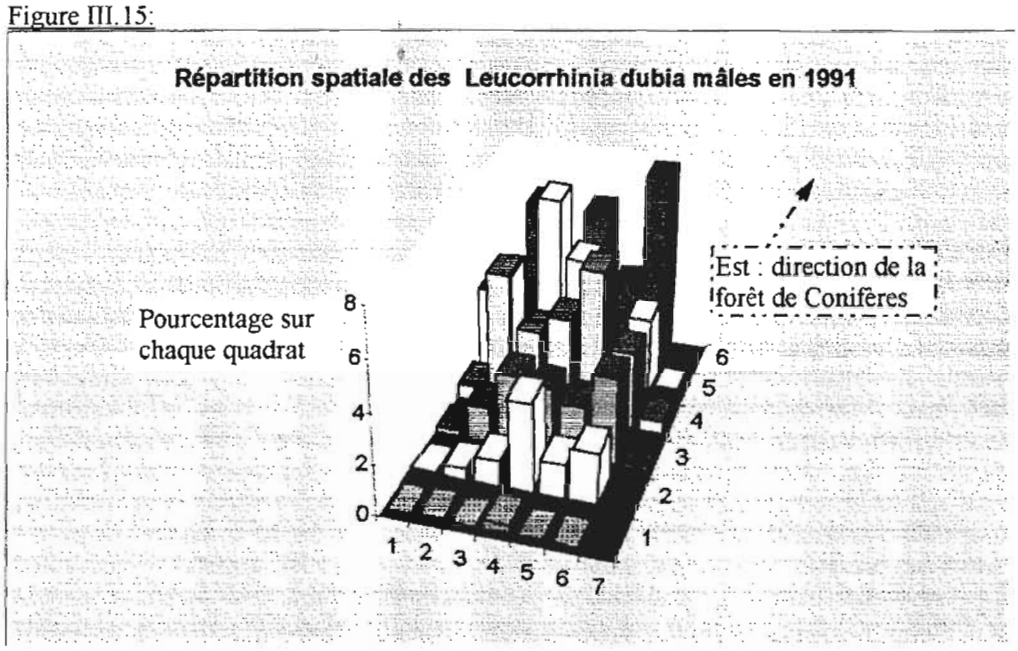
Le **gain de masse des mâles** est un **compromis** entre **avantage reproductif** et **mortalité limitée** .

2.2 STRUCTURES SPATIALES ET PONTE :

« L'émergence des imagos étant différente dans les deux types de fosses , il convient de vérifier si un choix existe en liaison avec les femelles , les mâles ou les deux »

2.2.1 Territorialité des mâles:

La territorialité a été étudiée par la méthode des points contact en 1990 sur un échantillon de 604 individus mâles (annexe III.12 et la figure III.1 déjà présentée) et en 1991 sur un échantillon de 1144 individus mâles(annexe III.13 et figure III.15 ci dessous).
Figure III.15:



Les tendances générales de la répartition spatiale sont les mêmes en 1990 et 1991.

Deux tendances semblent se surimposer :
① une plus forte densité sur les lignes 4 , 5 & 6 .
② une plus forte densité sur l'axe central de la tourbière colonne 3 , 4 & 5 .

La première tendance s'explique par le fait que les femelles viennent toujours du même coté , c'est à dire des zones de prairies et de forêt situées plus à l'Est. Les mâles se positionnent donc sur la zone extérieure frontalière de façon à intercepter les femelles qui passent .
La seconde tendance est liée à la structure de la tourbière (types et surface des fosses).

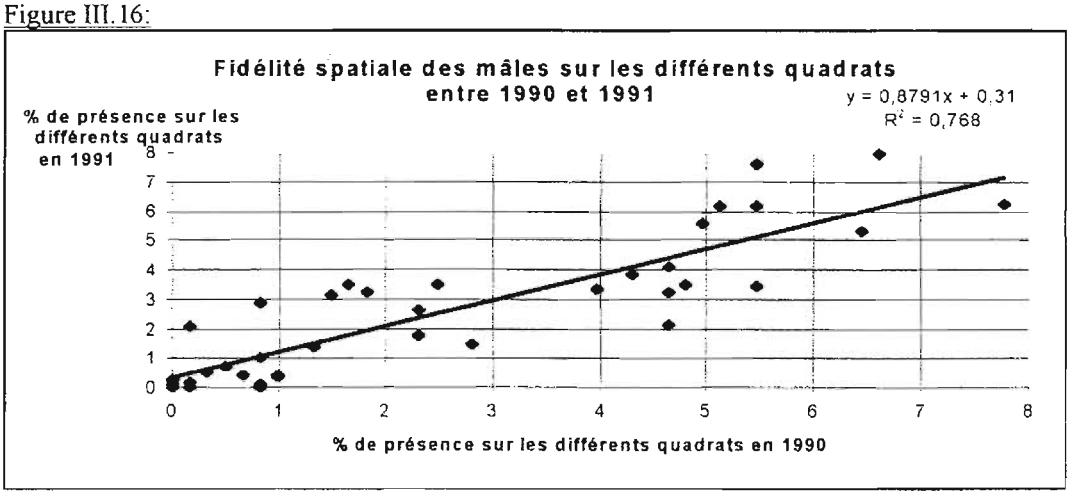
Tableau III.17: Pourcentage de répartition moyen sur chaque quadrat

	moyenne m de l'occupation des différents quadrats	variance σ^2	A's
1990	2,564	5,169	0,6489
1991	2,564	5,201	0,6526

$\sigma^2 > m \Rightarrow$ **La répartition** n'est donc **pas aléatoire**.
L'**amplitude** d'**habitat** ne présente que de très **faibles variations** entre 1990 et 1991.

Afin de vérifier si les tendances générales de la répartition spatiale étaient les mêmes en 90 et 91 , la présence des mâles sur chaque quadrat en 1990 a été mise en relation avec celle des mâles sur le même quadrat l'année suivante (figure III.15)

Figure III.16:



La forte corrélation entre les répartitions spatiales de ces deux années est vraisemblablement liée à la reproduction.

2.2.2 Répartition spatiale des femelles:

Présence des femelles sur les différents quadrats :
L'échantillonnage porte sur 110 femelles en 1990 et 247 en 1991.
Figure III.17 a & b :

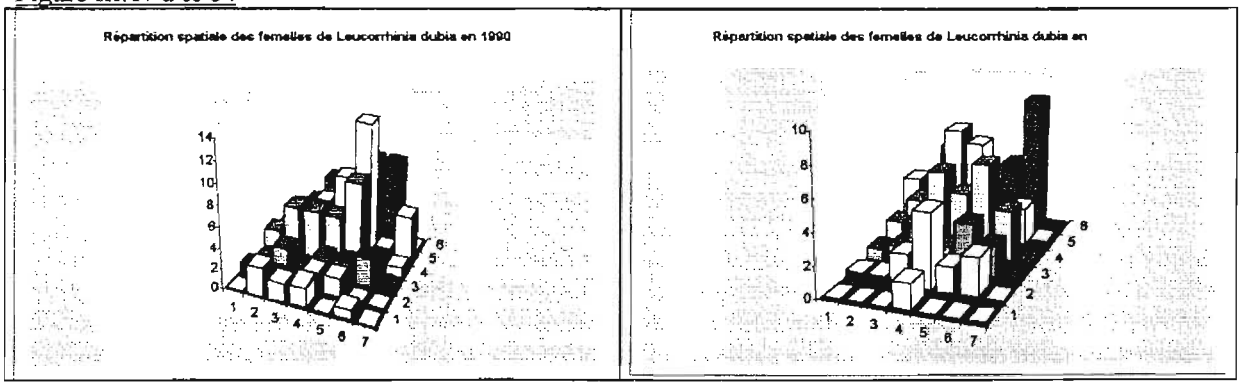


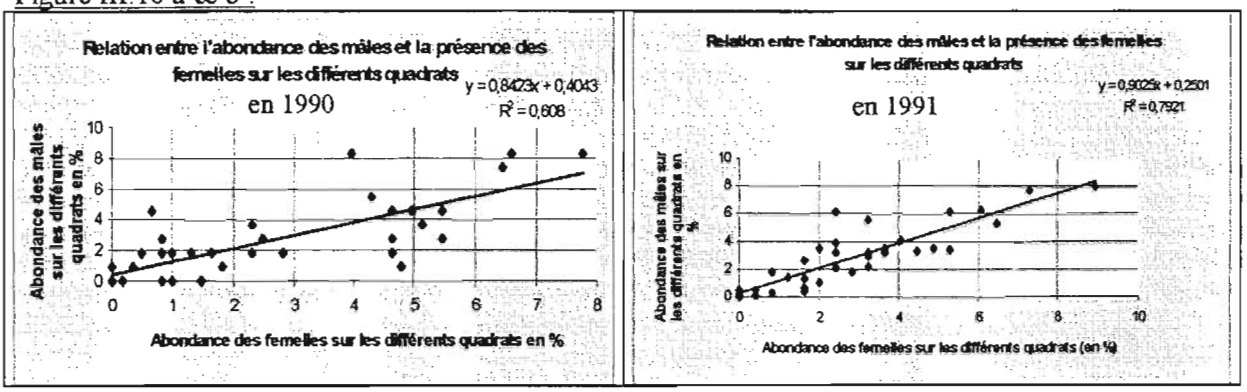
Tableau III.18 :

	moyenne m	variance σ^2	A's
1990	2,564	6,032	0,6225
1991	2,564	5,058	0,6615

$\sigma^2 > m \Rightarrow$ **La répartition** n'est donc **pas aléatoire**.
En 1990 ,l'amplitude d'habitat est légèrement plus faible mais présente surtout de plus fortes variations.

Par contre . si comme pour les mâles il existe des analogies entre la répartition des femelles en 1990 et 1991, la corrélation est moins importante (annexe III.14)

Choix des quadrats par les mâles:
Figure III.18 a & b :

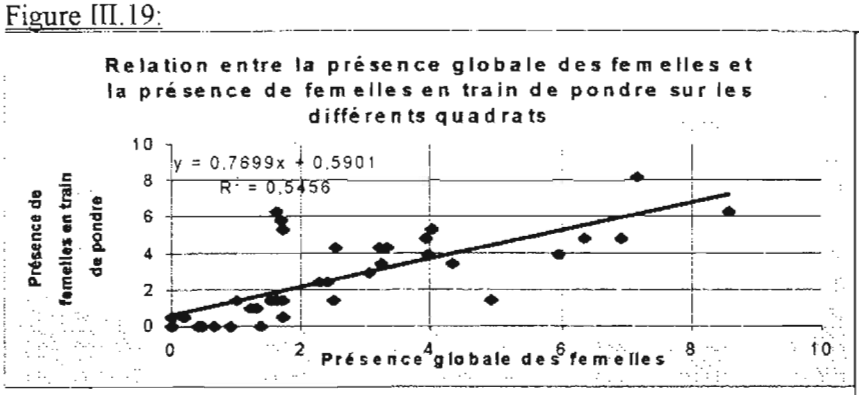


Le lien entre l'abondance des deux sexes sur les différents quadrats donne lieu à trois types d'interprétation :
①la présence des femelles conditionne celle des mâles ?
②la présence des mâles conditionne celle des femelles ?
③les préférendums sont identiques chez les deux sexes ?

Les mâles interceptent les femelles ,en vue de s'accoupler, dès leur arrivée sur la tourbière. La présence des femelles est donc de toute évidence modulée par le comportement des mâles. par contre , aucun élément ne permet d'affirmer que la présence des mâles conditionne celle des femelles .L'hypothèse selon laquelle la présence des **femelles conditionne** celle des **mâles** est hautement probable, mais il est difficile de la différencier de l'hypothèse du **préférendum commun**.

La ponte sur les différents quadrats :
Pour trancher entre ces deux hypothèses (① et ③) il faut ne prendre en compte que les femelles en train de pondre (seules ou gardées) .
Ces données correspondent à des points contact avec les femelles et ont été recueillies lors de périodes d'observations réparties de façon aléatoire durant les deux saisons d'étude et durant la journée. Une femelle observée sur plusieurs quadrats au cours d'une même journée donne plusieurs données. Au total 187 données de ce type sont disponibles en 1990 et 1991.
Ces données ne sont pas issues des données de capture recapture qui modifient trop le comportement des individus.
Y avait-il une relation entre la répartition des femelles en général et de celle des femelles en train de pondre?

Figure III.19:

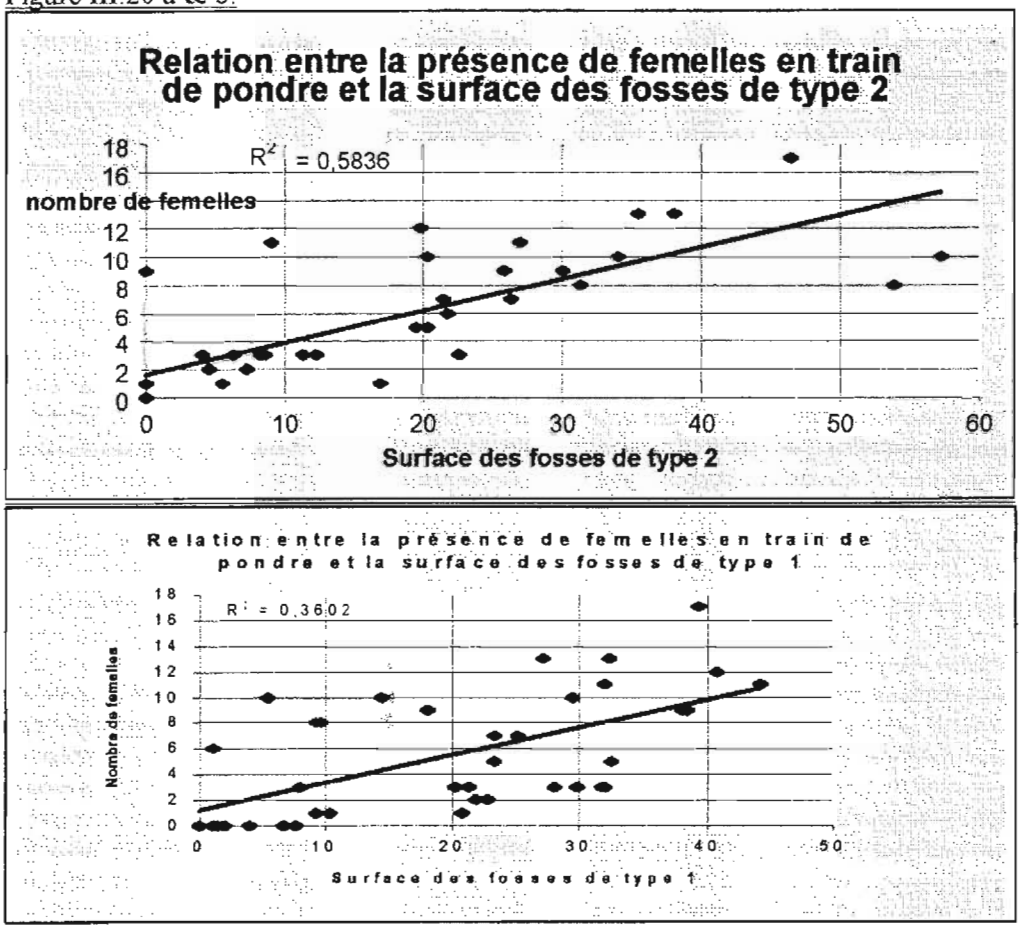


La corrélation entre les deux montre que les femelles sont présentes sur un quadrat donné , pour y pondre .

Cette corrélation peu élevée (r=0,74) signifie cependant que leur présence est modulée par un autre phénomène:
la présence des mâles ?

Choix des quadrats de ponte par les femelles :

Figure III.20 a & b:



Le facteur essentiel conditionnant la **présence** de **femelles pondeuses** semble donc être la surface des fosses de **type 2** (r= 0,764), c'est à dire des fosses à eau libre . La surface des fosses de type 1 n'est qu'un élément secondaire (r= 0,600) dans le choix des quadrats de ponte .

Le nombre d'oeufs par ponte ne présente pas de différences significatives entre les quadrats , ceci quelle que soit leur position sur la tourbière ou l'importance des fosses de type 2 .

Les fosses de **type 2** conditionneraient donc l'importance de la **ponte globale** , non par l'importance de la ponte individuelle mais par le **nombre** de **femelles** attirées .

Sur les fosses de type 2, la ponte est effectuée de façon préférentielle sur les bords (73 % des impacts de ponte , contre 27 % en eau libre)
Sur les fosses de type 1 , la ponte se fait aussi de façon préférentielle sur les bords (62 % dans un périmètre de 20 cm autour du bord) 31 % en zone centrale , et 7% en zone intermédiaire .
Ceci correspond sensiblement à l'abondance observée des jeunes larves.

Si l'attraction globale est liée à l'eau libre des fosses de type 2 , il existerait un choix au niveau des sites de ponte : les zones recherchées correspondant à la lisière entre les sphaignes et l'eau libre .

2.2.3 Fidélité spatiale:

Fidélité spatiale au site précédemment occupé:

Lors de chaque capture (suivie d'un marquage), la position des individus a été notée : le numéro de la fosse lorsque l'individu était capturé sur une fosse donnée .Dans de nombreux cas , les individus ont été capturés à distance intermédiaire entre plusieurs fosses ; le quadrat a été noté comme repère spatial.
Lorsque les individus sont recapturés ultérieurement , leur position est à nouveau notée .
Le problème était donc de voir si les individus revenaient sur la même fosse ou le même quadrat d'un jour sur l'autre .
Concernant la fidélité à une fosse donnée , 138 données de recapture étaient disponibles . Seuls 4 individus ont été retrouvés sur la même fosse , et ceci lorsque la recapture se situe le lendemain . Il n'y a donc **pas de fidélité à une fosse donnée**. Si le critère retenu n'est plus le numéro de la fosse , mais le type de cette fosse , on notera que, là encore, il n'y a **pas de fidélité à un type donné de fosse** .

⇨ Le territoire ne correspondrait pas chez les mâles (et les femelles) à une fosse donnée mais plutôt à une zone de la tourbière ?.

Cette zone pouvant correspondre au quadrat ,il fallait pour réaliser une étude globale à l'échelle de la tourbière standardiser la distance entre le quadrat d'origine et la quadrat sur lequel a été réalisé la recapture . Le nombre d'individus recapturés une fois est de 264 , et 76 d'entre eux ont été recapturés ultérieurement en 2, 3,4 à 5 fois.

Sur les schémas de l'annexe III.15, le mode d'évaluation de la distance entre le quadrat d'origine et celui de recapture est présenté. Aucune différence n'ayant été notée entre les mâles et les femelles , les résultats des deux sexes ont été mélangés dans l'analyse.

Les résultats obtenus (annexe III.16) montrent que la répartition n'est pas aléatoire , et que s'il n'existe pas de fidélité spatiale à l'échelle des fosses de tourbage , il existe une **fidélité spatiale à l'échelle des quadrats** .

Fidélité spatiale aux sites de développement larvaires:

Pour savoir si le site de développement larvaire conditionne le site de ponte ,il est nécessaire de marquer les imagos lors de l'émergence.

Peu de données sont disponibles en raison des problèmes de marquage des immatures à l'émergence et du très faible taux de survie durant la période d'immaturité .Les immatures marqués sont tous issus des fosses recouvertes d'un filet . Les données ont été cumulées pour les années 1990 et 91 .

Le principe d'évaluation de la distance entre le quadrat d'origine (où s'était effectué le développement larvaire) et le quadrat de recapture est le même que celui exposé précédemment (annexe III.15 & 16).

La distance observée d'après 32 recaptures, est ici de 1,81 (2,5 si la répartition avait été aléatoire lors du retour). Le quadrat où s'est effectué le **développement larvaire** semblerait donc influencer le **site de ponte**.

2.2.4 Répartition en dehors de la tourbière :

La technique d'étude consiste à réaliser un transect sur un **itinéraire précis** allant de la tourbière à la zone forestière en longeant les lisières des prairies et en inspectant trois clairières forestières. La durée de ce transect a été limitée à 20 mn afin de standardiser le temps. L'échantillonnage a été réalisé à proximité du midi solaire.

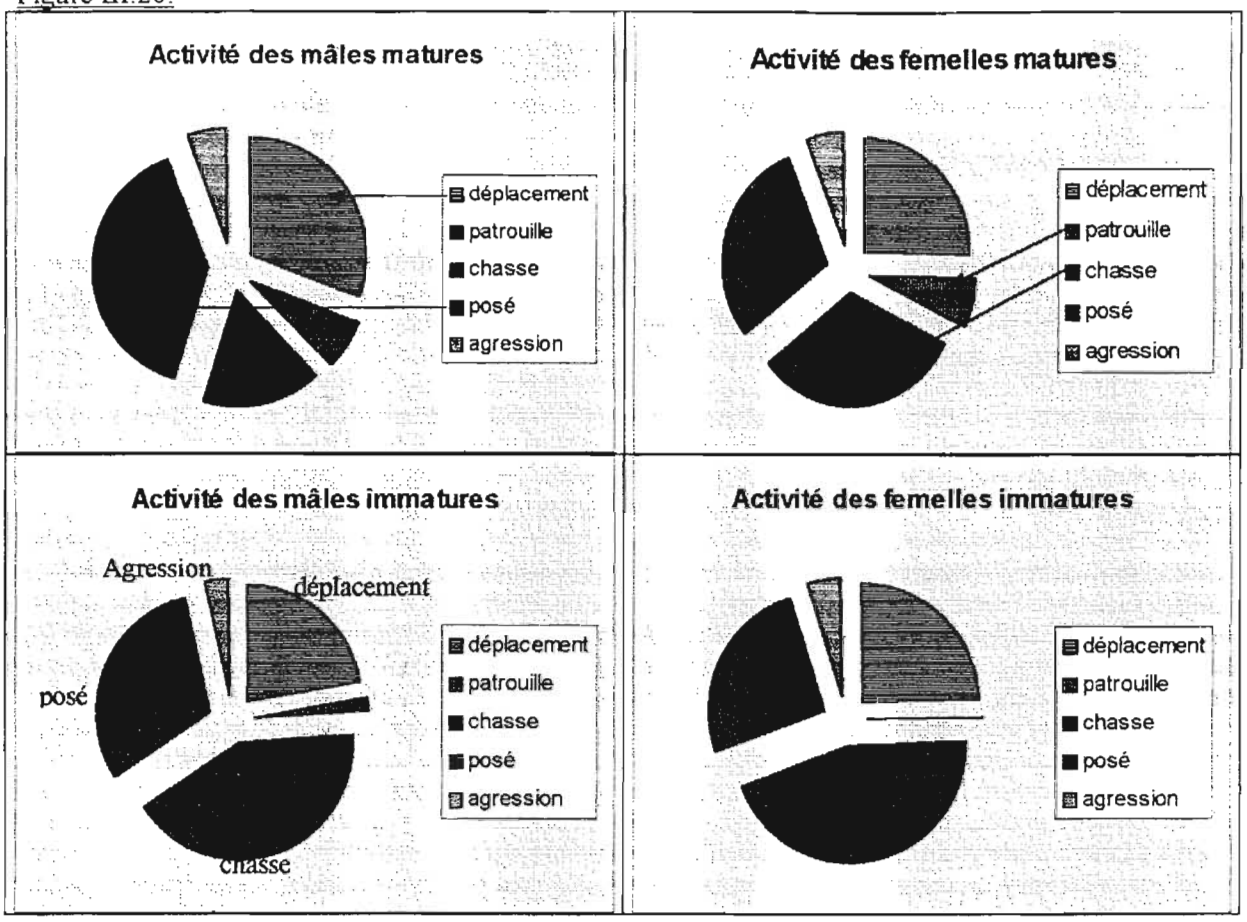
Tableau III.19:

	matures		immatures	
	mâles	femelles	mâles	femelles
déplacement	17	22	13	16
patrouille	4	6	1	0
chasse	9	27	24	29
posé	22	26	18	17
agression	3	5	2	3
total	55	86	58	65

Le nombre d'individus mâles matures observés lors de ces transects est significativement inférieur à celui des femelles matures. Ceci est vraisemblablement lié au fait que les mâles sont présents en plus grand nombre sur la tourbière .

Le nombre de mâles immatures est lui aussi inférieur à celui des femelles immatures , sans que cette différence soit cependant significative . La légère différence observée pourrait s'expliquer par la durée plus brève de la période d'immaturité chez les mâles .

Figure III.20:



Chez les individus matures , le temps consacré à la chasse est plus important chez les femelles que chez les mâles. Ceci se fait essentiellement au détriment du temps consacré au repos (posé) . Les femelles sont donc plus actives que les mâles ; cette stratégie d'acquisition des ressources liée à l'effort de ponte entraîne cependant une plus forte mortalité chez les femelles .

Chez les immatures , les différences sont minimes et non significatives . La survie plus faible chez les femelles durant cette période n'est donc pas ou peu liée à la stratégie d'acquisition des ressources , mais plutôt à la durée de cette période .

Les dortoirs nocturnes:

Les individus se regroupent en soirée en plusieurs essaims de quelques dizaines d'individus , à 5 ou 6 mètres sous les branches retombantes des Conifères .

Les quatre dortoirs observés semblaient essentiellement constitués d'immatures et se reformaient au même endroit pendant plusieurs jours ; il en existait peut-être d'autres mais ils sont très difficiles à repérer.

Ce comportement a été décrit par comme un comportement antiprédateur chez *Potamarcha congener* (JOSEPH & LAHIRI,1989) (MILLER,1989). Cela permettrai aussi aux imagos de voler plus tôt le matin (HASSAN,1976).

Relation avec la répartition des autres espèces sur la tourbière :

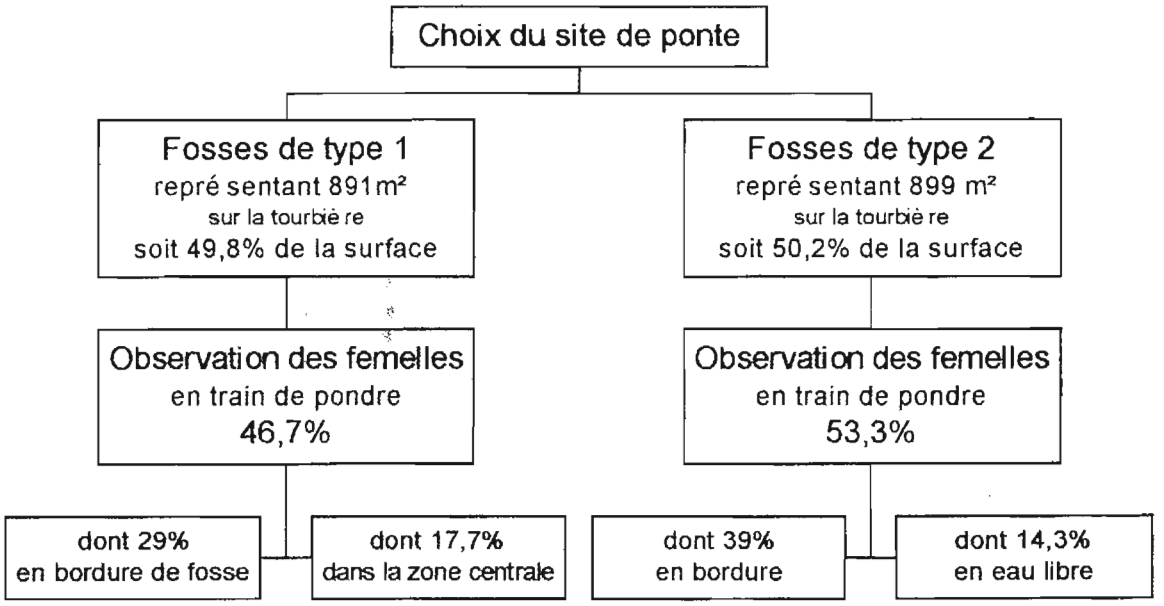
La répartition spatiale des principales autres espèces est présentée en annexe III.17 . *Leucorrhinia dubia* cohabite avec *Pyrrhosoma nymphula* et *Sympetrum danae* sur les mêmes quadrats et dans une moindre mesure avec les autres espèces.

Pyrrhosoma nymphula présente une occurrence élevée sur les fosses de type 2 (78 % des observations) alors que pour *Sympetrum danae* le type 1 (83 % des observations)est privilégié .*Libellula quadrimaculata et Aeshna juncea* sont aussi fréquemment observés sur ces deux types de fosse mais à des densités nettement plus faibles.

Lestes dryas est très fréquent sur les fosses de type 1e (88 % des observations) et Aeshna cyanea sur les fosses de type 2e (69 % des observations) où les *Leucorrhinia dubia* ne sont que très rarement observés.

Une certaine séparation spatiale se fait donc à l'échelle des fosses (et non pas à l'échelle des quadrats).

Figure III.22: Synthèse des phénomènes spatiaux liés à la ponte



Si le choix des quadrats est plus conditionné par l'importance des fosses de type 2 que de type 1 , le choix du type de fosse est sensiblement proportionnel à leur surface respective.

Cette surface étant équivalente la fréquence des visites des femelles sur les deux types de fosse l'est aussi , ce qui ne signifie pas que la ponte le soit elle aussi.

Il convient alors de quantifier cette ponte.

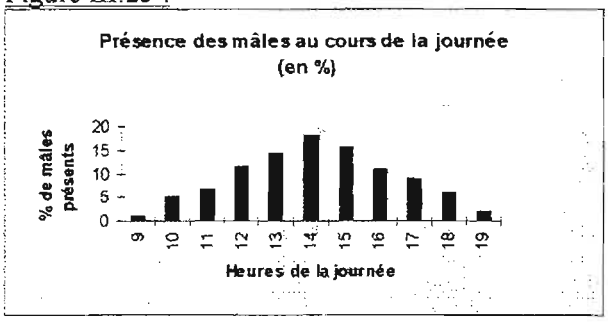
2.3 STRUCTURES TEMPORELLES ET PONTE :

2.3.1 Présence et activité des imagos matures :

Présence des imagos :

La présence des imagos exprimée en fréquence , a été étudiée par la méthode des points contacts sur un échantillon de 521 mâles et 122 femelles répartis par tranche horaire (heure d'été).

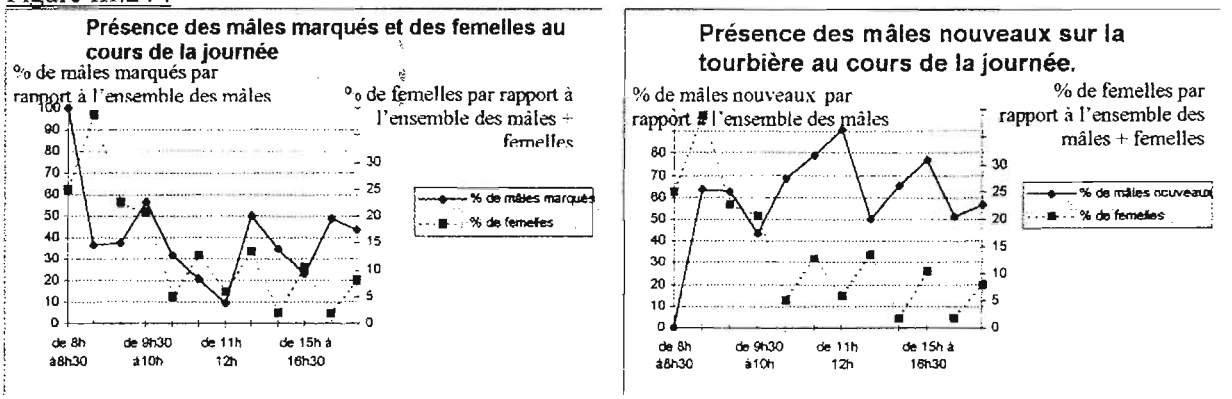
Figure III.23 :



Les mâles , durant la période d'étude (Juillet 1991) , présentent un pic d'abondance autour du midi solaire alors que la présence des femelles semble bimodale. Les observations issues des données de capture-recapture offrent une explication : certains individus femelles présents à 11 ou 12 heures sont parfois recapturés le même jour quelques heures après .

La présence des mâles a été étudiée pour voir si leur âge influait sur leur succès reproducteur . On peut considérer que plus un mâle est âgé et plus il a de chances d'être déjà marqué. Le pourcentage respectif de mâles marqués ou non , a été mis en relation avec la présence des femelles durant deux jours en Juillet (n= 403 mâles et n= 45 pour les femelles) . Les heures sont ici présentées en horaire international (G.M.T.)

Figure III.24 :



Durant cette courte période , il apparaît que les mâles déjà marqués , donc plus anciens viennent plus nombreux en début de journée , ce qui correspond ces jour là , à un venue plus importante des femelles . Les mâles plus jeunes , venus plus tardivement (après 9h30)ont un succès reproductif plus limité en raison du plus faible nombre de femelles présentes.

Les mâles présentent un turn over important . Près de la moitié des mâles présents sur la tourbière ne restent pas plus de 2 heures (observations issues des données de capture-recapture) et ceci d'autant plus

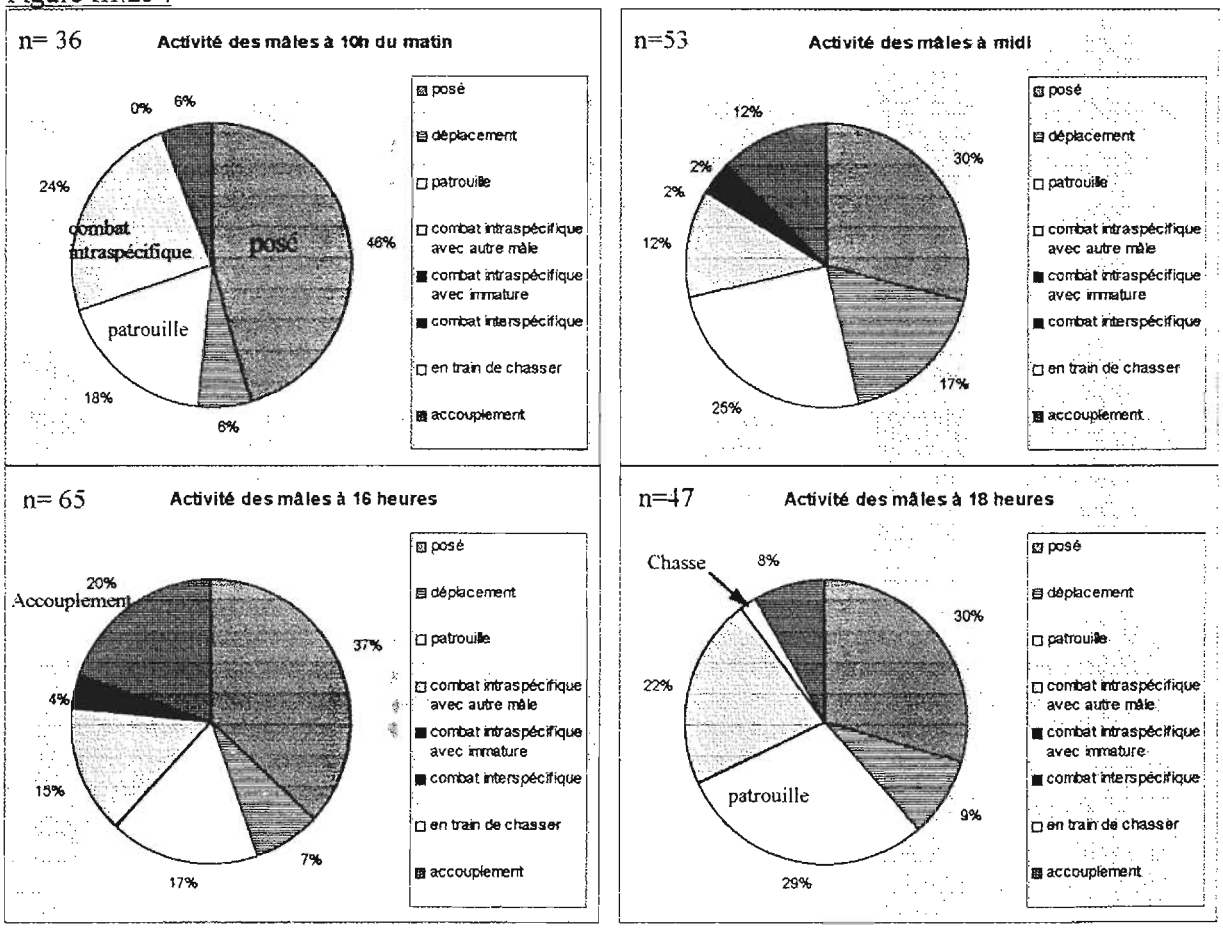
que la population est dense. Certains restent cependant presque toute la journée. La durée de fréquentation moyenne d'un mâle présent sur la tourbière est de 3h45mn.

Le turn over des femelles est beaucoup plus rapide (durée de fréquentation moyenne inférieure à 30 mn) avec pour certaines femelles deux visites le même jour sur le lieu de ponte espacées d'un retour à la zone forestière où elles retournent se nourrir.

Activité :

L'activité des imagos est étudiée par la méthode des points contacts sur cinq quadrats .L'activité attribuée à l'imago correspond à la première dans laquelle il a été observé de façon à ne pas surévaluer le vol induit par la présence de l'observateur.

Figure III.25 :



L'activité des mâles est uniquement **territoriale** (90 % de leur temps) ; ils **ne se nourrissent pas** sur la tourbière. Le temps consacré à l'accouplement augmente lors de la venue des femelles mais le pourcentage de temps consacré à cette activité à midi est inférieur à celui de 16h alors que les accouplements sont plus nombreux (figure III.23) , ce qui signifie que les accouplements sont plus brefs vers midi.

Il n'existe aucune corrélation entre la taille de la ponte et l'heure de la journée. La durée de l'accouplement où l'âge des mâles ne semble pas être un facteur déterminant de la fécondité des femelles

2.3.2. La ponte :

La ponte individuelle:

La ponte a été mesurée en prélevant les oeufs , selon la technique de McVEY (1984) et WATANABE & HIGASHI (1993) , sur 124 individus.

La ponte moyenne est de 743 +/- 77 oeufs .

Celle-ci n'évolue pas durant l'année , n'augmente que très peu en fonction de la taille de la femelle (r=0,5112), n'est ni corrélée au site (type de fosse) ni au quadrat de ponte.

$P_t = P_{f1} + P_{f7}$

où P_t est la ponte sur l'ensemble de la tourbière

où P_{f1} est la ponte sur l'ensemble des fosses de type 1

où P_{f2} est la ponte sur l'ensemble des fosses de type 2

La ponte par m² de fosses de tourbage.

L'évaluation de la ponte au m² ne peut se faire qu'à la fin Août, lorsque la période de ponte des imagos est achevée. Cette période de ponte ayant débuté depuis près de deux mois certains oeufs sont déjà éclos et il ne subsiste plus que leur coque. Le prélèvement s'effectue au cercle ou à l'échantillonneur.

La ponte sur les fosses de **type 1** (1a,1b,1c,2d & 2e) est évaluée d'après le tableau III.20: la ponte est sur la fosse H1 de 5949 oeufs par m²,sur la fosse H2 de 7057 oeufs par m² et de 13822 oeufs par m² sur la fosse H3. En faisant la moyenne des fosses et en tenant compte des effectifs échantillonnés dans chaque fosse , la ponte sur ce type de fosse est de **8943 oeufs par m².**

Tableau III.20. Ponte sur les fosses de type 1

	Nom de la fosse	Effectifs des oeufs échantillonnés	Effectifs des oeufs au m²
Fosses de type 1	H1	467	5949 +/- 5400
	H2	1126	13822 +/- 12784
	H3	554	7057 +/- 3922
	moyenne		8943

Tableau III.21 a et b : Ponte sur les fosses de type 2.

fosse H9	mur de sphaignes = 2 m²	fond = 7 m²	ponte totale
effectifs par m²	10510	3342	
effectifs globaux	21020	23390	**44410**

fosse H10	mur de sphaignes = 1,9 m²	fond = 4,56 m²	ponte totale
effectifs par m²	6510	1301	
effectifs globaux	12239	5932	**18171**

La ponte sur les fosses de **type 2** (2a, 2b, 2c & 2d) est évaluée d'après les tableaux III.21a & b à 44410 oeufs dans la fosse H9 de 9m² , à 18171 oeufs dans la fosse H10 de 6,46m² , soit en moyenne **4048 oeufs par m²** .

La ponte globale:

Le choix des types de fosses lors de la ponte a été estimé par la méthode des points. Les fosses de type 1 représentent au total 891 m² de fosses, contre 899m² pour les fosses de type 2. Les observations de femelles en cours de ponte montrent que 53,3 % pondent sur les fosses de type 2. contre 46,7% pour les fosses de type 1.

Tableau III.22.

	Fosses de type 1	Fosses de type 2
Ponte au m²	8943	4048
Surface utilisée pour la ponte en m²	891	899
Ponte totale	7968213	3639152
		11 607 365

$$P_t = N_f \times N_p \times O_p$$

où N_f est le nombre de femelles ayant vécu = 1017

où N_p est le nombre de ponte par femelle = ?

où O_p est le nombre d'oeufs par ponte = 743

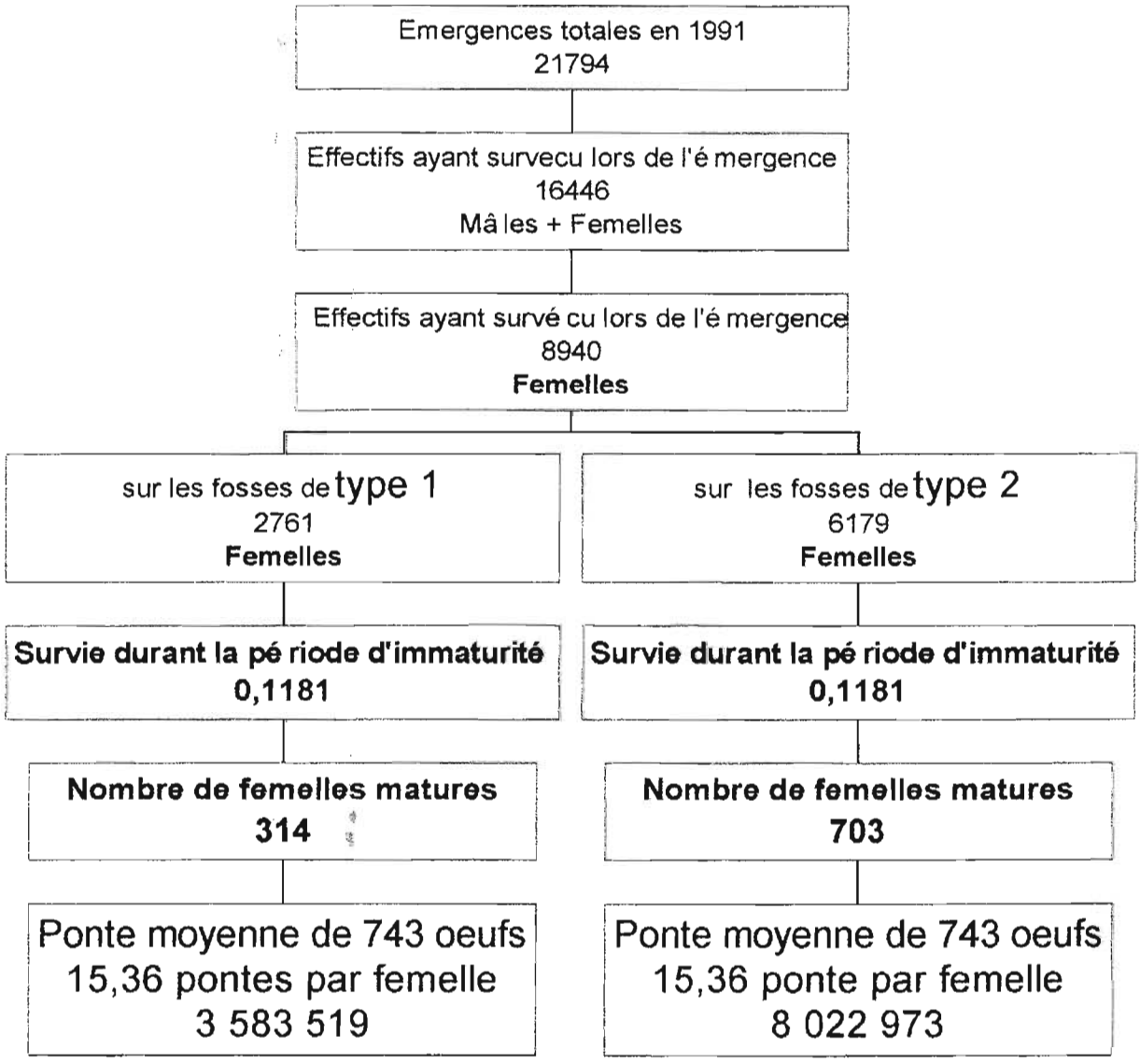
où P_t est la ponte totale , estimée dans le chapitre II = 11607365

⇨N_p = 15,36

Le nombre moyen de ponte par femelle est de 15,36 or l'espérance de vie des femelles n'est que de 14,5 jours ; on pourrait considérer que le nombre de ponte est sensiblement égal à l'espérance de vie , donc que les femelles pondent une fois par jour. Mais en 1991 , malgré des conditions climatiques relativement favorables à l'activité des imagos , les femelles ne sont pas venues pondre certains jours. Ceci signifie qu'elles **viennent** parfois **plus d'une fois par jour** ce qui confirme les observations de la figure III.23 .

III SYNTHESE DES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES DE L'EMERGENCE A LA PONTE:

Figure III.26.



Chapitre IV

tude du développement larvaire

Problèmes posés par l'étude des larves

Stratégies d'échantillonnage en fonction des différents types de fosses

Résultats de cinétique larvaire

La dynamique larvaire

Chapitre 4 :

ETUDE DU DEVELOPPEMENT LARVAIRE

La grande **abondance** des **émergences** sur les fosses de **type 1 et 2** laisse supposer que ces deux types de fosses sont **favorables** au **développement larvaire** de *Leucorrhinia dubia*.

Le but de cette partie est principalement l'étude de la survie de l'oeuf jusqu'à l'adulte dans ces deux types de fosse.

1 PROBLEMES POSES PAR L'ETUDE DES LARVES :

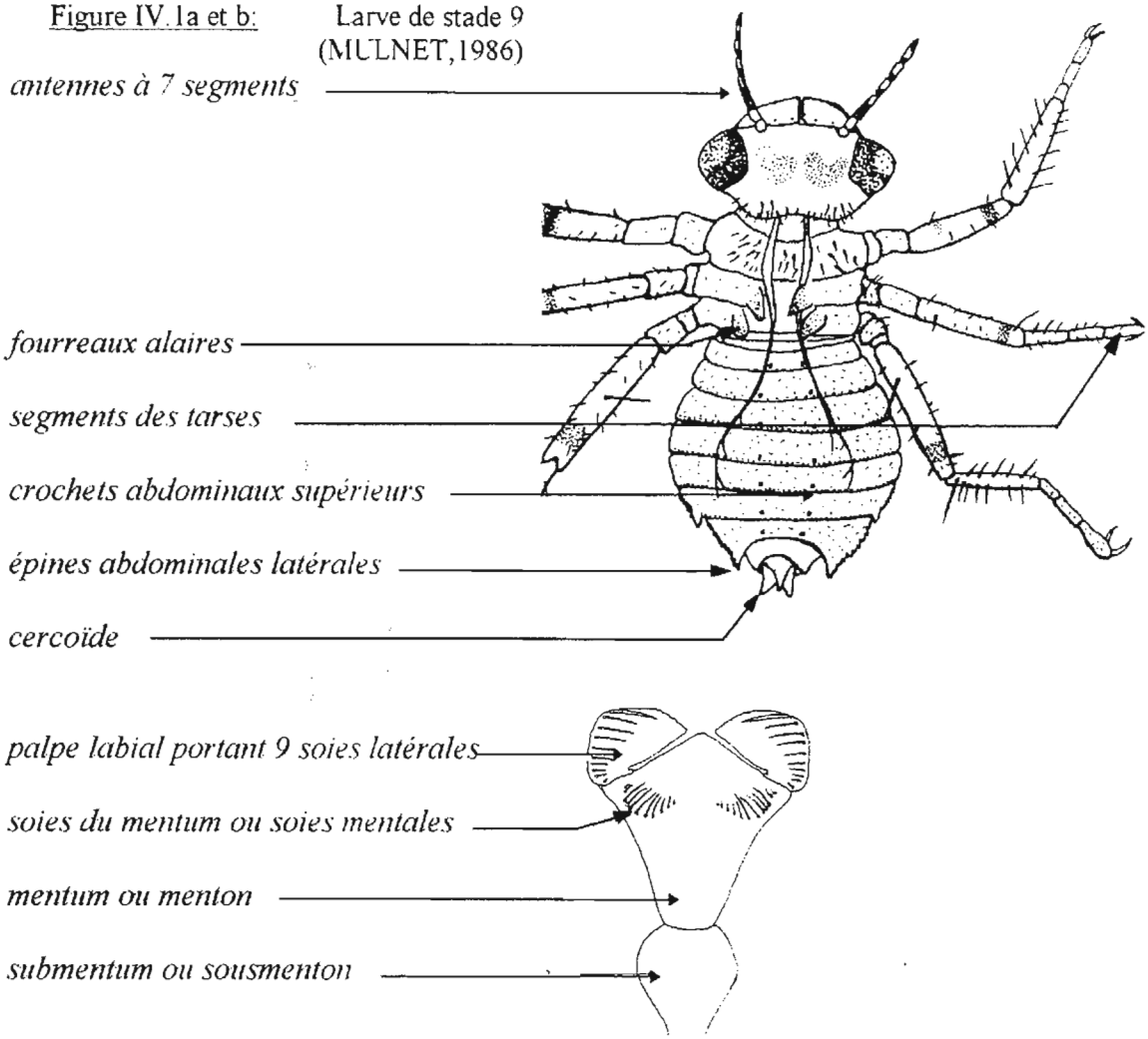
1.1 DETERMINATION DES STADES LARVAIRES :

Travaux de GARDNER:

Les travaux de GARDNER (1953) ont confirmé ceux de PRENN(1930) démontrant qu'il existait 13 stades larvaires, le premier étant très bref car il correspond à la pronymphe qui mue au bout de quelques heures ou jours selon les conditions thermiques essentiellement.

GARDNER (loc.cit) a conduit ses travaux en Ecosse , d'après l'étude de quelques dizaines de larves. GARDNER a eu recours , pour faire ces identifications aux critères quantitatifs et qualitatifs énoncés dans l'annexe IV.1.

Figure IV.1a et b: Larve de stade 9 (MULNET,1986)



Deux critiques concernent les résultats obtenus par cette technique :

① le faible taux de survie entre l'oeuf et l'imago conduit à ne raisonner pour les derniers stades que sur quelques (voir un seul) individu . Or il est indispensable d'appréhender la variabilité des différents critères de détermination .

② les stades potentiels identifiés d'après un élevage en laboratoire correspondent-ils aux stades observés in natura, et les critères d'identification restent-ils fiables?

Travaux personnels d'élevage en laboratoire:

L'élevage est indispensable même si la technique nécessite d'être améliorée.

Je me suis inspiré des techniques proposées par PILON & RIVARD(1979) , qui mettent leurs oeufs d'*Enallagma vernale* (Zygoptère) sous incubateur à une photopériode constante de 13 heures par jour , et à 25°C qui est la température optimale de croissance de la majorité des oeufs et jeunes larves

d'Odonates.L'alimentation est à base de plancton au début puis de vers blancs (Enchytraeus) et de Tubifex .

En 1985-86 , l'étude a été réalisée à partir de 136 premiers stades , mais il s'est posé le même problème que pour l'élevage de GARDNER : le fort pourcentage de mortalité fit que seuls 8 individus émergèrent. Le passage du premier au deuxième stade avait entraîné la mort de 12 individus (13%) à laquelle il faut ajouter celle liée au prélèvement d'une partie des individus (l'observation ne pouvant se faire sur le vivant ,ou , si elle l'est, entraîne un taux de mortalité post observation de l'ordre de 75 %).

Si l'on considère comme suffisamment représentatif un échantillon de soixante larves pour chaque stade, pour obtenir cet échantillon en dernier stade il faudrait partir d'un élevage de plus de 1500 premiers stades , ce qui pose certains problèmes de maintenance . Il fallait donc :

①soit se contenter d'un plus faible nombre d'individus de chaque stade , ce qui amenait en raison de la variabilité à une marge d'erreur qui me semblait trop élevée

②soit changer de stratégie et conduire des élevages complémentaires à partir de stades plus âgés (étude menée en 1990 & 91).

Les larves ont été maintenues à une température variant de 15 à 25 °C , en flacons individuels de 100 à 200 ml selon les stades larvaires . Les premiers stades ont été nourris du Rotifère Brachionus ruber , pour progressivement n'être plus nourris que de Chironomides (de quelques mm à plus d'un cm).

Je n'ai pas maintenu la température optimale de 25°C comme l'avait fait PILON & al. qui souhaitaient augmenter la vitesse du développement .En effet la température augmente le nombre de stades (WIGGLESWORTH,1972) chez les insectes en général , et chez les Odonates en particulier (SCHALLER,1960). La vitesse de croissance obtenue en élevage doit se rapprocher de celle observée in natura.

Les quantités de nourriture disponibles dans mon élevage sont sans rapport avec la disponibilité naturelle des proies . Les larves de Chironomes proposées en fin de développement ne correspondent pas à leur régime alimentaire essentiellement planctonique. La dépense énergétique pour la capture de ces proies ne correspond pas elle aussi au coût énergétique de la recherche de nourriture dans les conditions normales. Enfin les individus sont isolés dans des conteneurs pour éviter le cannibalisme et les confusions entre les différents individus. Mais comme l'ont montré MATHAVAN &.JARA GOPAL(1979) , chez *Mesogomphus lineatus* (Anisoptère) , la consommation est fonction du volume du conteneur .

L'introduction d'individus prélevés dans la nature, à des stades intermédiaires ,ne peut que limiter les effets négatifs liés aux conditions artificielles d'élevage .

Le tableau de l'annexe IV.2 présente l'ensemble des résultats des différents élevages . Les critères quantitatifs ont été présentés simultanément pour un stade donné, associés à chaque fois à leur écart-type ou au pourcentage d'individus s'écartant de la normale .

Le premier stade (pronymphe) cité dans les travaux de GARDNER a été écarté car il se caractérise trop du stade ultérieur , mais surtout parce qu'il ne s'agit que d'un stade éphémère de quelques heures .

Une nette similitude existe entre les deux séries de résultats ,seules des différences de détail apparaissent. Les résultats concernant les segments antennaires et les tarses sont rigoureusement identiques . Pour le nombre de soies mentales et latérales le nombre est le même , sauf pour le stade 9 : 11 soies mentales au lieu de 12 ,et 8 soies latérales au lieu de 9 . Il est à noter que au stade 9 , la variabilité est exceptionnellement élevée alors que pour les autres stades ,elle est étonnamment faible.
Par ailleurs , il est rare qu'un individu cumule deux anomalies (17 sur les 820 individus) ,et encore plus rare qu'il en cumule trois (5 sur 820) ; la discrimination semble donc fiable .

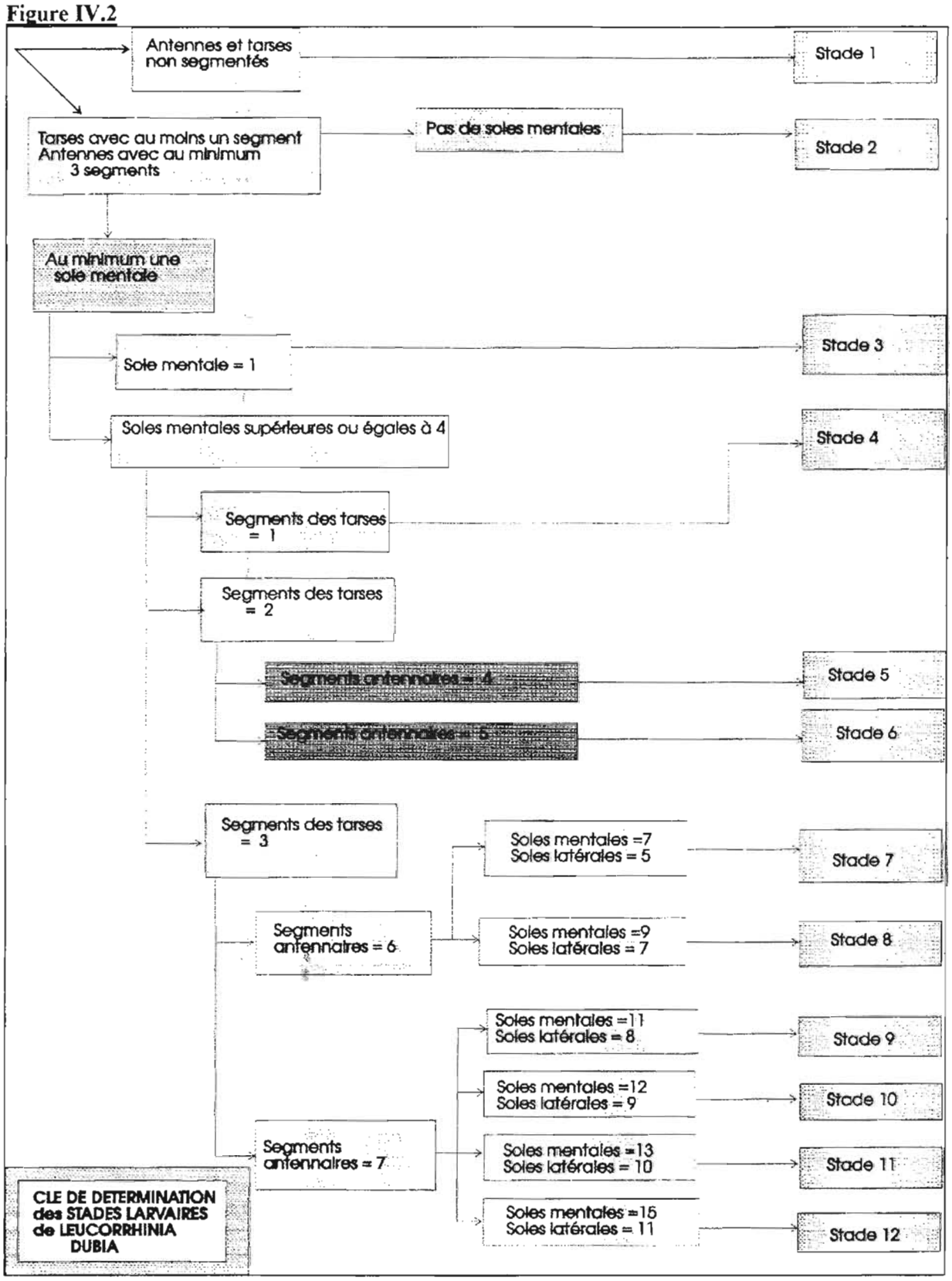
La longueur du corps diffère par contre des mesures de GARDNER , même si l'évolution est similaire . Les critères qualitatifs (fourreaux alaires, crochets et épines abdominales ainsi que Cercoïdes) semblent moins fiables car dépendants d'une certaine subjectivité . En effet , avec une certaine habitude on devine ces ébauches à des stades plus avancés que ceux cités par GARDNER .

La combinaison des seuls critères quantitatifs ,permet donc d'établir une clé de détermination fiable de la population étudiée. Les critères retenus sont présentés sous forme d'une **clé de détermination** dans la figure IV.2.
Cette clé est d'un usage simple , même si elle nécessite l'utilisation d'une loupe binoculaire et nécessite en moyenne un temps de trois minutes pour chaque détermination .

Descripteurs retenus pour une détermination rapide :

Dans le cadre de l'étude présente , le plan d'échantillonnage prévoyait l'identification du stade larvaire de 20000 larves. Cette clé de détermination nécessitant de consacrer environ trois minutes par larve. Il aurait fallu prévoir 1000 heures uniquement pour la détermination des stades larvaires de cette étude . Il convenait donc de mettre en place un système d'identification beaucoup plus rapide utilisant des descripteurs faciles à mesurer ,mais fiables.Les trois descripteurs retenus sont la longueur du corps, la largeur de la tête et la longueur du masque .

Figure IV.2



Le descripteur longueur du corps :

La longueur du corps est le critère le plus facile à appréhender (elle varie de 1 mm à 20 mm).Ce critère est cependant critiquable en raison :

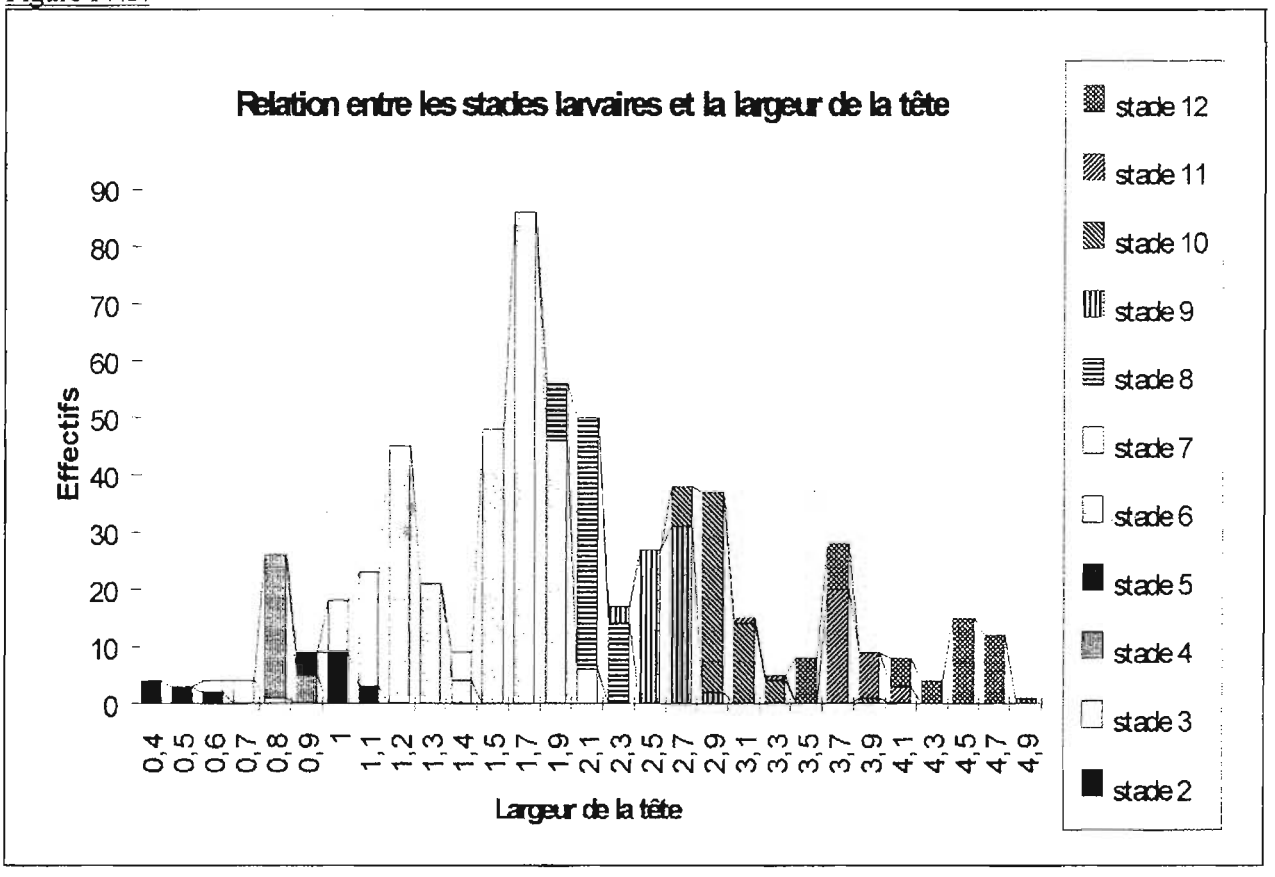
- de l'aptitude des larves à se rétracter ou à se détendre ce qui induit une assez forte variabilité .
- de la variation induite par l'ancienneté" dans le stade .
- d'un certain chevauchement des tailles entre stades voisins.(Annexe IV.3)

L'aptitude des larves à changer de longueur , a été testée chez des larves mesurées vivantes ,puis mesurées à nouveau après un mois de conservation dans le formol . On peut globalement noter une augmentation de la taille due à l'étirement des segments abdominaux . Cet allongement est plus important chez les individus venant juste de muer . Quelques individus , plus rares , se rétractent .
Il faut donc se méfier de ce phénomène pour l'étude des larves du début de la période d'échantillonnage conservées dans du formol à 3 % durant 2 ans.

Le descripteur largeur de la tête :

La largeur de la tête est par contre invariable quelle que soit la date de formolisation . Cette largeur se mesure en quelques secondes au grossissement 10 d'une loupe binoculaire .Il existe cependant toujours les problèmes de chevauchement des tailles (.figure IV.3) même s'il apparaît que ce phénomène est moins marqué que pour la longueur du corps .

Figure IV.3:



La longueur du masque est aussi un critère fiable , mais nécessite une manipulation de quelques dizaines de secondes voir nettement plus chez les très jeunes stades . Il subsiste toujours les mêmes problèmes de chevauchement de taille , mais l'inconvénient majeur est qu'il nécessite des manipulations de la larve , un changement d'objectif et induit donc une importante perte de temps .

Prise en compte simultanée des différents descripteurs

Selon PELLERIN & PILON (1977) l'observation séparée de ces trois critères n'apporte en théorie guère mais leur observation conjointe permet une séparation des stades .C'est aussi la conclusion de WAINSTEIN & TARANOVA (1977) , qui considèrent : le traitement statistique de caractères individuels comme impropre en raison de la variabilité et proposent l'usage de l'analyse en composantes principales pour séparer les différents stades larvaires des Odonates .

Plusieurs centaines de larves (657) ont été mesuré pour les trois descripteurs puis le stade larvaire a été identifié grâce à la clé de détermination .Les chevauchements de taille font qu'il est difficile de fixer un intervalle de taille correspondant à un seul stade larvaire .Les limites supérieures et inférieures sont donc fixées de façon si possible cohérente mais avec une part d'arbitraire. Par exemple , en ne raisonnant que sur la largeur de la tête (graphique I.5 ci dessus) la largeur maximum du stade 7 est de 2 et la largeur minimum du stade 8 est de 2,1 .Il y a cependant un taux d'erreur sur l'identification des individus dont la largeur de tête est de 1,9à 2 qui est de 17,9 % et pour les individus dont la largeur de tête est comprise entre 2,1 et 2,2 un taux d'erreur de 12 % .

Le pourcentage d'erreurs de ce type a été considéré en raisonnant sur le descripteur 1 (longueur du corps) le descripteur 2 (largeur de la tête) et le descripteur 3 (longueur du masque) ,en les prenant deux à deux puis en les prenant tous les trois ensemble . Les résultats sont consignés dans l'annexe IV.4.

La longueur du corps ainsi que celle du masque entraînent un taux d'erreur assez élevé: 26,18 et 24,81.
La **largeur de la tête** est par contre un **bon descripteur** avec **11,41 % de taux d'erreurs** .
Ce taux n'est cependant pas suffisant , mais lorsque le descripteur **largeur** de la tête est **couplé** à la **longueur** du corps le taux d'erreurs tombe à **6,54 %** .
Le couplage des descripteurs 1+3 , 2+3 et bien sur 1+2+3 diminuent ce taux d'erreur mais de 1 à 2 % seulement alors que le temps de détermination est décuplé .

Le choix s'est donc porté sur la **longueur du corps** associée à la **largeur de la tête** , ce qui a semblé un **compromis** acceptable entre le temps consacré et la précision souhaitable

Les résultats obtenus sont cohérents par rapport aux travaux antérieurs chez les Odonates .
L'analyse du développement larvaire avait été mise en relation avec la longueur du labium (ROSS,1971) , avec la largeur de la capsule céphalique (tête) (KIME,1974) , avec les deux (TROTTIER.,1971) et avec la longueur du corps (BEESLEY, 1972) .

FOLSTOM (1979) a , sur Anax junius (Anisoptera:Aeschnidae) évalué les corrélations entre descripteurs et fait la relation avec le descripteur biomasse :

corrélation	labium	longueur du corps	Masse Sèche
Largeur de la tête	0,928	0,986	0,981
Labium		0,977	0,976
Longueur du corps			0,975

Les descripteurs choisis pour l'étude larvaire sont mesurables sur les exuvies et permettent de faire le lien avec ceux choisis pour l'étude de l'émergence (chapitre 2).

RESUME:

- Le developpement larvaire se fait en **12 stades** .
- La clé permet une détermination fiable mais trop couteuse en temps.
- Des descripteurs de taille ont été utilisés : **largeur de la tête** couplée à la **longueur du corps**.
- Les erreurs dans l'identification des stades larvaires par cette seconde technique ont été évaluées grâce à la clé de détermination à 6,54% .

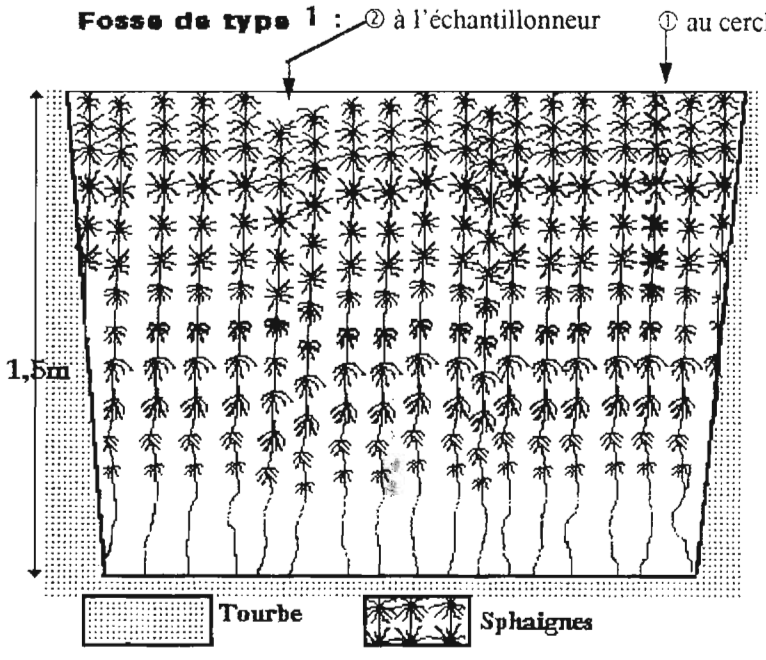
1.2 HETEROGENEITE DES BIOTOPES ET TECHNIQUES D'ECHANTILLONNAGE :

La prise en compte de l'hétérogénéité des deux types de biotope impose un effort d'échantillonnage. Il existe plusieurs centaines de fosses de type 1 et 2, ce qui permet une étude comparative; par contre leur petite taille (quelques m^2) et leur structure les rend très fragiles .Les techniques d'échantillonnage doivent donc être adaptées à la structure du biotope afin de limiter au maximum l'effet destructeur des prélèvements mais de ne pas réaliser un échantillonnage biaisé.

1.2.1 Techniques d'échantillonnage dans les fosses de type 1 :

Les fosses de type 1 qui semblent homogènes vues de dessus présentent une stratification très nette : une zone de Sphaignes trophogène dont l'épaisseur varie entre 10 et 50 cm , une zone où les Sphaignes sont en décomposition dont l'épaisseur varie de 20 à 30 cm suivie d'une zone purement vaseuse dont l'épaisseur varie entre 50 cm et 1m .

Figure IV.4.



L'outil de prélèvement doit prendre en compte cette stratification. Lorsque l'aire du cylindre prélevé n'excède pas 10 à 15 cm , le trou est rapidement comblé par l'expansion des Sphaignes avoisinantes . Par contre un prélèvement plus important crée une brèche non colmatée par les Sphaignes avoisinantes ,au niveau de laquelle s'effectuent des remontées de la vase du fond. Les ustensiles classiques de prélèvement appliqués à la surface de cette zone trophogène font plonger l'ensemble de cette strate qui reste solidarisée par les tiges entrelacées des Sphaignes.

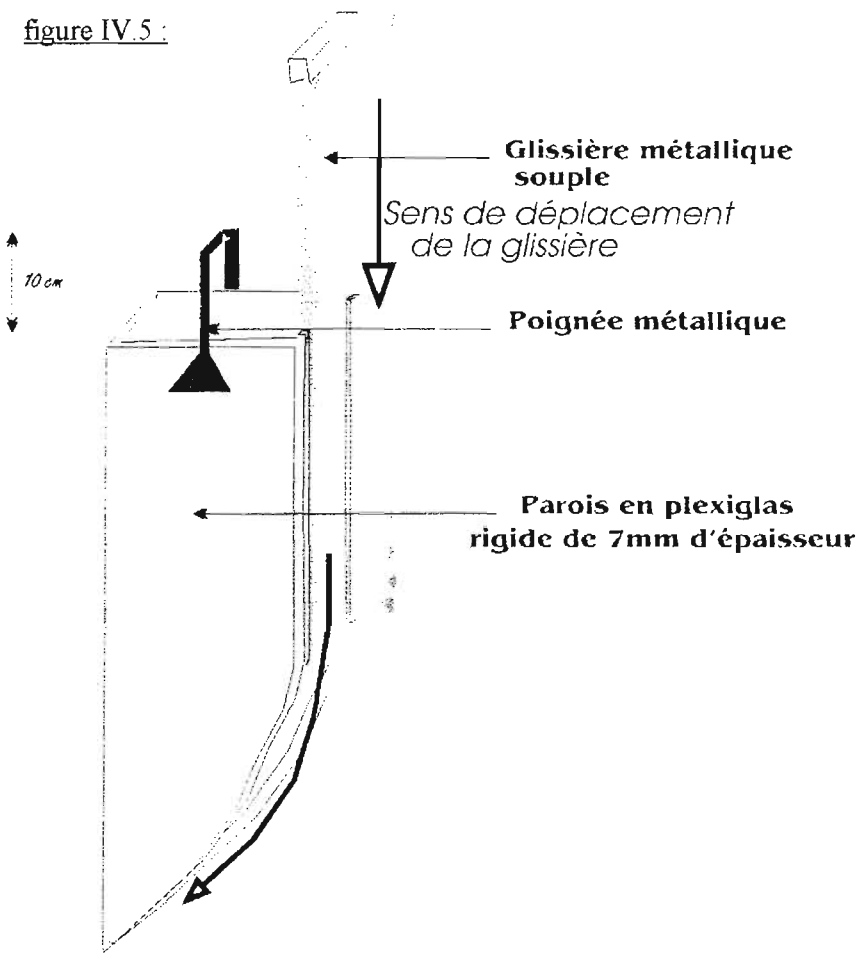
① La technique utilisée consiste à délimiter la zone de prélèvement (avec un cercle plastique de 14 cm de diamètre posé brièvement sur la surface) puis à saisir à la main cette zone ,à la retirer très

rapidement afin de limiter la fuite de certains individus,de poser cette poignée de Sphaignes sur une surface rigide et de découper cette colonne de Sphaignes tous les 10 cm .Les échantillons sont ensuite déposés en flacons individuels ,mis en caisse avant d'être entreposés au réfrigérateur avant le tri qui doit être fait dans les 48 heures .

Ce type d'échantillonnage sera ultérieurement appelé "**échantillonnage au cercle** "

② Cette zone a été aussi échantillonnée avec un appareil isolant très vite l'ensemble des sphaignes et du volume d'eau afin d'éviter une fuite vers le bas des larves. Ne trouvant d'appareil adapté, j'ai conçu un appareil (schéma ci dessous), qui sera, par commodité appelé «**échantillonneur**».

figure IV.5 :

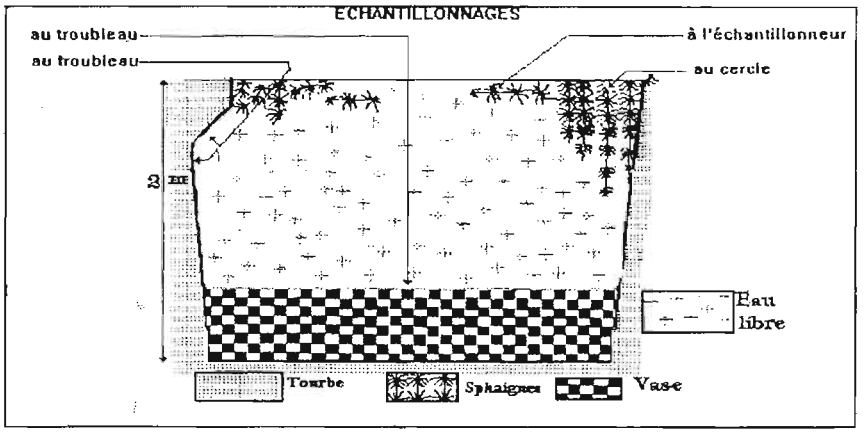


Cet "échantillonneur " est utilisé en tenant de la main gauche la poignée métallique et en enfonçant la partie en Plexiglas (glissière relevée de façon à ce que le milieu n'oppose pas de résistance) dans la zone à échantillonner; il faut alors rabaisser la glissière métallique souple qui ferme alors l'appareil. L'échantillon est alors versé dans un troubleau afin de laisser écouler l'eau . puis traité de la même façon que les précédents échantillons . Les remous crées par ce type d'échantillonnage sont limités si l'on prélève brutalement mais que l'on ressort l'échantillonneur doucement .

Cet échantillonneur s'est aussi avéré parfaitement adapté au prélèvement des Sphaignes surnageantes. Il a été aussi utilisé pour l'échantillonnage des fonds vaseux , du moins lorsque celui-ci n'est pas à trop grande profondeur , c'est à dire pas plus d'1,2 m (longueur du bras + de l'échantillonneur) .

1.2.2 Techniques d'échantillonnage dans les fosses de type 2 :

Figure IV.6.



Lorsque le fond vaseux est trop profond (dans certaines fosses échantillonnées à 1,75 m) le troubleau a été utilisé. Celui-ci est descendu verticalement ,de façon à ce que lorsqu'il entre en contact avec la vase ,il n'y ait qu'une faible surface de contact ce qui permet sa pénétration dans la vase.Un mouvement de rotation est alors effectué ,de façon à prélever la surface vaseuse à partir d'en dessous .
Il est alors remonté lentement de façon à limiter le brassage de la vase et sa remise en suspension dans l'eau libre .(échantillonnage "au troubleau ")

Dans ces fosses de type 2 , le mur de Sphaigne a été selon sa structure échantillonné soit "au **cercle**" s'il est assez large , soit à l'**échantillonneur** ,soit au **troubleau** lorsque le bord de la fosse n'est pas rectiligne .Dans ce cas le prélèvement se fait par "raclage" du bord , on ne raisonne donc plus en surface échantillonnée mais en longueur de fosse échantillonné. Les prélèvements sur le fond vaseux ont été fait selon la profondeur soit à l'échantillonneur ,soit au troubleau .

L'échantillonnage des sphaignes surnageantes s'est faite à l'échantillonneur. Le mur de sphaignes a été échantillonné au cercle et à l'échantillonneur.

Malgré les problèmes posés lors de l'analyse de données issues de types de prélèvement différents, trois (ou quatre) techniques d'échantillonnage : au "cercle" , à l'échantillonneur " et au troubleau selon deux méthodes de fond et raclage, ont été utilisées pour faire face à l'hétérogénéité des biotopes considérés.

Les échantillonnages réalisés avec l'échantillonneur ou avec troubleau peuvent être considérés comme peu biaisé : en effet les larves ne peuvent guère s'échapper. Par contre l'échantillonnage au cercle favorise la fuite des stades larvaires âgés et plus mobiles. La technique d'échantillonnage en elle même induit une sous estimation des stades âgés , mais cette technique a été maintenue car elle est peu destructrice et permet d' évaluer la répartition horizontale et verticale des différents stades larvaires .

L'échantillonnage à l'échantillonneur (et plus encore avec le troubleau) entraîne un mélange des Sphaignes vertes , pourrissantes et de la vase. Ce mélange pose problème lors du tri : les petites larves ont tendance à échapper à l'observateur (ceci lors de tri à l'oeil nu comme à la loupe binoculaire) L'échantillon en lui même n'est pas biaisé , mais son observation l'est : elle tend à sous estimer les stades larvaires les plus jeunes .

Il convenait donc d'évaluer la sous estimation liée à l'une et à l'autre de ces techniques d'échantillonnage

1.3 HOMOGENEISATION DES RESULTATS QUEL QUE SOIT LE MODE D'ECHANTILLONNAGE:

Les différents biais d'échantillonnage :

Le biais lié aux différentes techniques d'échantillonnage était la préoccupation de ANDRE, LEGENDRE &,HARPER en 1982 , qui avaient comparé la sélectivité de trois engins d'échantillonnage du benthos lacustre .

Un essai d'extraction indirect des larves ,par une méthode inspirée de la technique de ROSILLON (1989) s'étant avéré infructueux , le tri à l'oeil nu et à la loupe a été adopté .Biaiser les résultats n'est pas grave si l'importance de cette erreur est estimée.

Pour évaluer le % de fuite lors de l'échantillonnage et/ou d'oubli lors du tri ,le principe consista à tester simultanément sur une surface jugée homogène , l'échantillonnage au cercle, à l'échantillonneur et au troubleau. Cette manipulation est réalisée en plusieurs fois ,afin de limiter le rôle du hasard et de facteurs agissant ponctuellement (abondance des premiers stades liés à la proximité de la ponte par exemple). Il convient de disposer d'un échantillon statistiquement traitable , c'est à dire avoisinant les 1000 individus pour chaque type d'échantillonnage de façon à disposer de plus de 80 individus en moyenne par stade et pour chaque type de technique .

En évaluant (tableau ci-dessous) l'abondance moyenne par échantillon ,d'après les résultats déjà obtenus , le temps consacré au prélèvement d'un échantillon et le temps de tri de cet échantillon ,il fallait concevoir une manipulation matériellement possible dans le temps disponible .

Tableau IV.1.

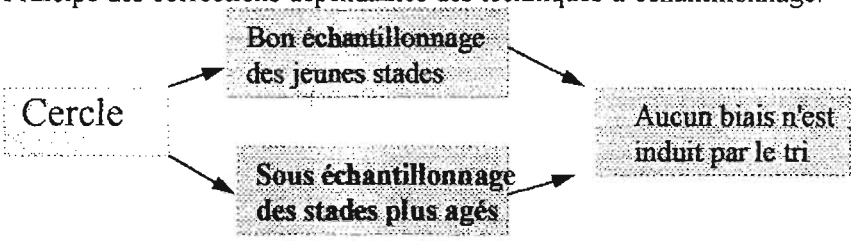
Echantillonnage	Effectif moyen par échantillon	Nombre d'échantillons nécessaires (pour obtenir 1000 ind.)	Temps moyen pour l'échantillonnage d'un échantillon	Temps moyen de tri d'un échantillon	Temps consacré
au cercle	27,5	36	10 mn	40 mn	30 heures
à l'échantillonneur	31,3	32	10mn	1 heure	37 heures
au troubleau	21	47	10 mn	1.5 heure	78 heures
TOTAL					145 heures

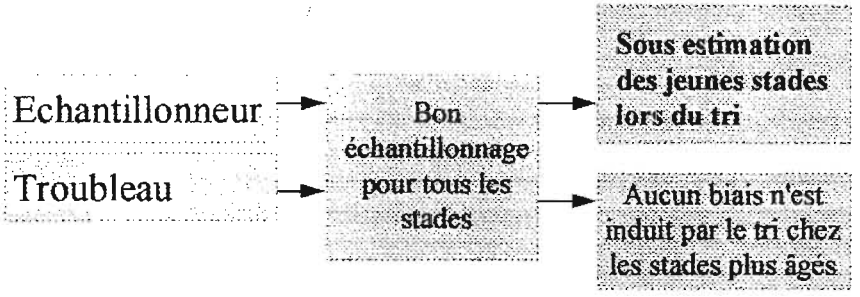
Par rapport à ce plan d'échantillonnage théorique , une première critique est que l'on est amené à suréchantillonner au troubleau en raison des effectifs limités par échantillon .Or ces effectifs sont sous

évalués du fait de l'oubli de nombreux jeunes stades ; il faut donc aussi tenir compte de la surface échantillonnée. La surface échantillonnée au cercle est de 78 cm², à l'échantillonneur de 196 cm² et au troubleau de 625 cm² . Le nombre d'échantillons prélevés au cercle doit être triplé alors que celui prélevé au troubleau doit être divisé par trois.Il est obligatoire de limiter l'échantillonnage au troubleau qui est trop destructeur.

Evaluation des abondances sur un même biotope par des techniques différentes :

Principe des corrections dépendantes des techniques d'échantillonnage.





Comparaison cercle échantillonneur : Annexe IV.4 (détail des calculs)
Comparaison échantillonneur troubleau: Annexe IV.5 (détail des calculs)

Etablissement du coefficient de correction :

(perte + oubli) par comparaison de zones « homogènes échantillonnées selon les trois techniques.

Tableau IV.2 :

Echantillonnage	au cercle	à l'échantillonneur	au troubleau
stade larvaire	coefficient multiplicateur	coefficient multiplicateur	coefficient multiplicateur
12	x 4,277		
11	x 5,342		
10	x 2,098		
9	x 1,892		
8	x 1,242		x 1,507
7		x 1,438	x 1,509
6		x 1,899	x 1,818
5		x 1	x 2,489
4		x 1	x 3,342
3		x 1	x 6,087
2		x 4,6	x 12,139
1		x 20,63	x 24,255

Aucune de ces méthodes n'est parfaite: au cercle il y a sous-estimation des grosses larves , et l'inverse pour les deux autres techniques .

Le % d'oubli permet de connaître :
le nombre de stades âgés , même si l'échantillonnage se fait au cercle .
le nombre de jeunes stades , même si l'échantillonnage se fait au troubleau ou à l'échantillonneur.

Les coefficients ci-contre ont été utilisés pour corriger ce % d'oubli.

1.4 DETERMINATION DE LA DUREE DU DEVELOPPEMENT :

1.4.1 Données bibliographiques :

La durée du cycle est estimée selon les auteurs entre 2 et 5 ans(ou plus). Les cycles les plus brefs étant cités à basse altitude et faible latitude , les cycles plus longs cités pour les zones montagneuses et/ou arctiques .

Les oeufs ne subissent pas de diapause embryonnaire , ils ont un développement direct et l'éclosion se fait quelques jours à semaines après la ponte .

La métamorphose ne s'effectue que s'il y a eu induction puis levée de la diapause touchant le dernier stade larvaire (NORLING (1976 & 84) .Les observations de PRENN(1930) qui en captivité a montré que le développement pouvait s'effectuer en onze à douze mois surprennent alors ; ses techniques d'élevage n'ayant pas été citées avec précision (c'était en 1930 !), il est difficile de tirer profit de ces informations .

Concernant les stades larvaires , il ne semblerait pas qu'il y ait d'autres diapauses , tout au plus des quiescences hivernales . Certaines observations de terrain m'ont pour le moins surpris : des larves âgées étaient actives alors qu'une couche de glace de près de 20 cm recouvrait les fosses ,mais que le soleil brillait (Février 1990)!

COPPA (1989) ayant creusé 12 fosses de tourbage pour favoriser l'extension d'espèces d'Odonates en régression dont *L.dubia* sur un Haut-marais évolué des Ardennes a noté l'émergence de L.*dubia* au bout de 2 ans. Ceci signifie qu'à cette basse altitude (300 à 500 m) l'espèce peut avoir un cycle court .

De nombreuses études visent à définir si le cycle est univoltine ou semivoltine: SCHALLER (1972) ,sur *Aeshna mixta* , ARAI & MURABAYASHI (1986) sur *Aeshna juncea* , PELLERIN & PILON (1977) puis RIVARD &.PILON(1978) chez *Enallagma vernale* ,

Plusieurs auteurs ont noté des phases de croissance distinctes au cours du développement larvaire PELLERIN & PILON (1977) puis RIVARD &.PILON (1978) chez *Enallagma vernale* , VAN BUSKIRK (1990) chez *Aeshna juncea* .

Les variations inter et intraspécifiques dans la **durée** du **cycle** et la **vitesse** de **développement** témoignent de la grande **plasticité du cycle de développement larvaire chez les Odonates .**

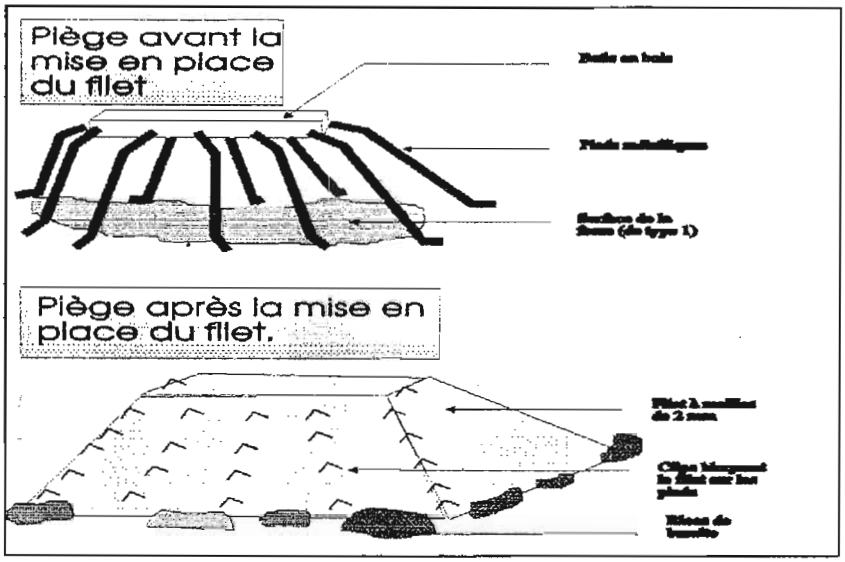
1.4.2 Méthode d'étude de la durée du cycle :

Technique des filets :
Des filets ont été mis en place sur plusieurs fosses(cf figure IV 7) ces fosses empêchant la ponte et ainsi le recrutement d'une nouvelle cohorte.

Figure IV.7.

Choix des fosses:
2 fosses de type 1
2 fosses de type 2
4 fosses témoin
de type 1 et 2

Durée de l'étude:
3 ans



Aspects critiques :

La mise en place du filet entraîne plusieurs modifications pouvant avoir des conséquences sur le développement:
① une *augmentation globale de la température* (effet de serre) avec une limitation des écarts thermiques , ce qui globalement doit avoir des conséquences favorables.
② une *diminution de la luminosité* , ce qui devrait réduire la productivité primaire donc se répercuter sur les consommateurs secondaires.
③ des *perturbations* concernant les *consommateurs primaires* et indirectement sur les consommateurs secondaires, ce qui devrait être défavorable
④ une *augmentation de l'humidité* globale sous l'enceinte , ce qui en limitant l'évaporation limite dans une faible mesure les variations du niveau de l'eau dans la fosse .

Pour **limiter ces perturbations** climatiques et biotiques , les filets n'ont été disposés que quelques jours avant la période d'émergence et retirés une dizaine de jours après la période de vol des imagos de toutes les espèces.

Il n'y a pas eu de variations significatives concernant les descripteurs de taille utilisés pour décrire les stades larvaires de *L.dubia*. La période d'émergence n'a pas été décalée (pour autant qu'il soit possible de l'évaluer de par le très faible nombre d'individus dans les fosses de type 1).

Sur les fosses de type 2,les émergences étaient, légèrement supérieures aux prévisions en 1991 et inférieures en 1992 .Les faibles émergences 1992 laissent supposer un fort taux de mortalité , probablement lié au cannibalisme .

Les perturbations existent mais ne semblent cependant pas majeures.

Les principes d'évaluation des effectifs des différents stades larvaires seront présentés dans la partie 2 de ce chapitre .Dans le tableau ci dessous , sont présentés les effectifs par m^2 , pour la moyenne des fosses témoins et pour la moyenne des fosses recouvertes de type 1 .

Les figurés utilisés ci dessous permettent de visualiser les stades larvaires les cohortes manquantes à cause du filet dans le tableau IV.3.

	cohorte 1989 manquante
	cohorte 1990 manquante
	cohorte 1991 manquante
	cohorte 1992 manquante
	cohorte 1993 manquante

Tableau IV.3:

dates	Aout	1990	Octobre	1990	Avril	1991	Juillet	1991	Nov.	91
fosse	témoin	couverte	témoin	couverte	témoin	couverte	témoin	couverte	témoin	couverte
stade 12						91				
stade 11	556		200				370	200	205	200
stade 10	267	267	882	172	321	133	267	27	82	160
stade 9	522	542	362	412	241	201	241	386	334	193
stade 8	765	79	380	271	142	343	316	206	170	301
stade 7	977	255	420	519	459	403	170	318	93	102
stade 6	679	414	153	300	217	234	99	64	435	
stade 5	127	191	306	27	153	64	99		59	
stade 4	42		38		548		113		88	
stade 3	382		612		433		241		480	
stade 2	564		383		267		57		852	
stade 1	200						113		97	
total	5081	1748	3736	1701	2781	1469	2086	1201	2895	956

dates	Mai	1991	Juin	1991	Aout	1992	Aout	1993
fosse	témoin	couverte	témoin	couverte	témoin	couverte	témoin	couverte
stade 12			26		26	9		36
stade 11	121	83	13		100	125		
stade 10	49	167	153	357	54			
stade 9	197	90	242	230	200	44		
stade 8	187	237	114		291			
stade 7	174	207	569	73	507			
stade 6	301	16	266	48	817			
stade 5	139		392		389			
stade 4	104		753		179			
stade 3	937		281		102			
stade 2	660				140			
stade 1	35				51			
total	2940	800	2809		2856	178		36

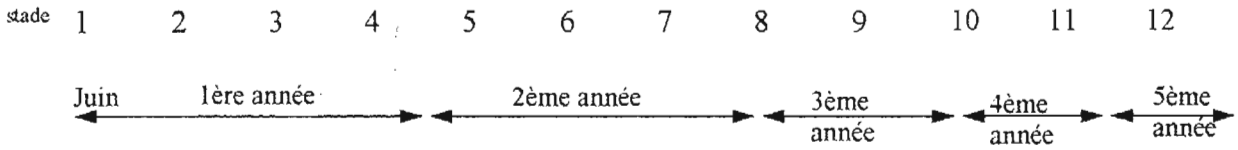
La détermination des cohortes se fait donc par comparaison des cohortes manquantes sur les fosses recouvertes avec les fosses témoin.

Lorsque le nombre de stades est suffisamment élevé dans une cohorte , l'analyse modale a été utilisée (FRONTIER,1991) avec une décomposition par méthode graphique de l'histogramme plurimodal (chaque mode correspondant à une cohorte donnée). Certains stades larvaires appartiennent simultanément à deux cohortes (exemple du stade 6 en Juillet 1991). En se

appartiennent simultanément à deux cohortes (exemple du stade 6 en Juillet 1991). En se basant sur des critères de pigmentation il est possible de savoir s'il s'agit d'un stade de la cohorte 1990 qui vient de muer ou s'il s'agit d'un stade de la cohorte 1989 qui n'a pas encore mué. Des critères morphologiques peuvent venir compléter cette détermination (position des yeux chez les stades 12).

Une analyse plus fine montre que :

La 1ère année	de Juillet à Décembre	passage du stade 1 au stade 5 au maximum
	de Janvier à Juin	passage des stades 4/5 au stade 6
La 2ème année	de Juillet à Décembre	passage au stade 7 (avec quelques individus encore au stades 5/6)
	de Janvier à Juin	passage au stade 8 (avec quelques individus encore au stade 6/7)
La 3 ème année	de Juillet à Décembre	passage au stade 9 (avec quelques individus encore au stade 8)
	de Janvier à Juin	passage au stade 10 (avec quelques individus encore au stade 9)
La 4 ème année	de Juillet à Décembre	passage au stade 11 (avec de nombreux individus encore au stade 10)
	de Janvier à Juin	passage au stade 11 (avec quelques individus encore au stade 10)
La 5 ème année	de Juillet à Décembre	passage au stade 12 (avec entrée en diapause)
	de Janvier à Juin	attente au stade 12 (avec levée de diapause)



Les données de ce tableau montrent que le développement se fait en 5 ans dans les fosses de type 1.

1.4.4 Présentation des Résultats sur les fosses de type 2 :

Dans le tableau ci dessous , sont présentés les effectifs par m², pour la moyenne des fosses 2 témoins et pour la moyenne des fosses recouvertes de ce type.

Les figurés ci-dessous permettent de visualiser les cohortes manquantes à cause du filet .

	cohorte 1990 manquante
	cohorte 1991 manquante

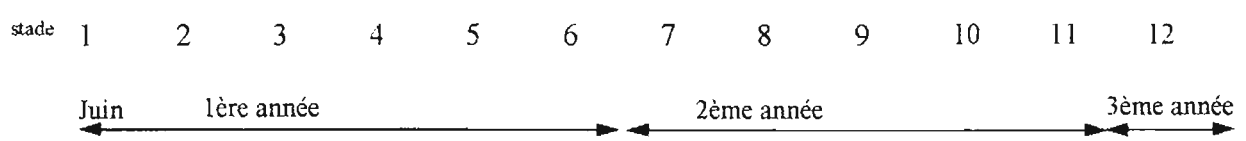
Tableau IV.4 :

dates	Aout	1990	Octobre	1990	Avril	1991	Juillet	1991	Nov.	91	Mai	1992
fosse	témoin	couverte	témoin	couverte	témoin	couverte	témoin	couverte	témoin	couverte	témoin	couverte
stade 12	56	51	54	30	55	31	40	16	19	6	18	11
stade 11	26	13	12		33		53	16	5		26	
stade 10	70		33	10	39	10	22		24		31	
stade 9	35	38	30	40	29	92	21	8	54		29	
stade 8	61	26	34	70	72	31	26	24	69		49	
stade 7	53	37	54		80		38		47		108	
stade 6	86		76		35		128		26		57	
stade 5	32		83		24		60		14		43	
stade 4	69		62		36		11		16		146	
stade 3	74		39		1				147			
stade 2	11								154			
stade 1	6											
total	580	164	479	150	403	163	400	64	575	6	506	11

L'information principale apportée par ce tableau est que le développement se fait en **3 ans** dans les **fosses de type 2** .

Une analyse plus fine montre que :

La 1ère année	de Juillet à Décembre	passage du stade 1 au stade 6/7 au maximum
	de Janvier à Juin	passage des stades 4/5 au stade 6/7
La 2ème année	de Juillet à Décembre	passage au stade 11 (avec des individus encore au stades 8.9)
	de Janvier à Juin	passage au stade 11 (avec quelques individus encore au stade 9)
La 3 ème année	de Juillet à Décembre	passage au stade 12 (avec entrée en diapause)
	de Janvier à Juin	attente au stade 12 (avec levée de diapause)



La durée du développement larvaire est de :
5 ans dans les fosses **de type 1**
3 ans dans les fosses **de type 2**

JOHNSON(1987& 91) a montré que chez *Tetragoneuria cynosura* (Anisoptère) ,une faible proportion (25% de la cohorte était univoltine et propose plusieurs facteurs diminuant la proportion d'individus à cycle court chez cette espèce :

en dispersant la ponte ,
en exploitant la compétition entre larves ,
en augmentant les interférences entre larves de la même cohorte ou de cohortes différentes,
en favorisant la prédation par les plus grosses larves .

Pour savoir pourquoi le développement était plus lent dans certains types de fosses et plus court dans d'autres, j'ai privilégié **l'étude comparative de ces deux types de fosses** .

2 STRATEGIES D'ECHANTILLONNAGE DANS LES DIFFERENTS TYPES DE FOSSE :

L'analyse de la distribution spatiale des insectes est indispensable pour comprendre leur dynamique dans les environnements aquatiques (HILDREW &al ,1980) , (JOHNSON & CROWLEY ,1980) et (HUGGINS & DUBOIS ,1982) chez Odonates, (SPENCE & SCUDDER ,1980) chez les Hétéroptères , (ALLAN ,1982) chez les Plécoptères, (MARTIN,1985) chez les Trichoptères .

En effet cette analyse est indispensable pour réaliser un échantillonnage fiable , mais aussi pour comprendre les interrelations entre les différents stades larvaires (CROWLEY,& al , 1987).

Les travaux de(BLOIS, 1988) ; (HEADS,1986) montrent les relations entre le stade larvaire et le régime alimentaire mais aussi son importance vis à vis de ses interactions avec les autres stades . Les indices de diversité intégrant le poids des écophases prennent alors un sens fonctionnel .

L'échantillonnage tel que présenté ci-dessus ne serait pas le seul mode d'estimation de la population . Certains essais de capture-recapture ont été tentés en 1985 .Le marquage se faisait en sectionnant les tarses de l'une des pattes de la larve .Cette technique avait donné des résultats imprécis mais plausibles.Cependant cette technique est trop destructrice (ce qui n'avait pas eu le temps d'apparaître en 1985 ,en raison de la brièveté de l'étude) et basée sur le fait que les individus se répartissent de façon aléatoire ce qui n'est pas toujours le cas.

Une nouvelle méthode de marquage des larves a été proposée pour les larves d'insectes aquatiques et testée sur plusieurs espèces d'Odonates (ROWE, 1979) .Elle consiste a faire une marque colorée fluorescente sur le fémur ou le tibia de la larve .Cette marque tient plus de 3 mois . Cette technique présente l'avantage de permettre un marquage individuel .Ce n'est pas dans les techniques de capture-recapture que cette méthode pourrait s'avérer intéressante mais plutôt pour tester la mobilité des différents stades larvaires à différentes échelles de temps .

Un échantillonnage «classique» a été préféré aux techniques de capture recapture. Le modèle d'échantillonnage présenté en annexe IV.6 résume les différentes étapes de l'échantillonnage et du traitement des données ainsi que les techniques choisies.

2.1 DANS LES FOSSES DE TYPE 1:

2.1.1 Principes d'échantillonnage:

L'échelle temporelle d'observation :

Dans ce type de biotope la surface des fosses est prise sous la glace une bonne partie de l'hiver et l'accès à la tourbière n'est guère possible lors des périodes de neige .

L'échantillonnage ne s'impose d'ailleurs pas en hiver , car les *Leucorrhines* en diapause ne présentent pas de croissance et ne sont soumises qu'aux phénomènes de mortalité. Un échantillonnage avant l'hiver et un autre juste après la fonte des neiges suffisent.

⇒ Il convient donc d'échantillonner de Mars (ou plus tard selon les années) jusqu'à Octobre/Novembre.

L'approche est résolument **diachronique** sur une période de deux ans, mais le cycle étant plus long que prévu, une démarche **synchronique** a été surimposée Cette seconde démarche imposait de cerner avec précision les différentes cohortes de cette population

Le **pas de temps** choisi est mensuel ce qui est souvent le cas pour l'étude du benthos. Cependant pour les premiers stades larvaires qui ne mettent que quelques jours ou semaines pour changer de stade une autre étude a été conduite avec un pas de temps réduit. A l'inverse ce pas de temps peut être de deux mois en dehors de la période estivale lorsque la croissance est réduite.

L'échelle spatiale d'observation :
La surface des fosses de type 1 semble homogène vue de dessus , mais la répartition des larves peut être aléatoire ,surdispersée ($\sigma^2 > m$) ou sous dispersée ($\sigma^2 < m$).
Quatre possibilités s'offrent alors (FRONTIER,1983): échantillonnage systématique , systématique en quinconce , stratifié à un élément par strate et aléatoire simple .
Un échantillonnage **aléatoire** (en relevant toutefois l'emplacement de chaque échantillon) a été adopté.

Le nombre d'échantillons nécessaires à chaque temps d'échantillonnage a été estimé selon la méthode d'ELIOTT (1971) .

n: nombre d'échantillons à récolter

S^2 : variance de la grandeur considérée

D : précision recherchée (en %)

m : valeur moyenne de la variable

$$n = \frac{S^2}{D^2 m^2}$$

Nombre de prélèvements nécessaires pour évaluer:

	au cercle		à l'échantillonneur	
précision recherchée	les Effectifs Globaux	La Biomasse Globale	les Effectifs Globaux	La Biomasse Globale
5 %	488	288	104	60
10 %	122	72	26	15
20 %	30	10,5	7	4

La surface au sol d'un échantillon prélevé au cercle est de 78 cm^2 et d'un prélèvement à l'échantillonneur de 196 cm^2 .Pour les effectifs et pour une précision de 10 % ce qui aurait été tout à fait acceptable , il aurait fallu échantillonner 0,94 m^2 en se servant du cercle ou 1,62 m^2 à l'échantillonneur ce qui aurait pris trop de temps.
Il fallait donc diminuer le niveau d'exigence statistique ou remettre en question le principe même de la stratégie d'échantillonnage .
Dans la pratique, la plupart des chercheurs se contentent d'une précision de l'ordre de 20 à 25 % quand il s'agit d'étudier l'aspect global d'une population (DOWNIN,1979) ;(ELIOTT,1971). Un compromis a donc été accepté avec une trentaine d'échantillons et une précision de 20 %. Cette précision est moyenne et les stades âgés plus rares ne bénéficient pas de ce niveau de précision.

En 1989 , une seule fosse avait été utilisée pour les échantillonnages. Celle ci avait rapidement présenté des signes d'altération (jaunissement des sphaignes, remontées vaseuses). L'échantillonnage a donc été ultérieurement réalisé sur 4 fosses de ce type pour diminuer la pression d'échantillonnage.

Les fosses étant trop petites et fragiles pour supporter les 30 prélèvements requis à chaque temps d'échantillonnage, les différentes fosses n'ont été évaluées à chaque fois que par 8 à 18 prélèvements selon leur taille.

Ce choix avait pour conséquences une plus faible précision des mesures sur chaque fosse et l'apparition de certaines divergences induites par les particularités propres à chaque fosse .

Cette **diversité** , même si elle n'est guère sécurisante est une propriété intrinsèque de cette tourbière . A plus **grande échelle** , il existe des **différences** visualisées lors de l'étude des émergences. L'émergence moyenne varie dans les fosses de type 1 de 0,4 à12,2 individus par m^2.

Au sein des fosses elles-mêmes , il existe une zonation verticale (annexe IV.7) : seuls quelques derniers stades occupent les strates profondes. Globalement les effectifs sont plus importants sur les bords des fosses (annexe IV.8) , avec notamment de très nombreux jeunes stades (annexeIV.9). Des phénomènes d'agrégation sont observés ,surtout chez les jeunes stades (annexe IV.10).

La surimposition des phénomènes de zonation aux phénomènes d'agrégation rend très complexe la mise en place d'un échantillonnage stratifié. La taille du prélèvement devrait elle aussi être nettement augmentée, ce qui pour des raisons pratiques est impossible. Le choix d'un échantillonnage aléatoire a donc été maintenu devant la difficulté à contrôler les structures spatiales.

Aucun phénomène de migration verticale ou horizontale, n'a pu être mis en évidence durant la journée. L'heure du prélèvement n'a donc jamais pu influer sur l'échantillonnage.

Les descripteurs du développement utilisés:

Abondance numérique exprimée en nombre d'individus par m^2.

Biomasse globale et par stade.

Evaluation de la biomasse des différents stades larvaires:

Une quarantaine d'individus de chaque stade ont été triés et identifiés , puis déshydratés (étuve durant 5 jours). Une mesure individuelle de leur masse sèche a été réalisée par une pesée au trébuchet (précision 0,1 mg) .

Tableau IV.5 :

	stade1	stade2	stade3	stade4	stade5	stade6	stade7	stade8	stade9	stade10	stade11	stade12
moyenne	0,463	0,625	0,788	1,110	1,448	3,018	6,224	14,25	24,57	54,44	107,35	153,28
mini	0,4	0,53	0,73	0,93	1,2	1,8	4,2	9,8	17,9	41	77,8	105
max	0,53	0,7	0,9	1,33	1,9	5,5	9,1	19,1	30,2	78,1	137	202,2
std	0,0498	0,0613	0,0496	0,1217	0,205	0,9646	0,9922	2,2722	2,9288	8,9065	14,655	24,248
n	39	39	39	39	39	39	33	39	39	37	35	38

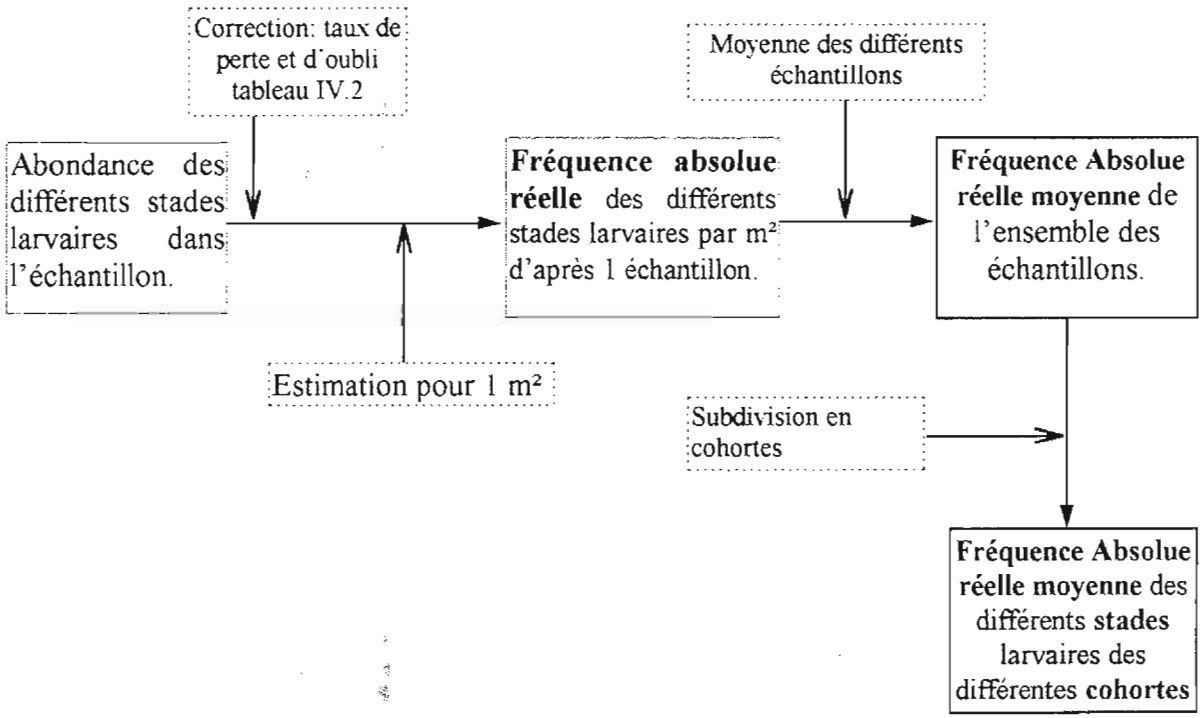
Les résultats de ce tableau sont visualisés sur l'annexe IV.12 , où l'on voit que l'augmentation de la biomasse en fonction du stade larvaire suit une loi exponentielle .

Indice de diversité intraspécifique de Shannon (prenant en compte l'abondance des différents stades larvaires)

L'indice de diversité (ici intraspécifique) de Shannon a été choisi : $H' = - \sum p_i . \log_2 p_i$
Cet indice varie de 0 lorsque un seul stade est représenté à 12 (ici le nombre de stades larvaires égal à 12) lorsque tous les stades sont également représentés.
Cet indice a été calculé en fonction de l'abondance des différents stades mais aussi en fonction de leur biomasse afin de tenir plus compte de l'impact relatif des différents stades (un stade 12 pèse 300 fois plus qu'un stade 1) sur la population .
Afin de faciliter les comparaisons , la régularité (PIELOU,1972) a été calculée dans l'un et l'autre des cas : $R = H' / \log S$; les valeurs varient alors entre 0 lorsqu'un seul stade est représentée à 1 lorsque tous les stades sont également représentés .

2.1.2 Exploitation des données :

L'exploitation des données suit plusieurs étapes:



2.2 DANS LES FOSSES DE TYPE 2 :

Les problèmes communs avec les fosses de types 1 ne seront pas redéveloppés.
La seule différence véritable est la variété des faciès sur ce type de fosse.

L'hétérogénéité spatiale: caractéristique essentielle de ces fosses :

L'échantillonnage est stratifié :

- la surface du fond étant échantillonnée au troubleau
- le bord étant échantillonné au troubleau , à l'échantillonneur et au cercle
- les sphaignes surnageantes à l'échantillonneur

Il n'était pas possible ici de se référer aux études de variance pour évaluer le nombre d' échantillons à prélever car le milieu est composite et par nature hétérogène .Il fallait donc se baser sur « la logique de terrain ». Ces échantillons n'étaient pas prélevés au hasard , mais à des distances régulières et en faisant attention de ne pas prélever exactement sur une zone déjà échantillonnée et pas encore cicatrisée. Le danger de destruction est dans ce type de fosse encore plus important que dans les fosses de type 2. Dès le printemps 1990 la fosse échantillonnée en 1989 s'était totalement envasée et les abondances larvaires étaient modifiées.
La surface échantillonnée ne pouvant guère être diminuée , le nombre de fosses étudiées a été augmenté (fosses H7, H8 , H9 et H10) en les échantillonnant toutes mais avec un plus faible nombre de prélèvement à chaque fois. En période de moindre croissance , deux fosses seulement ont été échantillonnées.Pour limiter la destruction des fosses , l'échantillonneur a été privilégié car il présentait l'avantage de prélever des surfaces plus petites(196 cm^2 au lieu de 625 cm^2). et d'éviter les remontées vaseuses par la suite.

Ce type d'échantillonnage imposait d'évaluer de façon précise, la surface occupée par ces 4 types de faciès . La surface des sphaignes surnageantes variable en cours d'année a du être réévaluée à chaque échantillonnage Les techniques peuvent aussi varier pour un même faciès : lorsque le niveau de l'eau dans les fosses est élevé , il est impossible d'utiliser l'échantillonneur alors qu'en période d'étiage estival son usage redevient possible .

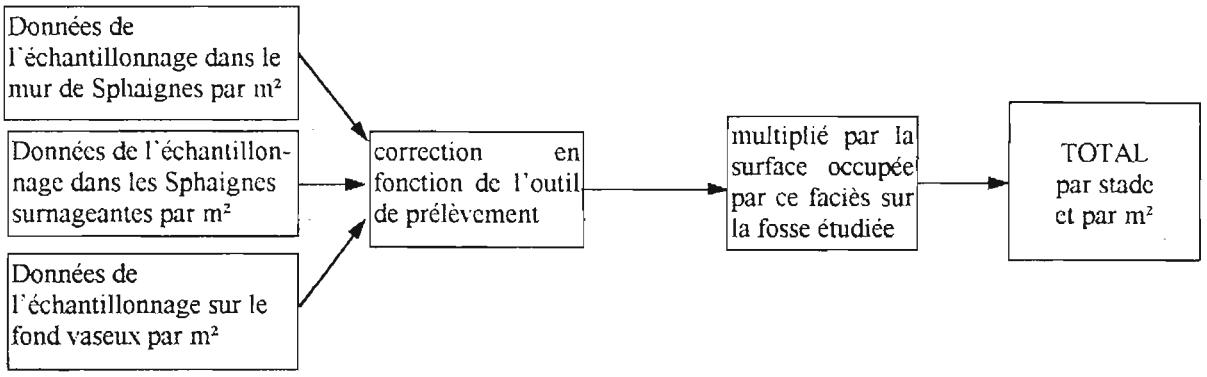
Un même type de faciès étant souvent échantillonné de deux façons différentes , il fallait attribuer un poids à chaque technique .Si les abondances dans la strate « mur de sphaigne »avaient été évaluées grâce à 3 échantillons au cercle et 2 à l'échantillonneur , la surface totale échantillonnée est de (3 x 78,5 cm^2) + (2 x 196 cm^2) = 627,5 cm^2 . L'échantillonnage au cercle représente donc 37,53 % et celui à l'échantillonneur 62,47%. Une moyenne est donc réalisée .

L'hétérogénéité des faciès , l'**importance quantitative** des **faciès** , ainsi que l'influence des différentes **techniques d'échantillonnage** ont été prises en compte

Concernant l'échelle temporelle de l'échantillonnage , les problèmes sont les mêmes que dans les fosses de type 1 , à la différence du cycle plus court , mais ceci ne change rien à la stratégie temporelle d'échantillonnage.

Trois types d'échantillonnage ont été réalisés:
- à l'échantillonneur au bord dans le mur de sphaignes
- à l'échantillonneur dans les sphaignes surnageantes
- au troubleau sur le fond

L'intégration de ces trois techniques nécessite une correction qui est fonction du type d'échantillonnage et de la surface respective des trois faciès.



L'exemple choisi pour illustrer ce traitement est celui de la fosse H7 (de type 2) en Juin 1990, c'est à dire avant les éclosions.

Tableau IV.6 : Abondance des différents stades larvaires sur les trois faciès.

2 Juin 1991	Mur de	Sphaignes	Sphaignes	surnageantes	Fond	vaseux	TOTAL
	par m²	sur les 2,28m²	par m²	sur le m²	par m²	sur les 3,92m²	sur les 7,2 m²
stade 12	51	116,3	51	51			167,3
stade 11	17	38,8	26	26			64,8
stade 10	153	348,9	26	26			374,9
stade 9	340	775,2	128	128			903,2
stade 8	102	232,6					232,6
stade 7	293	335,2	37	37	12	47,1	419,3
stade 6	161	367,1					367,1
stade 5	25	57					57
stade 4							
stade 3							
stade 2							
stade 1							
TOTAL	1058	2412	268	268	12	47,4	2727,4

Les relevés sont ainsi établis à chaque période d'échantillonnage , en tenant compte des surfaces relatives de chaque faciès (surtout pour les sphaignes surnageantes dont la surface est variable au cours de l'année).

Résultats globaux au cours de la période d'étude avec surimposition des cohortes:

Tableau IV 7 :

Date	17 Aout 90	28 Octobre 90	24 Avril 91	2 Juin 91	25 Juillet 91	8 Juin 92
stade 12	**315**	**451**	**367**	**167**	**298**	**315**
stade 11	**311**	**116**	**482**	**65**	**588**	**146**
stade 10	**768**	**604**	**651**	**375**	**509**	**116**
stade 9	**454**	**445**	**311**	**903**	**247**	**373**
stade 8	**142**	**269**	**228**	**233**	**320**	**531**
stade 7	**0**	**157**	**611**	**419**	**419**	**328**
stade 6	**108**	**97**	**141**	**367**	**133**	**153**
stade 5	**581**	**800**	**250**	**57**	**0**	**424**
stade 4	**1200**	**654**	**767**		**36**	**232**
stade 3	**885**	**0**				**116**
stade 2	**202**	**0**				
stade 1	**0**	0				
Total:	4966	3593	3808	2727	2550	2734
cohorte 91					588	1784
cohorte 90	2976	1977	2308	1979	1664	635
cohorte 89	1364	1165	1133	440	298	315
cohorte 88	626	451	367	167	0	0

Les données sont alors prêtes pour une analyse de cinétique larvaire . L'étude peut être faite de façon globale, sur l'ensemble des fosses ou de façon individuelle sur les différentes fosses.

2.3 RESUME DES CHOIX DES ECHELLES SPATIO-TEMPORELLES :

- **Choix temporels :**
  - durée : 2 ans
  - pas de temps : 1 à 2 mois
- **Choix spatiaux :**
  - Types de fosses : 1 et 2
  - Nombre de fosses : 4 de chaque type
  - Nombre d'échantillons:
    - » Fosses de type 1: au cercle
      - de 2 à 4 fosses échantillonnées à chaque fois.
      - échantillons de 78 cm^2.
      - 6 à 18 échantillons par fosse selon la taille de la fosse.
    - » Fosses de type 2:
      - 2 à 4 fosses échantillonnées à chaque fois.
      - sur fond vaseux:
        - 2 ou 3 échantillons au troubleau (625cm^2) sur chaque fosse.
      - au bord et au centre de la fosse:
        - 4 à 8 échantillons par fosse à l'échantillonneur (196 cm^2) . au troubleau ou au cercle.
- **Choix des descripteurs :**
  - Abondance numérique : en individus.m^{-2}
  - Indice de diversité intraspécifique :
  - Biomasse: en mg de MS .m^{-2}

3 RESULTATS DE CINETIQUE LARVAIRE :

3.1 DANS LES FOSSES DE TYPE 1:

3.1.1 Evolution temporelle des stades larvaires dans la fosse H1 :

Evolution de l'abondance des différents stades larvaires et identification des différentes cohortes:

Le suivi de cette fosse a été réalisé sur 12 périodes d'échantillonnage . Les résultats sont présentés stade par stade , mais la composition des cohortes y a été surimposée car certains stades se répartissent dans deux cohortes. Cette répartition est une approximation . La répartition a été faite en décomposant l'histogramme de façon modale ou par moitié lorsqu'il n'y avait pas de critère .

Les cohortes sont figurées de façon conventionnelle comme suit :

cohorte 86	cohorte 87	cohorte 88	cohorte 89	cohorte 90	cohorte 91	cohorte 92

Lorsqu'un stade est constitué des plus jeunes individus d'une cohorte et des plus vieux de la cohorte suivante . les résultats seront présentés comme pour les stades 10 d'Octobre 1990 (Tableau IV.8a & b ci dessous) soit 882 au total dont 441 pour la cohorte 1987 et 441 pour la cohorte 1988 .

Pour cette même période d'échantillonnage d'Octobre 1990 . la cohorte 1987 est constituée de 200 stades 11 et 441 stades 10 soit au total 641 individus (au m²)

Tableau IV.8a: Evolution de l'abondance des différents stades larvaires et des cohortes (fosse H1)

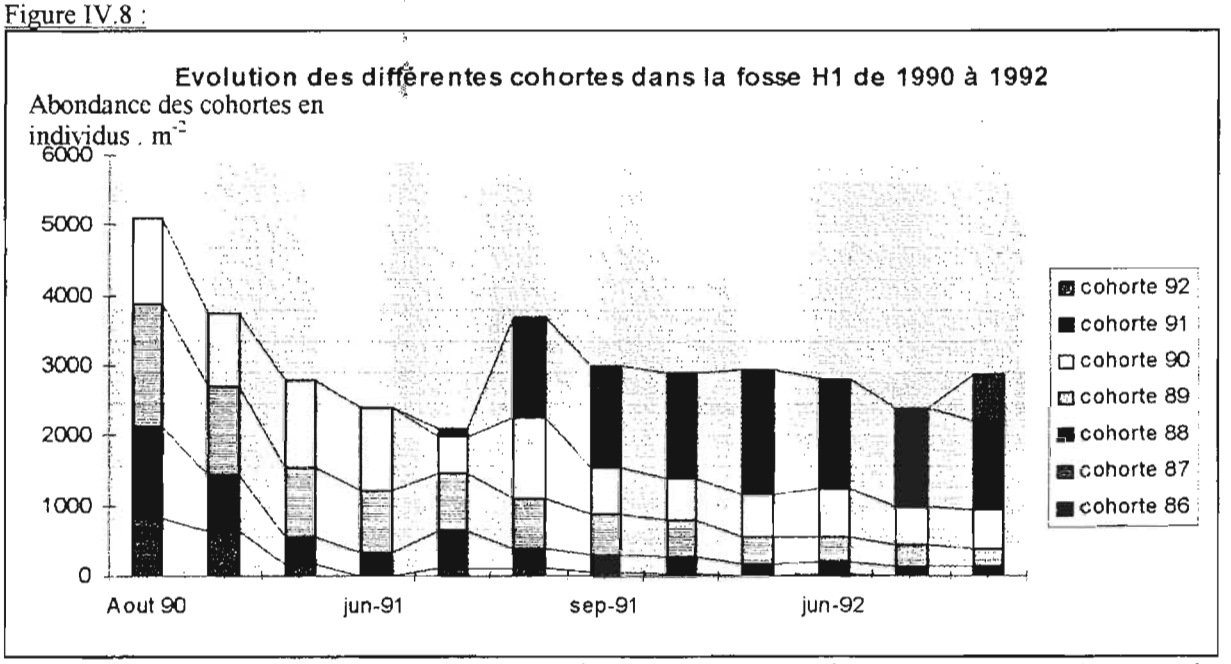
stades	Aout effectifs par m²	1990 subdivision par cohorte	Octobre effectifs par m²	1990 subdivision par cohorte	Avril effectifs par m²	1991 subdivision par cohorte	Juin effectifs par m²	1991 subdivision par cohorte	8 Juillet effectifs par m²	1991 subdivision par cohorte	25 juillet effectifs par m²	1991 subdivision par cohorte
12	0	0	0	0	0	0	0		0		55	
									103	103	55	110
11	556		200		0		0		370 247		205 150	
		823	441	641	161	160				534		273
10	267		882		321		134		267		123	
			441	802	161	401		327				
9	522		362		241		193		241		235	
		1287										
8	765		380		142		190		316		202	705
7	977		420	1259	459		395		170	826	268	
						971		891				
6	679	1783	153		217		191		99		333	
5	127		306		153		115		99		509	1175
4	42		38		548		140		113		653 383 320	
3	382		612	1033	433	1248	599	1185	241	510	137	
2	564	1188	383		267		446		57		46	1437
1	200		0		0		0		113	113	934	
Σ	5081	5081	3735	3735	2781	2781	2403	2403	2086	2086	3700	3700

Tableau IV.8b:

	Sept embre	1991	Oct obre	1991	Mai	1992	14 Juin	1992	12 Juillet	1992	25 Aout	1992
stades	effec tifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivi sion par cohorte	effec tifs par m²	subdivi sion par cohorte	effec tifs par m²	subdivi sion par cohorte	effectifs par m²	subdivi sion par cohorte	effectifs par m²	subdivi sion par cohorte
12	0	52	0	40	0		26	26	0		26	
	52		40							133		126
11	103		205		121		13		133		100	
	51	256	165	247		170		166				
10	205		82		49		153		89		54	
										298		254
9	310		334		197		242		209		200	
				504		384		356				
8	171	586	170		187		114		169		291	544
	105									568		
7	210		93		174		569		399		507	
	165							702			254	
6	265	657	435	587	301	614	266		424		817	1266
							133				195	
5	196		99		139		392		263		389	
										1384	194	
4	182		88		104		753	1559	374		179	
	91			1517		1772						666
3	363	1439	480		973		281		323		102	
2	720		852		660		0		0		140	
1	265		97		35		0		0		51	
Σ	2990	2990	2895	2895	2940		2809	2809	2383	2383	2856	2856

Ce type de tableau visualise la séparation des cohortes et leur évolution au cours des deux années d'étude. La présentation graphique de l'évolution des différents stades larvaires (annexe IV.13) montre une diminution graduelle jusqu'en juillet ou les jeunes stades nouvellement éclos compensent la mortalité et/ou les émergences. Ce type de graphique est d'une lecture difficile mais la principale critique est que l'**objet d'étude** est la **cohorte** plutôt que le **stade larvaire** .

Evolution de l'abondance des différentes cohortes :
Figure IV.8 :



Ce type de graphique montre les variations des effectifs cohortes par cohorte et non plus stade par stade. Les cohortes semblent avoir une mortalité d'autant plus importante qu'elles sont âgées.

3.1.2. Résultats obtenus sur les autres fosses de type 1:

Figure IV.9 :

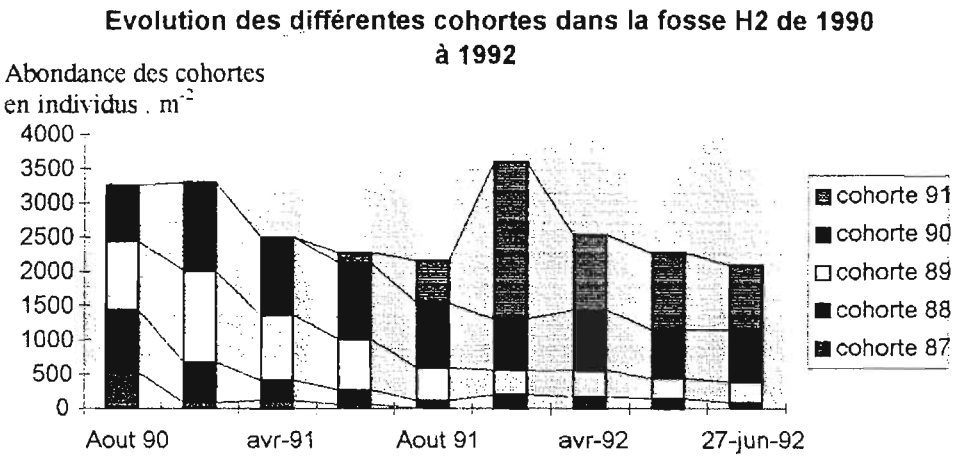


Figure IV.10 :

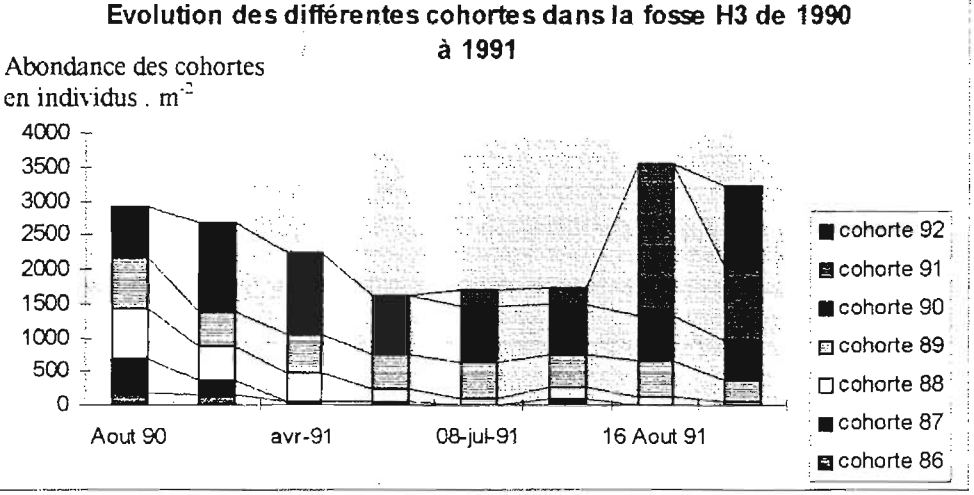
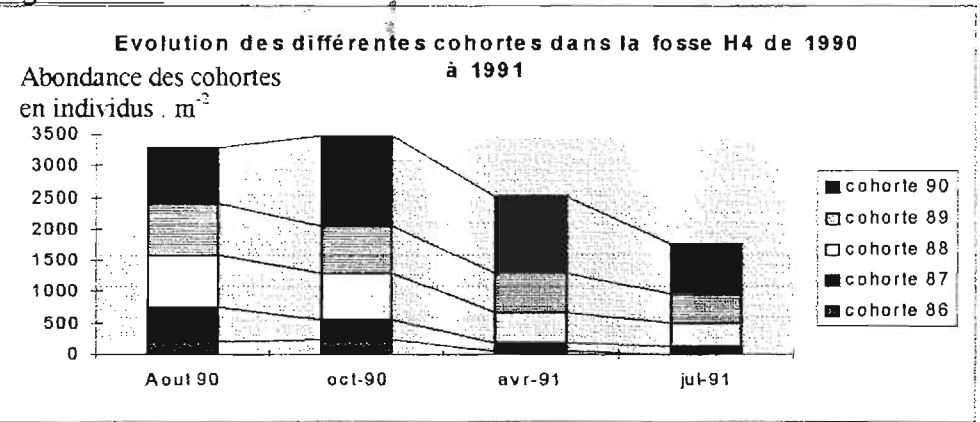


Figure IV.11 :



Les schémas évolutifs dans les différentes fosses présentent :

①des ressemblances fondamentales:

❶ le nombre de cohortes est le même

❷ il y a diminution des effectifs d'une cohorte en fonction du temps.

❸ il y a glissement (voire chevauchement) des cohortes avec réalisation de toutes les niches fonctionnelles réalisées par les différents stades larvaires

②des particularités individuelles .

❶concernant les différentes cohortes: les effectifs de la nouvelle cohorte recrutée chaque année sont variables . Ceci posera donc certains problèmes pour une approche diachronique : il faudra raisonner en effectifs relatifs (%) plutôt qu'absolus .

❷concernant les différentes fosses : l'histoire individuelle de chaque fosse, c'est à dire le « hasard » du recrutement telle ou telle année , une mortalité accrue due à l'abondance d'une cohorte plus âgée (?) .....constitue autant de conditions expérimentales .

NB: Les données de ces fosses sont présentées dans les annexes IV. 14.15 &16.

3.2 DANS LES FOSSES DE TYPE 2 :

Quatre fosses ont été étudiées (H7, H8, H9 et H10). Les données concernant la fosse H7 sont présentées dans le tableau IV.9 ci-dessous.

Tableau IV.9 : Abondance larvaire dans la fosse H7 de type2

	17 aout 90	28Oct 90	24 Avril 91	2Juin 91	25 Juillet91	8 juin 92
12	315	451	367	167	298	315
11	311	116	482	65	588	146
10	768	604	651	375	509	116
9	454	445	311	903	247	373
8	142	269	228	233	320	531
7	0	157	811	419	419	328
6	103	97	141	367	133	153
5	581	600	250	57	0	
4	1200	654	767	0	36	
3	885	0		0	0	
2	202	0	0	0	0	
1	0	0	0	0	0	
cohorte 91					588	1012
cohorte 90	2976	1977	2308	1979	1664	635
cohorte 89	1364	1165	1133	440	298	315
cohorte 88	626	461	367	167	0	0
total	4966	3593	3808	2586	2550	1962

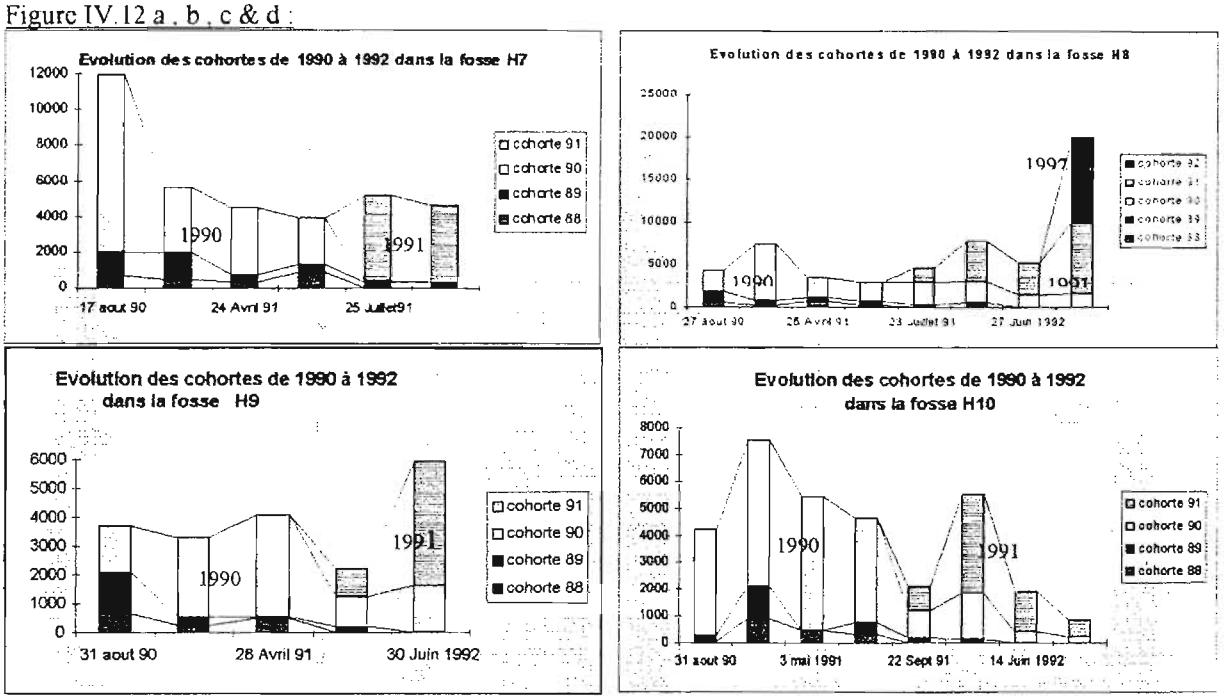
Les données concernant l'évolution des effectifs des différents stades larvaires et des différentes cohortes dans les fosses H8, H9 et H10 sont présentées en annexe IV.17 a, b, & c.

Il ne faut pas vouloir expliquer certaines fluctuations probablement liées à l'échantillonnage; comme au mois d'Octobre 90 et Mai 91 sur la fosse H10 (figure IV.12d).

Les résultats des quatre fosses présentent une cohérence globale mais révèlent des différences plus accentuées que pour les autres types de fosse .

Evolution de l'abondance des différents stades larvaires et des différentes cohortes dans les différentes fosses de type 2: résultats exprimés sur l'ensemble de chaque fosse et non par m^{-2}

Figure IV.12 a , b , c & d :



La cohorte la plus jeune est toujours nettement plus abondante que les autres. Les effectifs de cette cohorte ne cessent de diminuer au cours du temps témoignant de la mortalité.

Chaque fosse a ses particularités :

le recrutement sur la fosse H10 en 1991 est très faible comparativement à celui des années qui précèdent alors que celui de la fosse H9 (évalué alors que les émergences n'étaient pas terminées) en 1992 est au contraire plus élevé.

les abondances globales et par stade sur la fosse H9 sont toujours plus faibles par rapport aux trois autres fosses de ce type. Ceci est lié à la très faible épaisseur du mur de sphaignes dans cette fosse.

3.3 LA PRISE EN COMPTE DU STADE INITIAL , L'OEUF :

Dans cette étude du développement larvaire , il convient de ne pas oublier le passage de l'oeuf au stade 1 En période d'éclosion , il y a toujours beaucoup plus de coques d'oeufs vides que de jeunes larves des 1ers stades . Ceci indique que ces oeufs éclosent , mais que s'il ne reste pas trace des **premiers stades** , c'est que ceux-ci ont été **consommés**.

Le véritable 1er stade de toute cohorte n'est pas le 1er stade larvaire mais l'oeuf. Il faut donc mesurer les pontes dans les différents types de fosses et évaluer les **effectifs réellement éclos** .

La mortalité lors de l'éclosion au sens strict, est très faible (chapitre 3), mais la mortalité dans les heures ou jours qui suivent cette éclosion est très forte. On ne peut assimiler les effectifs des oeufs observés aux stades 1 observés.

Techniquement , il est impossible d'étudier les oeufs et le premier stade larvaire en même temps que tous les autres stades , car :

1. cette étude ne peut **pas** se faire à la **même échelle spatiale**. Le tri des oeufs prélevés au cercle est possible , mais le tri des prélèvements à l'échantillonneur ou au troubleau est inconcevable .
2. Le choix de la **période d'échantillonnage** est délicat . La période de ponte va du début Juin jusqu'à la fin Juillet voire la mi-Août. Les oeufs éclosent quelques jours à quelques semaines après selon les conditions. Si l'on prélève avant que toutes les pontes ne soient effectuées , il y aura sous-estimation de la ponte et donc à l'examen des larves , sous estimation de la mortalité au tout début . Si l'on prélève trop tard , toutes les éclosions réussies seront effectivement terminées , mais il sera bien difficile d'évaluer la ponte d'après les coques restantes qui lorsqu'elles sont vides finissent par s'altérer. Il ne sera pas non plus possible d'évaluer d'après les stades larvaires présents : en effet certains oeufs éclos en Juillet ont déjà donné des larves de stade 3 à la fin Août alors que ceux du début Août ne sont pas encore éclos.

L'échantillonnage a été réalisé les 25 Juillet et 15 Août 1991 au cercle dans les sphaignes et à l'échantillonneur sur les fonds vaseux. Le tri des échantillons prélevés au fond surtout a été optimisé , en traitant systématiquement ces échantillons au Rouge de Crésol ; les oeufs et très jeunes larves apparaissent ainsi en rouge ce qui favorise grandement le tri .

Ces mesures ont été réalisées dans des fosses étudiées par ailleurs avec les techniques adaptées aux larves de façon à pouvoir établir une comparaison . Les fosses choisies ont été les fosses H1, H2 ,H3 , H9 et H10 .

Sur les fosses de type 1 : Survie de l'oeuf jusqu'au 1er stade larvaire âgé de quelques jours

Tableau IV10 :

	Dates d' échantillonnage	nombre d'oeufs dans l'échantillon	oeufs au m² +/- std	oeufs éclos au m² +/- std	larves du 1er stade +/- std	% de survie entre les oeufs et 1er stade +/- std
H3	25/07/1991	463	5898 +/- 3201	1287 +/- 737	510 +/- 465	39,60
	15/08/1991	554	7057 +/- 3922	2115 +/- 1355	573 +/- 704	27,11
H1	25/07/1991					
	15/08/1991	467	5949 +/-5405	2688 +/- 4173	930 +/- 1542	34,60
H2	25/07/1991	771	9121 +/- 3432	3578 +/- 2439	1158 +/- 1193	32,36
	15/08/1991	1126	13822 +/- 12784	10365 +/- 11144	3208 +/- 2708	30,95
	moyenne		8112 +/- 7055	3946 +/- 6382	1310 +/- 1827	**37,86 +/- 30,02**

Le nombre d'oeufs a augmenté entre le 25 Juillet et le 15 Août , ce qui laisse penser que les pontes ont continué après le 25 Juillet 1991 .

Le taux de survie moyen est de 37,86 % entre le stade oeuf et la 1er stade .

Sur les fosses de type 2 : Survie de l'oeuf jusqu'au 1er stade larvaire âgé de quelques jours

Pour faire l'étude sur ce type de fosses , il a été nécessaire de stratifier l'échantillonnage :

- le mur de sphaignes des fosses a été échantillonné au cercle le 15 Août 1991 ,lorsque l'ensemble de la ponte a été effectuée , avec 10 prélèvements sur la fosse H9 et 11 sur la fosse H10.
- le fond vaseux a été échantillonné à cette même date à l'échantillonneur en 21 prélèvements. L'échantillonnage a été réalisé en ne prélevant que les quelques cm supérieurs des sphaignes envasées ou de la vase.

sur le mur de sphaignes:

Tableau IV.11 a :

	Date d' échantillonnage	nombre d'oeufs dans l'échantillon	oeufs au m² +/- std	oeufs éclos au m² +/- std	larves du 1er stade +/- std	% de survie entre les oeufs et 1er stade +/- std
H9	15/08/1991	825	10510 +/- 10002	5236 +/- 6047	790 +/- 964	16,2 +/- 17,70
H10	15/08/1991	644	6510 +/- 8740	4366 +/- 6574	359 +/- 506	8,47 +/- 12,12
	moyenne		8293 +/- 9105	4242 +/- 5820	446 +/- 563	10,59 +/- 15,31

Le % de survie dans ce biotope des fosses de type 2 est nettement plus faible que dans les fosses de type 1. L'erreur standard associée à l'évaluation de la ponte globale est supérieure à l'évaluation de la ponte elle même (8293+/- 9105) alors que c'était l'inverse sur les fosses de type 1 (8112 +/- 7055).Cela signifie que les pontes sont soit plus groupées soit numériquement plus importantes ou plus faibles .

sur le fond vaseux :

Tableau IV.11 b :

	Date d' échantillonnage	nombre d'oeufs dans l'échantillon	oeufs au m² +/- std	oeufs éclos au m² +/- std	larves du 1er stade +/- std	% de survie entre les oeufs et 1er stade +/- std
H9	15/08/1991	655	3342 +/- 2138	2423 +/- 1981	138 +/- 87	7,64 +/- 5,19
H10	15/08/1991	255	1301 +/- 1137	730 +/- 827	46 +/- 56	7,33 +/- 9,46
	moyenne		2321 +/- 1968	1577 +/- 1714	92 +/- 85	7,41 +/- 7,71

La ponte est ici quantitativement beaucoup plus faible. La ponte y est peut-être encore moins importante car les enveloppes des oeufs observées sur le fond vaseux pourraient provenir du mur de sphaignes . Ce phénomène existe probablement mais n'a pu être quantifié .
Malgré les techniques de coloration des oeufs , le dénombrement des oeufs est difficile et il existe probablement une sous évaluation .

Les erreurs standards associées aux estimations de ponte montrent que leur répartition est beaucoup plus homogène . Ceci s'explique par la dispersion des paquets d'oeufs qui tombent au fond de l'eau.

La **survie de l'oeuf jusqu'au premier stade** est relativement **élevée** dans les fosses de **type 1** (37,9 %) , alors qu'elle est beaucoup **plus faible** dans les fosses de **type 2** (7,6% au fond et 10,6 % dans le mur de sphaignes).

Evaluation de la ponte d'après l'observation du 1er stade ou de la cohorte:

Pour les fosses de type 1 :

Le **taux de survie de l'oeuf au 1er stade est de 37,86 %** (le taux de mortalité est donc de 62,14 %) .

Si l'on avait connaissance du nombre d'individus de stade 1 , il faudrait multiplier les effectifs de ce stade 1 par *2,64* pour obtenir le nombre d'oeufs pondus .

Mais la connaissance précise des effectifs totaux du stade 1 est délicate ; il est plus aisé d'évaluer les effectifs de l'ensemble de la cohorte.

La **moyenne** des **pontes** par m^2 pour les fosses H1, H2 &H3 s'élève à **8942,6** alors que la moyenne de **l'ensemble** de la **cohorte** prise à son niveau le plus élevé est de **1992,7** . Pour établir l'effectif de la ponte , il faut donc multiplier celui de la cohorte par *4,4878* . Ce chiffre (probablement sous-estimé) est cohérent vis à vis des chiffres ne concernant que le 1er stade larvaire .

Ce coefficient sera donc utilisé pour corriger les données durant le mois de Juillet -Aout , date à laquelle les oeufs sont pondus et encore bien vivants mais non comptabilisés dans les effectifs larvaires alors qu'il s'agit d'individus à part entière .

Pour les fosses de type 2 :

Il convient dans ce cas de tenir compte des différences entre les deux types de faciès.

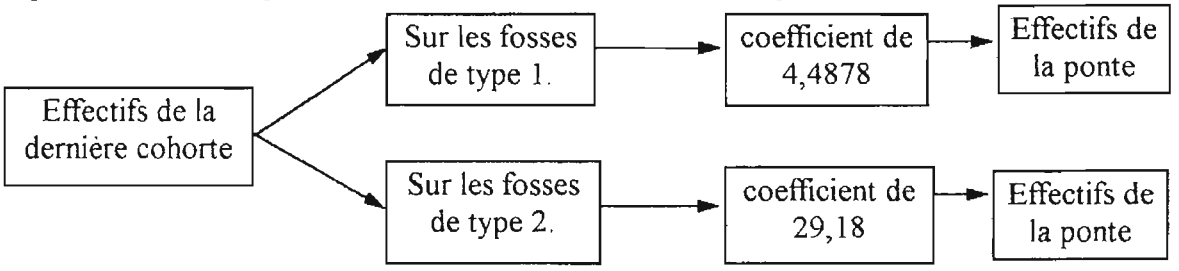
Le raisonnement donnant l'estimation sur la **survie de l'oeuf au stade 1** conduit aux résultats suivants:

Tableau IV.12 a & b:

fosse de TYPE 2	mur de Sphaignes	Fond vaseux
proportion de la surface totale	0,5708	0,4294
% de survie dans ce biotope	10,59	7,41
% de survie moyen		**9,22**
coefficient multiplicateur		10,85

En ne raisonnant que sur la survie de l'oeuf au stade 1 le coefficient pour convertir les effectifs du 1er stade en nombre d'oeufs serait de **10,85** , alors qu'en raisonnant sur l'ensemble de la cohorte ce coefficient passe à **29,18**.

Ce coefficient de 29,18 sera utilisé pour corriger les données durant les mois de Juillet Août, date à laquelle les oeufs sont pondus et encore bien vivants mais non comptabilisés dans les effectifs larvaires



En appliquant ce coefficient aux données moyennes sur les fosses de type 1 (annexe IV.18) et celles des fosses de type 2 (annexe IV.19), il est possible d'inclure les effectifs des oeufs dans la dernière cohorte.

Figure IV.13 :

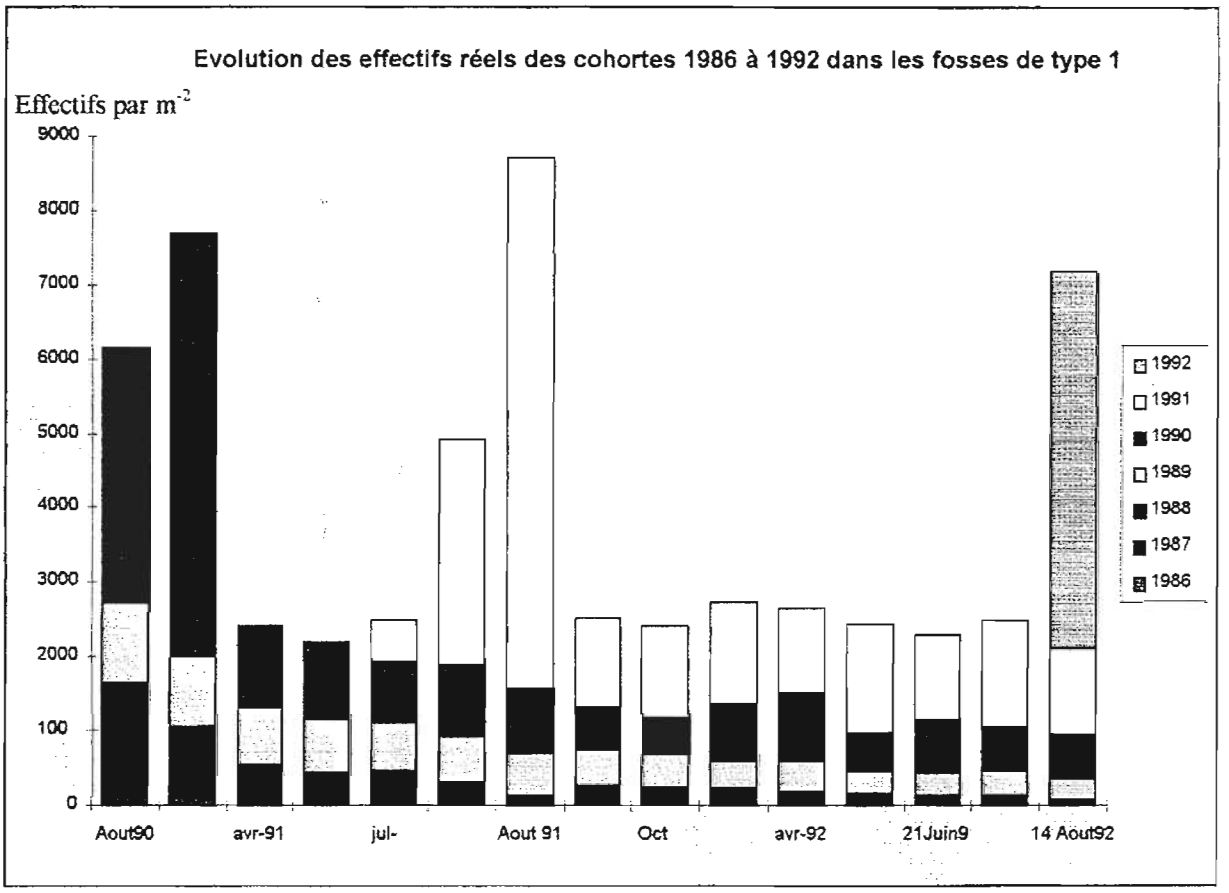
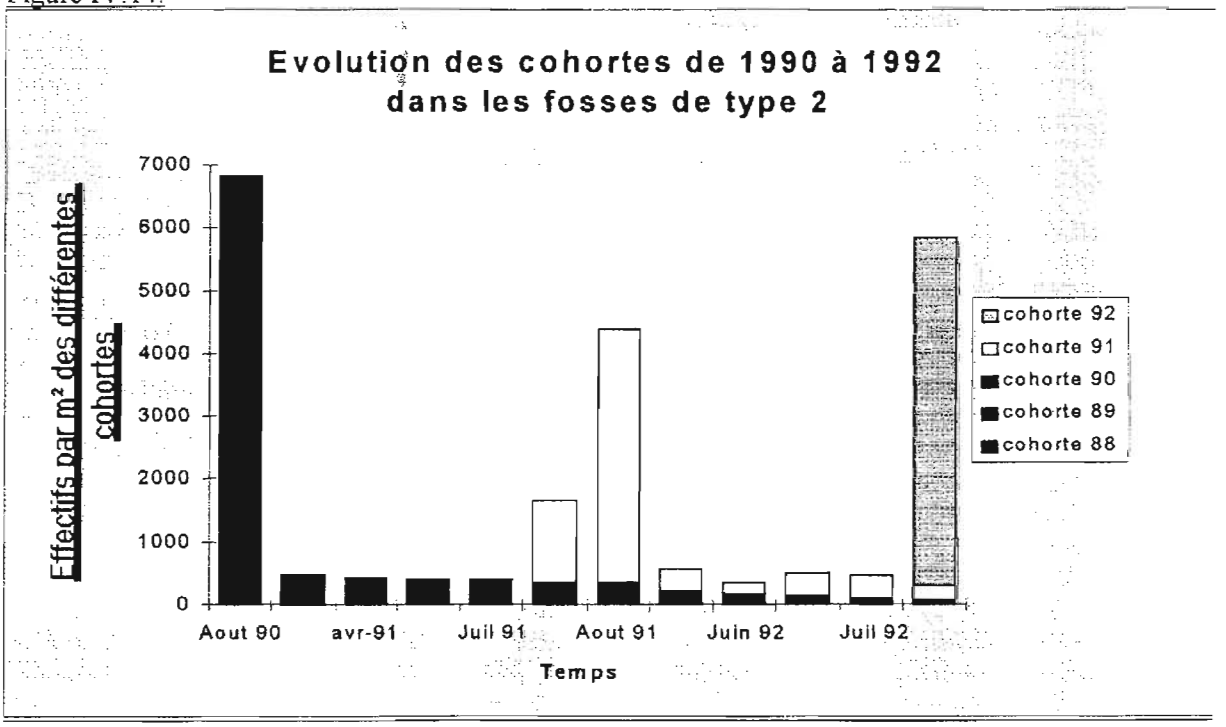


Figure IV.14:

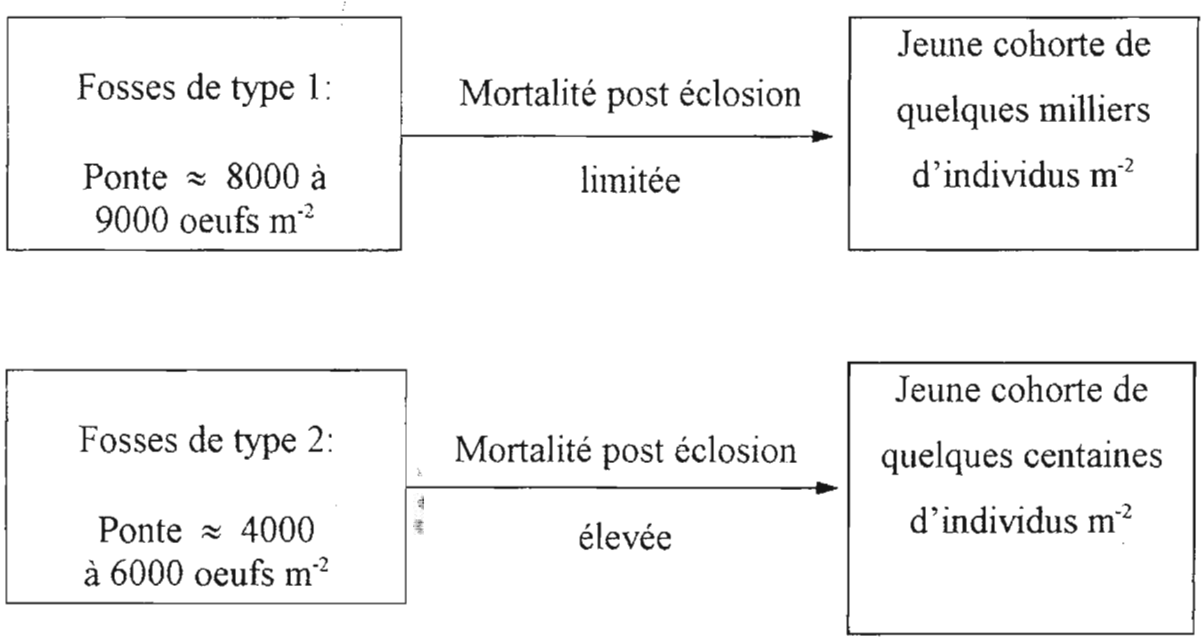


L'aspect disproportionné de ces figures IV.13 et 14 illustre le fait que la **démographie** de cette espèce se déroule à **plusieurs échelles** .

Les graphiques équivalent mais ne tenant pas compte des oeufs (annexe IV.20a et b), permettent eux de visualiser la démographie des stades ultérieurs . Les deux études sont complémentaires.

Dans les **fosses de type 2** , la **mortalité** est très **élevée** dans les tous **premiers stades** alors que dans les **fosses de type 1** la **dynamique** globale peut être représentée **à la même échelle** . Il n'y a pas l'énorme mortalité précoce caractérisant les fosses de type 2. .

En moyenne sur les différentes années étudiées :



4 La dynamique larvaire :

But de cette sous-partie :

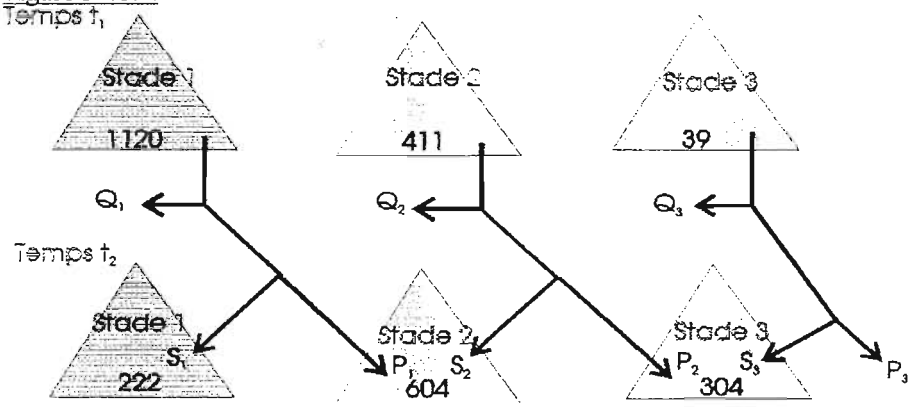
« quantifier les paramètres démographiques , en suivre l'évolution et en faire une analyse comparative dans différents types de fosses , puis dégager les points d'explication essentiels , en envisager les conséquences sur la structure de la population et sur le fonctionnement de l'écosystème »

4.1 Etude de la cinétique larvaire:

4.1.1 Elaboration du modèle d'après l'exemple des fosses de type 1:

Le problème peut être posé à partir de l'extrait de données concernant la cohorte 1991 , entre t_1 (Août 1991) et t_2 (Septembre 1991) :
sur l'effectif précis d'un stade donné au temps t_1 (ex : 1120 pour le stade 1) combien vont mourir (Q_1) , combien vont rester dans ce même stade (S_1) et combien vont passer au stade suivant (P_1) ?

Figure IV.15 :



Dans le cas présent il faut donc trouver les valeurs de Q_1, S_1, P_1 ; Q_2, S_2, P_2 ; Q_3, S_3, P_3 .

On peut donc établir que $1120 = Q_1 + S_1 + P_1$
S_1 est ici facile à déterminer (= 222) ⇨ $1120 = Q_1 + 222 + P_1$.
Mais on reste dans un système d'équations à **deux inconnues Q_1 et P_1** , Il faut donc évaluer l'une des deux.

Plutôt que de raisonner sur des effectifs , il sera préférable de raisonner sur des **probabilités** , ce qui permettra les comparaisons et les généralisations.

Les conventions d'écriture :
Tableau IV.13 :

Q_1 effectifs morts entre t_1 et t_2	**q_1** est la probabilité pour que l'un de ces individus meure entre t_1 et t_2
P_1 effectifs étant passés au stade ultérieur entre t_1 et t_2	**p_1** est la probabilité pour que l'un de ces individus passe au stade ultérieur entre t_1 et t_2
S_1 effectifs étant restés au même stade entre t_1 et t_2	**s_1** est la probabilité pour que l'un de ces individus reste au même stade entre t_1 et t_2

La somme de ces trois probabilités étant égale à 1 , ⇨ $s_1 = 1 - p_1 - q_1$

Ces descripteurs démographiques p , q ou s , se rapportent à :
un stade larvaire donné 1,2,... ⇨ 12 et les probabilités associées seront notées $p_1, p_2, , p_{12}$ c'est à dire porté en indice .
un âge donné , 1ère année de développement , 2ème ,3ème ,4ème et 5 ème et les probabilités associées seront notées p^1 , p^2 ,p^3 ,p^4 ,p^5
La notation globale lorsque les deux écritures se surimposeront est :

p_1^2 est la probabilité de croissance d'un stade 1 de 2ème année.

p_5^2 est la probabilité de croissance d'un stade 5 de 2ème année.

q_6^3 est la probabilité de mortalité d'un stade 6 âgé de 3 ans .

$P_1 = p_1$ x effectifs d'origine dans ce stade.

Evaluation globale de la mortalité :

Avant de faire l'étude de chaque stade larvaire de chaque cohorte ,il était nécessaire d'avoir une idée de l'évolution globale de la mortalité , de façon à distinguer les fluctuations de la tendance générale .

L'évaluation de q (probabilité de mortalité)pour un stade donné est impossible de façon directe , mais est possible en évaluant d'une part la mortalité d'une cohorte donnée pendant un an , puis d'autre part les stades ayant évolués vers un stade supérieur durant cette période.

Mortalité des différentes cohortes durant un an :

L'année a été prise d'Août à Août ,de façon à prendre en compte une année de développement à partir de l'éclosion . L'exemple choisi ici pour illustrer la technique est celui de la moyenne des fosses de type 1 .

Tableau IV.14 :

	1ère année de développement			2 ème année de développement			3 ème année de développement			4 ème année de développement			5 ème année de développement		
	effec tifs année n		effectifs année n-1	effec tifs année n		effectifs année n-1	effec tifs année n		effectifs année n-1	effec tifs année n	effectifs année n-1		effec tifs année n	effectifs année n-1	
91	1582	⇨	1165												
	mort=	417													
	q =	**0,264**													
90	1262	⇨	875	875	⇨	576									
	mort=	387		mort=	299										
	q =	**0,307**		q =	**0,342**										
89				1082	⇨	577	577	⇨	278						
				mort=	505		mort=	299							
				q =	**0,466**		q =	**0,518**							
88							943	⇨	224	224	⇨	84		⇨	
							mort=	719		mort=	140				
							q =	**0,763**		q =	**0,625**				
87										604	⇨	40	40	⇨	6
										mort=	564		mort=	34	
										q =	**0,933**		q =	**0,85**	

La probabilité de mortalité q augmente dans ces fosses avec l'âge (lecture en diagonale)
Mais cette probabilité de mortalité sur une année correspond à des larves de stades différents ; ces différents stades n'ont probablement pas tous la même probabilité de mortalité .

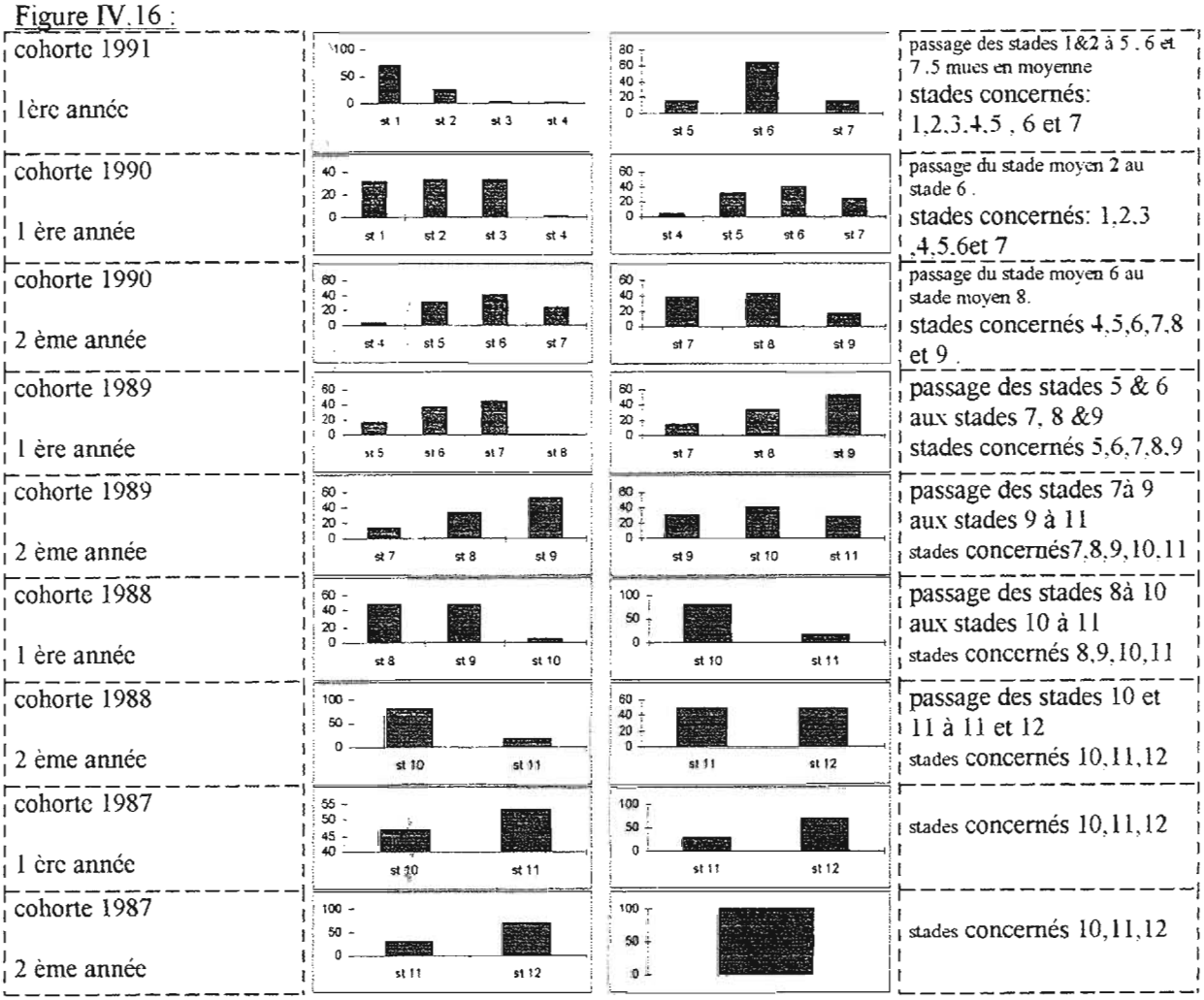
Par contre la variation entre années pour des larves de même âge (lecture verticale) donne des résultats assez similaires.

Stades larvaires concernés par cette mortalité:

La mortalité est fonction du stade larvaire ; elle est probablement liée à la taille (UBUKATA, 1979) (DUFFY, 1984) ; (JOHNSON, 1986) ; (VAN BUSKIRK,.1990) , à la stratégie d'acquisition des ressources (BLOIS,1982) (JOHANSSON, 1991), mais aussi à la mue qui est une période très critique car les larves restent dépourvues de moyens de défense pendant plusieurs heures .

Il convenait donc de cibler les stades concernés par les phénomènes de croissance / mortalité dans les différentes cohortes durant une année.

Figure IV.16 :



La probabilité de mortalité de 0,264 de la cohorte 1991 est une moyenne de la mortalité des stades concernés , c'est à dire les stades 1 à 7 .

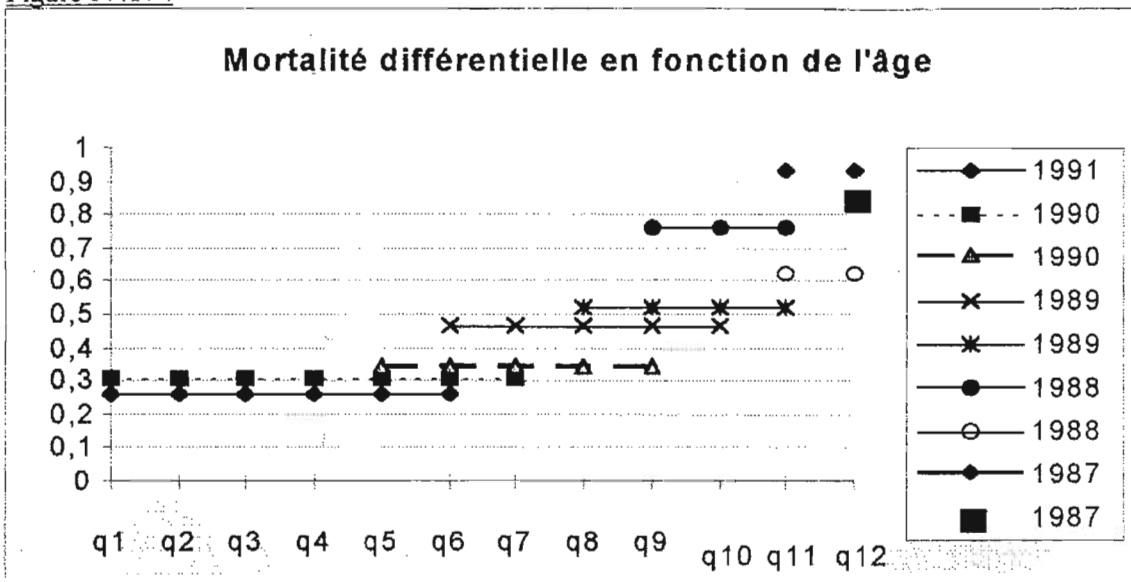
Le stade 7 entre aussi dans la moyenne de la mortalité de la cohorte 1990, la 1ère et la 2 ème année , de la cohorte 1989 la 1 ère année .

⇨ donc la mortalité du stade 7 correspondait à la moyenne de ces quatre valeurs de q .

Ce principe de calcul permet d 'évaluer la mortalité globale des cohortes , puis des stades larvaires constituant ces cohortes.

Mortalité différentielle des différents stades :

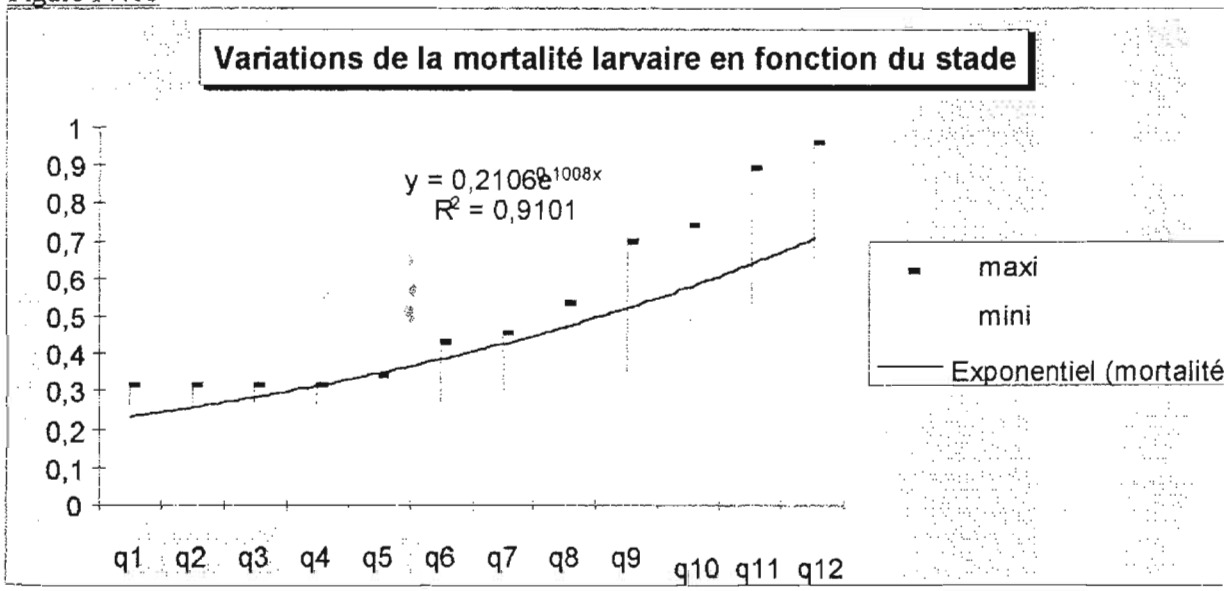
Figure IV.17 :



Sur le graphique ci dessus établi à partir des données du tableau IV.14, la mortalité moyenne d'un stade donné est évaluée en prenant les données verticalement .
Une telle moyenne serait critiquable car les stades 1 à 4 n'ont pas la même probabilité de mortalité.

Ce graphique a été retracé en faisant apparaître la moyenne associée à l'écart-type , puis la courbe de tendance qui se rapprochait le plus des données (modèle exponentiel) a été surimposé.

Figure IV.18



L'équation de régression permet alors de calculer une estimation plus juste de la probabilité de mortalité des différents stades

q_1	q_2	q_3	q_4	q_5	q_6	q_7	q_8	q_9	q_{10}	q_{11}	q_{12}
0,2329	0,2576	0,2849	0,3152	0,3486	0,3856	0,4265	0,4717	0,5217	0,5771	0,6383	0,7059

La connaissance de la probabilité de mortalité donne maintenant la possibilité de calculer s et p . Ces deux paramètres donneront eux des indications concernant la vitesse de croissance .

Les valeurs de q utilisées ultérieurement sont celles de ce tableau ; il est vrai qu'il existe une certaine variabilité pour cette probabilité .Cette variabilité était limitée entre les années , il n'en sera donc pas tenu compte pour l'étude du phénomène global.

La probabilité de croissance p , dépend :
de la durée de maintien dans le stade (c'est à dire la vitesse de croissance)
du pas de temps d'échantillonnage (il est de 2 mois en 1990 , et d'1 mois en 1991)

Le **pas de temps** de **2 mois** pour prendre en compte les données est suffisant pour décrire l'évolution et permet, en regroupant certaines données, de limiter les effets liés à la variabilité de l'échantillonnage

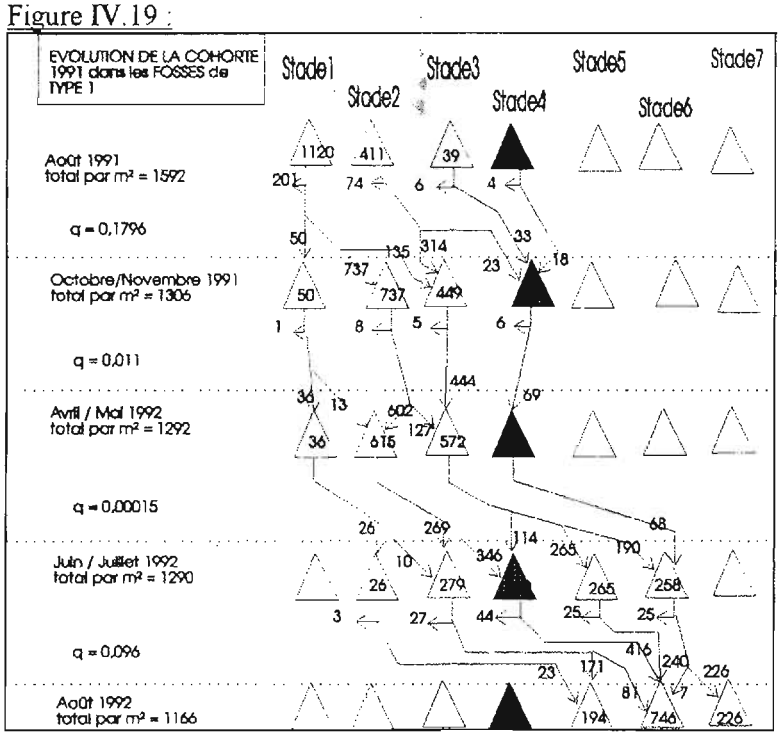
Ce pas de temps est le **même** durant toute l'étude , pour les **deux types** de **fosses** de façon à pouvoir comparer , même s'il est un peu trop long dans l'un et un peu court dans l'autre .

4.1.2 Résultats dans les fosses de type 1:

Le traitement des données sur les fosses de type 1 :

L'étude a été réalisée pendant 2 ans , or le développement dure 5 ans . Pour évaluer les paramètres démographiques (q , s , p) du stade 1 au stade 12 , il fallait donc se baser sur une étude diachronique.
Il existe cependant une variabilité interannuelle dont il fallait limiter l'influence. dans le cadre d'une étude globale :l'étude synchronique permet de diminuer cette variabilité.
Six cohortes ont donc été suivies , pendant 2 ans pour quatre d'entre elles , pendant 1 an seulement pour la plus jeune et la plus vieille .De ce fait pour chacune des années de développement , il y aura des données issues de deux cohortes successives .

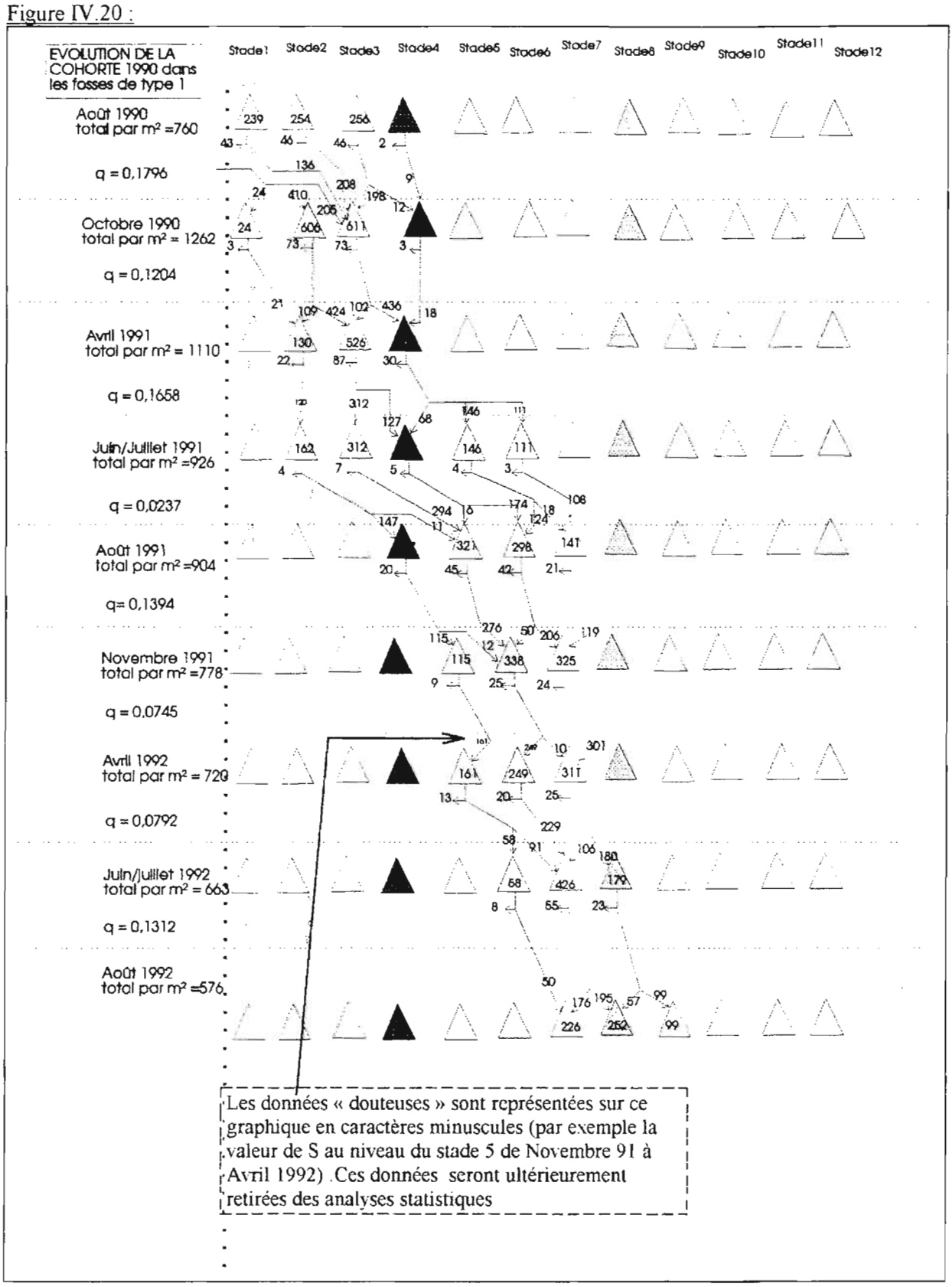
Exemple de la cohorte 1991:
Figure IV.19 :



Cette cohorte est étudiée à partir d'Août 1991 ; les données de Juillet la concernant ne sont pas portées ici , car les éclosions étaient trop partielles pour être interprétées .
L'observation de l'évolution des effectifs des jeunes stades est un bilan entre recrutement (éclosion) , mortalité et croissance . Le paramètre recrutement ne peut être étudié à cette échelle (cf partie 3.4), ce qui fait que l'évaluation de la mortalité devient impossible.

Exemple de la cohorte 1990:

Figure IV.20 :



Concernant les valeurs de P , il s'agit du passage au(x) stade(s) supérieur(s) . La distinction concernant le passage vers le stade supérieur ou vers un stade situé encore au delà ne sera pas faite dans la partie cinétique (car elle serait difficile à intégrer), mais le sera dans la partie productivité .

Les données concernant les cohortes 1989,88 et 87 sont présentées en annexe IV.21.a , b et c .

Evolution des paramètres démographiques:

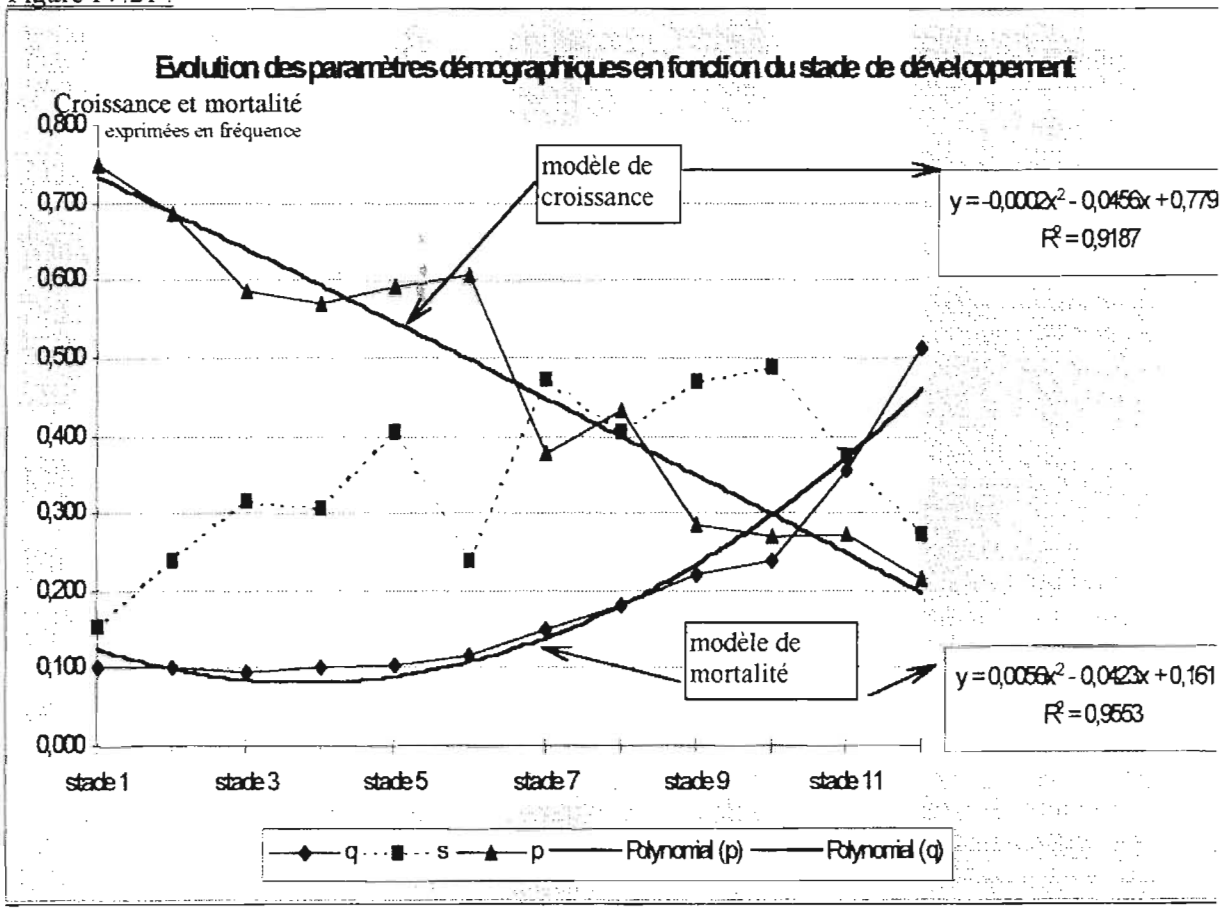
Evolution en fonction du stade larvaire :

Sur les 119 données issues des schémas qui précèdent , 106 données sont disponibles pour la synthèse (13 ayant du être retirées de l'analyse).
Sur le tableau IV.15 ci dessous , q , s et p correspondent aux probabilités respectives de mortalité , stagnation dans le stade et croissance vers un stade supérieur , pour un intervalle de temps de 2 mois .La probabilité p associée au stade 12 correspond au passage du stade 12 à l'émergence.
L'écart-type (std) associé à cette estimation est inférieur à la valeur estimée ce qui représente une valeur acceptable même si elle ne permet pas de conclure d'un point de vue statistique avec un taux de précision élevé.

Tableau IV.15 :

moy	q	std	s	std	p	std
stade 1	0,101	0,077	0,153	0,284	0,747	0,255
stade 2	0,100	0,078	0,240	0,395	0,686	0,388
stade 3	0,094	0,073	0,315	0,407	0,587	0,42
stade 4	0,101	0,065	0,305	0,424	0,570	0,445
stade 5	0,103	0,048	0,406	0,588	0,590	0,428
stade 6	0,117	0,050	0,239	0,291	0,608	0,35
stade 7	0,150	0,070	0,473	0,328	0,377	0,296
stade 8	0,180	0,11	0,404	0,391	0,432	0,369
stade 9	0,222	0,109	0,467	0,251	0,284	0,254
stade 10	0,239	0,201	0,488	0,308	0,269	0,382
stade 11	0,355	0,332	0,374	0,417	0,272	0,398
stade 12	0,512	0,370	0,274	0,311	0,214	0,393

Figure IV.21 :



La mortalité:

Plus le stade est évolué plus la mortalité augmente .Dans ce type de fosses la mortalité est dépendante du stade larvaire (défavorisant les stades âgés et comparativement favorisant les jeunes stades).

La croissance :

Plus le stade est jeune plus la probabilité de passer à un stade supérieur , c'est à dire de croître est importante. La croissance est donc plus rapide en début de développement (si du moins on raisonne en termes de stade larvaire ; ces conclusions seront modulées si le raisonnement se fait sur la biomasse associée au stade larvaire). La stagnation dans le stade est inversement proportionnelle à la croissance.

La vitesse de croissance est inversement proportionnelle à la mortalité .

En termes de **stratégie d'acquisition des ressources**, les stades âgés grandissent-ils moins vite car ils supportent un «stress trophique» qui diminue leur survie ; car il existe des relations de compétition entre les stades âgés ou qu'elles adoptent des stratégies alimentaires différentes ?

Un postulat simple mais logique peut être établi : si leur **croissance est plus rapide au début** , c'est qu'ils disposent de **conditions trophiques favorables** . Les relations directes ou indirectes entre ces conditions trophiques et la survie peuvent par contre s'expliquer de plusieurs façons:

❶les jeunes individus grandissant plus vite , leur durée dans le stade en est réduite , et donc leur mortalité aussi

❷les jeunes individus ayant des ressources trophiques suffisantes , adoptent une stratégie d'acquisition des ressources de type « sit and wait » , ce qui limite leur activité , donc favorise leur croissance et limite les interactions qui ne pourraient que leur être défavorables.

❸les jeunes individus trouvent dans ce biotope des conditions favorisant leur survie : « forêt dense » des tiges de Sphaignes favorisant leur cachette et diminuant leur prédation .

Ces hypothèses ne sont pas exclusives, et sont probablement modulées directement ou non par les paramètres abiotiques.

Evolution en fonction de l'âge de la cohorte :

Tableau IV.16 :

	q	std	s	std	p	std
t1	0,177	0,009	0,205	0,365	0,619	0,368
t2	0,072	0,057	0,664	0,346	0,264	0,319
t3	0,057	0,079	0,238	0,372	0,687	0,424
t4	0,059	0,040	0,003	0,009	0,947	0,042
t5	0,128	0,015	0,534	0,463	0,367	0,386
t6	0,145	0,065	0,693	0,437	0,207	0,304
t7	0,111	0,028	0,363	0,284	0,527	0,308
t8	0,316	0,015	0,462	0,252	0,218	0,259
t9	0,316	0,015	0,462	0,252	0,218	0,259
t10	0,247	0,155	0,546	0,411	0,191	0,286
t11	0,172	0,019	0,352	0,240	0,474	0,255
t12	0,189	0,151	0,257	0,307	0,561	0,390
t13	0,255	0,281	0,587	0,286	0,158	0,316
t14	0,468	0,282	0,530	0,280	0,000	0,000
t15	0,022	0,027	0,500	0,577	0,469	0,541
t16	0,652	0,327	0,047	0,062	0,301	0,312
t18	0,673	0,045	0,208	0,184	0,119	0,206
t19	0,074		0,926		0,000	

Le problème est ici envisagé à l'échelle de la vie d'une cohorte d'individus .Les temps correspondent aux temps d'échantillonnage , avec un pas de temps de 2 mois (hors période hivernale).

	Août	Octobre	Avril	Juin
1ère année	t1	t2	t3	t4
2 ème année	t5	t6	t7	t8
3 ème année	t9	t10	t11	t12
4 ème année	t13	t14	t15	t16
5 ème année	t17	t18	t19	émergence

Durant les deux ans qui suivent la mortalité augmente .Cette diminution des effectifs semble d'ailleurs assez constante quelles que soient les cohortes étudiées.
L'évolution des cohortes semble donc se faire avec une faible mortalité durant la première année , et une plus forte par la suite .
Les schémas évolutifs des cohortes 1991, 90, et 89 sont présentés en annexe IV.22 a ,b et c .

Evolution des paramètres démographiques:

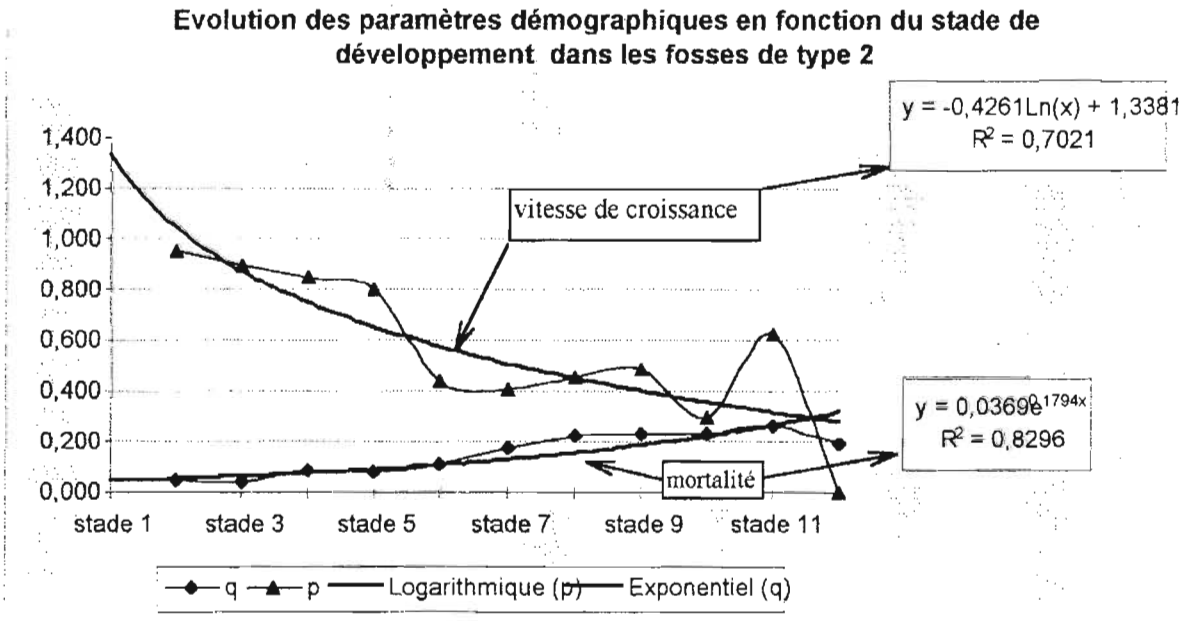
Evolution en fonction du stade larvaire :

Tableau IV.17 :

moy	q	std	s	std	p	std
stade 2	0,050	0,042	0,000	0,000	0,950	0,042
stade 3	0,042	0,041	0,064	0,117	0,894	0,131
stade 4	0,087	0,130	0,068	0,103	0,845	0,148
stade 5	0,082	0,109	0,117	0,331	0,800	0,341
stade 6	0,111	0,122	0,444	0,444	0,443	0,393
stade 7	0,172	0,128	0,419	0,324	0,408	0,361
stade 8	0,224	0,116	0,325	0,287	0,454	0,327
stade 9	0,232	0,099	0,275	0,252	0,491	0,286
stade 10	0,229	0,158	0,489	0,375	0,295	0,377
stade 11	0,265	0,235	0,102	0,205	0,622	0,438
stade 12	0,190	0	0,810	0,1424	0,000	0

Les écarts-types associés aux estimations sont supérieurs à ceux des fosses de type 1.
Confirmant les résultats obtenus concernant les cohortes , la mortalité plus faible chez les premiers stades augmente progressivement ;l'évolution de la vitesse de croissance est inverse.

Figure IV.25 :



Plus les stades sont âgés et plus la mortalité est élevée
Plus les stades sont âgés et plus la vitesse de croissance diminue .

Ces conclusions sont globalement les mêmes que pour les fosses de type 1 , ce qui témoigne donc d'une certaine **unité** dans les phénomènes **démographiques** .

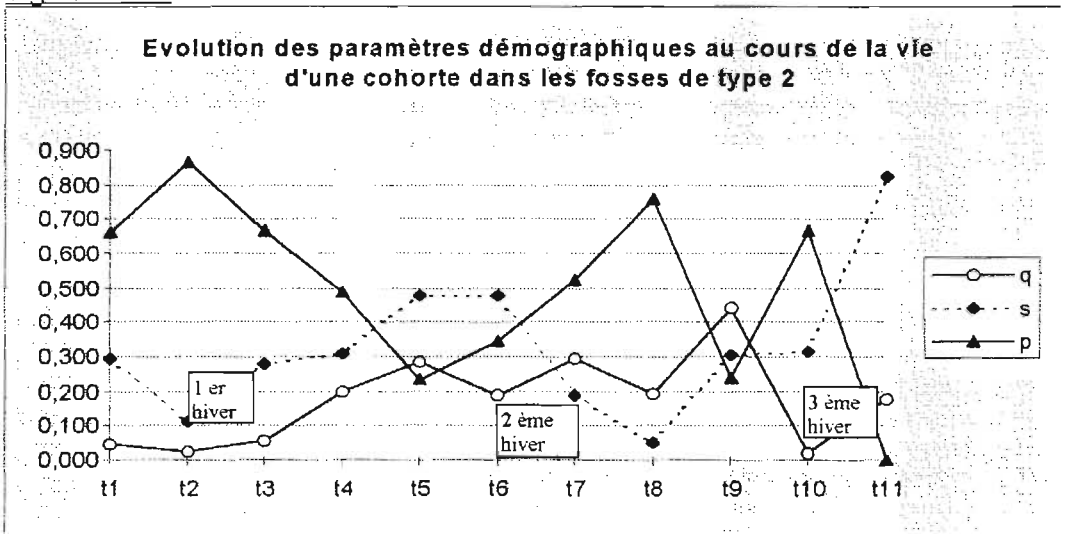
Evolution en fonction de l'âge des individus :

Tableau IV.18 :

	q	std	s	std	p	std
t1	0,047	0,034	0,293	0,416	0,659	0,425
t2	0,024	0,023	0,111	0,313	0,865	0,307
t3	0,056	0,021	0,279	0,295	0,666	0,302
t4	0,200	0,146	0,312	0,328	0,488	0,329
t5	0,287	0,043	0,480	0,263	0,234	0,270
t6	0,190	0,107	0,476	0,357	0,344	0,406
t7	0,293	0,026	0,186	0,273	0,524	0,280
t8	0,194	0,051	0,051	0,114	0,759	0,143
t9	0,444	0,117	0,305	0,291	0,239	0,311
t10	0,019	0,032	0,315	0,545	0,667	0,577
t11	0,176		0,824		0,000	

	Août	Octobre	Avril	Juin
1ère année	t1	t2	t3	t4
2 ème année	t5	t6	t7	t8
3 ème année	t9	t10	t11	émergence

Figure IV.26 :



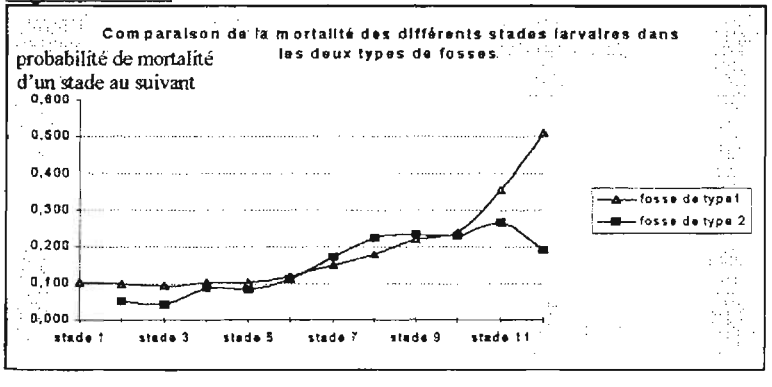
On **retrouve** comme sur les fosses de **type 1 les mêmes aspects essentiels** , les pics de croissance estivaux , suivis des périodes de stagnation dans le stade .
La durée du cycle étant plus brève , les **pics de croissance** sont **plus marqués**.
La **mortalité** faible au début augmente progressivement , puis **baisse à nouveau et de façon significative en fin de développement .**

4.1.4 Comparaison du développement dans les deux types de fosses :

Comparaison de mortalité

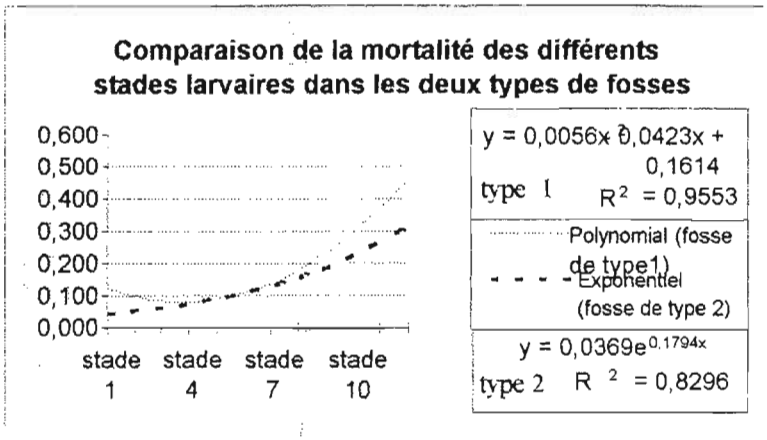
Mortalité des différents stades larvaires:

Figure IV.27 : Etude de la mortalité seule



Trois phases sont observables :
① du 1er au 4 ème stade , la mortalité est légèrement inférieure dans les fosses de type 2.
② entre le 5 ème et le 10 ème stade, la mortalité est sensiblement équivalente dans les deux types de fosses.
③ du 10 ème au 12 ème stade la mortalité devient plus importante dans les fosses de type 1 et baisse de dans les fosses de type 2.

Figure IV.28 : Mortalité dans les deux types de fosses



	fosse de type1	fosse de type 2
stade 1	0,101	
stade 2	0,100	0,050
stade 3	0,094	0,042
stade 4	0,101	0,087
stade 5	0,103	0,082
stade 6	0,117	0,111
stade 7	0,150	0,172
stade 8	0,180	0,224
stade 9	0,222	0,232
stade 10	0,239	0,229
stade 11	0,355	0,265
stade 12	0,512	0,190

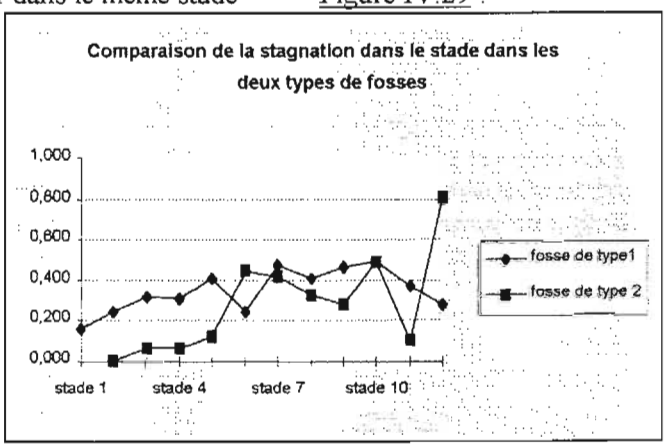
Si la mortalité est globalement inférieure dans les fosses de type 2 , ces mortalités sont des probabilités associées à un pas de temps de 2 mois (excepté la période hivernale) or le développement est plus rapide dans les fosses de type 2 donc la mortalité y est plus faible. L'investissement énergétique lié à cette croissance plus rapide ne se traduit donc pas par une augmentation de la mortalité .

Mortalité et stagnation dans le stade :

Tableau IV.20 : probabilité observée de rester dans le même stade

	fosse de type1	fosse de type 2
stade 1	0,153	
stade 2	0,240	0,000
stade 3	0,315	0,064
stade 4	0,305	0,068
stade 5	0,406	0,117
stade 6	0,239	0,444
stade 7	0,473	0,419
stade 8	0,404	0,325
stade 9	0,467	0,275
stade 10	0,488	0,489
stade 11	0,374	0,102
stade 12	0,274	0,810

Figure IV.29 :



Les jeunes stades restent moins longtemps dans leur stade que les stades plus âgés ; ce phénomène est encore plus marqué sur les fosses de type 2 que sur celles de type 1.

Il convient de raisonner plutôt sur les courbes de tendance que sur les données expérimentales . En effet ces courbes de tendance permettent d'évaluer des données manquantes (stade1 ,fosses de type 2) ou peu cohérentes (stade 2 des fosses 2 , où la probabilité de stagnation est de 0 ce qui signifierait que l'animal mue de façon instantanée lorsqu'il vient de passer au deuxième stade) .

Figure IV.30 :

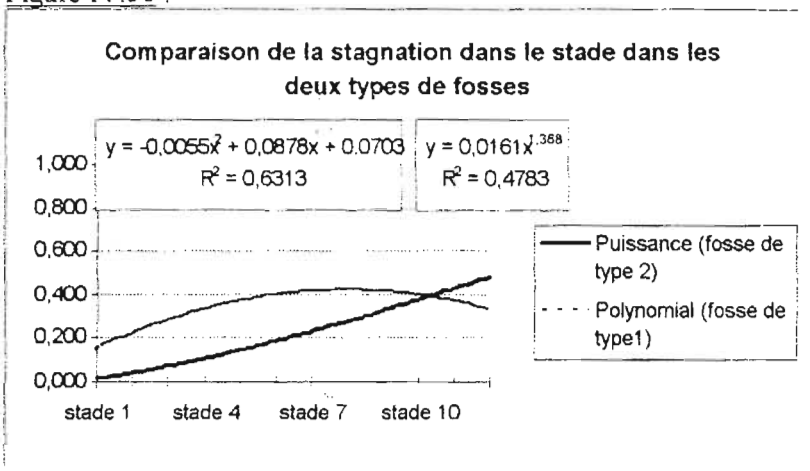


Tableau IV.21 :

	type1	type2
1	0,1526	0,0161
2	0,2239	0,0416
3	0,2842	0,0724
4	0,3335	0,1073
5	0,3718	0,1456
6	0,3991	0,1868
7	0,4154	0,2306
8	0,4207	0,2769
9	0,415	0,3253
10	0,3983	0,3757
11	0,3706	0,428
12	0,3319	0,4821

La courbe de stagnation des fosses de type 2 est presque superposable à celle de la mortalité de la page précédente (figure IV.28).

Le fait de **rester dans un jeune stade** confère un **avantage** en terme de **survie** .

Par contre cette courbe de stagnation dans les fosses de type 1 est « symétrique » à celle de la mortalité . Dans ces fosses , c'est la **stagnation** aux **stades moyens** qui confère un avantage en terme de survie .La croissance à partir de ces stades moyens est donc un facteur de mortalité .

Survie de l'oeuf à l'émergence:

Dans ce qui précède il n'a été traité que le passage du stade 1 au stade 12. Il faut surimposer à ceci les données concernant le passage du stade oeuf au stade 1. La probabilité de survie est de 0,379 dans les fosses de type 1, alors qu'elle n'est plus que de 0,091 dans les fosses de type 2 .

	type 1	type 2
t1	0,823	0,953
t2	0,928	0,976
t3	0,943	0,944
t4	0,941	0,800
t5	0,872	0,713
t6	0,855	0,810
t7	0,889	0,707
t8	0,684	0,806
t9	0,684	0,556
t10	0,753	0,981
t11	0,828	0,824
t12	0,811	0,104
t13	0,745	
t14	0,532	
t15	0,978	
t16	0,348	
t17	0,663	
t18	0,327	
t19	0,926	
	0,0028777	0,1039373

Mortalité à l'échelle de la cohorte:

Tableau IV.22 :

Les données concernant la probabilité de survie de l'oeuf au 1 er stade larvaire sont appliquées:
0,379 dans les fosses de type 1 .
0,091 dans les fosses de type 2 .

La probabilité cumulée de survie de l'oeuf au dernier stade est alors de :
0,00109 dans les fosses de type 1 .
0,00945 dans les fosses de type 2 .

La survie est donc sensiblement 9 fois supérieure dans les fosses de type 7 .

Pour obtenir **un** individu à l'émergence , il faut donc :
sur les fosses de **type 1** , où la probabilité de survie globale est de **0,00109**, **917 oeufs**
sur les fosses de **type 2** , où la probabilité de survie globale est de **0,00945** , **106 oeufs**.

Le taux de survie de l'oeuf à l'adulte a été estimé par DUFFY(1984) pour *Lestes disjunctus* (Zygoptère) à 1,2 % et par UBUKATA (1979) pour *Cordulia aenea* (Anisoptère) à 0,03 à 0,06 % .

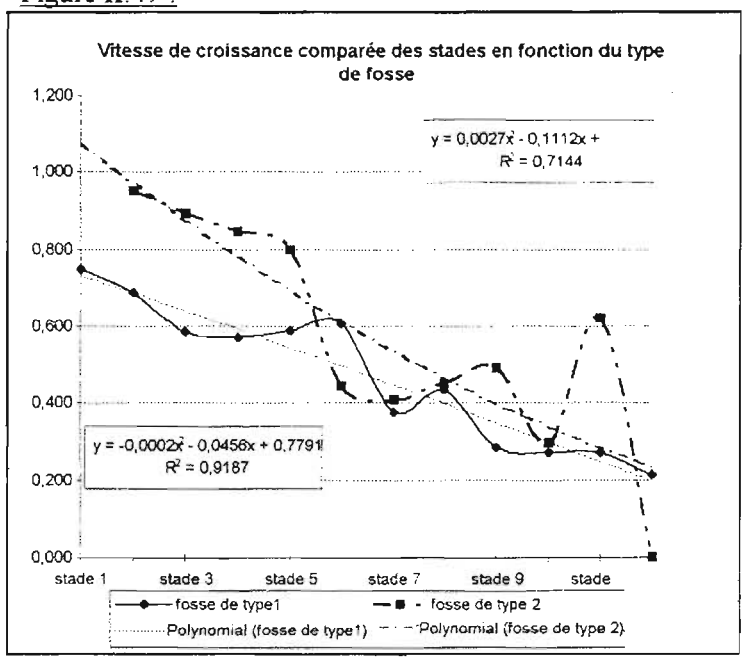
Le taux pour *Leucorrhina dubia* évolue selon les types de biotopes entre 0,109 et 0,945%, c'est à dire à un taux élevé pour un Anisoptère , ce qui explique l'abondance de cette espèce .

Comparaison de la vitesse de croissance :

Tableau IV.23 :

Probabilité de passage au stade suivan		
	fosse de type1	fosse de type 2
stade 1	0,747	
stade 2	0,686	
stade 3	0,587	
stade 4	0,570	
stade 5	0,590	
stade 6	0,608	
stade 7	0,377	
stade 8	0,432	
stade 9	0,284	0,4912
stade 10	0,269	0,2069
stade 11	0,272	0,6218
stade 12	0,214	0,0000

Figure II.49 :



La croissance est plus rapide dans les fosses de type 2, surtout en début dedéveloppement; les larves atteignent donc des stades supérieurs plus rapidement :

Tableau IV.24 :

hiver de la 1ère année	stades 2 à 3	stade 4
été de la 1ère année	stade 6	stades 7à 8
hiver de 2ème année	stades 8 à 9	stades 9 à10
été de 2ème année	stades 8 à 9 (peu de changements notables)	stades 11 à 12
hiver de 3 ème année	stades 9 à 10	stade 12
été de 3 ème année	stade 10	stade 12 puis émergence
hiver de 4 ème année	stades 10 à 11	
été de 4 ème année	stade 11 à 12	
hiver de 5 ème année	stade 12	
été de 5 ème année	stade 12 puis émergence	

Par rapport aux vitesses de croissance prévues par les courbes de régression , il faut surimposer des périodes de 6 mois d'arrêt de développement dues à la quiescence hivernale .

La réussite démographique dans les fosses de type 2 est donc essentiellement conditionnée par la réduction de la durée du cycle.

4.2 Les facteurs de contrôle de cette cinétique larvaire:

Le but est d'expliquer pourquoi les larves se développent avec plus d'efficacité sur les fosses de type 2 que sur les fosses de type 1 .

4.2.1 Confrontations des données bibliographiques aux observations de terrain:

La cinétique dépend, qu'il s'agisse de l'éclosion ou du développement des larves, de leur abondance, de leur survie et de leur vitesse d'évolution.

L'éclosion :

La bibliographie a été limitée à l'examen des références relatives aux Libellulidae printaniers, c'est à dire à développement direct. Les travaux en laboratoire de LUTZ & ROGERS (1991) , montrent que la température minimale permettant l'éclosion de *Libellula incesta* est de 15°C , la température maximale de 35°C , la température optimale étant de 25°C. Les oeufs peuvent survivre plus de 50 jours à 15°C , mais ne peuvent finir leur développement embryonnaire. Au dessus de 40°C , certaines protéines indispensables seraient dénaturées.

Les pics d'éclosion sont d'autant plus rapides que la température est élevée , ce qui est aussi noté par PITTMAN (1971) pour la même espèce . La période d'éclosion s'étale sur 13 à 19 jours en moyenne.

La survie à l'éclosion en laboratoire est bien connue .Le tableau ci-dessous donne un aperçu assez global des travaux en ce domaine:

Espèce	Survie à l'éclosion	Auteurs
Erythemis simplicollis	76 à 86 %	LUTZ & ROGERS (1991)
Libellula cyanea	89 à 91 %	LUTZ & ROGERS(1991)
Libellula incesta	47 à 57 %	LUTZ & ROGERS(1991)
Perithemis tenera	76 à 89 %	LUTZ & ROGERS(1991)
Libellula incesta	55 à65 %	PITTMAN (1971)
Plathemis lydia	80 à 90 %	HALVERSON (1983)
Libellula julia	85 à 90 %	DESFORGES & PILON(1986)
Leucorrhina glacialis	78 à 100 %	PILON & al (1989)

Ces expériences réalisées entre 20 et 30°C , montrent à l'exception de Libellula incesta une grande homogénéité entre 75 et 100% .

Mes propres expérimentations, réalisées sur 22 pontes , soit 16800 oeufs donnent une survie à l'éclosion de 82 +/- 9 % . Ce chiffre est donc dans la moyenne des résultats du groupe , très légèrement plus faible probablement car durant leur vie embryonnaire ces oeufs ont été maintenus entre 21 et 24°C. Une autre cause de variation est la période du prélèvement , qui ne doit pas se faire avant la fin de l'accouplement .

Si depuis Réaumur, en 1734 ,on sait qu'il y a une relation quantitative entre la température et l'activité des organismes ,certains auteurs proposent actuellement des modèles pour prévoir la durée du développement en fonction de la température DAVIDSON ou le seuil thermique de développement TROTTIER.

Davidson : $y = \frac{\beta 1}{1 + e^{(\beta 2 - \beta 3 T)}}$

Trottier : $y = \beta 1 (T - \beta 2)$

où y = temps de développement , T = température d ' incubation .

$\beta 1$, $\beta 2$, $\beta 3$ sont des paramètres qui dépendent de l ' espèce

Les effets combinés du pH acide et des basses températures ont été étudiés chez *Anax junius* (Anisopère:Aeschnidae) par PUNZO(1988) .Entre 10 et 30°C , un pH de 3 limite l'éclosion de seulement 10%. Cette résistance à un pH aussi acide est inattendue , de même que le rôle de l'hypoxie qui semblerait être déterminante dans le déclenchement de l'éclosion chez cette espèce.

Des études sur une espèce écologiquement très proche de *L.dubia* , *Leucorrhinia rubicunda* ont été conduites , par SOEFFRING(1986) qui a vérifié que le taux d'éclosion était plus élevé et la durée de développement des oeufs plus courte à une température supérieure à 25°C. Aucune éclosion n'était possible au dessous de 6°C. Cet auteur note que la ponte s'effectue dans les sphaignes flottantes où la température monte souvent au dessus de 35°C ce qui augmente le pourcentage d'éclosions .Ses travaux ultérieurs , en 1991 , précisent la température optimale , comprise entre 25 et 30°C. La conductance des sphaignes participe d'ailleurs beaucoup à l'élévation de la température .

La température semble être le facteur réellement important concernant le développement embryonnaire.

Le développement larvaire:

Les taux de survie de *L.dubia* observés en laboratoire, 82% , ne correspondent pas aux taux observés dans la nature qui sont beaucoup plus faibles. Des pontes placées dans de l'eau prélevée sur la tourbière et mises à plus de 20°C, présentent une éclosion non synchrone; il peut s'écouler près de 10 jours entre le début et la fin des éclosions dans une même ponte . D'importants phénomènes de cannibalisme entre les premiers éclos déjà au 2ème stade et les individus nouvellement éclos existent.

Rôle de la température :

Les travaux de SOEFFRING (1991) sur *L.rubicunda* posaient un problème : la température optimale des 1ers stades larvaires n'était pas de 30°C comme pour les oeufs , mais de 20 à 25 °C ! Cet auteur

signale que les jeunes larves descendent alors à 15 cm en profondeur , là ou l'eau est plus fraîche , de 15 à 20 °C. Je n'ai noté qu'un décalage vertical de quelques cm chez *L.dubia* .

SOEFFRING (1986) note aussi que les larves ne muent pas à des températures inférieures à 10°C. Selon ses prévisions, lorsque les oeufs tombent entre les tiges de sphaigne jusqu'au fond où la température est plus fraîche , l'éclosion n'est pas possible .

Ces dernières observations ne semblent guère en accord avec les observations concernant les fosses de type 2 où les éclosion existaient au fond des fosses .Mais il peut très bien s'agir là d'individus provenant du mur de sphaigne ou des sphaignes surnageantes et s'étant laissés tomber au fond ultérieurement. Cette hypothèse reste à confirmer.

Rôle de la teneur en oxygène:

Les travaux de GAUFFIN ,.CLUBB & NEWEL (1974) montrent que les Odonates d'une façon générale supportent des taux en dioxygène de 2,2 à 2,8 mg/l durant des périodes de 20 à 92 jours , ce qui les situe dans les moins exigeant des insectes vis à vis de l'oxygène. GOLUKOV (1986) décrit un indice de consommation en relation avec leur masse de 0,159 alors qu'il est de 0,227 pour les Plécoptères, 0,235 pour les Ephéméroptères et 0,263 pour les Trichoptères .

Le rôle joué par la température n'est pas uniquement direct .DUFFY. &.LISTON (1985) ont montré que les larves d'*Enallagma boreale* (Zygoptère paléarctique) survivent à -1°C (53%) et -4°C (10%) sans corrélation avec la durée d'exposition .Le taux de respiration qui est de 0,92ml $d'_{O2}.g^{-1}.h^{-1}$ à 30,2°C , chute à 0,10ml $d'_{O2}.g^{-1}.h^{-1}$ à -1°C . Le quotient respiratoire des larves à -1°C de 0,72 indique d'ailleurs une utilisation des lipides. Mais si en conditions normales le coût énergétique de l'hibernation représente l'équivalent de presque 40,5% de la masse du corps , lorsque cette hibernation s'effectue dans la glace, le **coût énergétique** étant limité , le **froid** pourrait alors avoir un effet globalement **favorable**.

Rôle de la sécheresse :

Plusieurs auteurs ont étudié la résistance des espèces paléarctiques à la dessiccation .ZAIKA (1977) , signale chez *Libellula quadrimaculata* et *Sympetrum flaveolum* leur aptitude à supporter la dessiccation temporaire.

Les larves de *Somatochlora semireticularis* , *Aeshna interrupta* et *Libellula quadrimaculata* (WILLEY.&.EILER , 1972) supportent en laboratoire 3 semaines de dessiccation et de jeûne. Ces espèces caractérisent dans ces régions les pièces d'eau régulièrement desséchées en été .

En transposant ces observations à la situation de la tourbière , les résultats des émergences ont montré que des fosses asséchées en Août , émergeaient couramment des *Somatochlora arctica* et parfois des *Libellula quadrimaculata* mais jamais de *Leucorrhinia dubia* .

Ceci laisse supposer une certaine **faiblesse de l'espèce vis à vis de la dessiccation** . Sur la tourbière , cette faiblesse limite assurément la colonisation de certains types de fosses (types 1 b,c & d .

Rôle de la proximité de la surface :

Une particularité des larves de L.dubia est leur tendance à n'occuper que les 10 à 20 cm supérieurs des Sphaignes . Ceci pourrait être lié à la température , la lumière ou à la teneur nocturne en oxygène.
Plusieurs auteurs ont étudié ce problème dont BAKER. & FELTMATE (1989) .Chez les *Ischnura verticalis* (Zygoptères) dont les larves se répartissent systématiquement en **surface** , le déterminisme n'est ni lumineux, ni thermique mais essentiellement **trophique** (disponibilité des proies)

Rôle du pH:

BERRILL., LOWE, HOLLETT & .HUDSON (1987) concluent à une bonne tolérance au variations du pH par les Odonates. GORHAM &.VODOPICH (1992) montrent cependant qu'une forte diminution de pH (3,5) augmente la mortalité des jeunes stades d'*Enallagma sp.* , et diminue l'activité de prédation des grands stades larvaires .Les **dépenses énergétiques** augmentent à un pH aussi acide .
Il convenait donc de vérifier les gammes de variations du pH , et de tester la sensibilité des Leucorrhines.
Des expériences qualitatives ont été mises en place dès 1989 . Ni la mortalité , ni la vitesse de croissance ne semblaient affectées par les pH proposés :pH=4 , 5 , 6 , 7 & 8 . A pH=8 , il était difficile de différencier l'influence directe du pH de celle des bactéries qui pullulaient dans les bacs d'élevage.

La relation avec le pH doit être envisagé de façon critique : cette espèce est inféodée aux eaux acides et est considérée par beaucoup comme une espèce strictement associée aux pH acides . Les données issues de mes élevages me font en douter. Plusieurs auteurs ont fait une raisonnement analogue et basé sur des observations de terrain; EVANS (1987) décrit *Leucorrhinia dubia* comme « se réjouissant des pluies acides » et espèce dominante du benthos des grands lacs acidifiés . HENRIKSON.(1988) qui étudie 20 lacs Suédois trouve *L.dubia* sur les 10 lacs sans poissons et pas sur les lacs empoissonnés. Ces deux auteurs en arrivent séparément à la même conclusion , *L.dubia* se développe dans ces lacs acides car ils n'ont pas de poissons .
Le second auteur a poussé plus loin l'analyse en proposant à des perches (*Perca fluviatilis*) des *Leucorrhinia dubia* , *Orthetrum coerulescens* et *Libellula quadrimaculata* .En présence de Perches les deux dernières espèces simulent la mort alors que *L.dubia* tente de fuir , ce qui augmente de façon considérable son taux de prédation.

L'**abondance** de ***L.dubia*** dans les **milieux acides** pourrait fort bien n'être conditionnée que par **l'absence ou la rareté des poissons prédateurs en milieu acide .**

Concernant les Odonates des tourbières européennes , DREYER (1988) indique , comme facteurs influençant la vie dans ces conditions extrêmes :

①fluctuations importantes d'acidité, ② fortes variations thermiques journalières, ③ faible production secondaire, ④ déficience dans la structuration verticale de la végétation aquatique et ⑤ un relatif isolement des habitats.

Les deux premières affirmations ne me semblent pas fausses dans le cas de *L.dubia* , mais leur rôle est très indirect .La troisième affirmation me semble être à la base du problème. La 4ème affirmation est critiquable en ce sens que la structuration verticale existe ,le problème étant plutôt dans la diversité de la végétation .La 2ème affirmation est plutôt liée aux écophases aériennes.

Cette étude bibliographique me conduit plus à envisager les effets indirects des facteurs abiotiques qu'à les étudier pour eux-mêmes. La réponse à l'abondance ou à la rareté de cette espèce est plutôt **synécologique**

C'est en termes de **coût énergétique** que l'on doit envisager l'action des facteurs abiotiques et biotiques.

4.2.2 Données de l'analyse comparative :

Leucorrhinia dubia est le consommateur secondaire qui domine le peuplement (plus de 95 % de la biomasse dans les types de fosses étudiées); les relations synécologiques principales se font donc entre:

les différents individus
les individus et leurs proies.

a) Comparaisons entre les fosses de type 1 et 2 :

Relation avec les paramètres abiotiques:

Le développement s'effectue en 5 ans et avec un faible taux de survie dans les fosses de type 1 alors qu'il est plus rapide et plus efficace dans les fosses de type 2 .

Pour comparer ces types de fosses les variables utilisées seront celles permettant de décrire les conséquences de la cinétique de développement : abondance numérique , biomasse , productivité ,P/B (taux de renouvelllement) , diversité intraspécifique établie sur les effectifs ou la biomasse.

Les variables explicatives seront la température ,le pH ,la conductivité, le potentiel d'oxydoréduction et la teneur en oxygène (en mg/l).

L'étude a été réalisée en Août 90 , Octobre 90 , Avril 91 et en Juin 91 .Les résultats présentés ci-contre correspondent à ceux d'Août ,c'est à dire la période de croissance maximum.

Tableau IV.25 :

Résultats d'Août 1990	fosses de type 1	fosses de type 7
Effectifs par m^2	3636 +/- 978	575 +/- 123
Biomasse en mg MS m^{-2}	88484 +/- 16161	17667 +/- 1583
Productivité en mg MS m^{-2} an^{-1} (sur les valeurs d'Aout à Septembre)	4529	739
P/B (sur les valeurs d'Aout à Septembre)	0,0511	0,0418
Diversité intraspécifique sur effectifs	3,2351 +/- 0,0474	2,5490 +/- 0,4073
Diversité intraspécifique sur biomasses	1,9968 +/- 0,0772	1,8677 +/- 0,3726
Températures (à 16h en surface)	26,78 +/- 1,27	25,94 +/- 2,6
pH	4,87 +/- 0,075	4,91 +/- 0,075
conductivité	66,3 +/- 5,59	73,1 +/- 6,44
teneur en oxygène	11,11 +/- 2,731	13,61 +/- 1,29
potentiel redox	203,3 +/- 7,91	211,9 +/- 12,8

Aucune corrélation significative n'a pu être établie entre les **variables biologiques** et les **descripteurs abiotiques** durant la période d'étude .

Les températures ont été relevées en surface (les larves y vivent préférentiellement) et à 16 heures. La température de surface étroitement corrélée aux températures extérieures est très variable en cours de journée . Il existe un gradient de température décroissant de la surface vers le fond durant toute la période estivale .Ce gradient est important aux heures chaudes de la journée (extrêmes en Août: surface=31°C , fond 12°C) alors qu'il est beaucoup plus faible tôt le matin (différence de 8°C seulement) Ce gradient s'inverse durant l'hiver .

La seule corrélation positive ,mais faiblement significative (0,508 à p=0,05) est celle entre productivité et température de surface. Cette corrélation est logique mais ne démontre pas l'influence directe de la température sur la productivité . Cette corrélation très faiblement significative illustre le fait qu'il ne faudrait pas raisonner sur une température instantanée mais sur le bilan radiatif depuis la période qui a précédé.

De même il conviendrait de raisonner plus sur les productions que sur les biomasses (raisonner en flux d'énergie plutôt qu'en stocks d'énergie).

L'influence des facteurs abiotiques ne pourrait être correctement étudiée qu'avec une prise en continu des données (station climatique automatisée) .

Pour tester l'influence réelle de ces facteurs , seules les expérimentations en laboratoire me semblent être possibles.

Cette absence de corrélations peut s'interpréter comme une absence de relations directes ; les **paramètres abiotiques** ne semblent avoir qu'un **rôle secondaire** ou du moins **indirect** dans la **dynamique** de ces populations de *Leucorrhinia dubia* .

Relation avec les paramètres biotiques:

Une étude succincte des proies potentielles a été réalisée dans une fosse de type 1 et 2. Les Cladocères constituent l'essentiel de la biomasse des consommateurs «primaires» . Outre les Cladocères , il y a abondance des Rotifères (*Keratella, Lecane*), de *Cyclops* à différents stades de développement , d'*Acariens* et de *Chironomides*.L'étude des Cladocères a été privilégiée en raison de leur taille compatible avec une éventuelle prédation.

Etude dans les fosses de type 1 :

Zonation Horizontale:
Un échantillonnage a été réalisé par des prélèvements de 200 ml en surface de la fosse H1 au mois d'Aout 1990 .Les Cladocères dominants sont *Alonella excisa* (Chydoridae) et *Acantholeberis curvirostris* (Macrothricidae).

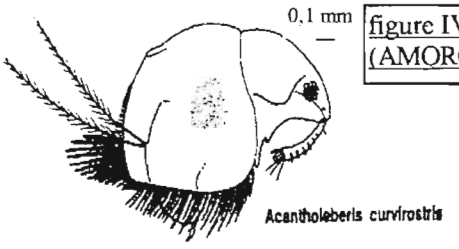


figure IV.32 (AMOROS,1984)

Figure IV.34 :

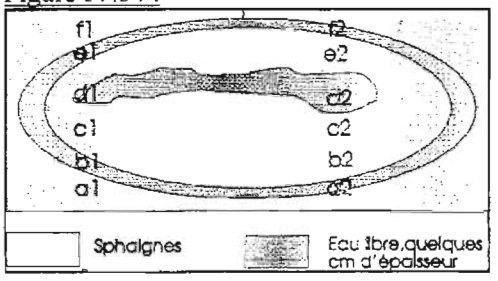
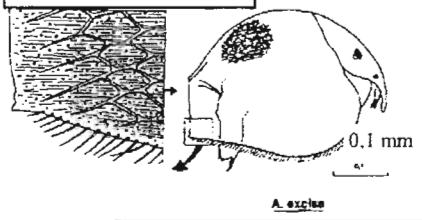
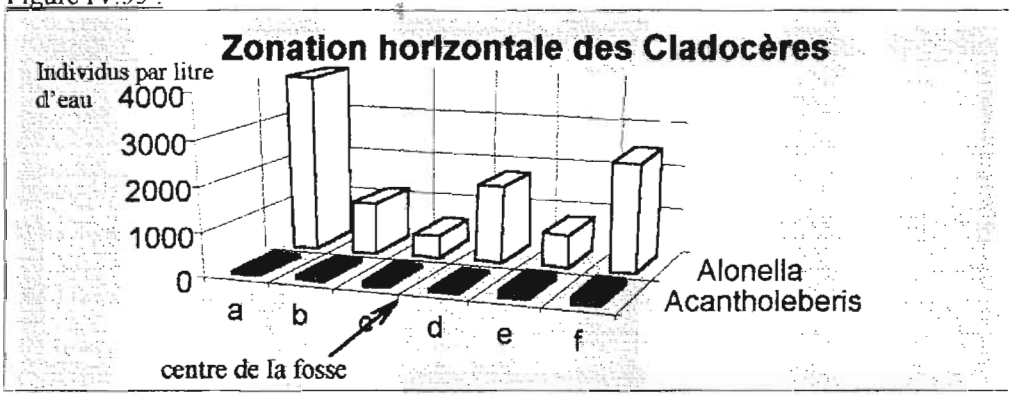


Figure IV.33



effectifs par litre	a	b	c	d	e	f	moyenne
Acantholeberis	59,5	93	65,5	30	138,5	127,5	86
Alonella	3940	1152	505	1735	751	2439	1754

Figure IV.35 :

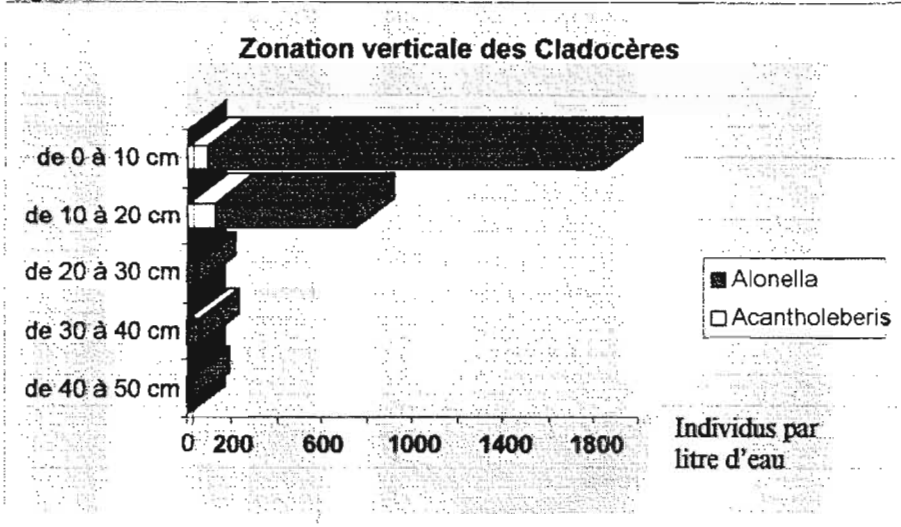


Les *Acantholeberis* ne présentent aucune zonation horizontale . Par contre les *Alonella* montrent une nette préférence pour les bords et la zone centrale .La cause de cette zonation des *Alonella* est la présence des quelques centimètres d'eau libre qui surmontent le bord et le centre de la fosse.
Cette répartition peut pratiquement se surimposer à celle des *Leucorrhinia dubia*.(annexe IV.8 &9)

Stratification Verticale:

effectifs par litre	de 0 à 10 cm	de 10 à 20 cm	de 20 à 30 cm	de 30 à 40 cm	de 40 à 50 cm
Acantholeberis	86	122	29	54	8
Alonella	1753	622	12	6	8

Figure IV.36 :



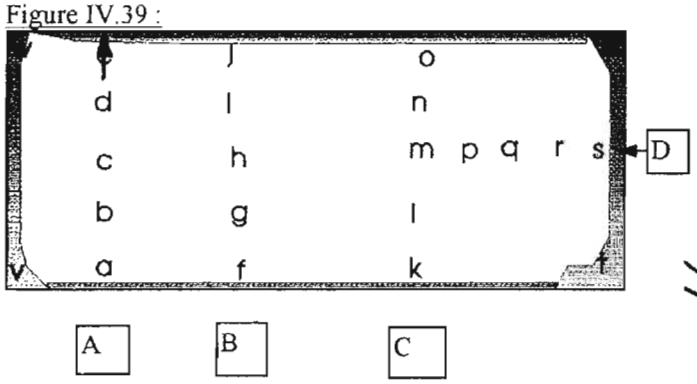
Aux Acantholeberis à large spectre de répartition verticale , s'opposent les Alonella inféodées aux strates supérieures (zone des sphaignes « trophogènes » , éclairées et plus chaude).La stratification des Leucorrhines (annexe IV.7)est probablement liée à cette abondance des Alonella en surface.

Etude dans les fosses de type 2 :

La fosse H9 a été étudiée en Août 1990 , en prélevant 200 ml d'eau en surface . Ce plancton est stratifié verticalement durant la journée avec une abondance qui chute dès les 10 premiers cm de profondeur .

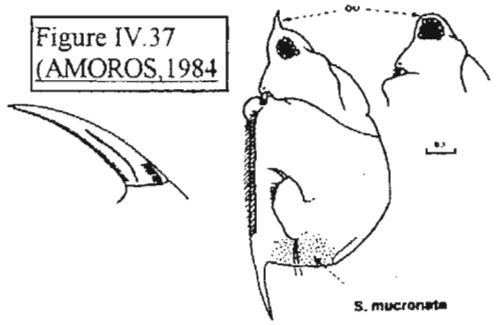
Les échantillons ont été prélevés dans le mur de sphaignes (t , u ,v & w) , et en eau libre en surface de a à s (Figure IV.39 ci dessous). *Alonella* était toujours présent , mais deux autres Cladocères apparaissent *Streblocerus serricaudatus* (Macrothricidae) dans le mur de sphaignes et *Scapholeberis mucronata* (Daphnidae) qui dominait le peuplement en eau libre.

Figure IV.39 :



Les résultats de l'échantillonnage en eau libre selon les 4 transects A,B.C et D sont présentés ci-contre.

Figure IV.37 (AMOROS,1984



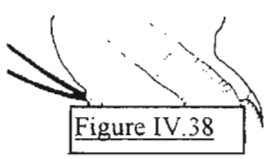
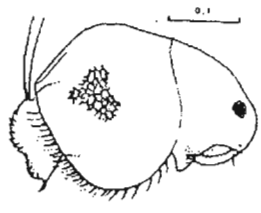
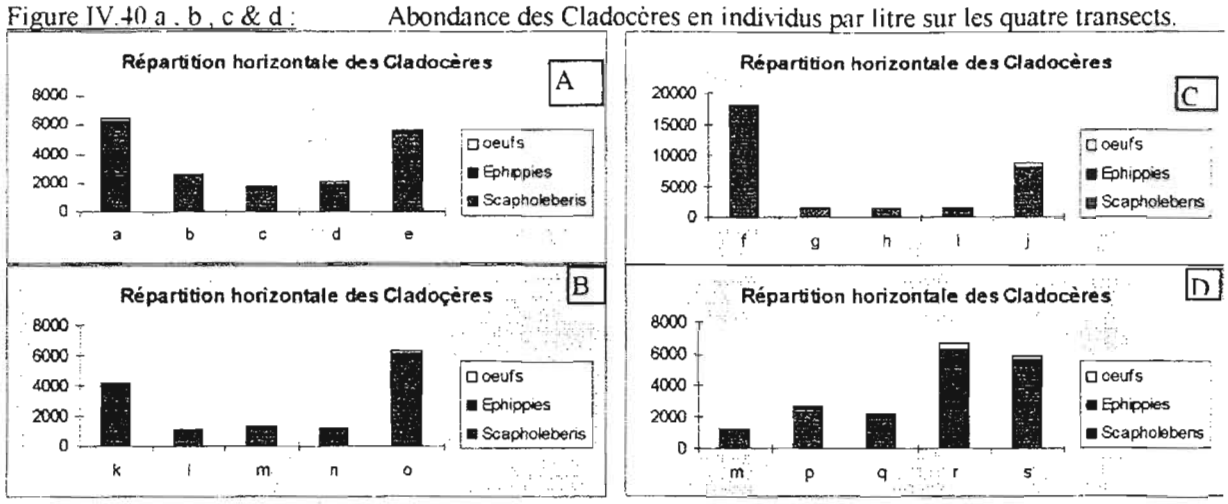


Figure IV.38



Streblocerus serricaudatus

Figure IV.40 a , b , c & d : Abondance des Cladocères en individus par litre sur les quatre transects.



Scapholeberis domine le peuplement , les autres espèces étant comparativement négligeables .Les oeufs et les éphippies de cette espèce ont été aussi comptabilisés car elles sont retrouvées dans les contenus stomacaux des *Leucorrhines*.

Tableau IV.26 :

	0 à50 cm	50 à 100 cm	100 à 150cm	100 à 50cm	de 50 à 0 cm
Scapholeberis	7274 +/- 7279	1857 +/- 762	1564 +/- 408	2594 +/- 408	6120 +/- 1140
Ephippies	109 +/- 61	44 +/- 30	41 +/-44	58 +/- 46	191 +/- 22
oeufs	126 +/- 67	57 +/- 22	92 +/- 39	166 +/- 137	309 +/- 308

Cette espèce se répartie de façon préférentielle sur le pourtour des fosses où elle forme de « véritables essaims ». Les grandes *Leucorrhines* postées sur le mur de sphaignes exercent une prédation intense sur cette espèce, ce qui est probablement à l'origine de la survie des stades âgés dans ce type de fosses .

Echantillonnage dans le mur de sphaignes :

Tableau IV.27 :

effectifs par litre	t	u	v	w	moyenne	std
Scapholeberis	25	40	65	0	32,5	27
Ephippie	14	30	44	0	22	19
Streblocerus	10	56	12	60	34,5	27
Alonella	1810	1250	1100	1920	**1520**	406

Pour l'essentiel , on retrouve la structure spécifique des fosses de type 1.Les Scapholeberis sont présents en faibles quantités dans cette zone . Les Streblocerus ont remplacé les Acantholeberis alors que les Alonella sont en quantités légèrement plus faibles que dans les fosses de type 1.

Seule une étude qualitative des régimes alimentaires de Leucorrhinia dubia a été réalisée.Il était possible d'utiliser les techniques d'analyse des pelotes fécales (CLOAREC, 1977) ; (BLOIS, 1982 & 88) . Pour des raisons pratiques , j'ai réalisé l'observation directe des contenus stomacaux .

Pour les très jeunes stades , j'ai trouvé des fragments de Rotifères difficiles à déterminer.

Pour les stades moyens , les Alonella dominaient .

Pour les stades âgés , prélevés dans les fosses de type 2 , c'était les Scapholeberis .

Une telle séparation trophique entre les stades méritera d'être précisée .Ce phénomène est connu chez les larves d'Odonates entre les stades larvaires différents par leur taille (MERRIL.&.JOHNSON,1984).Cet auteur précise qu'il existe une spécialisation des gros stades sur les plus grosses proies, mais que ceux-ci ne négligent pas pour autant les microcrustacés , et il conclue à l'existence d'une compétition entre les stades larvaires .Une idée couramment répandue est que ce sont les plus petits stades qui souffrent le plus de la compétition , et que la limitation trophique devrait donc être plus importante chez les plus petits stades.

En analysant la limitation trophique , d'après la masse des pelotes fécales et les densités de populations, BAKER (1986) a montré :

① que la densité de population est corrélée négativement avec le taux de remplissage de l'intestin.

② qu'il n'existait pas de corrélation entre la densité de population et la limitation trophique .

Il n'est donc pas du tout évident que les petites larves souffrent plus que les grosses de la limitation trophique.

L'analyse des contenus stomacaux chez Leucorrhinia dubia révèle aussi , chez presque tous les stades la présence de restes de congénères . Le canibalisme est un phénomène connu chez les larves de nombreuses espèces d'Odonates. De nombreux auteurs lui accordent un rôle dans la régulation des populations (VAN BUSKIRK,1989, 90 &92) ; (CLAUS-WALKER,1992) ; (CROWLEY.&.MARTIN,1989) (HOPPER.&. CROWLEY,1992)

La comparaison entre les différents types de fosses permet d'établir plusieurs constats :

①Les facteurs abiotiques (en dehors de l'énergie lumineuse) ne semblent pas être un mécanisme essentiel de la régulation des populations.

②L'hypothèse de l'absence de prédation interspécifique (poissons ou autres) est bien séduisante ; en effet dans les fosses de tourbage ,quel que soit leur type, les prédateurs potentiels sont très rares.

③L'hypothèse trophique est assurément à la base des mécanismes de régulation mais cette hypothèse est très large .

b) Comparaison entre les fosses de même type :

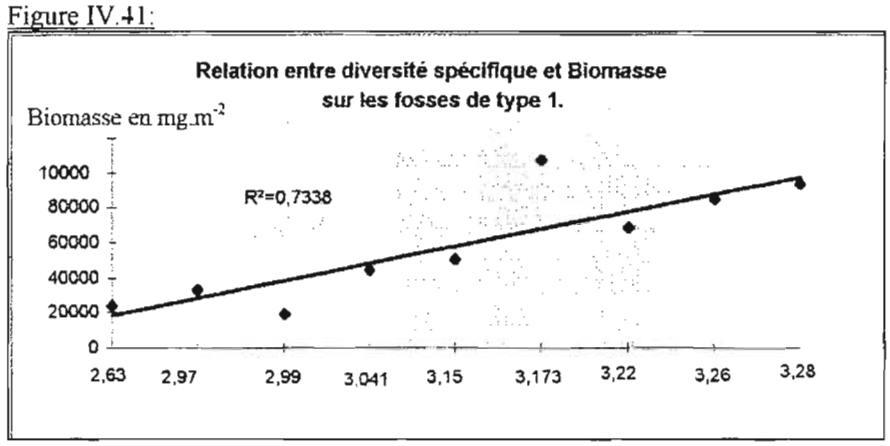
Relation entre la diversité intraspécifique et la biomasse :

Les fosses de type 1 à forte diversité présentent une biomasse plus élevée que les fosses de type 2 en 1990 (tableau IV.25). Si cette tendance sous-tend un mécanisme de fonctionnement des fosses de tourbage , elle devrait se retrouver à l'échelle des différentes fosses et d'année en année .

Les données sont celles des mois d'Août 1990 , 91 & 92 de façon à pouvoir comparer les fosses à des périodes équivalentes.

S'il existe une corrélation entre la diversité spécifique et la biomasse (R= 0,857) dans les fosses de type 1 (figure IV.41) , cette corrélation n'existe pas dans les fosses de type 2 .

Figure IV.41:



Dans les fosses de **type 1** : la **biomasse** est **proportionnelle** à la **diversité spécifique**.
Dans les fosses de **type 2** : la **biomasse** est **indépendante** de la **diversité spécifique**.

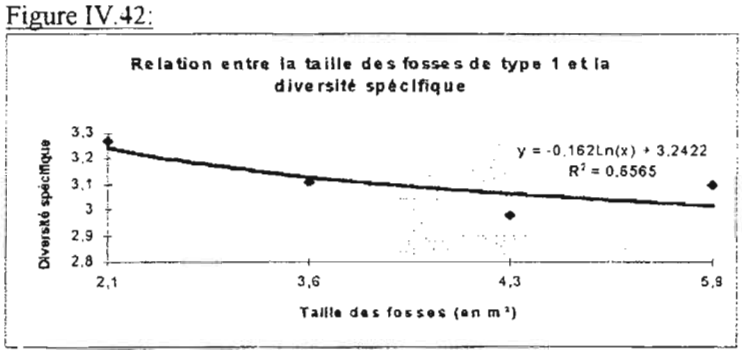
Si l'on considère que les différents stades larvaires se partagent les ressources :

lorsque le nombre d'individus augmente dans les fosses de **type 1** la biomasse augmente et les individus **élargissent aussi le spectre des stades « occupés »,** donc de l'exploitation trophique du milieu alors que dans les fosses de **type 2** , l'augmentation du nombre d'individus n'a pas d'influence sur la diversité, c'est que les stades larvaires « occupés » ne sont ni plus nombreux ni mieux représentés .

Plusieurs auteurs ont insisté sur la nécessité d'étudier la diversité dans le temps et dans l'espace (MARGALEF, 1968) . L'approche proposée ici est diachronique et séparée dans l'espace.

Relation entre la biomasse et la taille des fosses:

Figure IV.42:



Dans le cas des fosses de type 1 , il existe une relation entre la taille de la fosse et la diversité intraspécifique (R=-0,649) .
Aucune corrélation n'existe dans les fosses de type 2. Le hasard dans le recrutement , ou l'importance de la position de la fosse à l'échelle de la tourbière joue alors probablement un rôle prépondérant dans le déterminisme de la diversité spécifique.

Relation entre les cohortes:

Les fosses ont-elles toutes la même **proportion** respective des différentes **cohortes**?
La proportion respective des différentes cohortes **varie-t-elle** dans une fosse d'une année sur l'autre?
La proportion d'une cohorte est-elle en **relation** avec celle des **autres cohortes** ?

Dans les fosses de type 1:

Pour une **année donnée** (annexe IV.23) le **pourcentage** des différentes **cohortes** reste **proche** quelle que soit la fosse considérée.

Par contre d'une **année à l'autre**, la **proportion** relative des cinq **cohortes** n'est **pas corrélée**, ce qui signifie que le recrutement (ou le hasard) est la cause majeure de l'importance relative des différentes cohortes.

Dans les fosses de type 2:

Les proportions des différentes cohortes sont sensiblement identiques une même année dans les différentes fosses de type 2 (annexe IV.24).

Par contre , et plus encore que dans les fosses de type 1 , les proportions varient d'année en année.

Lorsqu'une cohorte est un peu plus nombreuse que la moyenne , c'est la cohorte de l'année suivante qui est moins nombreuse et vice versa.

La diversité spécifique est plus forte dans les fosses de type 1 que de type 2. Un plus large spectre de stades est représenté sur les fosses de type 1; cette séparation des tailles permet une exploitation trophique plus large.

La **proportion** respective des **cohortes** est sensiblement la **même** dans les différentes fosses de même type pour une **année donnée** , mais elle **varie d'année en année** . Ceci semble être en relation avec la variabilité du recrutement selon les années.

Concernant les **relations** entre les cohortes seule une **étude expérimentale** peut démontrer l'intensité et la nature de ces relations.

4.2.3 Les données de l'analyse expérimentale:

Trois types d'expérimentations ont été conduits :

①en recouvrant les fosses avec un filet à partir de 1990 , ce qui bloque le recrutement , et permet par comparaison avec un témoin de tester l'influence de l'absence d'une cohorte sur les autres.

②en isolant différentes parcelles dans une fosse , puis en modifiant l'abondance de certains stades ce qui permet de tester l'influence d'un stade donné sur les autres stades.

③en observant en laboratoire le comportement des différents stades larvaires face aux très jeunes larves.

① Expérimentation dans les fosses recouvertes d'un filet :

Dans les fosses de type 1: Comparaison des effectifs des différentes cohortes

Les résultats bruts sont présentés en annexe IV.25.

Figure IV.38 a :

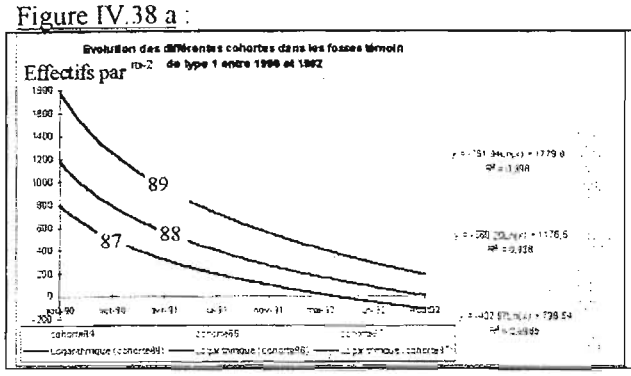
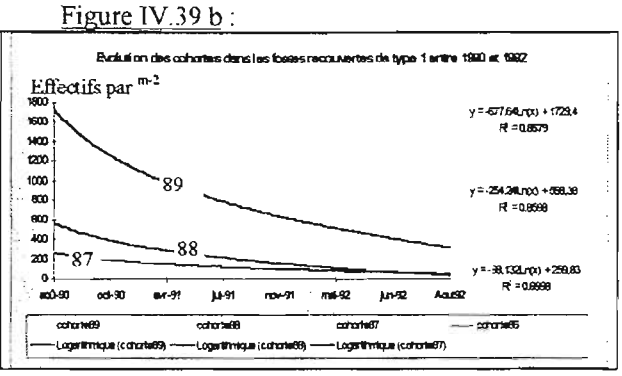


Figure IV.39 b :



L'adaptation à un modèle logarithmique n'est pas parfaite (il y aurait des cohortes négatives) , mais permet de comparer l'évolution des effectifs des cohortes 1987,88 et 89 dans les fosses recouvertes et témoins. Ces courbes de diminution de population (mortalité) restent sensiblement parallèles dans les fosses témoins , ce qui signifie que la mortalité est comparable pour toutes les cohortes.

Par contre, dans les fosses recouvertes , la mortalité est plus importante dans la plus jeune des cohortes et comparativement plus limitée dans les deux les plus âgées.

L'absence des cohortes 1990 et 1991 a donc modulé la survie des autres cohortes plus âgées .

La **réduction de la survie de la cohorte 1989** peut s'expliquer de plusieurs façons :

①soit la mortalité augmente , car les ressources trophiques diminuent , ce qui signifierait que la cohorte 1990 serait à la base ou du moins une partie non négligeable de ces ressources .

②soit la mortalité augmente car la prédation par les cohortes plus âgées augmente plus que dans les conditions naturelles ; en ce cas une cohorte exercerait une prédation importante sur la cohorte plus jeune et une prédation un peu moins importante sur la cohorte encore plus jeune.

L'augmentation de la survie des cohortes plus âgées peut s'expliquer si l'on considère que la réduction des effectifs de la cohorte 1989 a limité les pressions de compétition exercées par ces plus jeunes stades.

Dans les fosses de type 2:

Les émergences plus nombreuses sur ce type de fosse permettent de mettre en relation le développement larvaire étudié comme dans les fosses de type 1 et le nombre effectif d'émergences observées.

Survie finale de la cohorte	**cohorte 1987 observée en 1990**	**cohorte 1988 observée en 1991**
estimation des émergences d'après l'étude de la cinétique larvaire	156	178
estimation des émergences d'après la récolte des exuvies	28	19

La comparaison de la survie finale des cohortes 1987 et 1988 , montre que la survie est plus faible dans la cohorte 1988 plus jeune .Le phénomène est donc **analogue** à celui mis en évidence dans les fosses de type 1 . Cette diminution des effectifs pourrait avoir les mêmes causes que dans les fosses de type 1. La **pression de prédation** doit cependant être **plus forte** .
Il est possible d'envisager un effet de compétition en retour des plus jeunes stades sur les plus âgés , ce phénomène n'est pas prépondérant dans ce cas car la pression de prédation en aurait été limitée.

Par rapport aux estimations des émergences d'après l'étude de la cinétique larvaire (156 en 1990) , plus de 90% de ces larves n'émergent pas en raison de la très forte mortalité dans les semaines qui précèdent l'émergence. Les émergences observées sont donc supérieures aux valeurs attendues en 1990. Ce phénomène existe sur toutes les fosses expérimentées. De plus dans les fosses de type 2 recouvertes , certains individus sont de taille nettement plus petite que dans les fosses de type 2 témoin .
Certains individus de la cohorte 1988 auraient eu une **croissance plus rapide** en réponse aux limitations trophiques induite par l'absence des jeunes cohortes .

JOHNSON (1987) a décrit chez *Tetragoneuria cynosura* des phénomènes présentant certaines analogies. Chez cette espèce habituellement semivoltine , il existerait une « course pour atteindre la taille critique » durant l'été, et les « gagnants » entrent dans le stade leur permettant d'émerger dès le printemps suivant et effectuent ainsi un développement en un an. Expérimentalement cet auteur a pu diminuer le pourcentage d'univoltinisme en :

❶ dispersant la ponte .
❷ exploitant la compétition entre les larves (augmentant les densités larvaires)
❸ favorisant les interférences entre les larves des mêmes cohortes ou de cohortes différentes
❹ favorisant la prédation par les plus grosses larves

Ce « cohort-splitting » des anglo-saxons est connu chez de nombreuses espèces d'Odonates JOHNSON (1992) a montré qu'il existait de légères différences dans la largeur de la tête et la masse sèche pour un même stade selon qu'il appartenait à l'une ou l'autre des cohortes .

Le problème n'est probablement pas si simple , comme l'ont montré MARTIN & al. (1991) sur *Epitheca cynosura* : le développement univoltine est renforcé lorsqu'il n'y a pas de conditions biotiques défavorables , et cette stratégie univoltine devient moins efficace lorsqu'il y a compétition ou prédation par les poissons .
Chez *Libellula lydia* et *L. luctuosa* (WISSINGER,1988) , la stagnation dans un stade larvaire ne semble pas être une cause de mortalité dans la nature . La durée passée dans un stade diminue lorsque les conditions trophiques sont favorables.
JOHANSSON & NILSSON (1991) montrent que chez *Somatochlora alpestris* , qui exploite des petites tourbières s'asséchant parfois en été ,le cycle se fait en 3 à 4 ans , ce qui est la cause directe de leur

limitation dans l'exploitation de ce type de biotope (et non pas la mortalité directe) . Mais c'est aussi cette **stratégie** qui est un gage de **stabilité** sur ce type de milieu ; c'est la stratégie des *Somatochlora arctica* présentes sur la tourbière de St-Genès , mais aussi celle des ***Leucorrhinia dubia*** des fosses de **type 1** .

Chez *Cordulia shurtleffi*, une espèce printanière à cycle de développement en 2 ans (CARON & PILON,1992) , le développement est décrit comme synchrone la première année , avec la 2ème année de croissance ,une désynchronisation , la croissance de certaines larves étant plus rapide que d'autres, ce qui permet une meilleure exploitation des ressources (HARPER,1973).

Une caractéristique de cette espèce semble donc être sa **plasticité de développement** .
Sur la vue de cette étude ,une **stratégie de stase** semblerait être la **réponse aux conditions défavorables dans les fosses de type 1** , alors qu'une **stratégie de croissance** semblerait être la **réponse dans les fosses de type 2** .

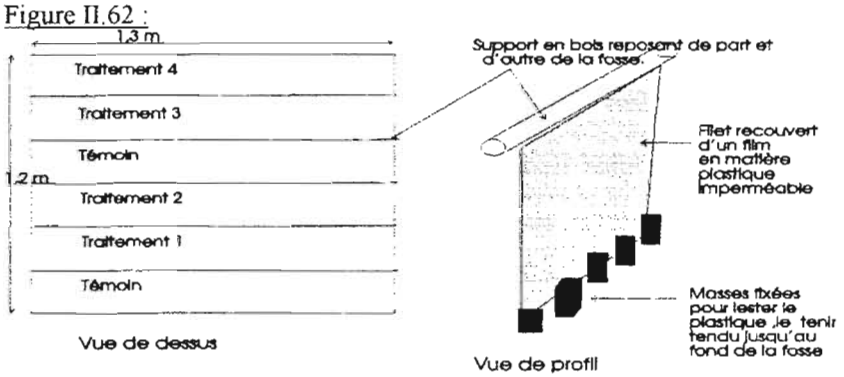
② Expérimentation sur les parcelles :

Le but est de **tester l'impact** d'un **stade** larvaire sur les **autres stades** larvaires présents .Les interactions possibles sont : prédation de ce stade , prédation par ce stade ou compétition .

Deux fosses de type 1 ont été choisies en doublant le même traitement et en réalisant plusieurs témoins dans ces deux fosses de façon à limiter les effets « de bloc » liés à la fosse en elle même. Les fosses de type 1 ont été choisies car il est plus facile d'expliquer pourquoi les individus ne se développent pas plutôt que l'inverse .Cela posera par contre certains problèmes au niveau de l'exploitation finale des résultats , car les deux types de fosses ne fonctionnent pas de façon rigoureusement identique .

Expérimentation sur la fosse « E3 » :

Sur cette fosse l'influence des stades âgés (stades 11 et 12) sur les autres stades a été testée. Une fosse de type 1 de 1,2 x 1,3 m a donc été séparée en 6 parcelles de 0,2x1,3 = 0,260m² soit sensiblement ¼ m² .
Figure II.62 :



Les parcelles sont isolées par le plastique imperméable, qui empêche ainsi les échanges de larves mais aussi de plancton ou microbenthos .Le plastique est appliqué sur les bords de façon à bloquer les

échanges et descend jusqu'au fond (1,5m) où il est lesté par des masses (les larves ne descendent guère au dessous de 40 à 50 cm).

Tableau IV.28 :

traitement 1	apport de 10 stades 11 et 10 stades 12 soit une x 1,5 de leurs effectifs
traitement 2	apport de 10 stades 11 et 10 stades 12 soit une x 1,5 de leurs effectifs
traitement 3	apport de 30 stades 12 soit une multiplication par 2,5 de leurs effectifs
traitement 4	Apport de 10 stades 11 et 10 stades 12 soit une x 1,5 de leurs effectifs + 20 Pyrrhosoma nymphula de 4à5 mm de longueur

Les traitements 1 et 2 sont identiques , les traitements 3 et 4 représentent des variantes.
L'échantillonnage a été réalisé en Mai 1991 , et les larves issues d'autres fosses de type 1 ont été aussitôt introduites dans ces parcelles de 0,26m². Le second échantillonnage a été réalisé à la fin du mois de Septembre de cette même année.

Tableau IV.30 :

	Mai 1991		**Septembre**: effectifs par m²						
stade	effectifs par m²	*std*	Témoin	Traitement 1 2 échantillons.	Traitement 2 2 échantillons.	Traitement 3 6 échantillons	*std*	Traitement 1 7 échantillons	*std*
12	23	*75*	55	272	0	0	*0*	155	*19*
11	22	*74*	340	680	340	222	*497*	286	*30*
10	178	*16*	0	133	267	133	*204*	344	*34*
9	241	*24*	289	241	120	361	*18*	207	*279*
8	303	*19*	450	79	395	79	*79*	68	*55*
7	456	*407*	274	127	254	382	*31*	364	*112*
6	233	*269*	128		127	382	*428*	109	*23*
5	74	*96*	305		64	127	*12*		
4	286	*244*	76			21	*60*		
3	583	*627*	570						
2	10	*35*	32						
1	0	*0*	0						
total	2409		2520	1532	1567	1707		1533	

Quel que soit le traitement les individus des 4 premiers stades sont absents ou très peu nombreux par rapport au témoin .Les effectifs globaux sur les 4 parcelles sont homogènes et tous nettement inférieurs aux effectifs des parcelles témoins.

Les derniers stades exercent donc une prédation sur les très jeunes stades .Des densités en derniers stades équivalentes au traitement 3 ne se trouvent que dans quelques très rares fosses de type 9 ou 7 .

Plusieurs points méritaient alors d'être étudiés de façon plus détaillée :

①les stades 12 ont-ils émergé ?
②les stades 11 ont-ils évolué vers le stade 12 ?
③la prédation s'est-elle effectuée sur les autres stades larvaires ?

Concernant l'émergence (hypothèse ①) , 13 individus seulement ont émergé alors qu'une centaine d'individus auraient dû émerger sur les quatre parcelles de 0,226m²(40 indigènes et 60 introduits). Certaines larves (27) ont été retrouvées mortes en période d émergence mais aucune vivante; la confusion avec les jeunes stades 12 nouvellement issus des stades 11 est impossible car les individus retrouvés étaient à la phase 1 du stade 12 (NORLING ,1976) alors que tous les individus retrouvés n'étaient qu'à la phase 1 du stade 12. S'il n'y a pas plus de stades 12 se développant dans ce type de

fosses , c'est que les conditions trophiques ne le permettent pas. Des expériences qualitatives d'élevage en conditions de diète sévère , ont montré que malgré les températures et photopériodes favorables , la diète avant l'émergence augmente de façon considérable la mortalité .

L'évolution des stades 11 vers les stades 12 (hypothèse ②) est plausible pour expliquer le nombre anormalement élevé de stades 12. L'excès de stades 12 n'a pas limité la croissance des stades 11 .

stade	effectifs par m² témoin	effectifs par m² moyenne des traitements 1,2,3 & 4	apportés par l'expérimentation
12	54,5	107	tous morts ?
11	340	382	+30

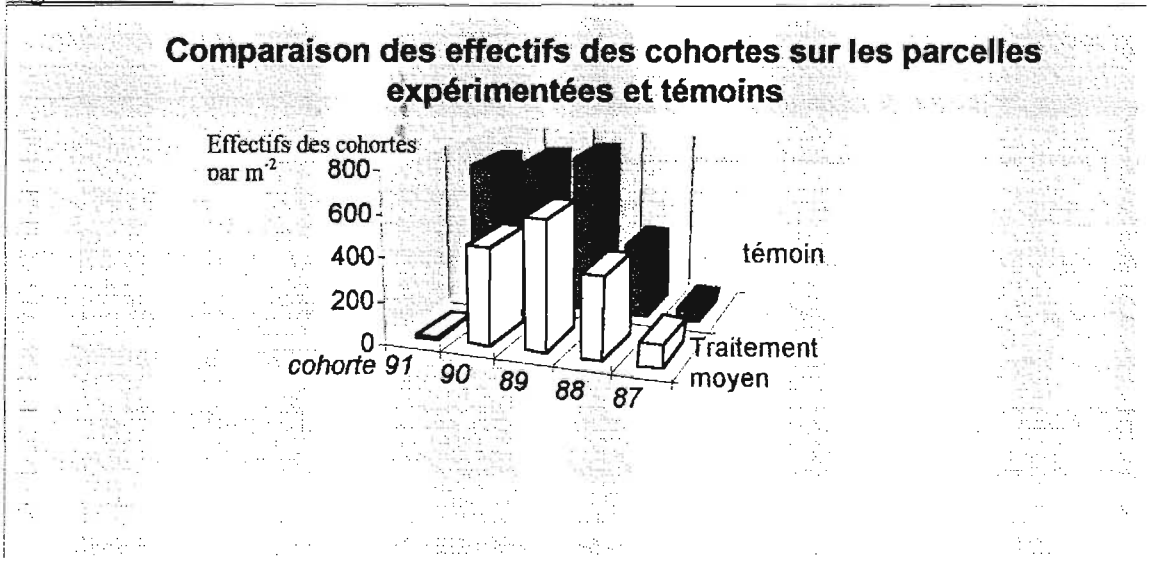
Si l'on se réfère aux données qui précèdent , le pic de développement se situe en Juillet/Août , c'est à dire après les émergences , donc l'interférence entre ces deux stades est temporellement réduite : les stades 11 dégagés de la pression des stades 12 ont pu évoluer normalement.

La prédation s'est-elle effectuée sur les autres stades larvaires (hypothèse ③) ? Les résultats sont présentés en regroupant les stades larvaires par cohortes.

Tableau IV.31:

	cohorte 91	cohorte 90	cohorte 89	cohorte 88	cohorte 87
témoin	678	707	749	340	54,5
T1		127	453	680	272
T2		445	782	340	0
T3	21	791	573	222	0
T4		473	619	286	155
Tmoyen	5,25	459	606,75	382	106,75

Figure IV.43 :



Les cohortes 1987 et 88 sont très légèrement plus nombreuses sur les parcelles expérimentées , en liaison avec l'apport des stades 11 (et 12?) encore que cela puisse être lié au hasard de l'échantillonnage.

La cohorte 1991 est absente, probablement consommée. Cette consommation n'est pas le fait des individus des cohortes 90 et 89 car ils sont moins nombreux que sur le témoin donc doit être le fait des cohortes 88 et 87. L'autre hypothèse est qu'ils ont subi une limitation trophique ;ce qui est possible mais insuffisant pour entraîner leur mort en 5 mois , alors qu'ils supportent des jeûnes plus contraignants en captivité sans mortalité aussi importante .

La prédation des très jeunes stades par les derniers stades amène plusieurs remarques. Tout d'abord la densité des derniers stades était bien supérieure aux conditions naturelles . Dans ces conditions ces derniers stades ont dû élargir leur spectre de consommation , normalement à base de Cladocères , en y intégrant (plus qu'à la normale?) des stades plus jeunes .

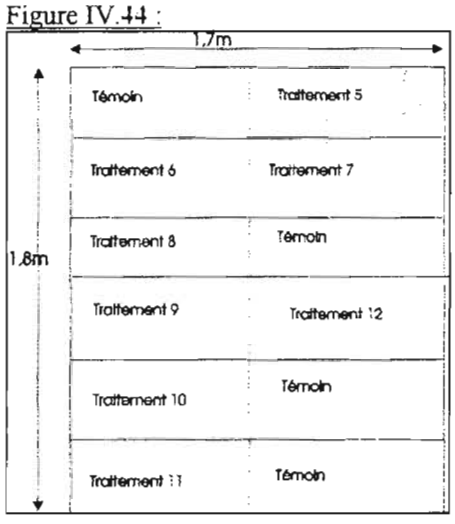
Les individus tendent à optimiser leur bilan énergétique en adaptant des stratégies alimentaires adaptées aux disponibilités trophiques et aux potentialités des individus. L'animal agit comme s'il devait faire un choix (moment d'alimentation, lieu, et technique de prise alimentaire) Suivant les théories du « fourrage optimal » , la **profitabilité** de la proie est un facteur clé . Cette profitabilité est définie en fonction de l'énergie fournie par la proie par rapport à l'énergie dépensée par le prédateur .
Le prédateur non opportuniste , qui optimiserait sa prise devrait choisir les éléments les plus favorables si ceux-ci sont suffisamment abondants (KREBS,78) . Dans le cas présent des Leucorrhines , les derniers stades devraient préférer les individus des stades moyens et non pas les premiers stades dont la très faible taille diminue la profitabilité. BLOIS (1982) a décrit chez *Anax* , un phénomène analogue où ceux-ci ne dédaignent pas les Daphnies , alors que c'est en contradiction avec les modèles de profitabilité .L'une des explications apportées à ce phénomène est qu'il faut du temps pour reconnaître les petites proies ; si la larve attend trop elle manquera sa proie même si elle vient de l'identifier comme profitable.
Le comportement de chasse de *Leucorrhinia dubia* est décrit comme du style actif par JOHANSSON (1991) à l'opposé des Cordulies qui pratiquent le « sit and wait » .JOHANSSON(1992) , en comparant toujours ces deux espèces, montre que ces deux prédateurs ont des taux de capture faible sur *Sida crystallina* , un Cladocère à déplacement lent , et plus élevés sur *Heterocarpus saliens* qui se déplace plus rapidement. Ceci s'explique par le taux de rencontre limité avec le Cladocère lent. Les grandes *Leucorrhines* montrent une activité indépendante de la disponibilité en zooplancton (JOHANSSON,1992) .
Dans les fosses de la tourbière de St-Genès , les derniers stades « arpentent » la surface des sphaignes surtout dans la zone surmontée de quelques cm d'eau , en présentant un comportement prédateur intense. Mais cette zone , nous l'avons vu en début de chapitre est aussi la zone de ponte privilégiée des *Leucorrhines* , et lors de l'éclosion , les **jeunes larves** dans la nature restent **plusieurs jours groupées** après l'éclosion avant de se disperser .Le **taux de prédation** sur ces « essaims » est alors **très élevé** .

L'explication de la **plus forte mortalité** à ce stade dans les fosses de type 2 n'est probablement liée qu'à la plus **grande abondance des derniers stades** .Les fortes densités de derniers stades dans les fosses de type 2 pourraient alors conduire , comme dans cette expérimentation à un anéantissement de la cohorte naissante ! Comme le signale JOHANSSON(92) , le cannibalisme est très élevé en l'absence de zooplancton , mais diminue fortement en sa présence. L'abondance des Cladocères très mobiles que sont les *Scapholeberis mucronata* , limite assurément les phénomènes de cannibalisme .

Expérimentation sur la fosse « E4 » :

La seconde expérimentation a été conduite pour tester le type d'interférences entre les cohortes jeunes et moyennes. La fosse de type 1 choisie plus grande (1,7mx1,8m) a été subdivisée en 12 parcelles de 0,3mx 0,85m soit 0,255 m² .Les manipulations touchant des stades plus petits et plus nombreux exigeaient ce changement d 'échelle .

Figure IV.44 :



Un échantillonnage préalable a été réalisé en mai 1991, puis certaines parcelles ont été enrichies par l'apport des différents stades larvaires , d'autres étant conservées comme témoin .

Tableau IV.32

	mai-91		Echantillonnage en Septembre 1991					
stade	effectifs m²	std	Témoin1	Témoin2	Témoin3	Témoin4	Moyenne	std
12	**0**	0	28	23	0	155	**52**	70
11	**0**	0	56	93	0	36	**46**	39
10	**107**	177	260	69	218	182	**182**	82
9	**313**	265	762	271	251	283	**392**	247
8	**190**	232	374	352	264	291	**320**	51
7	**267**	445	260	743	314	125	**361**	267
6	**51**	83	108	294	491	142	**259**	175
5	**191**	297		464	54	0	**130**	254
4	**165**	261		162	36	0	**50**	85
3	**446**	743		139	619	0	**190**	325
2	**0**	0		1071	2851	36	**990**	1424
1	**0**	0		440	1612	0	**513**	833
somme	**1730**		1848	4121	6710	1250	**3482**	2482

Tableau IV.33:

traitement 5	effectifs du stade 10 x 1,42
traitement 6	effectifs des stades 10 et 11 x 2,5
traitement 7	effectifs du stade 7 x 2
traitement 8	effectifs du stade 6 x 4
traitement 9	effectifs du stade 7 x 2
traitement 10	effectifs du stade 7 x 1,5
traitement 11	effectifs du stade 5 x 2
traitement 12	effectifs de tous les stades x 2

Ces traitements vont être comparés entre eux parfois , mais surtout à la moyenne sur les parcelles témoin (tableau IV.32).

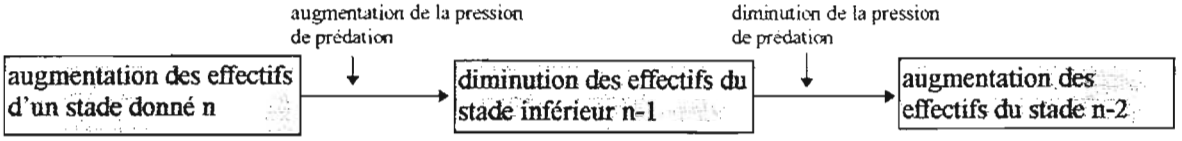
Tableau IV.34 :

	Témoin	traitement 5	traitement 6	traitement 7	traitement 8	traitement 9	traitement 10	traitement 11	traitement 12
12	*52*	23	23	12	25	0	0	0	*0*
11	*46*	578	93	23	0	0	0	0	*20*
10	*182*	69	269	0	35	282	0	176	*59*
9	*392*	444	182	90	73	494	322,5	220	*118*
8	*320*	115	177	122	84	310	492	0	*312*
7	*361*	601	565	364	265	724	313,5	640	*476*
6	*259*	523	248	1001	256	184	627	1002	*354*
5	*130*	139	0	393	120	0	54	366	*417*
4	*50*	46	0	58	35	46	109,5	0	*235*
3	*190*	92	334	290	81	92	546	0	725
2	*990*	338	533	568	742	692	327	318	850
1	*513*	162	779	162	1887	232	163,5	0	503
total	*3482*	3130	3203	3080	3601	3056	2955	2722	4069

Il conviendra de rester très prudent dans l 'analyse de ces résultats , car les parcelles sont de petite taille et les échantillons s'y rapportant sont de ce fait peu nombreux (en général 4 échantillons au cercle)

Les résultats de chaque traitement sont présentés en annexe IV.24a (graphiques) et IV.24b (texte).
Dans tous les traitements exceptés le 8 et le 12 , la taille de la population globale a diminué. Pour le traitement 12 , l'expérimentation ayant consisté à doubler le nombre de chacun des stades , l'augmentation des effectifs est logique. Pour le traitement 8 , la précision de l'échantillonnage doit être remise en question (erreur standard sensiblement égale à l'évaluation des effectifs de chaque stade larvaire). Mais indépendamment de cet aspect , il existe aussi des effets de bloc (chaque parcelle est isolée) et chaque parcelle présente des originalités dans la structure de sa population .Ces originalités peuvent être liées au hasard ou à l'histoire de cette parcelle.
La complexité des observations tient à la surimposition de nombreux mécanismes de régulation.
L'exploitation de ces résultats nécessite de ne dégager que des principes fonctionnels fondamentaux retrouvés dans les différents traitements. Le raisonnement se fera en termes de survie ,croissance pour le stade introduit , et en termes d'interactions (prédation, compétition) pour les autres stades.

Le principe fondamental commun à ces différentes expérimentations est résumé sur le schéma ci-dessous:



Il existe une **capacité limite** d'entretien des stades larvaires propre à chaque fosse. Cette **homéostasie** des fosses de tourbage dépend des ressources trophiques et de la densité des stades larvaires. Les mécanismes de régulation dépendent des ressources , du cannibalisme interstades pour l'essentiel et de la compétition trophique et/ou spatiale entre stades de tailles voisines. Tous ces **mécanismes** sont **densité dépendant**..

Cette homéostasie était déjà évoquée par HOUSE (1988) qui après avoir fait subir un traitement par un pesticide (diflubenzon), avait noté une diminution rapide des stades jeunes et moyens , mais qui à plus long terme avait constaté que la population retrouvait une structure identique à celle des mares témoins.

③ Expérimentation en laboratoire sur les très jeunes stades :

Pourquoi les **derniers stades** exercent-ils une **si forte prédation** dans les **jours suivant l'éclosion** , et **pas ultérieurement** sur les stades 2 ou 3 plus gros donc plus « profitables ».Pourquoi les stades intermédiaires n'exercent-ils pas une telle prédation ?

Plusieurs dizaines de pontes ont été isolées pour étudier la mortalité lors de l'éclosion. La majeure partie de ces pontes a ensuite servi à vérifier certains aspects comportementaux concernant surtout la

prédation de ces très jeunes stades. Ces expériences qualitatives offrent un certain nombre d'explications même si elles comportent obligatoirement une certaine part d'empirisme .
Les pontes sont placées en flacons de 2 litres dans un biotope reconstitué avec des sphaignes trophogènes en haut , tropholytiques en bas . Elles ont été positionnées comme observé sur le terrain, dans les 2 cm superficiels.

Un premier lot a été laissé seul de façon à observer les comportements entre les individus de cette même cohorte. Lorsque les Rotifères (*Brachionus ruber*) donnés comme nourriture étaient abondants je n'ai pas observé d'interactions agressives entre les larves. Par contre après deux semaines de limitation trophique (et pas jeûne car la faune apportée par les sphaignes et l'eau de la tourbière apportait quand même une certaine quantité de nourriture) les larves de stade 2 exerçaient déjà une certaine prédation sur les larves de stade 1.

Un 2ème lot a été réalisé en mettant des derniers stades dans le flacon d'élevage. La prédation par les stades 12 est très limitée ce qui semblait en contradiction avec les observations de terrain. L'expérience était mal conçue car les pontes étaient écloses depuis près d'une semaine , et les 1ers stades ne sont plus localisés dans le centimètre superficiel , mais se sont dispersés quelques cm plus bas . Or les derniers stades ne font que transiter par cette zone , se postant sur le haut des sphaignes pour exploiter les Cladocères de la tranche d'eau superficielle. Lorsque les derniers stades sont présents avant l'éclosion, le taux de prédation est alors très élevé , et très dépendant de l'état de satiété de l'individu , qui « broute » les jeunes larves non encore dispersées .
Il y a donc coïncidence spatiale entre le site d'éclosion et le site d'exploitation trophique des stades âgés. Ultérieurement , les jeunes larves en descendant plus bas se soustraient à la prédation des derniers stades.

Un 3ème lot est réalisé avec une dizaine de larves de stade 5, 6 , ou 7. Les plus jeunes stades se positionnaient à la surface et broutaient aussi bien le plancton qui y était que les larves à l'éclosion. Or la prédation sur les éclosions est plus faible dans les fosses de type 1 où ce type de larve abonde. D'autre part ,d'après les observations de terrain ces stades n'étaient pas fréquemment observés en surface.
En ajoutant dans le flacon d'élevage deux derniers stades, plusieurs stades moyens sont consommés par les stades 12. Les larves rescapées après quelques contacts avec ces derniers stades occupent de façon presque continue des zones situées à quelques centimètres plus en profondeur. La répartition des stades intermédiaires semble donc être conditionnée par celle des derniers stades, rares mais très actifs.

Les derniers stades cantonnent les stades intermédiaires à moyenne profondeur .Ce faisant , ils peuvent exploiter le plancton de surface mais exercent une prédation sur les individus en cours d'éclosion qui sont alors en agrégats . L'intensité de cette prédation dépend essentiellement du nombre de stades âgés . Après quelques jours les très jeunes larves descendent , ne sont plus soumises à la prédation des derniers stades , mais sont soumises à la prédation des stades intermédiaires. Cette prédation sur les larves de plus d'une semaine est cependant beaucoup moins intense ; elle est dépendante des ressources et de la densité des stades intermédiaires .

4.2.4 Les interactions chez les Odonates :

a) Le cannibalisme chez les larves d'Odonates

Le cannibalisme peut avoir des conséquences sur le rythme d'activité. JOHANSSON (1992) signale que les petites *Cordulia aenea* sont plus actives en l'absence de stades âgés. Mais cet auteur signale que les petites *Leucorrhinia dubia* présentent toujours une forte activité indépendamment de la présence des stades plus âgés. Ceci est étonnant si l'on considère l'importance du cannibalisme .

VAN BUSKIRK (1989) , considère que le cannibalisme est un **mécanisme de régulation des populations** d'Odonates qui habitent les pièces d'eau temporaires **sans poisson** .Ses expérimentations consistent à enlever les palpes labiaux de *Tramea carolina* ,empêchant ainsi les individus de capturer des grosses proies .Par comparaison avec les témoins ses observations le conduisent à la conclusion que le **cannibalisme** est **densité dépendant** , qu'il diminue la survie des petits stades et contribue au synchronisme de l'émergence .

En 1990, chez *Aeshna juncea* VAN BUSKIRK signale que les petites larves deviennent craintives et que leur mortalité est plus élevée quand elles coexistent avec les grandes (in natura et en laboratoire).Les petites larves évitent les rencontres se nourrissant plus à chaque fois mais **réduisant leur durée d'activité, limitant** ainsi les chances de **prédation**.

Toujours sur *A.juncea* , en 1992, il remarque que les larves s'agrègent lorsqu'on augmente la densité des élevages. Après deux ans de croissance le **développement** larvaire est **plus lent** que chez les animaux mieux dispersés (car la densité est plus faible). **Le recrutement de petits individus est influencé** par la présence des classes d'âge supérieures. Ces deux derniers phénomènes correspondent en tout points à mes observations de terrain sur *L.dubia*.

CROWLEY & MARTIN (1989) , pensent que les complexités structurales et des relations trophiques dans la nature , diminuent beaucoup le taux de cannibalisme .

HOPPER & CROWLEY (1992) , proposent une synthèse sur le sujet dans laquelle ils développent entre autres l'idée que dans une population dans laquelle le cannibalisme existe , les stades de tailles différentes adoptent différentes stratégies qui sont un **compromis entre croissance et survie** .

Cette idée correspond à la situation sur la tourbière: si les larves de *Leucorrhinia dubia* sont actives , elles augmentent leurs chances de se nourrir , mais aussi de servir de nourriture ; si par contre elles limitent leur activité , elles diminuent la pression de prédation mais aussi leur vitesse de croissance.

Ce compromis dépend:

de la taille individuelle et de la densité de population
de l'activité conspécifique
de la disponibilité des proies potentielles
des sources de mortalité non liées au canibalisme .

Le cannibalisme synchroniserait les cohortes sauf lorsqu'il est très intense .

Les courbes de recrutement montrent qu'il n'y a pas stabilité de génération en génération .Ainsi une **faible disponibilité des proies** et une **haute fécondité** entraîneraient des **comportement oscillatoires** entre ces deux **stratégies opposées (croissance ou survie).**

b) Les interactions de compétition chez les larves d'Odonates :

La compétition ne peut exister que s'il y a chevauchement simultané sur les trois axes trophiques, spatiaux et temporels et que les ressources trophiques sont limitantes.

De nombreux facteurs limitent les risques de compétition chez les larves d'Odonates. La **séparation** peut être **temporelle**, à l'échelle de l'**année** où un décalage limite la compétition interspécifique , ou à l'échelle de la **journée** (JOHANSSON,1993) où les périodes d'activité des espèces peuvent être diurnes ou nocturnes (séparation entre *L.dubia* , *Cordulia aenea, Aeshna juncea et Coenagrion hastulatum*).

La séparation peut être spatiale entre les différentes espèces ou les différents stades larvaires d'une même espèce.

La séparation peut se faire sur l'axe **trophique** entre différentes espèces (PRITCHARD, 1964 a+b) (HAVEL & al ,1992), ou les différents stades larvaires d'une même espèce (BLOIS, 1988) .La stratégie de chasse les différencie aussi (JOHANSSON,1991) .

Mais **malgré ces séparations les chevauchements existent de façon quasi constante** entre les espèces (MERRIL & JOHNSON,1984) ou entre les stades larvaires (BLOIS, 1988)

L'idée que les petites larves souffrent plus de la limitation trophique a été remise en question par BAKER (1986) .Les interférences se font cependant plus dans le sens larves âgées sur larves jeunes que dans l'autre sens.

Il est bien difficile de différencier les compétitions spatiales et trophiques .
BAKER (1986) , remarquant que la vitesse de croissance d'*Enallagma ebrium* varie en fonction de la densité, a maintenu de fortes densités larvaires mais aussi une nourriture abondante, et n'a pas noté de variations dans la vitesse de croissance. La conclusion de cet auteur est que les **interactions agressives** sans limitations alimentaires n'ont **pas de conséquences**. La compétition a même été notée par JOHNSON (1987) comme un facteur favorisant une croissance rapide.

CHONDHURY & CORBET (1988) , montrent que *Enallagma cyathigerum* en laboratoire ne présente pas de diminution significative de son taux de nourrissage lorsqu'il est exposé à la présence de congénères. Ces résultats sont cependant opposés à ceux de HEADS (1986) sur *Ischnura elegans*. Il convient donc de se méfier de généraliser entres les différentes espèces de Zygoptères et à plus forte raison des Zygoptères aux Anisoptères.

Dans une étude sur *Tetragoneuria cynosura* , CROWLEY & al (1987) , montrent que les stades âgés ont une **interférence alimentaire** sur les jeunes stades qui suit une relation linéaire, qui décroît d'autant plus que les stades sont jeunes .En laboratoire , la réponse n'est pas la fuite ou la séparation spatiale , mais une **réponse** de **mortalité** .Ils concluent sur la difficulté à détecter ces interférences in natura. C'est en effet le problème du spectre de compétition passé, présent ou à venir .

La limite entre compétition et prédation est parfois ténue. CONVEY (1988) , montre que les larves de *Coenagrion puella* et d'*Ischnura elegans* sont en compétition pour l'obtention de « perchoirs » .Les larves de ces deux espèces tendent à diminuer leur prédation de façon à limiter leurs mouvements . Cet auteur montre aussi que les **petites larves** dans ces conditions d'élevage (nombreuses perches) semblent **indécelables** pour les grosses.

Ceci permettrait d'expliquer la très faible prédation des jeunes Leucorrhines sur les tiges de sphaigne , et d'expliquer la « capacité limite » des fosses. Ceci prend encore plus d'importance si l'on sait que l'abondance des jeunes larves est corrélée ($r = 0,83$ significatif au seuil de 5%) au nombre de tiges dans les échantillons prélevés au cercle. La corrélation aurait probablement été plus importante si l'abondance avait été mise en relation avec la surface foliaire des sphaignes.

ANHOLT (1990) , a poursuivi l'étude de ce phénomène et montré que plus la densité augmentait et plus les larves se répartissaient de façon régulière sur ces perches , indiquant un partage de l'espace et des ressources disponibles .

DIONNE &.al (1990) ont testé deux hypothèses concernant le choix de ces perches chez les Zygoptères:

se cacher correspond à un comportement antiprédateur .

se cacher arrive plus fréquemment dans les habitats où ils ont une expérience plus grande du risque de prédation.

Ces deux hypothèses se sont avérées exactes ce qui suppose des processus de mémorisation.

Pour conclure concernant ces problèmes de distribution spatiale et temporelle chez les larves d'Odonates , les indications de WISSINGER (1992) ,peuvent servir de base de réflexion :

❶Certaines espèces à larges niches interagissent , peu comme prédateurs
d'autres espèces , peu comme compétiteurs
et de nombreuses espèces peu comme compétiteurs et comme prédateurs

❷Des différences subtiles dans la phénologie et/ou taille , dans la distribution peuvent entraîner les interactions asymétriques généralement observées in natura.

❸Certaines espèces à faible IOC(indice de compétition) et IOP (indice de prédation), sont vulnérables aux effets de compétition et prédation inter et intraspécifique.

❹La ségrégation saisonnière : diminue l'étendue de la compétition
augmente l'occasion de prédation

4.2.5 Résumé des facteurs de régulation chez *Leucorrhinia dubia* :

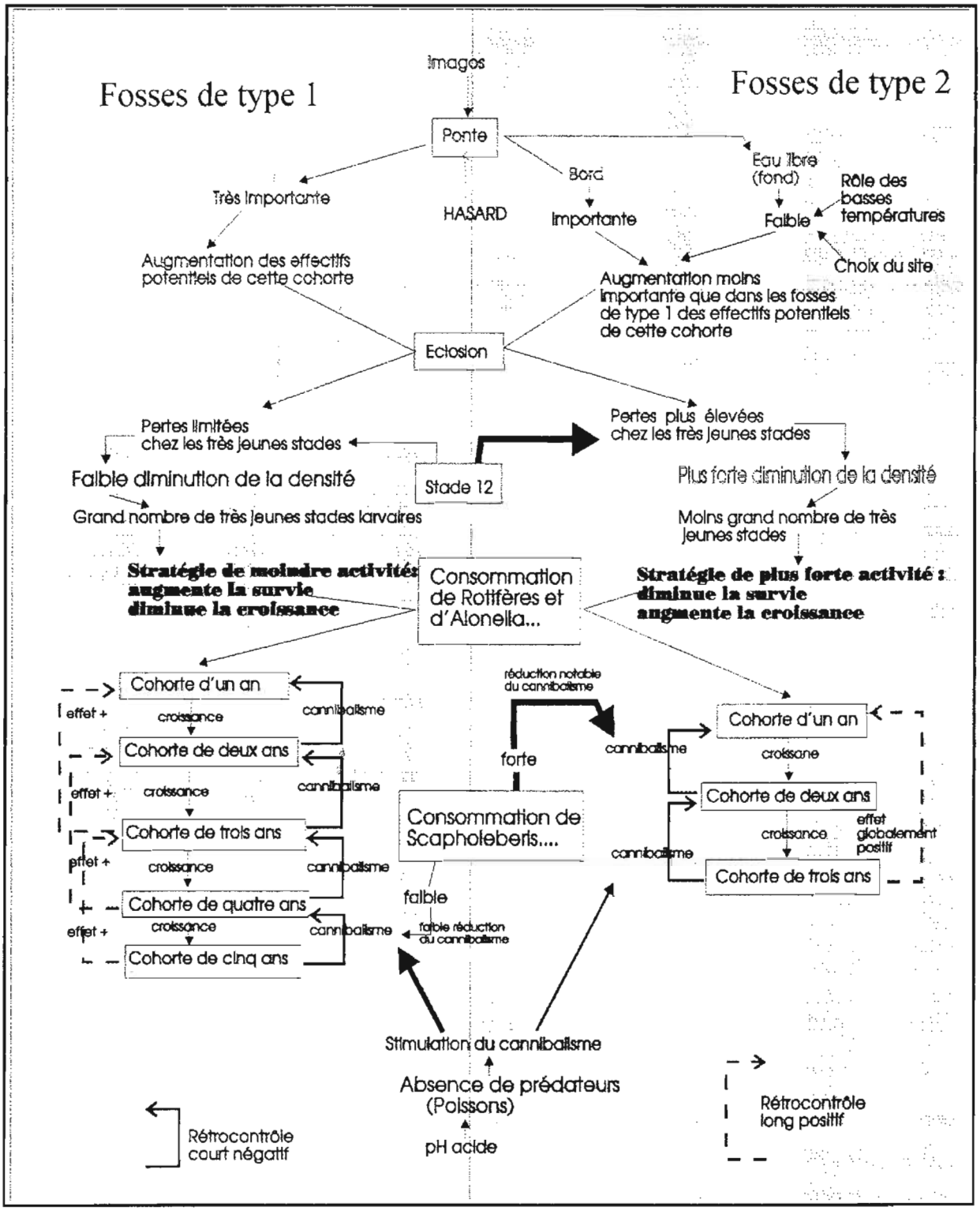
En intégrant les données de l'analyse comparative , de l'analyse expérimentale et les données bibliographiques, une présentation des principes généraux gouvernant la dynamique de cette espèce va être proposée (figure IV.45 ci-contre).

Les facteurs pris en compte sont :

la mortalité dépendante du stade et de l'abondance des autres stades,

la survie et la vitesse de croissance fonction des ressources et des interactions avec les autres stades

Figure IV.45: Stratégie Spatio-Temporelle de développement des larves de Leucorrhinia dubia:



4.3 La production larvaire:

4.3. 1 Etude des variations de biomasse :

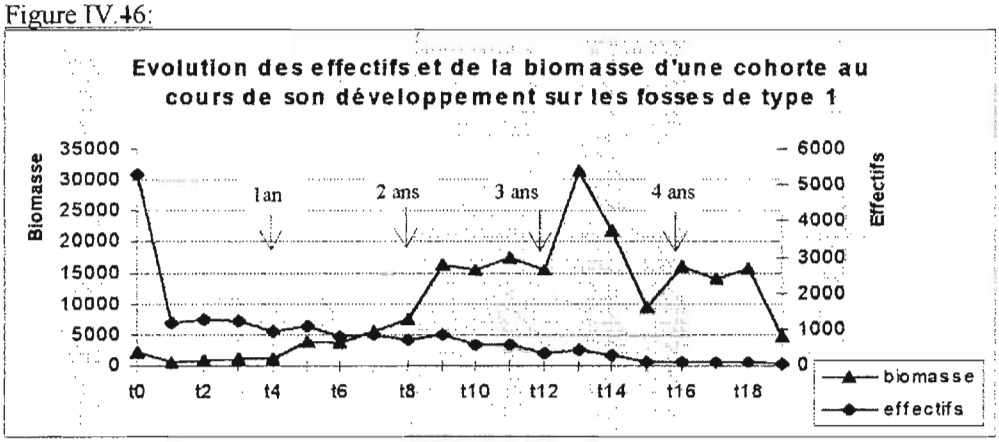
Evolution de la biomasse au cours de l'évolution d'une cohorte:
Dans les fosses de type 1:

En combinant l'étude diachronique et synchronique , il a été possible de reconstituer le devenir d'une cohorte moyenne .Le temps t_0 correspond à la fin Juillet lorsque la ponte est achevée , le temps t_1 au mois d'Aout ,t_2 au mois d'octobre de la 1ère année de développement, t_3 au mois d'Avril , t_4 au mois de Juin , t_5 au mois d'Août de la 2ème année de développement .....

Les biomasses ont été évaluées en faisant le produit des effectifs des différents stades par leur biomasse respective.

	t0	t1	t2	t3	t4	t5	t6	t7	t8	t9	t10	t11	t12	t13	t14	t15	t16	t17	t18	t19
effectifs	5278	1175	1287	1249	933	1081	813	844	729	827	567	570	338	413	267	118	115	98	112	31
biomasse	2217	857	908	991	1174	3858	3638	5644	7385	16124	15415	17298	15548	31531	21731	9360	15859	13965	15805	4675

Figure IV.46:

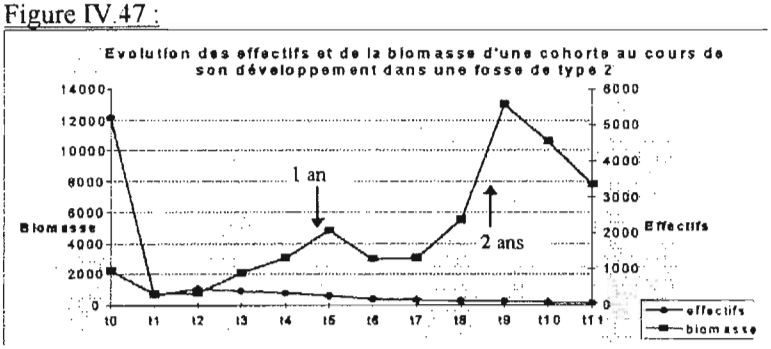


Cet important déclin numérique au cours du développement est généralement associé à un gain de biomasse très important au dernier stade (BENKE et BENKE,1975) .A l'échelle individuelle, ce raisonnement est juste, mais à l'échelle de la cohorte la mortalité réduit considérablement la biomasse plus d'un an avant la fin du développement.

Dans les fosses de type 2:
Les conventions de notation sont les mêmes que dans les fosses de type 1 , seule la durée du développement change.

	t0	t1	t2	t3	t4	t5	t6	t7	t8	t9	t10	t11
effectifs	5214	281	440	369	316	244	151	143	120	113	78	51
biomasse	2190	717	773	2087	3045	4817	3001	3063	5504	12956	10589	7817

Figure IV.47 :



La biomasse chute là encore avant l'émergence , mais cette forte mortalité touche des individus déjà au dernier stade , et pendant une durée plus limitée.

Modèles de croissance et mortalité :

En combinant les lois de croissance et de mortalité, il est possible de tracer les courbes d'Allen dans ces deux biotopes permettant les calculs de production. L'ajustement s'est fait dans les deux cas à un modèle puissance.

Figure IV.48 :

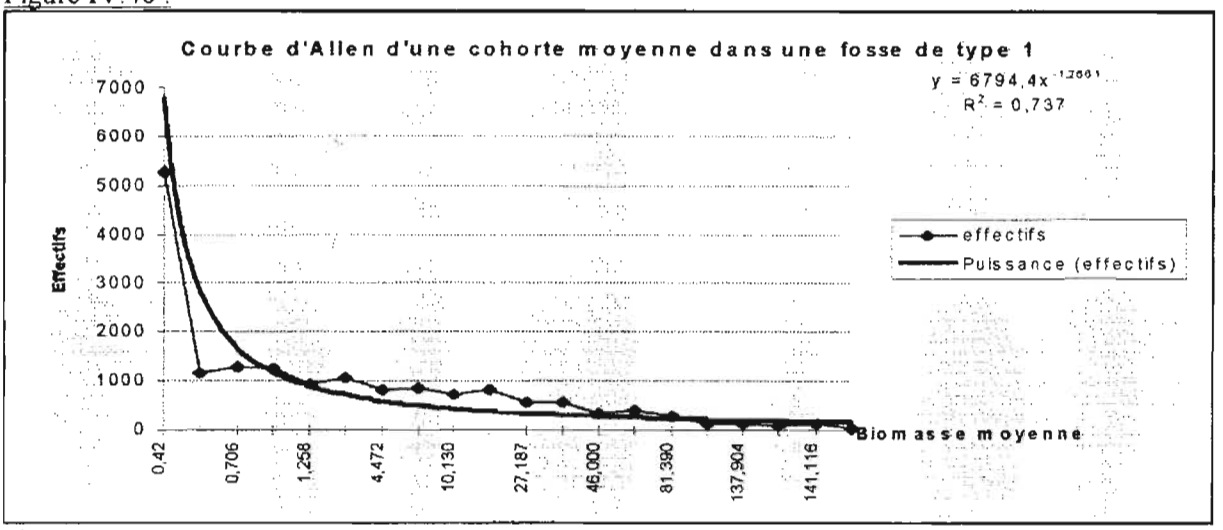
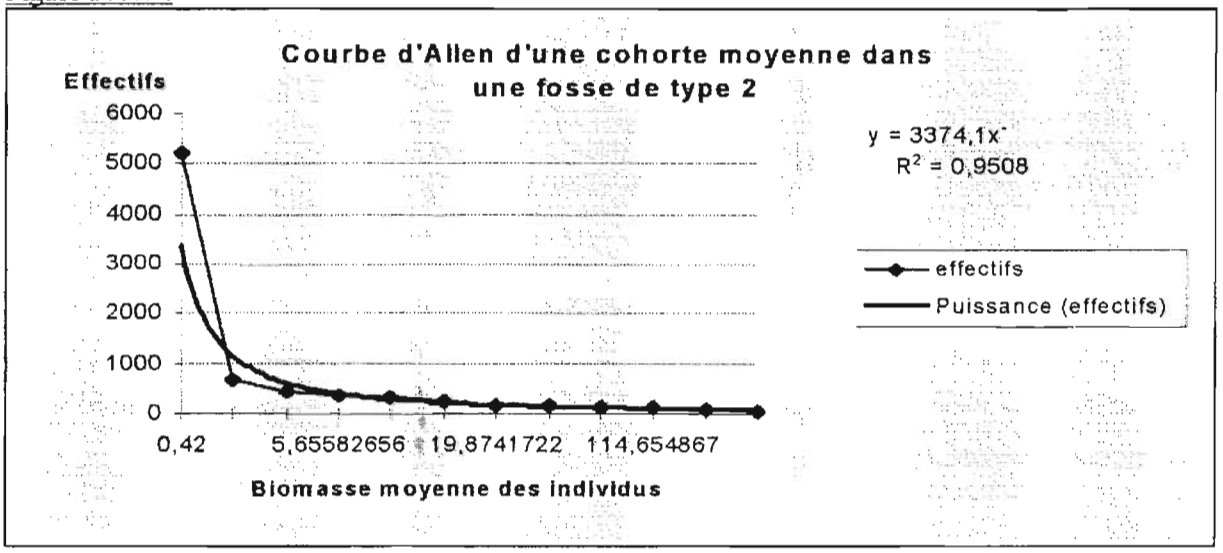


Figure IV.49 :



Ces courbes sont typiques d'une espèce dont la mortalité est élevée en début de développement .

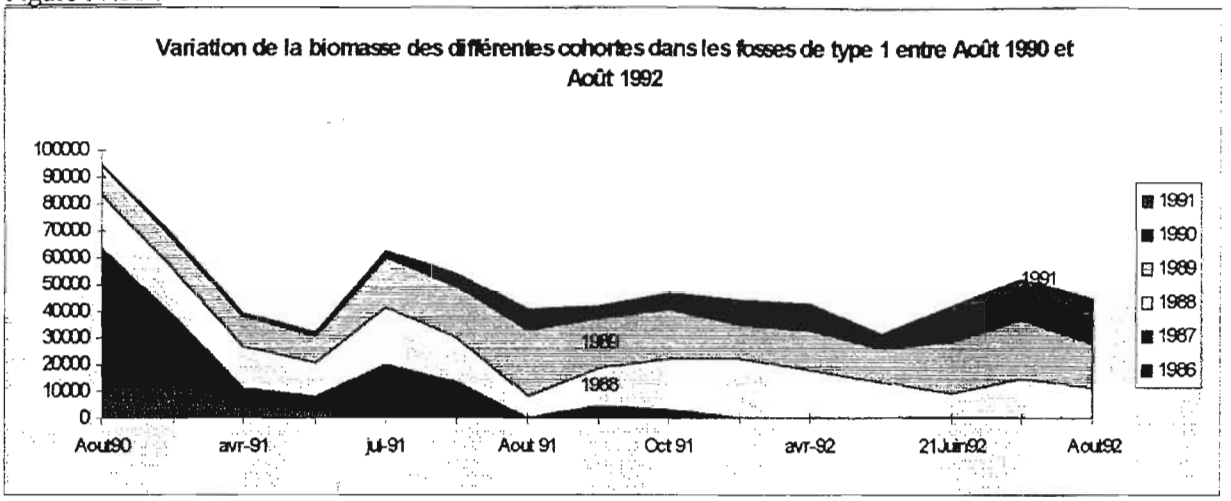
Etude comparée de la biomasse globale des différentes cohortes dans les différents types de fosses:

Dans les fosses de type 1:

Tableau IV.35 :

Cohorte	Aout90	oct-90	avr-91	jun-91	jul-91	jul-91	Aout 91	Sept 91	Oct 91	nov-91	avr-92	mai-92	21Juin92	Juil 92	Aout92
1986	11577	15021	4138,6	3832	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1987	51824	23132	7034,4	4355,2	20069	13582	0	4682,3	3602	0	0	0	938,58		
1988	19711	17029	15248	12188	21434	16427	8183	13963	18602	22023	18043	13133	8449,1	14924	11025
1989	11367	11671	11644	10352	18808	19492	24794	18935	18755	12760	14365	12850	19174	21880	17065
1990	483,35	894,64	999,68	1559,4	2033,1	4147	6708	3632,2	4555	7919,4	9344	4582	11744	10284	9397,4
1991	0				76,527	346,8	830,5	805,04	883,5	967,5	770,8	1086	1841,8	5194,2	7174,3
somme	94961	67748	39065	32286	62421	53995	40514	42008	46398	43669	42513	31651	42147	52283	44662

Figure IV.50 :



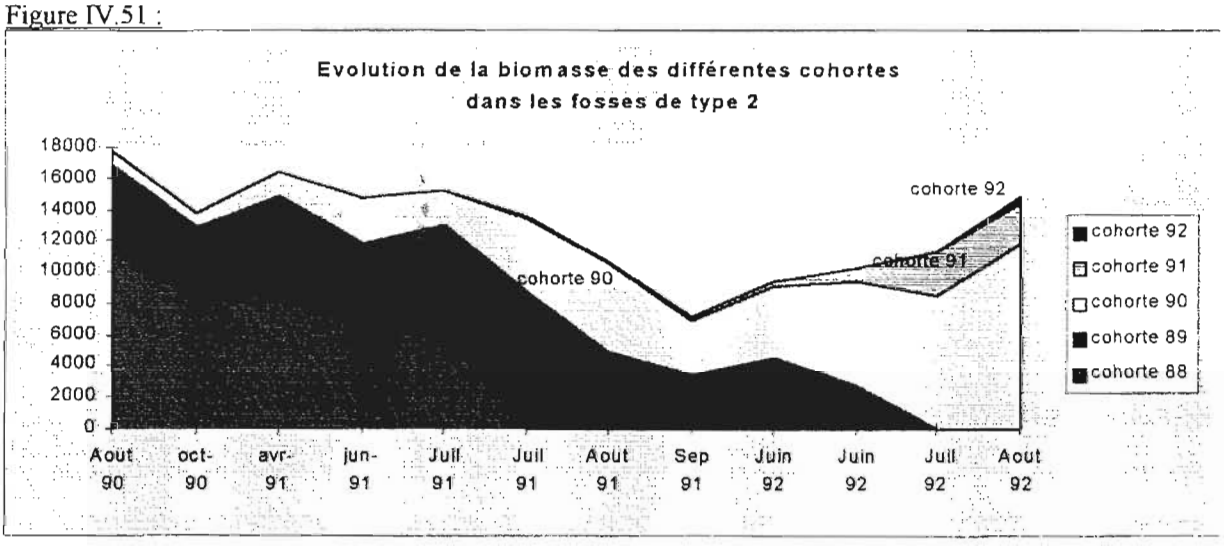
Durant toute cette période , la biomasse reste en moyenne comprise entre **40 et 50 g de Matière Sèche par m²** , avec des pics dont l'intensité est variable 94,9 g MS/m² en Août 90 , 62,4 g MS/m² en Juillet 91 et 52,2 g MS/m² .Ces pics peuvent être légèrement décalés dans le temps. La moyenne globale est 49,088 g MS/m²

Dans les fosses de type 2

Tableau IV.36:

	Aout 90	oct-90	avr-91	jun-91	Juil 91	Juil 91	Aout 91	Sep 91	Juin 92	Juin 92	Juil 92	Aout 92
cohorte 88	11349	8254	8425	6361	6116							
cohorte 89	5438	4635	6421	5475	6867	8699	4892	3421	4550	2700		
cohorte 90	982	927	1561	2973	2329	4794	5708	3447	4478	6765	8519	11798
cohorte 91						54	73	329	387	755	2808	2678
cohorte 92												457

Figure IV.51 :



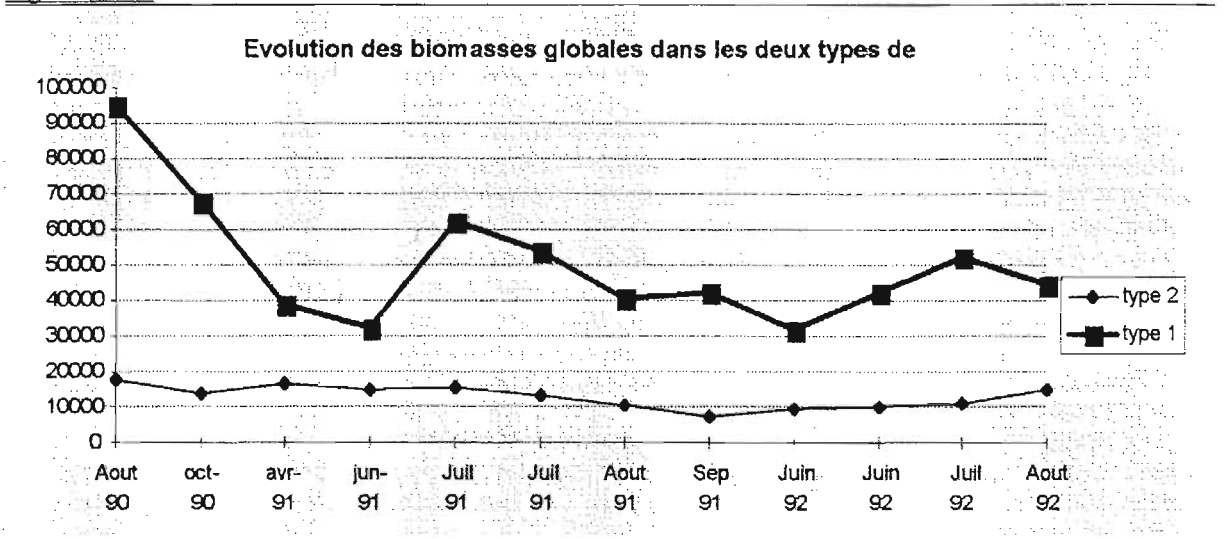
La biomasse est dans ce type de fosse beaucoup moins importante que sur les fosses de type 1, en moyenne **14,9 g de Matière Sèche par m².** Mais plus de 85% de cette biomasse est répartie sur la ceinture de sphaignes qui borde la fosse . Si l'on ne raisonnait que sur ce mur de sphaignes , la biomasse y serait plus importante que sur les fosses de type 1.

On note la première année une diminution de la biomasse , compensée par une augmentation la seconde année , sans qu'il soit possible de mettre ceci en relation avec des facteurs extérieurs .Les fluctuations semblent plus importantes dans ce biotope .

Comparaison de la biomasse dans les fosses de type 1 et 2:

	Aout 90	oct-90	avr-91	jun-	Juil	Juil	Aout 91	Sep	Juin 92	Juin 92	Juil 92	Aout 92	moyenne
type 2	17768	13816	16407	14808	15312	13546	10673	7197	9415	10220	11327	14933	12952
type 1	94961	67748	39065	32286	62421	53995	40514	42008	31651	42147	52283	44662	50312

Figure IV.52:



Les fosses de type 1 ont une biomasse supérieure aux fosses de type 2 .Il ne semble pas y avoir de relation entre l'évolution de cette biomasse dans l'un et l'autre type , ce qui m'amène à considérer ces fluctuations comme des variations aléatoires .Le terme d'aléatoire ne signifie pas qu'il n'y a pas de causes , mais que celles-ci ne semblent pas prédéterminées , ou dépendent d'un tel nombre de facteurs qu'elles restent pour l'instant imprévisibles.

4.3.2 Evolution de la production:

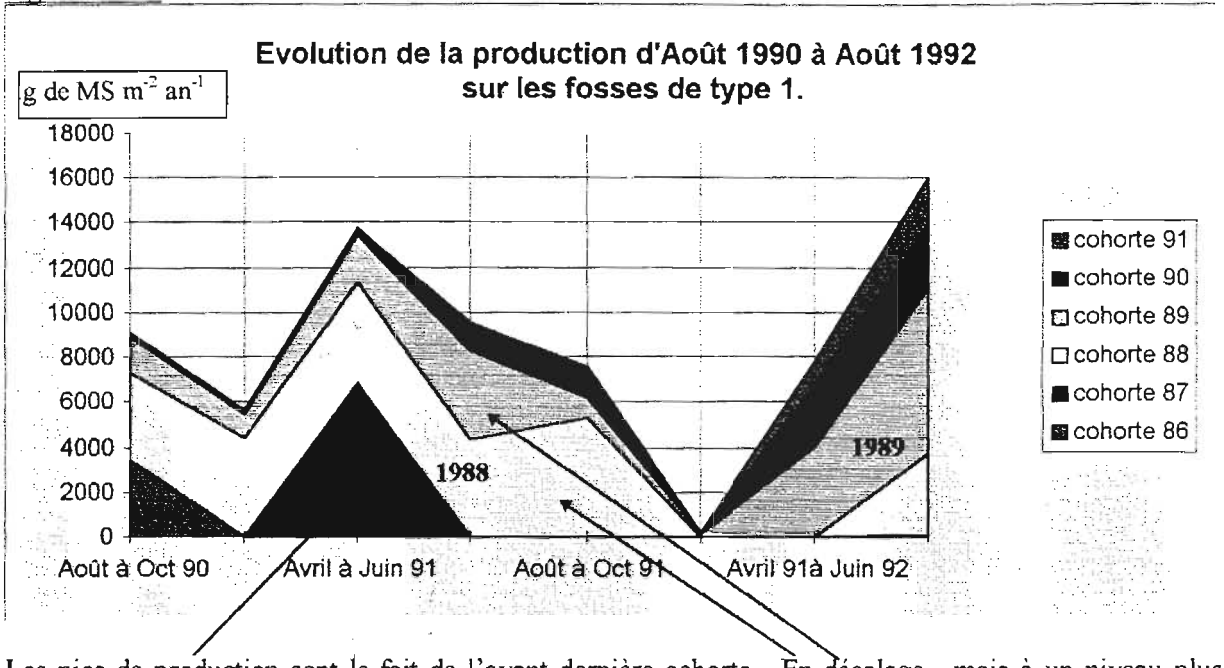
Production dans les différents types de fosses :

La production aurait pu être évaluée grâce à la courbe d'Allen .Je lui ai préféré le **calcul direct** d'après la connaissance des **valeurs de croissance** exactes , de stase et de mortalité caractérisant les différents stades larvaires des différentes cohortes , ceci pour les différents intervalles d'étude. Il semblait par exemple plus logique d'utiliser les chiffres réels concernant la mortalité d'un stade à l'autre , plutôt que d'utiliser la formule de BOYSEN-JERSEN.(FRONTIER,1991)

Une approximation a été faite : il n'aura pas été tenu compte de la masse des mues dans ce calcul, car elles représentent moins du 13ème de la masse pour les plus jeunes stades à environ 1/25ème pour les gros stades. La production est exprimée en g de matière sèche m^{-2} an^{-1}.

Production dans les fosses de type 1:

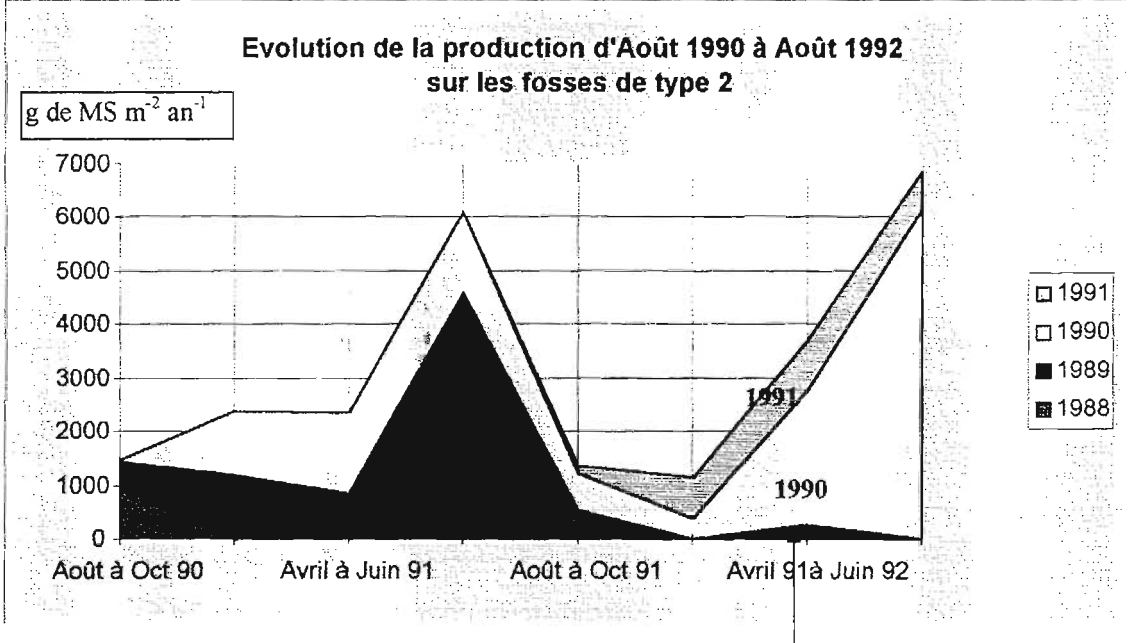
Figure IV.53 :



Les pics de production sont le fait de l'avant dernière cohorte . En décalage , mais à un niveau plus faible , les cohortes plus jeunes se développent .

Production dans les fosses de type 2:

Figure IV.54 :



Dans ce cas aussi , la plus grande part de la production est le fait de l'avant dernière cohorte (la dernière cohorte produit assurément aussi , mais comme elle est déjà au dernier stade , il n'y a plus de mue , uniquement des augmentations de la masse individuelle)

La très faible production de la cohorte la plus âgée au bout de 3 ans , témoigne du fait que certains individus muent tardivement , donc n'ont pas pu subir de diapause au dernier stade . Ceci signifie soit

qu'ils sont capables d'émerger sans diapause , soit qu'ils n'émergent que l'année suivante et n'effectueraient donc leur cycle qu 'en 4 ans .

Il semblerait que la **production** de la **cohorte la plus jeune** se fasse de façon relativement **constante** durant la saison tempérée , sans être d'ailleurs notablement affectée par la forte productivité de la cohorte moyenne , ni comme nous venons de le voir par le fort taux de consommation alimentaire de la cohorte la plus âgée au printemps.

Les fortes productivités de la cohorte moyenne coïncident avec le départ pour cause d'émergence de la cohorte la plus âgée, car leur départ crée un « **appel de croissance et de production** » en liaison avec la **niche** brutalement **libérée** .

Evaluation de la production sur l'ensemble de la tourbière :

L'examen de terrain , ainsi que les résultats des émergence permettent d'écarter les fosses de type 1c et 1d qui en raison de leur faible profondeur s'assèchent , et ne permettent pas le développement larvaire. Il en va de même pour les fosses de type 2a et e.

La surface de ces différents types de fosses sur la tourbière est de :
Tableau IV.37 :

	Type 1a	type 1b	type 1e	type 2b	type 2c	type 2d
surface en m²	767,7	123	337,6	687.1	93	15,8
production en g/ m²/an	34,86	34,86	34,86	16.64	16,64	16,64
production totale (en kg/2,9 h/an)	26,76	4,29	11,77	11,43	1,55	0,26

Il est donc produit chaque année sur cette tourbière **56,06 kg de M.S .an^{-1}** de *Leucorrhines* .

Comparaison avec les données concernant la biomasse :
Tableau IV.38:

	Type 1a	type 1b	type 1e	type 2b	type 2c	type 2d
surface en m²	767,7	123	337,6	687.1	93	15,8
biomasse en g/ m²	49,088	49,088	49,088	14,90	14,90	14,90
biomasse totale (en kg/2,9 h)	37,68	6,04	16,57	10,23	1,39	0,23

La biomasse moyenne en *Leucorrhines* sur cette tourbière est donc de **72,14 kg de M.S**

La Productivité (FRONTIER & PICHOT-VIALE,1991)(P/B moyen en an^{-1}) ou taux de renouvellement de cet écosystème est de 0,78 soit des taux dans les deux grands types de fosses de :

0,71 dans les fosses de type 1

0,89 dans les fosses de type 2

Cet écosystème est donc constitué d'éléments de deux types , imbriqués mais dont le fonctionnement sensiblement différent.

Comparaison avec les données bibliographiques:

La comparaison avec d'autres écosystèmes est délicate , car il n'existe dans la littérature que peu d'exemples de peuplements odonatologiques dont l'espèce dominante est semivoltine.

BENKE (1972) propose pour des *Libellulidae* une biomasse de 2 $g.^{m-2}$ et une production estimée par la méthode d'Allen à 9 $g.^{m-2}$. Ces chiffres concernent des espèces univoltines(*Ladona, Celithemis et Epitheca sp*) Le taux de renouvellement serait alors de 4,5 .

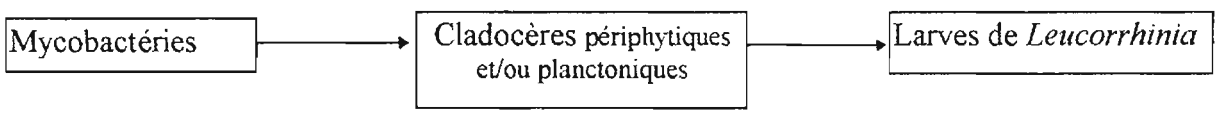
DUDGEON (1989) estime la production d'*Euphaea decorata* (espèce tropicale) à 0,149 g MS m^{-2} an^{-1} et son taux de renouvellement à 4,45 . Il s'agit ici encore d'une espèce univoltine .

4.4 DYNAMIQUE LARVAIRE ET PLACE DANS L'ECOSYSTEME TOURBIERE :

Le régime alimentaire de cette espèce est essentiellement **planctonique** (JOHANSSON , 91,92a ,b & c). Selon mes propres observations , la prédation porte essentiellement sur des **Cladocères** : *Alonella* pour les jeunes stades et *Scapholeberis mucronata* pour les derniers stades .Ces derniers sont décrits comme **consommateurs du film bactérien** de la surface (AMOROS,1984).

SOEFFING (1988) en marquant par du tritium les Mycobactéries (*Mycobacterium chelonei. flavescens. fortuitum et sphagni*) s'est aperçu que ce tritium était accumulé dans les Cladocères , ce qui prouve que ces **Cladocères sont des consommateurs de Bactéries** .
Les larves de *Leucorrhinia rubicunda (*qui est l'espèce européenne écologiquement la plus proche de *L.dubia*) acquièrent cette flore mycobactérienne en ingérant les Cladocères . Il existe une forte **corrélation** entre la **concentration en mycobactéries** sur la tourbière et la **croissance larvaire**.

Ces mycobactéries se développent de façon très intense dans les Sphaignes (KAZDA,1980).
Les bactéries constituent une ressource pour les invertébrés aquatiques (BAKER & BRADMAN,1976) assez souvent négligée .



Une ambiguïté subsiste concernant l'absorption directe des Mycobactéries . La ponte des *Leucorrhines* strictement liée à la présence des Sphaignes (PAJUNEN,1962) (SCHMIDT,1964) ,favorise l'éclosion

grâce à l'accumulation de chaleur (CORBET,1983) (SOEFFRING,1986) mais aussi le développement larvaire (SOEFFRING,1988) en raison de l'abondance des Mycobactéries qui procurent de grandes quantités de nourriture dans ces milieux oligotrophes .

L'étude quantitative de la consommation chez les Odonates n'est pas l'un des thèmes moteurs en Odonatologie. CHOWDHURY & RAHMAN (1984), donnent les chiffres suivants pour la consommation journalière de plusieurs espèces :

	mg de nourriture consommés par mg de corps et par 24 h.
Diplacodes trivialis	1,04
Brachydiplax sp.	0,57
Pantala flavescens	0,66
Rhodothemis rufa	0,77

La critique de ces résultats est qu'on ne voit pas apparaître les différences entre écophases et l'évolution dans le temps .

Les travaux d'AGUESSE & TESTARD (1967) restent une référence en ce domaine .Les rations alimentaires varient en fonction du stade larvaire et de la température chez *Aeshna cyanea* et *Anax parthenope* .

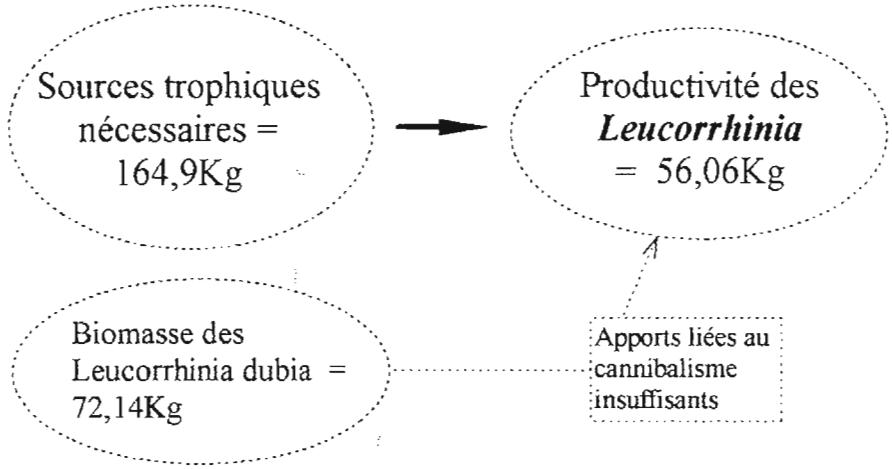
A 20°C , la ration journalière est de 14 mg de Matière sèche pour des individus pesant en moyenne 175 mg en MS. Ceci représente une consommation journalière de 0,08 mg par mg de masse corporelle .

A 5°C , les rations d'entretien qui permettent de maintenir constante la masse sont de 2,2 mg par jour pour les individus pesant 150mg et 2,5 mg pour les individus pesant 200mg.
Ceci représente en moyenne 0,013 mg par mg de masse corporelle .

La ration alimentaire varie donc selon un facteur 5 en fonction de la température .
Les chiffres moyens proposés par ces auteurs sont 2,5 à 3,5 mg consommés pour 1 mg de matière élaboré par la larve . Ce chiffre est plus important pour le stade antepénultième , où il faut 6 mg pour produire 1 mg de matière. Ce chiffre est plus faible pour les jeunes stades .
En période de croissance il n'y aurait pas de différences nettes entre les espèces univoltine et semivoltine.

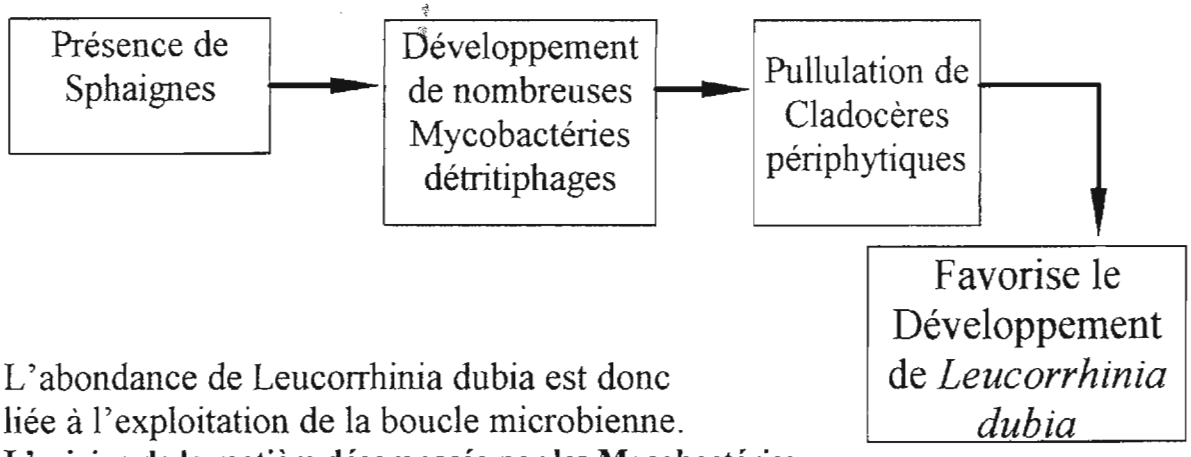
Le **rendement de croissance P/C** (où P est la production et C est la consommation) moyen est de **0,4** à 0,28 (sauf pour le dernier stade où il est de 0,1) soit en moyenne **0,34** .

Le chiffre moyen de P/C = 0,34 peut être accepté comme étant la valeur de l'ensemble des différents stades larvaires de *Leucorrhinia dubia* (sachant cependant que *Leucorrhinia* est planctonophage alors que les *Aeshna* et *Anax* sont benthophages). La productivité annuelle étant de 56,06 Kg sur l'ensemble de la tourbière , il faudrait **164,9 Kg MS de nourriture** .



La biomasse des Leucorrhines n'étant que de 72,14 Kg, l'apport trophique principal n'est bien sur pas constitué par les larves des écophases plus jeunes. Le **cannibalisme** n'est **donc pas une source alimentaire** essentielle, mais agit plutôt **comme mécanisme de régulation** .

Le **régime alimentaire** des *Leucorrhinia dubia* , est à base **planctonique** ,essentiellement constitué de **Cladocères** . La part du cannibalisme dans ce régime ne peut être considéré que comme très secondaire d'un point de vue bioénergétique même si c'est le mécanisme essentiel de régulation .



L'abondance de Leucorrhinia dubia est donc liée à l'exploitation de la boucle microbienne.

L'origine de la matière décomposée par les Mycobactéries peut être soit les sphaignes soit le phytoplancton qui se développe entre les tiges des sphaignes ou en eau libre.

V SYNTHESE

Chez *Cordulia aenea* (Anisoptère,Corduliidae) (UBUKATA,1979) 0,03% à 0,06% (en 1970 & 71) atteignent le dernier stade larvaire . Les valeurs obtenues chez *Leucorrhinia dubia* sont 0,078% dans les fosses de type 1 et 0,427% dans les fosses de type 2 ce qui est en moyenne (0,252) assez semblable . Mais l'information essentielle est plutôt la variabilité de ce taux selon le biotope.

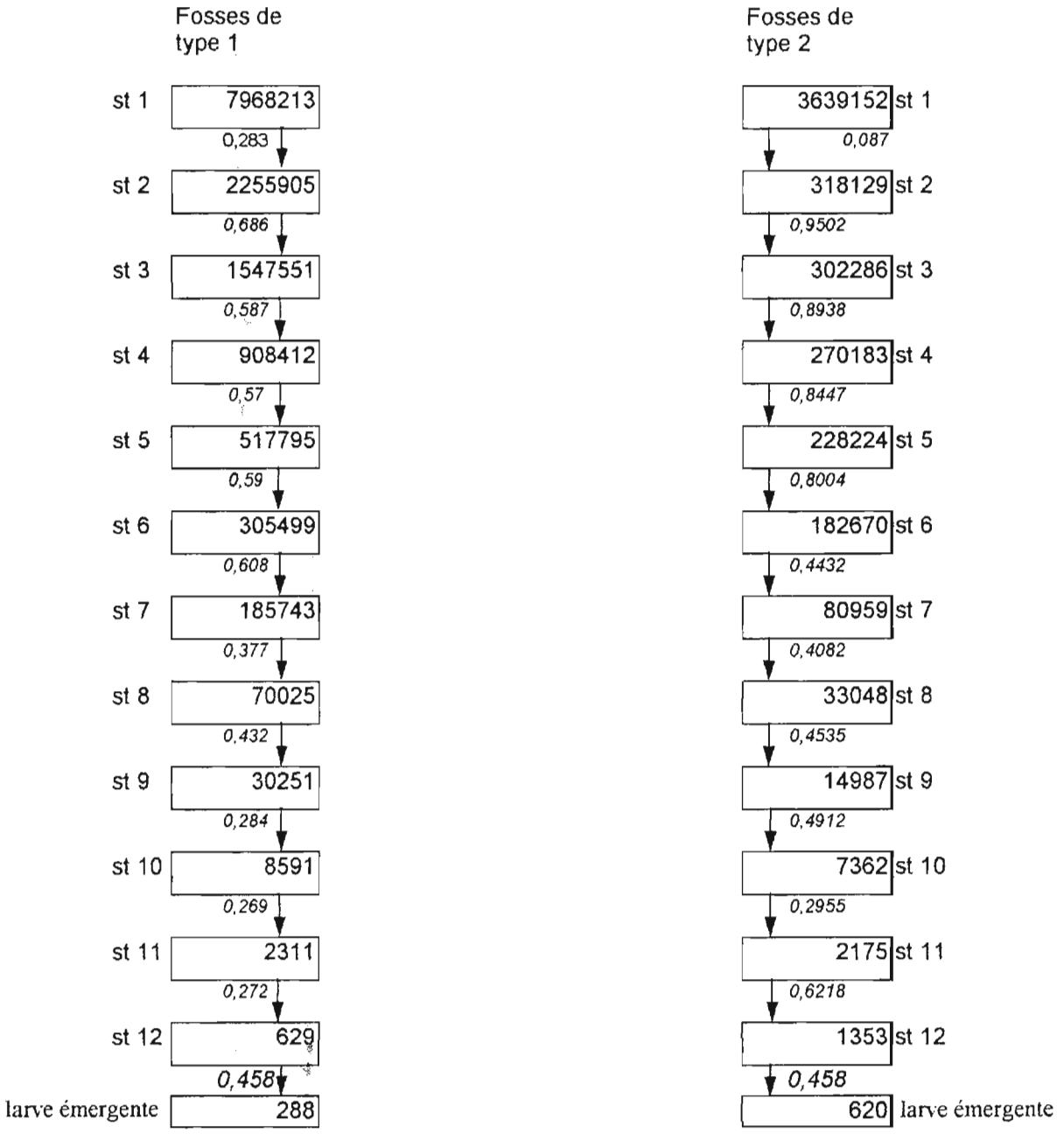
La survie durant la période d'immaturité est d'environ 12,5% soit une probabilité de survie journalière de 0,8817 chez les femelles de *Cercion calamorum* (Odonate , Zygoptère) (UEDA,1987). Chez *Sympetrum rubicundum* (Anisoptère ; Libellulidae) (VAN BUSKIRK,1987) 2,5% des individus survivraient soit une probabilité de survie journalière de 0,176. Les probabilités de survie des femelles de *Leucorrhinia dubia* sont de 0,1249 , c'est à dire proches de celles du *Sympetrum* et très différentes de celles du Zygoptère. Pour réaliser une étude comparative , une homogénéisation des techniques d'étude serait souhaitable.

La probabilité de survie journalière des imagos matures est de 0,861 chez les femelles de *Cercion calamorum* , 0,960 chez *Sympetrum rubicundum* (mais mâles et femelles confondus).Chez *Leucorrhinia dubia* ces probabilités de survie journalières sont de 0,9331 pour les femelles (0,9644 pour les mâles). Il est là encore difficile d'interpréter les différences en raison de la diversité des méthodes de capture-recapture utilisées.

Les données quantifiées de la survie durant les différentes phases (cf figure donnée en introduction) du cycle de *Leucorrhinia dubia* sont résumées sur la figure IV.55.

Dans l'hypothèse d'une stabilité de la population, en partant de la ponte évaluée en 1991, et en appliquant les probabilités de survie des différents stades larvaires (évaluées en 1990 et 91), nous devrions retrouver des effectifs à l'émergence voisins de ceux relevés cette même année.

Figure IV.55: De l'oeuf à l'émergence.



Emergences évaluées en 1991 d'après le relevé des exuvies sur les fosses de type 1 : 6269

Emergences évaluées en 1991 d'après le relevé des exuvies sur les fosses de type 2 : 15524

NB: La survie du stade 1 au stade 2 regroupe la survie post éclosion (p153) et la survie durant l'intervalle de croissance entre les deux stades (tableau IV.23 p170). La survie du stade 12 à l'émergence correspond à la mortalité dans les heures ou jours qui précèdent l'émergence (p63).

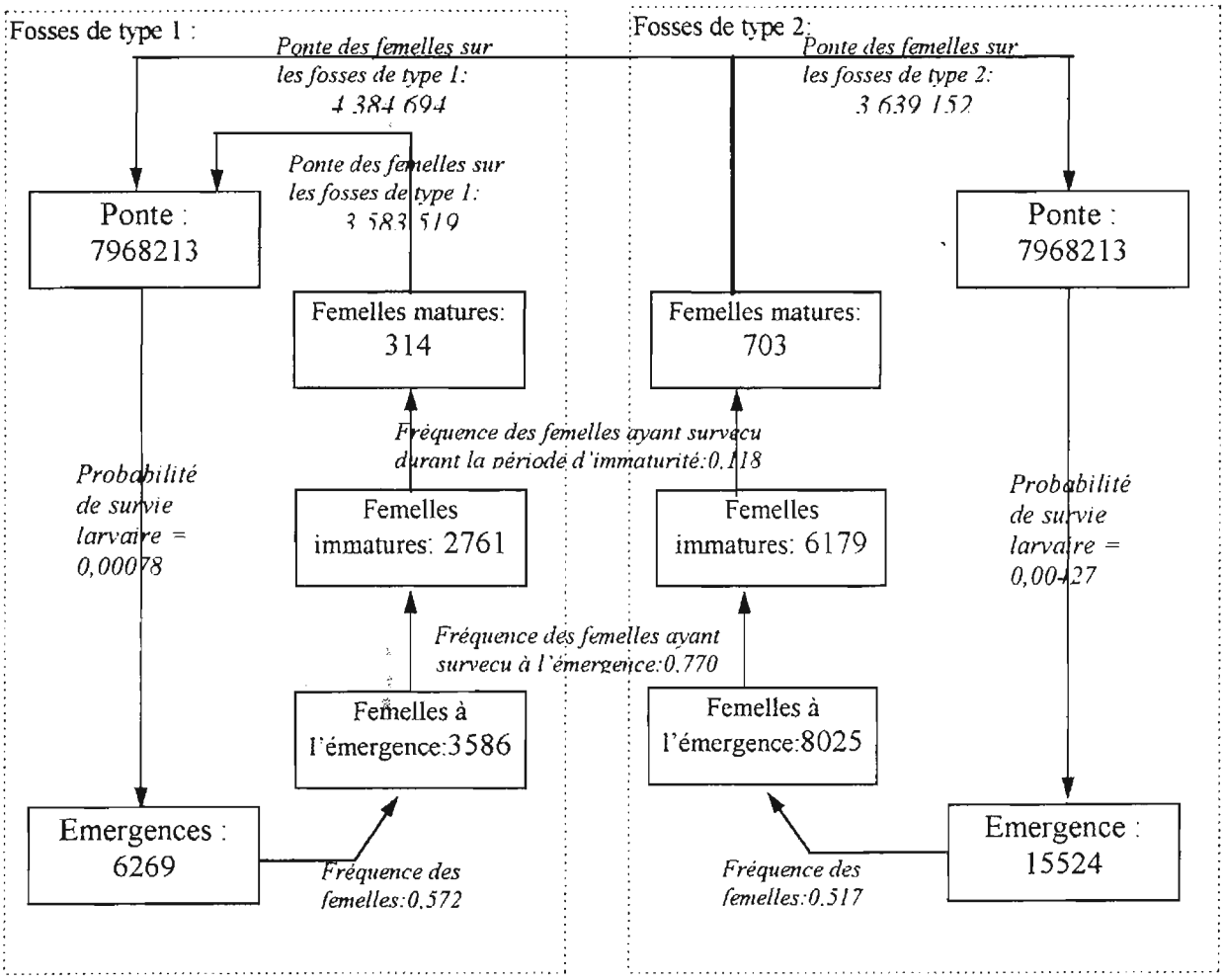
Les évaluations faites d'après les études de cinétiques larvaire sont considérablement plus faibles que les évaluations établies d'après le relevé des émergences en 1991. La ponte en 1991 a été très limitée car

les effectifs des imagos étaient relativement faibles (tableau III.12a p 90), mais surtout l'espérance de vie a cette année là été très faible (tableau III.19 p 87).

Les émergences sont très stables d'année en année (10 % de variations pour les trois années étudiées, tableau III.12a p 90), alors que les effectifs et l'espérance de vie des imagos femelles peut varier du simple au quadruple. La ponte est donc variable, alors que les effectifs à l'émergence sont stables.

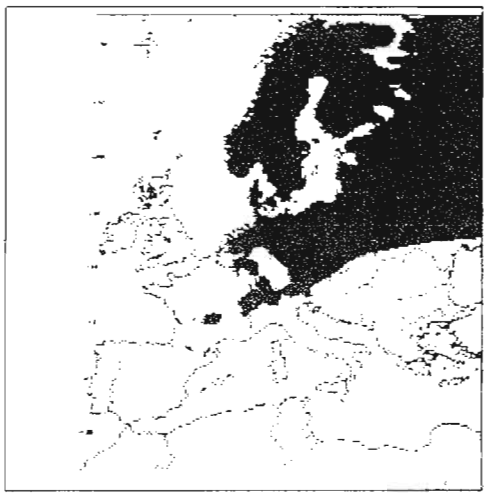
La seule façon d'expliquer ce paradoxe est de considérer que les probabilités de survie larvaire baissent lorsque la densité augmente , et qu'elles augmentent lorsque la densité baisse. Les **probabilités de survie larvaire** ne sont donc pas fixes mais sont **densité-dépendante**.

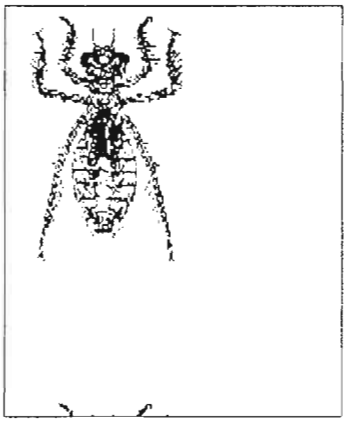
Figure IV.56: De l'émergence à la ponte.



Toujours dans l'hypothèse d'une stabilité des populations, la ponte des seules femelles issues des fosses de type 1 ne représente que 41,5% des oeufs comptabilisés sur ce type de fosse. Les individus issus des fosses de type 2 contribuent pour 58,5% au recrutement des fosses de type 1. Sans cet apport, les effectifs larvaires sur les fosses de type 1 ne pourraient pas se maintenir.

Le fonctionnement des fosses de type 1 dépend donc de celui des fosses de type 2.





Discussion

DISCUSSION GENERALE:

A l'issue de nos travaux plusieurs problèmes originaux méritent d'être soulevés :

Leucorrhinia dubia, une espèce caractéristique des tourbières?

La prédation est un facteur majeur de la répartition et de l'abondance des larves d'Odonates (PIERCE & al, 1985) (UBUKATA,1981). Sur la tourbière de St-Genès Champespe, la prédation est très limitée en raison de la **séparation spatiale** d'avec les prédateurs potentiels, les Aeschnes (figure II.9). Mais c'est surtout l'acidité des eaux qui est responsable de **l'absence de poissons prédateurs** contre lesquels *L.dubia* adopte une stratégie de fuite peu efficace (HENRIKSON, 1988).
L'espèce bénéficie aussi sur le site de St-Genès d'un écocomplexe particulier. Les prairies, pâturages et clairières sont proches de la tourbière et trophiquement très favorables à la survie durant les périodes d'immaturité et de maturité, en raison de l'abondance des Diptères consommés par les imagos.
Leucorrhinia dubia ne peut donc guère être considérée comme une espèce caractéristique des tourbières, mais plutôt comme une espèce sensible à la prédation trouvant refuge dans ce milieu où il existe peu de prédateurs.

L'abondance de l'espèce est-elle conditionnée par les larves ou par les imagos?

Il a été suggéré (MOORE, 1953) (ITO, 1978) que la territorialité pouvait jouer un rôle dans les processus de régulation des populations d'Odonates adultes. Cependant, il n'a jamais été démontré que la fécondité des femelles soit modulée par l'activité des mâles (FINCKE, 1982). Enfin, le pourcentage de femelles fécondées est très élevé et indépendant de la densité des mâles et du sexe ratio. Il apparaît donc que la fécondité est principalement fonction de la densité des femelles.

Nos propres observations concernant *Leucorrhinia dubia* montrent, cependant, que la présence des mâles en bordure de la tourbière favorise la ponte dans les fosses situées à proximité. Si les mâles semblent donc bien exercer un effet spatial marqué vis à vis de la localisation des pontes , une relation entre la territorialité des mâles et l'importance globale des pontes n'est pas ,objectivement, mise en évidence.
Quoi qu'il en soit, les variations de la fécondité ne semblent pas jouer un rôle majeur dans l'abondance des émergences ultérieures. En effet, les variations positives ou négatives du recrutement sont compensées par des phénomènes de **mortalité larvaire densité dépendante** (figure IV.55) qui induisent une émergence presque constante d'année en année.

Les larves trouvent sur cette tourbière des conditions trophiques globalement favorables. La **capacité limite** des fosses est conditionnée par la qualité et la quantité des ressources. Cette capacité limite varie selon les types de fosse (fosses à Sphagnum sp. de types 1 et fosses à eau libre de type 2).
Les variations des effectifs des imagos n'ont, sur cette tourbière, que peu d'effets sur la dynamique globale. L'abondance de cette espèce serait principalement conditionnée par l'abondance des larves.

Un mécanisme original de régulation larvaire !

En l'absence de mécanismes externes de régulation (prédation), la régulation peut être liée à des mécanismes internes (compétition et cannibalisme) (CROWLEY & al,1987). Le cannibalisme a souvent été évoqué chez les Odonates en laboratoire (McPEEK, 1984) comme en expérimentation sur le terrain (BENKE, 1978)(CROWLEY & al, 1987) (VAN BUSKIRK, 1990 & 92);celui-ci peut être considéré comme une source trophique complémentaire à l'instar de nombreuses situations observées chez les insectes (FOX,1975) (DUELLI,1981).
Nous avons montré que le cannibalisme ne pouvait être considéré comme une source trophique fonctionnellement importante (chapitre IV.5). Par contre il apparaît que le **cannibalisme** est chez *Leucorrhinia dubia* le principal **mécanisme de régulation** larvaire *dont l'intensité est* proportionnelle aux densités larvaires, à la qualité et aux quantités de nourriture disponible (Figure IV.45).
CLAUS-WALKER (1992) observe dans ses travaux que le cannibalisme lui apparaît fortement lié à la coexistence de profils de taille larvaire multimodaux. Mes observations semblent montrer à contrario, un cannibalisme **densité dépendant** et d'autant plus intense que le profil des tailles larvaires tend vers l'équitabilité.
Par ailleurs, WISSINGER & McGRADY (1993) avaient décrit un système d'interactions entre quatre espèces: *Eurythemis* consommatrice de *Trama,* elle même consommatrice d'*Enallagma* et d'*Ischnura.* L'augmentation des effectifs d'Eurythemis a des effets indirects positifs sur l'abondance des deux Zygoptères (*Enallagma* et *Ischnura*).
Chez *Leucorrhinia dubia* le cannibalisme exercé par une cohorte âgée (n+1) sur une cohorte plus jeune (n), libère la cohorte plus jeune encore (n-1) et favorise sa survie et sa croissance. Le mécanisme de régulation larvaire obéit donc bien, à l'image de celui décrit par ces auteurs, à un **processus rétroactif**, mais, et c'est là son originalité, au niveau intraspécifique.
Ce phénomène de **densité-dépendance** du cannibalisme nous apparaît comme étant au coeur de la régulation larvaire. En tout état de cause, il conviendrait, dans l'avenir, de l'étayer par des observations comparatives sur d'autres sites avant de pouvoir le généraliser à l'ensemble des populations de *L. dubia.*

Des stratégies de développement différenciées !

En d'autres conditions, les fortes mortalités, telles celles liée à la prédation par les poissons (MACAN, 1966) tendent à induire une augmentation de la vitesse de croissance, diminuant ainsi la durée du développement larvaire. En conséquence, la réduction du taux de croissance augmente la durée du développement larvaire et par voie de conséquence de l'exposition de l'individu aux sources de mortalité.
Ce type de régulation de la vitesse de croissance n'a pas été constaté chez *Leucorrhinia dubia* à St Genès. En effet nous avons observé que la survie larvaire journalière moyenne n'est guère supérieure dans les fosses de type 2 (Tableau IV.22). Ce paradoxe est dû au fait que cette mortalité élevée est compensée par une **durée du cycle de développement** plus courte : 3 ans dans les fosses de type 2 au lieu de 5 dans les fosses de type 1 (MULNET, 1996a).
L'importance du cannibalisme dans les fosses de type 1 induit une plus faible mobilité des individus qui sont ainsi soumis à une moindre prédation par les stades plus âgés. Réduisant ainsi leur recherche en nourriture leur vitesse de croissance diminue.
Le cannibalisme moins important dans les fosses de type 2, libère les individus de cette pression de prédation et leur permet d'adopter une stratégie d'acquisition de la nourriture plus active et efficace.
Les stratégies différenciées d'acquisition de la nourriture («sit and wait» à «activ foraging») induisent des modifications importantes de mortalité et de croissance larvaire. Ces observations vont dans le sens de la théorie de l' "**optimal foraging**" et des implications pour la structure des populations dans des milieux en mosaïque (WIENS, 1989)(BARBAULT, 1992).
La situation de domination extrême des *L.dubia* sur la tourbière étudiée, engendre une situation originale où la compétition intraspécifique se substitue à la compétition interspécifique. Le spectre des stades larvaires observés durant l'année est beaucoup plus large dans les fosses de type 1 que dans les fosses de type 2. Cette large gamme des tailles permet une meilleure exploitation des ressources disponibles même si elle augmente les interactions dans ces fosses où les ressources sont limitantes. Les *L.dubia* semblent réaliser une **stratégie de stase** sur les fosses de type 1 lorsque la densité augmente alors qu'une **stratégie de croissance** est adoptée sur les fosses de type 2.
Cette course pour atteindre la « taille critique » a déjà été décrite (JOHNSON, 1987) comme touchant seulement quelques individus d'une population de *Tetragoneuria cynosura* (Anisoptère) qui se développent en un an au lieu de deux. Ce phénomène de « cohort splitting » peut toucher certains individus d'une même cohorte dont tous les individus sont en contact (ARAI & MURABAYASHI, 1983).
Dans le cas de *Leucorrhinia dubia* le « **cohort splitting** » touche tous les individus d'une même cohorte dans les biotopes de type 2 ce qui constitue une situation originale, et permet des études comparatives, avec les biotopes de type 1. Ces études comparatives sont aussi fructueuses que l'expérimentation, confirmant l'opinion d' HAIRSTON (1989) à ce sujet.

Les deux types de fosses de la tourbière de St-Genès: un système interactif.

Les conditions trophiques et l'importance du cannibalisme, limitant la vitesse du développement dans les fosses de type 1, les imagos issus de ce type de fosse ne sont pas assez nombreux pour assurer une ponte suffisante à la survie de l 'espèce sur ce type de fosse (dans l'hypothèse d'une fidélité spatiale).

L'étude des effectifs tend à démontrer que, pour le maintien des populations au sein des fosses de type1, plus de la moitié des larves présentes dans les fosses de type 1 devraient être originaires de femelles issues des fosses de type 2 (Figure IV.56).

Il apparaît donc que, sans les **interactions** entre ces **deux types** de fosse, l'espèce ne pourrait **pas** se **perpétuer** sur les seules fosses de **type 1**.
Par ailleurs, les émergences plus tardives à l'échelle saisonnière (2 semaines de décalage entre les fosses de type 1 et 2) ou interannuelle (2 années de décalage) contribuent à la **stabilité** de l'ensemble de la population des deux types de fosse. En effet, il a été montré (SHAROV,1992) que les cinétiques différenciées de développement contribuent à la stabilité des populations animales.

Des effets spatiaux marqués.

En dépit des difficultés que nous avons rencontré, dans les phases d'échantillonnage et de traitement des données mises en oeuvre pour l'étude de la répartition spatiale des animaux précédemment soulignés par TITMUS (1983), il nous a paru important de rechercher à la fois les signes d'une structure spatiale des animaux et d 'apprécier l'importance de celle-ci dans le fonctionnement des populations.

Durant cette étude, deux types d' effets spatiaux ont été observés à différentes échelles:

Au niveau **intrafosse**:

Nous avons observé une agrégation à l'état larvaire (chapitre II) ou lors de l'émergence (MULNET, 1996b). Nos résultats n'ont pu parvenir à corréler de façon significative ces phénomènes à des facteurs environnementaux.
Il existe aussi une zonation larvaire (Annexe IV.8 et 9) liée à la zonation du biotope lui-même; cette zonation conditionne les sites de ponte et la dispersion larvaire.

An niveau **interfosse**:

Une zonation des sites de ponte est observable : les pontes sont plus nombreuses en bordure et plus rares dans la zone centrale , ceci pouvant s'expliquer par la répartition spatiale des mâles, en attente des rencontres avec les femelles à l'interface de la tourbière et des prairies mésophiles.

Enfin, des phénomènes d'agrégation se surimposent : les pontes sont plus importantes sur certains sites correspondant au groupement de quelques fosses, dont le déterminisme n'est pas clairement établi.

Au niveau de l'**écocomplexe** : Les individus mâles, consacrant un temps plus faible à la recherche de nourriture (3 fois moins que les femelles), leur répartition spatiale apparaît comme plus spécifique de la partie tourbeuse par rapport aux femelles dont la dissémination est beaucoup plus large.

L'ensemble de ces phénomènes retentit, sans aucun doute, très fortement sur plusieurs aspects démographiques (mortalité, vitesse de croissance, fécondité...). Toute étude ultérieure devra tenir compte de ces effets spatiaux. Ces résultats nouveaux confirment donc la nécessité actuelle ressentie par l'écologie systémique d' inclure dans les protocoles expérimentaux, l'échantillonnage des effets spatiaux (interaction à distance, répartition des individus, diffusion...) et d'en apprécier les impacts.
A ce jour et en l'état de nos investigations de ce point de vue, il nous apparaît que le niveau d'abstraction (la population), correspond bien aux objectifs fixés, mais que le niveau de détail requis devrait être encore affiné pour atteindre celui de l'individu (COQUILLARD & HILL, 1996). On retiendra, en particulier, que le degré de détail choisi ici (la cohorte) implique des simplifications peu souhaitables :

les particularités individuelles sont gommées
la répartition spatiale des fosses n'est pas prise en compte
les facteurs d'échelles d'ordre supérieur ne sont pas pris en compte.

Toutefois, le recueil des données à un tel niveau de détail nécessiterait sans doute la mise au point de protocoles d'échantillonnage et d'expérimentation appropriés mais difficile à mettre en oeuvre.

Perspectives.

A ce jour, les résultats permettent de proposer l'ébauche d'un modèle de développement des populations de *Leucorrhinia dubia* au niveau des échelles inter et intrafosse.
Malgré les limites précédemment soulignées, ce modèle devrait permettre une évaluation acceptable des processus démographiques dans les deux types de fosse.

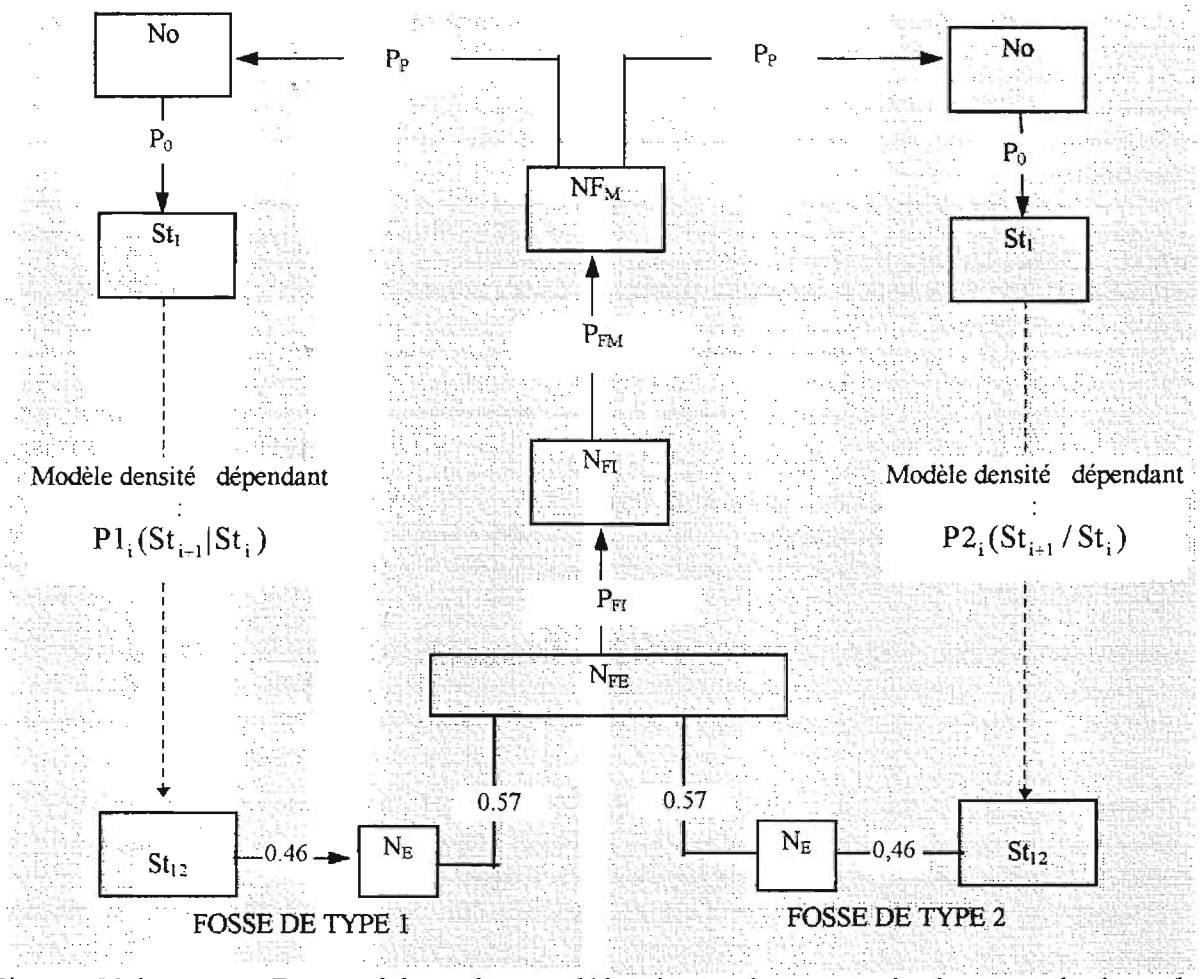


Figure V.1 : Proposition de modèle de croissance de la population de *Leucorrhinia dubia* .

N_E : Nombre d'émergence ;
N_{FE} : nombre de larves femelles émergentes ;
N_{FI} : nombre de femelles immatures ;
N_{FM} : nombre de femelles mâtures ;
N_O : Effectif de ponte ;
$\{St_1,..,St_{12}\}$: ensemble des 12 stades larvaires ;
P_x représente les diverses probabilités de transition entre les états.

Dans ce modèle les taux de survie sont variables :

① durant la période d'immaturité et de maturité où les probabilités de survie dépendent des facteurs climatiques.

② durant la période de vie larvaire où ces probabilités de survie sont densité dépendante et varient donc d'année en année.

Ce modèle probabiliste (stochastique) ne comprenant pas d'état stationnaire ne peut être rattaché au modèles de types « à compartiments ». Il est apparenté au « *stepping stone model* » en raison de la présence des deux types de fosses entre lesquelles il existe des phénomènes de migration (sauf fidélité spatiale des imagos à leur type de fosse larvaire ce qui n'a pas été démontré). Les modèles de Markov ou Leslie ne peuvent pas mieux

s'appliquer ici car les processus ne sont pas homogènes : les probabilités de transition sont dépendantes du temps. Les simulations seront donc stochastiques à événements discrets de type mixte (RENSHAW, 1995 ; COQUILLARD & HILL, 1996).

Des améliorations sensibles de ce modèle consisteraient à :

①intégrer des processus spatio-temporels supplémentaires :

▷ étude des phénomènes d'hétérogénéité aux échelles spatiales supérieures : (quantification plus précise de la ponte à l'échelle de la tourbière)

▷ étude des phénomènes démographiques se déroulant à des échelles de temps différentes de la cinétique globale : (quantification plus précise de la mortalité post éclosion et pré-émergence).

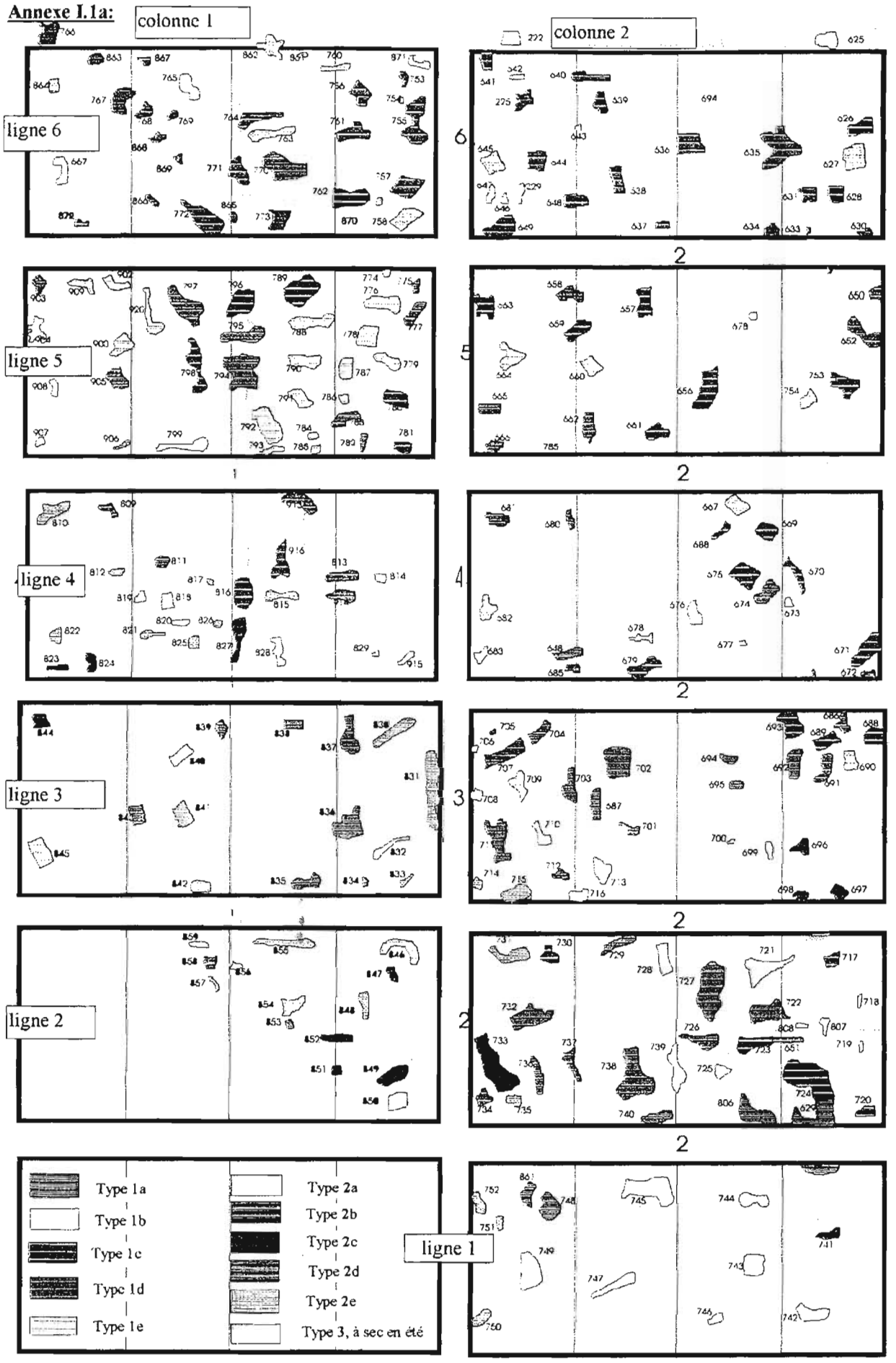
②intégrer des processus biotiques supplémentaires:

▷ relation entre taux de consommation et taux de croissance larvaire.

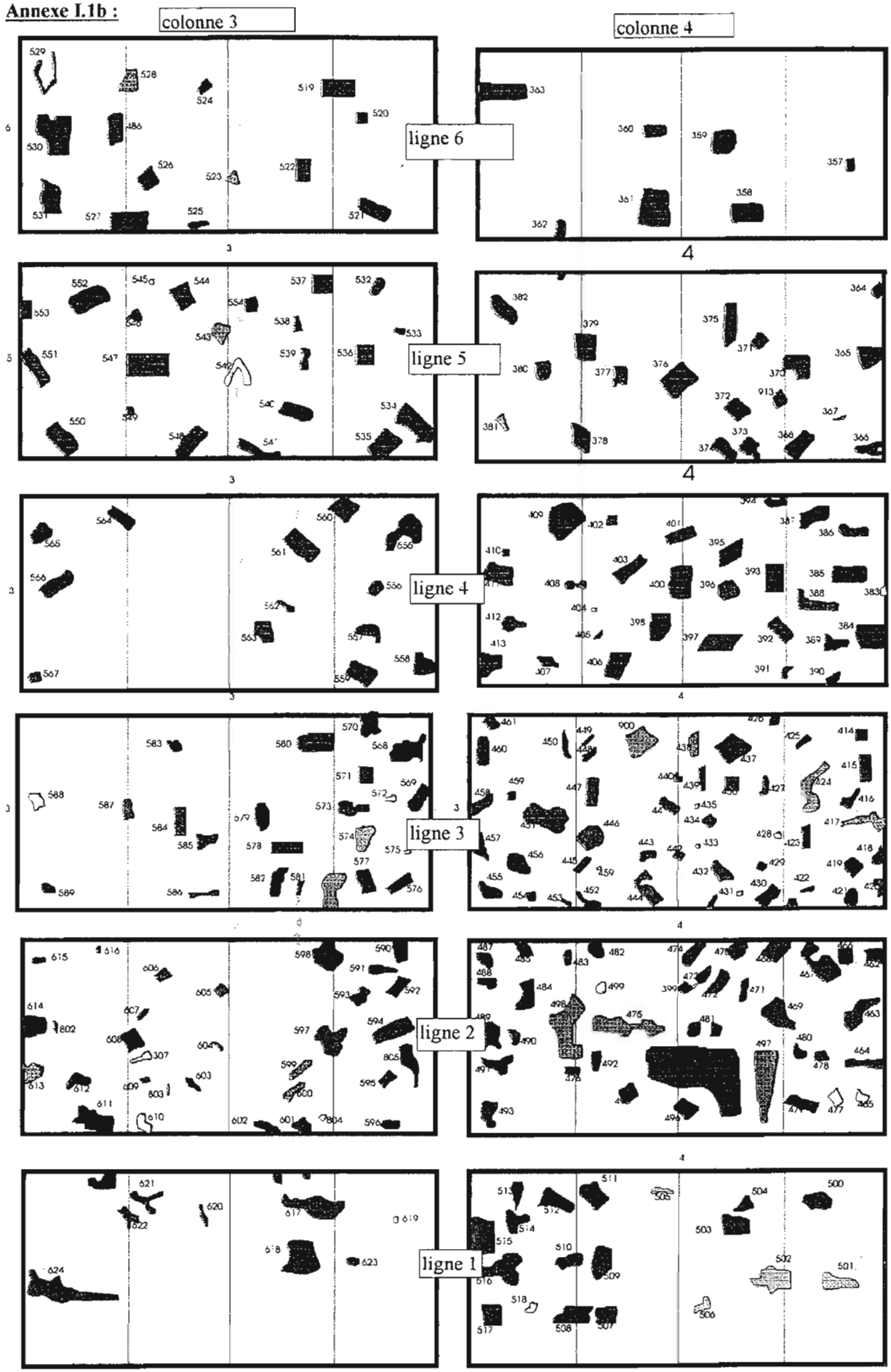
▷ quantification de l'impact du cannibalisme d'une cohorte sur une autre cohorte.

L'appréciation des probabilités de transition densité-dépendante reste l'objectif majeur que nous nous assignons dans la mise en simulation d'un tel modèle.

Annexe I.1a:

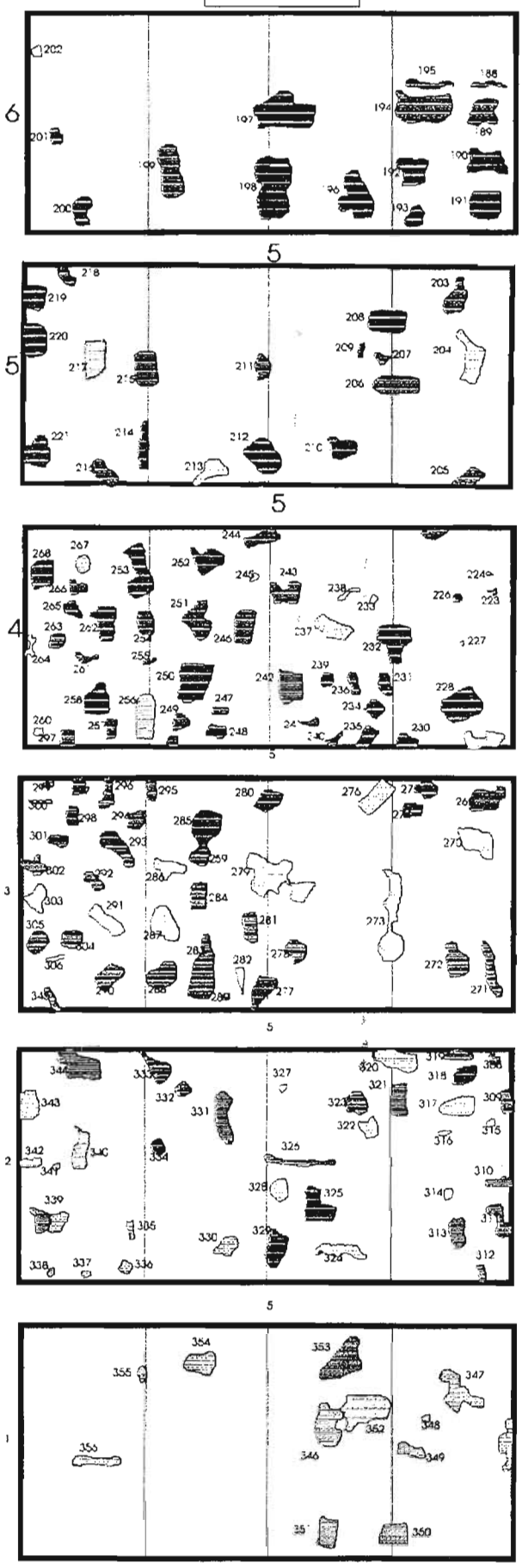

colonne 1
colonne 2
ligne 6
ligne 5
ligne 4
ligne 3
ligne 2
ligne 1
Type 1a
Type 1b
Type 1c
Type 1d
Type 1e
Type 2a
Type 2b
Type 2c
Type 2d
Type 2e
Type 3, à sec en été

Annexe I.1b :

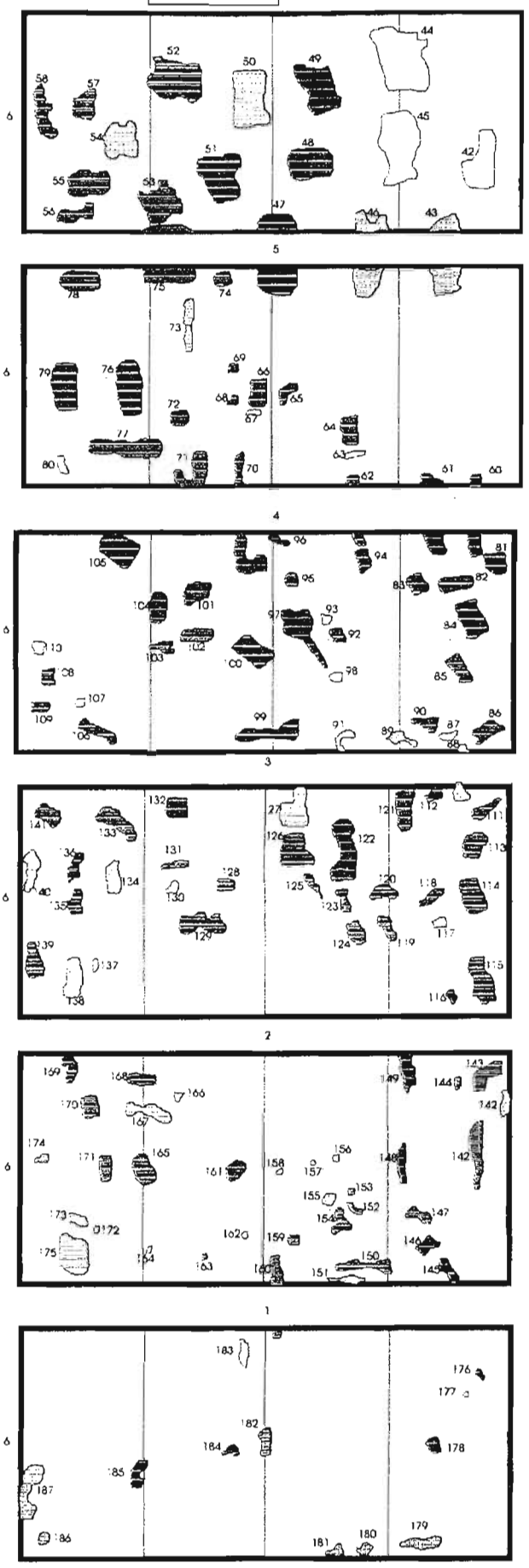

colonne 3
colonne 4
ligne 6
ligne 5
ligne 4
ligne 3
ligne 2
ligne 1

Annexe I.1c :

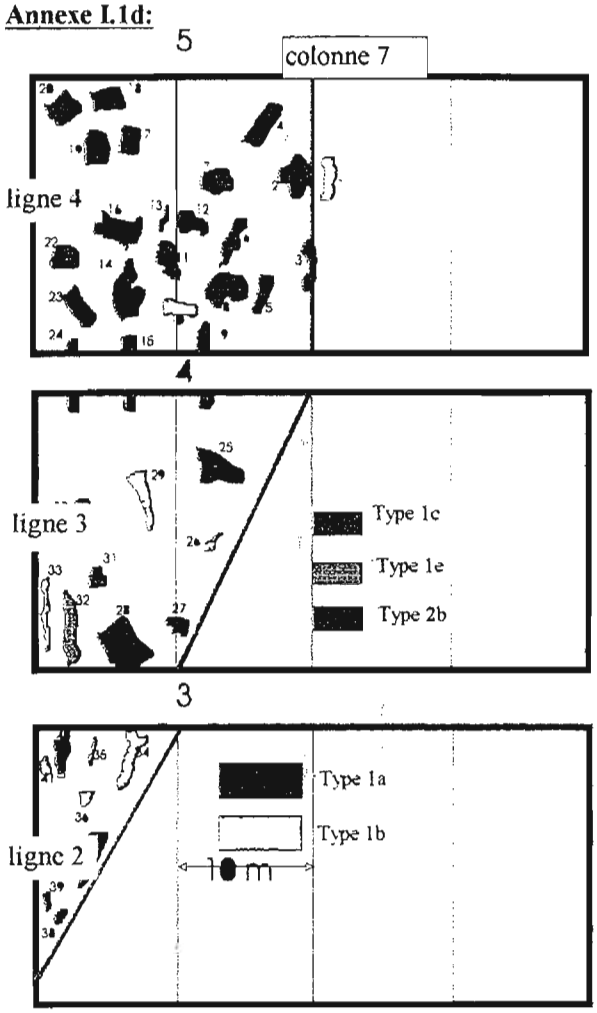
colonne 5



colonne 6



Annexe I.1d:

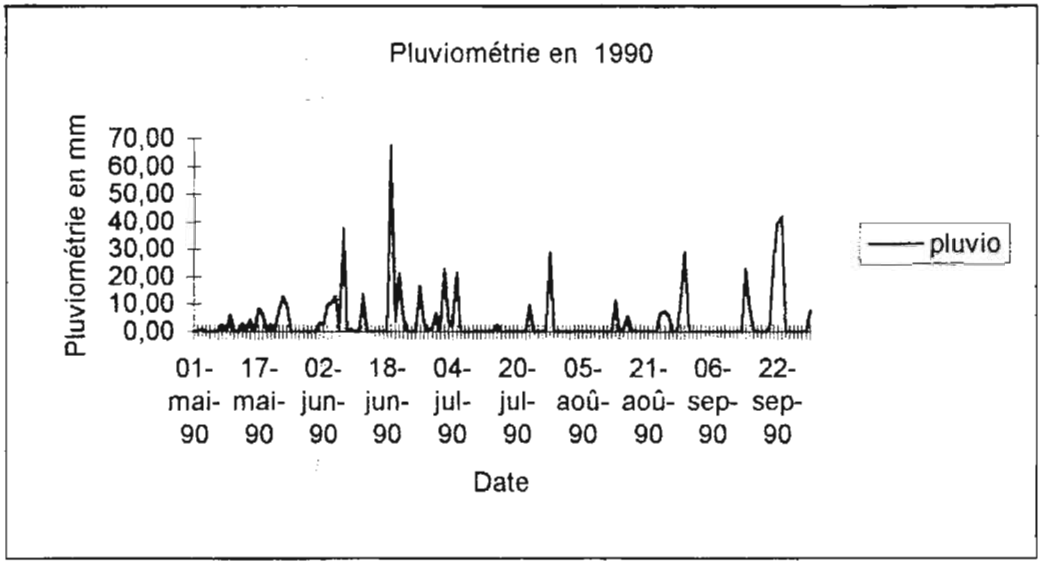

5
colonne 7
ligne 4
4
ligne 3
Type 1c
Type 1e
Type 2b
3
ligne 2
Type 1a
Type 1b

Annexe II.1:

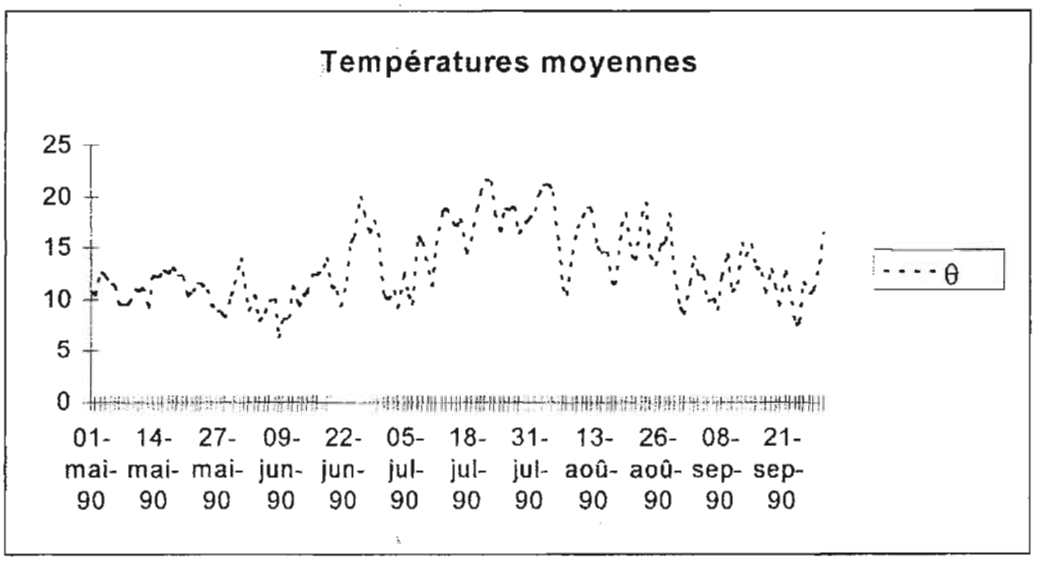
Evaluation des émergences de *Leucorrhinia dubia* en 1991

Fosse numéro	Type de fosse	Récolte des exuvies le 16 / 6 / 91		Récolte des exuvies le 22 / 6 / 91		Récolte des exuvies le 6 / 7 / 91		Récolte des exuvies le 16 / 7 / 91		Récolte des exuvies le 23 / 7 / 91		Récolte des exuvies le 10 / 8 / 91		TOTAL	
		dans l'échantillon	après correction	dans l'échantillon	après correction	dans l'échantillon	après correction	dans l'échantillon	après correction	dans l'échantillon	après correction	dans l'échantillon	après correction	somme des échantillons	effectif corrigé sur la tourbière
57	1	2	57			2	46					1	29	5	132
77	1					2	46							2	46
124	1					3	69	3	56			1	29	7	154
244	1									1	67			1	67
297	1					2	46							2	46
321	1	4	114	7	106	54	1248	39	730	6	101	3	86	113	2385
426	1							3	56					3	56
445	1					3	69	2	37	2	34			7	140
492	1			1	15	16	370	4	76	1	17	2	57	24	634
598	1	2	57			21	485	9	168	2	34			34	746
635	1					21	485	5	94	1	17			27	596
649	1	1	29	1	15	4	92	6	112	4	67	2	67	18	373
652	1					1	23	1	19					2	42
756	1							1	19					1	19
107	2					3	60							3	60
472	4					3	191	2	103					5	293
317	3	2	47			15	283	4	61	5	69			26	460
667	3			2	25	22	416			7	96	2	47	33	583
239	6					5	330							5	330
24	7			3	58	13	383	16	381	5	107			37	929
76	7	4	146	2	39			18	429	2	43	1	36	27	629
114	7	5	182	1	19	12	353	3	72					21	626
262	7	1	36	6	116	47	1384	25	596	11	236	2	73	92	2441
275	7	14	509	5	96	28	824			1	21			48	1452
283	7			4	77	24	707			27	579	4	146	59	1508
411	7	4	146	4	77	28	824			3	64			39	1112
517	7	6	218	2	39	42	1237	8	191			2	73	60	1757
632	7							11	262	2	43			13	305
693	7	15	546	16	309	44	1296	24	572	3	64			102	2786
577	8			3	64	29	942			5	118			37	1124
Total		60	2086	57	105	444	1221	184	4033	91	1778	20	631	856	2179
%			9,57		4,84		56,0		18,50		8,15		2,89		100

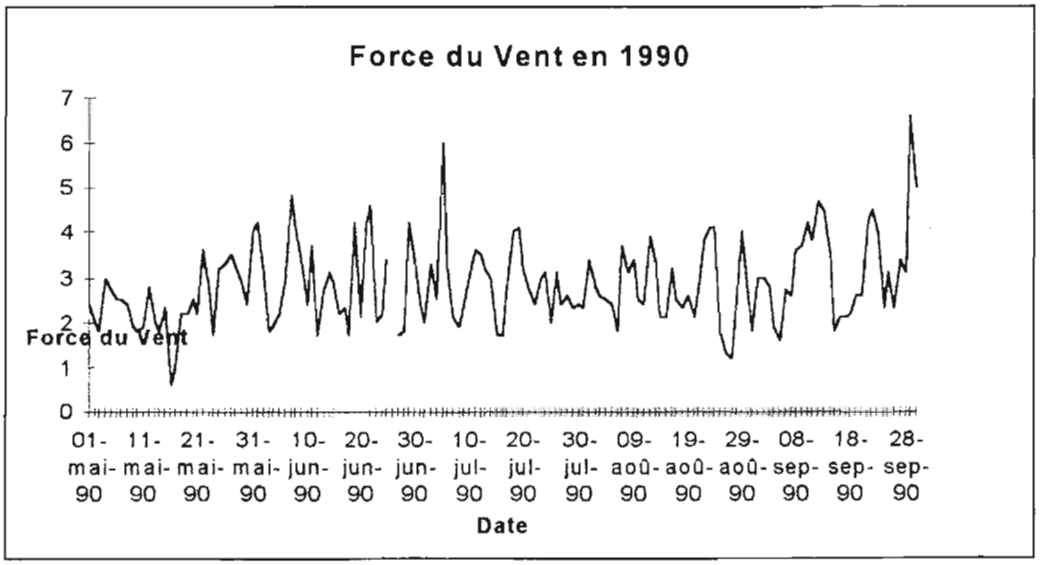
Annexe II.2a



Annexe II.2b:



Annexe II.2c:



Annexe II.3:

Certains jours du 6 au 9 juin . des notes de terrain font que la cotation est remplacée par des valeurs nulles (absence d'émergence ces jours là en raison des mauvaises conditions météorologiques)

Date	*température maximales*	*T = total échantillonné*	*Q cotation*	*Evaluation journalière*
05-jun	15,6	50		50,0
06-jun	10,6			0,0
07-jun	12,8			0,0
08-jun	12,2			0,0
09-jun	15,0			0,0
10-jun	11,8		11,3	259,2
11-jun	16,8		14,4	331,5
12-jun	21,3		17,3	396,6
13-jun	14,8		13,2	302,6
14-jun	16,8		14,4	331,5
15-jun	22,5	2086,0	18,0	414,0
16-jun	12,8		4,0	63,9
17-jun	10,4		4,0	63,9
18-jun	10,4		2,0	32,0
19-jun	11,1		10,9	173,5
20-jun	11,3		11,0	175,5
21-jun	21,2		17,2	275,2
22-jun	20,8	1055,0	17,0	271,2
23-jun	23,1		18,4	1045,4
24-jun	21,7		17,5	995,3
25-jun	23,9		18,9	1074,0
26-jun	17,6		14,9	848,7
27-jun	12,9		12,0	680,5
28-jun	11,4		6,0	340,6
29-jun	16,0		13,9	791,4
30-jun	21,2		17,2	977,4
01-jul	22,9		18,3	1038,2
02-jul	15,6		6,0	340,6
03-jul	18,8		15,7	891,6
04-jul	25,6		20,0	1134,8
05-jul	25,4		19,9	1127,6
06-jul	19,7	12212,0	16,3	923,8
07-jul	21,1		17,2	476,1
08-jul	20,1		16,5	458,6
09-jul	23,1		18,4	511,1
10-jul	27,3		21,1	584,5
11-jul	29,6		22,5	624,7
12-jul	23,6		18,7	519,8
13-jul	22,3		17,9	497,1
14-jul	18,8		8,0	222,1
15-jul	22,7	4033,0	5,0	138,8
16-jul	25,5		19,9	233,7
17-jul	21,3		17,3	202,7
18-jul	23,1		18,4	216,0
19-jul	23,1		18,4	216,0
20-jul	21,7		17,5	205,6
21-jul	25,5		19,9	233,7
22-jul	27,9		21,4	251,4
23-jul	23,5	1778,0	18,7	218,9
24-jul	17,2		14,7	107,3
25-jul	11,9		5,0	36,5
26-jul	14,4		12,9	94,4
27-jul	19,0		15,8	115,6
28-jul	22,3		17,9	130,8
29-jul	25,7	631,0	20,1	146,4

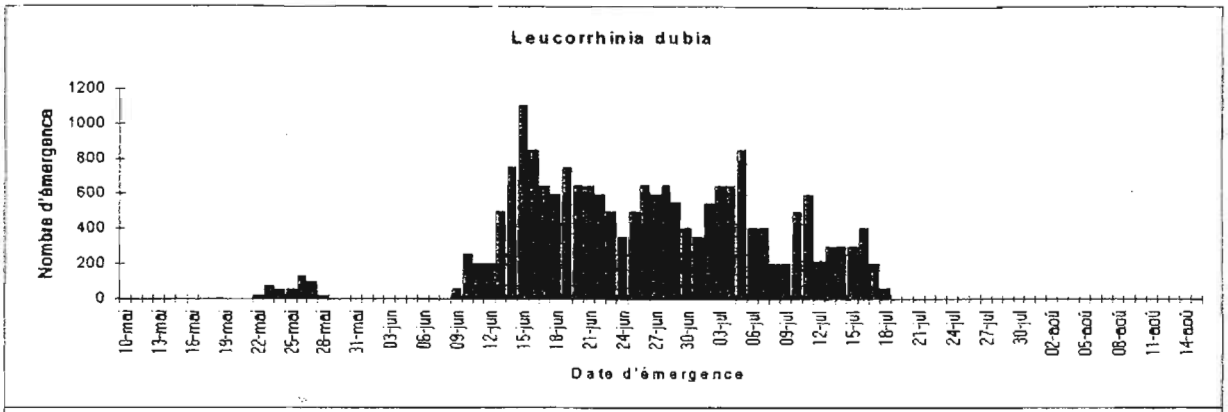
annexe II.4a:

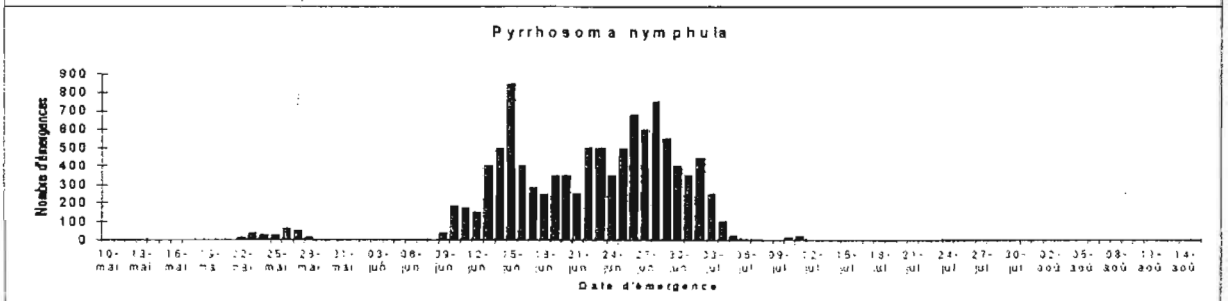
Cotation début Qd	Période
0	1 au 5 Mai
1	6 au 10 Mai
2	11 au 15 Mai
3	16 au 20 Mai
4	21 au 25 Mai
5	26 au 31 Mai
6	1 au 5 Juin
7	6 au 10 Juin
8	11 au 15 Juin
9	16 au 20 Juin

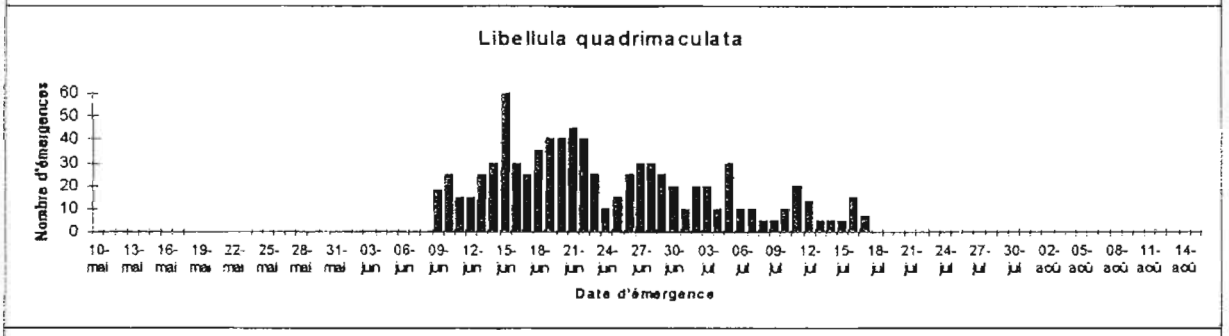
annexe II.4b :

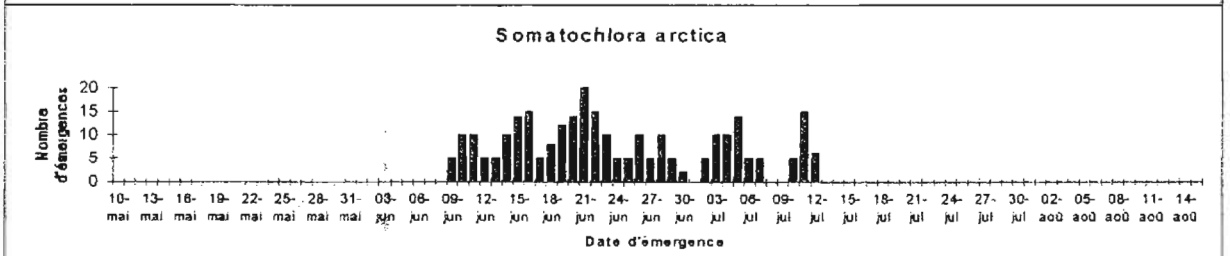
Cotation fin Qf	Période
6	10 au 13 Juillet
5	14 au 17 Juillet
4	18 au 21 Juillet
3	22 au 25 Juillet
2	26 au 29 Juillet
1	30 au 2 Août
0	3 au 6 Août

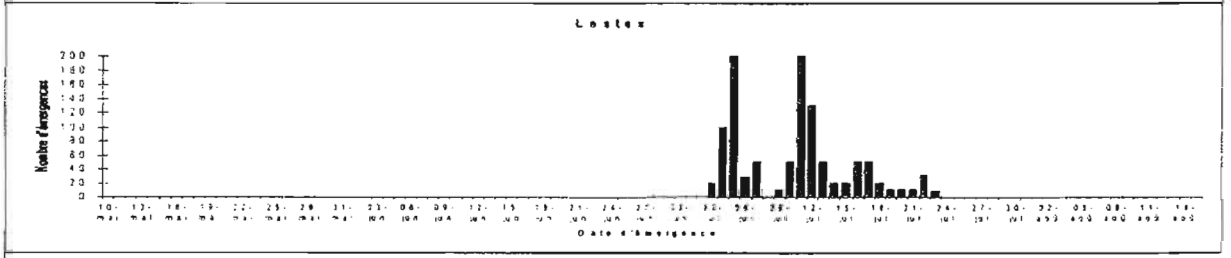
Annexe II.5a : Année 1986

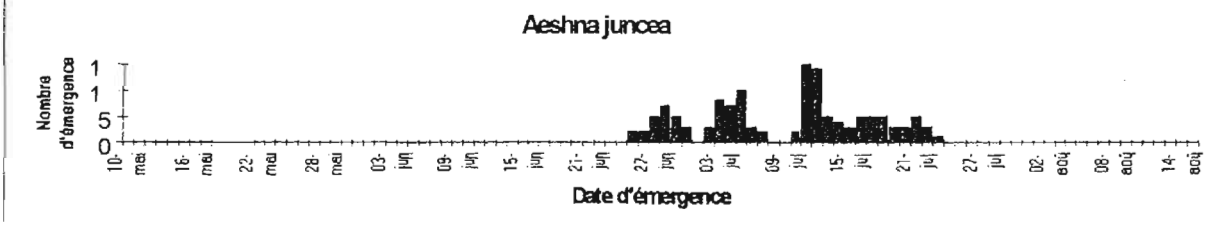




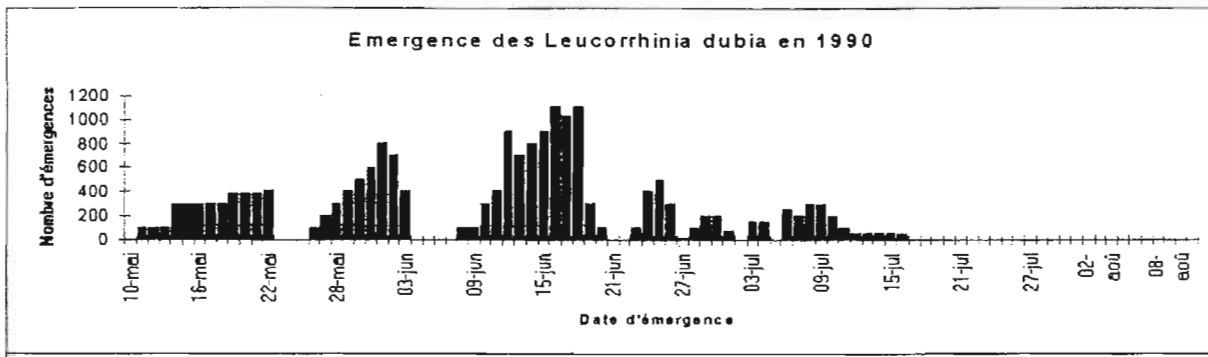


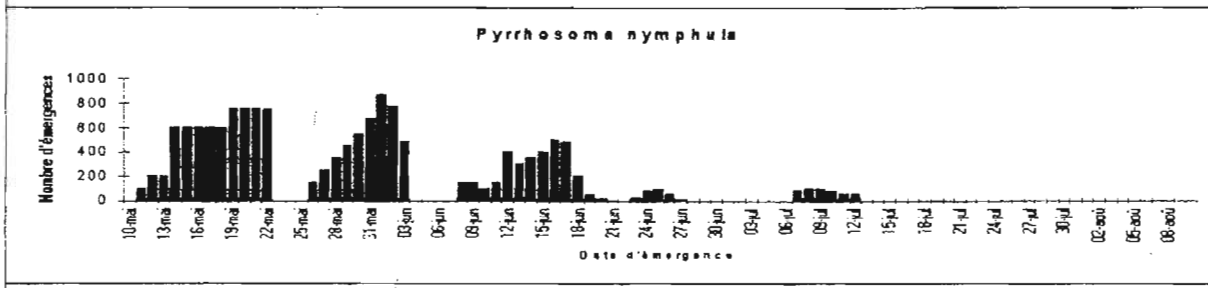


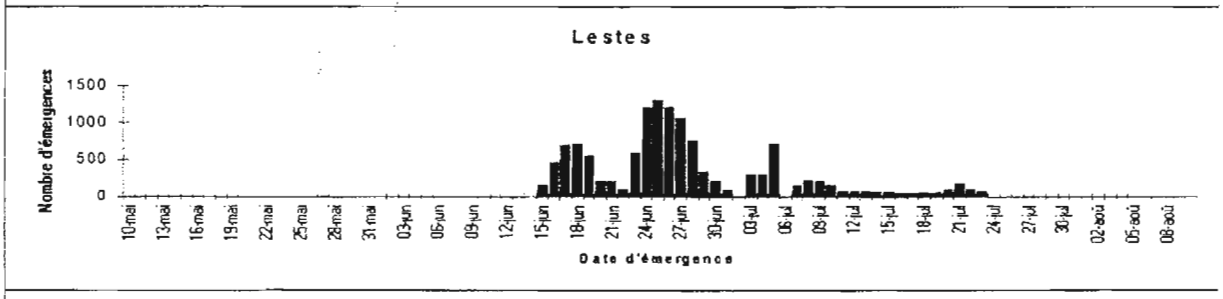


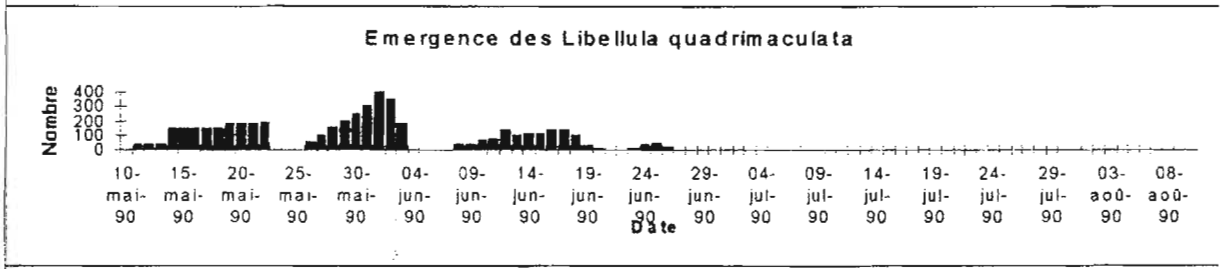


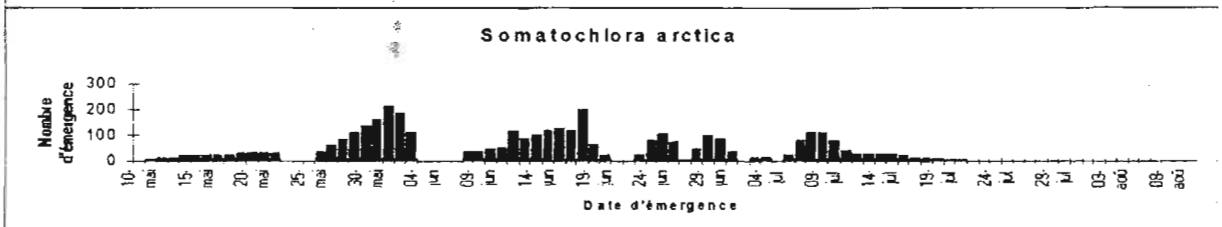
Annexe II.5b : **année 1990**

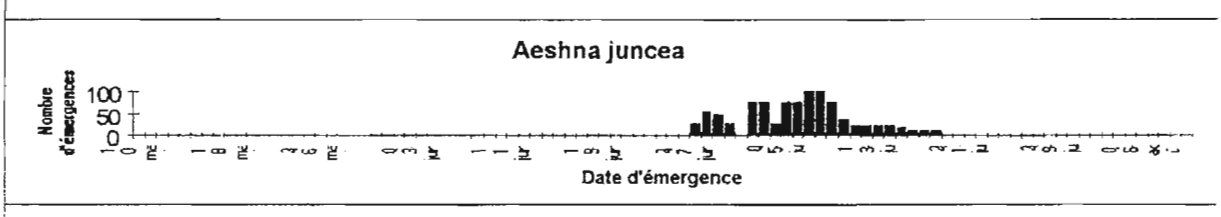


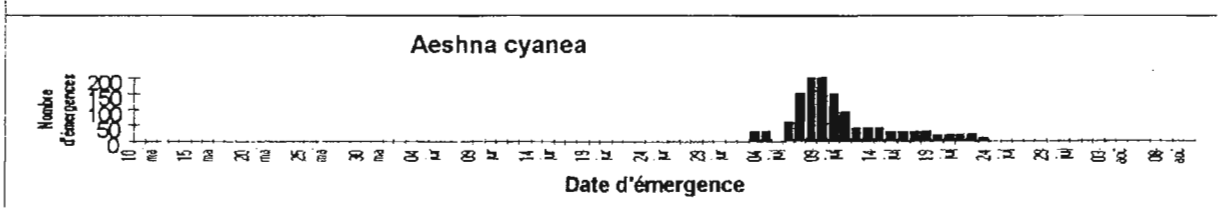












Annexe II.6:

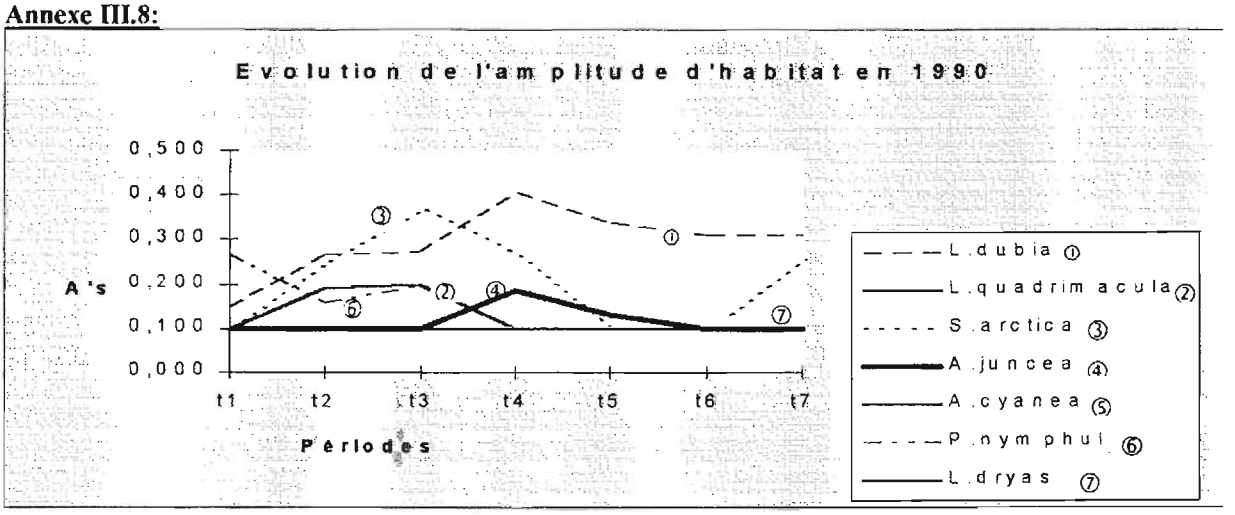
	Leucorrhinia dubia				Libellula quadrimaculata				Somatochlora arctica				Aeschna juncea			
	1986	1990	1991	moy.	1986	1990	1991	moy.	1986	1990	1991	moy.	1986	1990	1991	moy.
t1	0	0,032	0	**0,011**	0	0,055	0	**0,018**	0	0,011	0	**0,0037**	0	0	0	**0**
t2	0	0,083	0	**0,028**	0	0,157	0	**0,0525**	0	0,03	0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

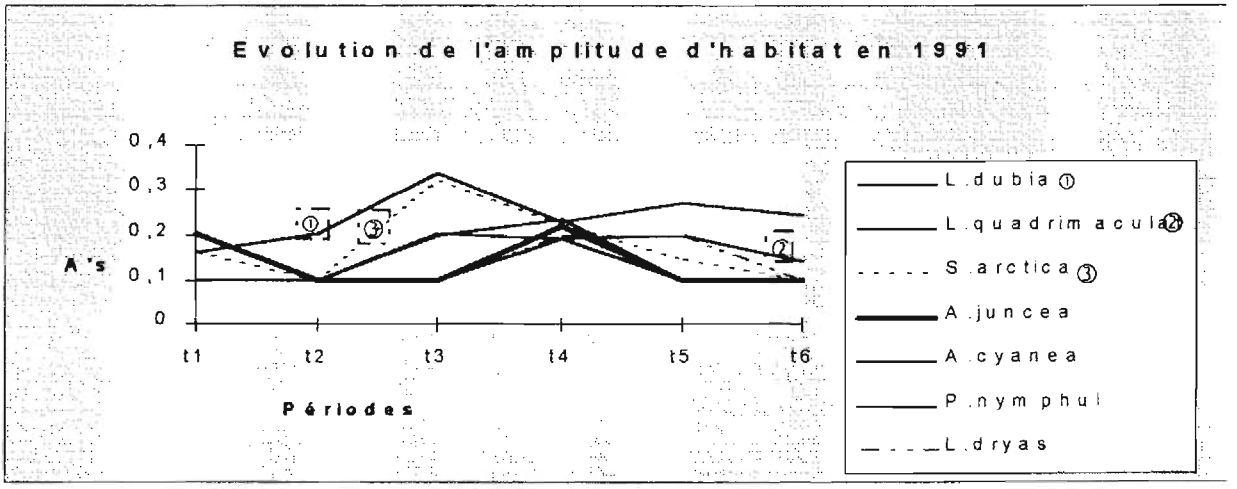
	Aeschna cyanea				Lestes dryas				Pyrrhosoma nymphula			
	1986	1990	1991	moy.	1986	1990	1991	moy.	1986	1990	1991	moy.
t1		0	0	**0**	0	0	0	**0**	0	0,073	0	**0,0244**
t2		0	0	**0**	0	0	0	**0**	0	0,21	0	**0,0701**
t3		0	0	**0**	0	0	0	**0**	0,007	0,151	0	**0,0526**
t4		0	0	**0**	0	0	0	**0**	0,014	0,08	0,133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

Annexe II.7:

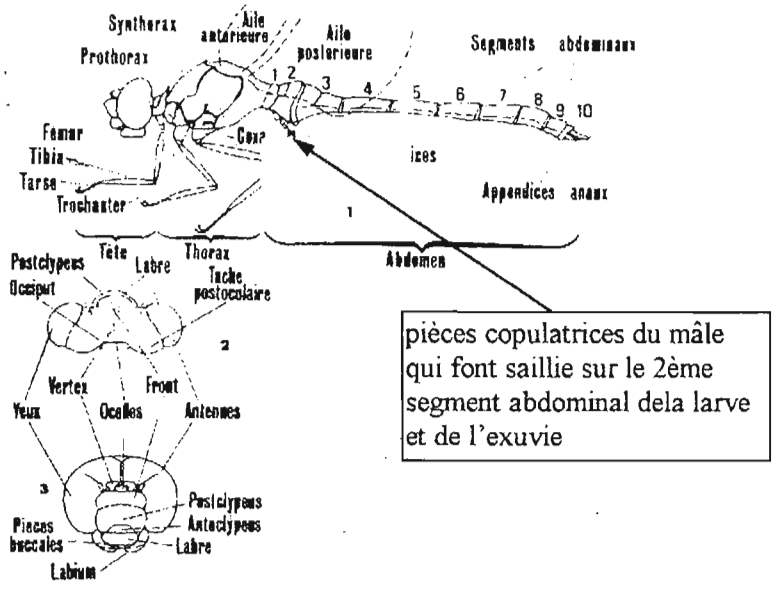
	type de fosse	type 1	type 2	type 3	type 4	type 5	type 6	type 7	type 8	type 9	type 10
L.dubia	1990	0,173	0,001	0	0,052	0,039	0,023	0,666	0,044	0	0
	1991	0,245	0,003	0	0,014	0,048	0,015	0,624	0,052	0	0
	moyenne	**0,209**	**0,002**	**0**	**0,033**	**0,043**	**0,019**	**0,645**	**0,048**	**0**	**0**
Lib.. quadrima culata	1990	0	0	0	0,075	0,142	0	0,783	0	0	0
	1991	0,061	0	0	0	0,093	0	0,759	0	0	0,088
	moyenne	**0,031**	**0**	**0**	**0,038**	**0,118**	**0**	**0,771**	**0**	**0**	**0,044**
S. arctica	1990	0,201	0,144	0,149	0,459	0,047	0	0	0	0	0
	1991	0,265	0,231	0,036	0,416	0,025	0	0	0	0	0,027
	moyenne	**0,233**	**0,188**	**0,093**	**0,438**	**0,036**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0,013**
Aeschna juncea	1990	0,615	0	0	0	0	0	0,385	0	0	0
	1991	0,397	0	0	0	0,105	0	0,498	0	0	0
	moyenne	**0,506**	**0**	**0**	**0**	**0,053**	**0**	**0,441**	**0**	**0**	**0**
Aeshna cyanea	1990	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	1991	0	0	0	0	0	0	0,745	0	0	0,256
	moyenne	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0,745**	**0**	**0**	**0,256**
P. nymphula	1990	0,053	0	0	0,222	0,062	0	0,633	0	0	0,03
	1991	0,149	0	0	0	0	0	0,783	0	0	0,069
	moyenne	**0,101**	**0**	**0**	**0,111**	**0**	**0**	**0,708**	**0**	**0**	**0,049**
L. dryas	1990	0	0	0,059	0	0,651	0	0	0	0,101	0,189
	1991	0	0	0	0	0,3711	0	0	0	0,0716	0,557
	moyenne	**0**	**0**	**0,030**	**0**	**0,511**	**0**	**0**	**0**	**0,086**	**0,468**

Annexe III.8:





Annexe II.9: d'après Dommanget & al.1985



Annexe II.10 a : Sexe ratio chez les Anisoptères

		n	% m.	auteur
Oploaehna armata	exuvie	130	37,7	JOHNSON,1968
Sympetrum vicinum	exuvie	261	37,9	KORMONDY &al ,1965
Tetragoneuria cynosura	exuvie	269	45,4	KORMONDY, 1959
Oplonaeshna armata	larves	182	46,8	JOHNSON,1968
Anax junius	exuvie	148	48,2	TROTTIER, 1966
Onychogomphus genei	exuvie	837	46,9	TESTARD, 1973
Onychogomphus genei	larves	448	46,6	TESTARD, 1973
Leucorrhina dubia	exu.	1398	47,1	PAJUNEN, 1962
Leuco. rubicunda	exuvie	438	40	PAJUNEN, 1962
Leuco. rubicunda	exuvie	148	48,3	PAJUNEN, 1962
Leucorrhina dubia	exu.	2295	45,6	PAJUNEN, 1962

Annexe II.10 b : Sexe ratio chez les Zygoptères

		n	%	auteur
Lestes rectangularis	exuvie	103	29,8	GOWER & al, 1963
Ischnura verticalis	exuvie	189	34,4	KORMONDY &al ,1965
Enallagma ebrium	exuvie	209	44	KORMONDY &al ,1965
Lestes eurinus	larves	783	48,2	LUTZ, 1968
Enallagma cyathigerum	exuvie	1889	49,9	PARR et PALMER, 1971
Lestes eurinus	exuvie	296	52	LUTZ, 1968
Ischnura verticalis	exuvie	344	52,6	KORMONDY &al ,1965
Pyrrhosoma nymphula	exuvie	2450	52	LAWTON,1972
Pyrrhosoma nymphula	exuvie	753	53,7	CORBET, 1962
Coenagrion puella	exuvie	1352	54,4	LAWTON,1972
Coenagrion puella	larves	654	56,9	PARR & PALMER 1971
Pyrrhosoma nymphula	exuvie	97	63	CORBET, 1962
Uropetala carovei	exuvie		54	WINSTANLEY , 1981
Coenagrion puella	exuvie		51	BANKS & al , 1985
Coenagrion puella	exuvie	248	52	KARAMAN, 1987

Annexe II.11.

	EXUVIES				IMMATURES		
	Masque	mâles	femelles	?	AAD	mâles	femelles
16 Juin 1990	5,5	1			27	3	
	5,4	1		2	26,5	2	1
	5,3	4	1	2	26	1	2
	5,2	2	5		25,5		1
	5,1	1	1		25		2
	5,0		1		24,5		1
	4,9		1				
	total	9	9	4	total	6	7
22 Juin 1990	5,6	2	2				
	5,5	3	2		27	4	1
	5,4	4	4		26,5	2	1
	5,3				26	4	3
	5,2	1	3		25,5		4
	5,1		2		25		2
	5,0				24,5		
	?			2			
	total	10	13	2	total	10	11
6 Juillet 1990	5,9	1					
	5,8						
	5,7	2			28	1	
	5,6	6	1	1	27,5	2	1
	5,5	12	4		27	2	2
	5,4	7	11	1	26,5	3	1
	5,3	1	9	1	26	4	4
	5,2		5		25,5		2
	5,1				25		
	5,0			1	24,5		
	4,9						
	total	29	30	4		12	10
16 Juillet 1990	5,6		1				
	5,5				27	1	
	5,4				26,5		1
	5,3		1		26		
	5,2	1			25,5		
	5,1				25		1
	total	1	2	0	total	1	2
	TOTAL	49	54	10		29	30
	en %	43,36	47,79	8,85		49,15	50,85

si l'on considère que le sexe ratio est équilibré , il y a 8,85 / 2 de mâles en plus soit 47,36 % , et 8,85 / 2 soit 4,42 % de femelles en plus soit 52,21%.

D'après la récolte des exuvies			d'après l'étude des imagos	
	mâles	femelles		
% de:	47,78	52,21	49,15	50,85

D'après la récolte des exuvies — d'après l'étude des imagos

longueur moyenne du masque =M = 5,3829

écart type = 0,1634

AAD = 2,9647 + 4,4008 M — AAD réellement observée =

AAD estimée = 26,6538 — 26,2585 écart type = 0,7448

①dans un premier temps , j'ai relevé la longueur du mentum des exuvies ,

②dans un second temps , j'ai grâce à la formule ci contre pu estimer la longueur moyenne de l'aile antérieure des imagos à l'émergence

③dans un troisième temps , j'ai comparé ces estimations aux valeurs réellement mesurées, pour voir si la différence était significative .

La **différence** entre la taille estimée et observée est **non significative** (p=0,5%);cette technique est donc fiable pour **évaluer la taille des imagos** à l'émergence d'après le seul **examen** des **exuvies**.

Dans toutes ces mesures il existe une différence significative entre la taille des mâles plus gros et des femelles . Le sexe ratio est variable dans le temps et selon les types de fosse, il faut donc séparer les valeurs concernant les mâles de celles concernant les femelles .

Annexe II.12 :

Date	pluviométrie	θ minimale	θ maximale	θ moyenne	force du vent	Mortalité en %
19/6/90	67,5	6,3	22	14,2	4,2	97
1/6/91	20,2	5,4	17,8	11,6	1,8	86
2/7/86	18,2	14,5	24,5	19,5	5	71,8
27/6/86	16,1	16	27,1	21,6	4	65,6
26/6/90	16,1	14,1	26	20,1	2,5	61,9
12/6/90	13,4	9,3	13,4	11,4	1,7	65,4
25/7/91	12,4	7,9	11,9	9,9	3,8	45,1
15/6/91	11,5	4,7	22,5	13,6	1,5	45,1
2/7/91	9	9,8	15,6	12,7	1,9	40,2
30,7/90	6,6	11	22	16,5	3,4	30
14/6/91	6	9,3	18,8	14,1	2,4	33,3
2/6/91	5,4	6,5	17	11,8	1,6	32,6
26/6/91	5,4	11,7	17,6	14,7	1,8	31,4
3/7/90	3,9	8,8	13,1	11	3,3	35,7
20/6/90	3,5	9	13,7	11,4	2,1	27,4
24/7/91	3,2	11,7	17,2	14,5	3,9	28,2
15/7/90	2,3	10,4	24,6	17,5	1,7	29
24/7/86	0	6,5	15,8	11,2	2,5	23,8
25/7/86	0	4,5	19,3	11,9	2,6	22,5
26/7/86	0	7	20,7	13,9	2,9	22
27/7/86	0	7,9	22	15	3,1	21
15/6/90	0	4,2	17,1	10,7	2,9	23,3
17/6/86	0	6	18	12,3	2,3	23
25/6/90	0	8,9	23,1	16	3,4	16,7
9/6/90	0	9,4	21,9	15,7	2,3	21,1
22/6/91	0	11,2	20,8	16	1,7	21,4
23/6/91	0	8,3	23,1	15,7	1,8	16,7
5/7/91	0	13,6	25,4	19,5	5,2	15,4
20/7/91	0	10,6	21,7	16,2	1,8	21,4

Annexe II.13a :

Durant les périodes orageuses

Date	pluvio	θ mini	θ maxi	θ moy	vent	émergence réussie	métamorphose incomplète	imago noyé	ailes abîmées	prédation fourmis	autres prédations	divers
19/6/90	67,5	6,3	22	14,2	4,2	3	1	19	85	1	1	2
1/6/91	20,2	5,4	17,8	11,6	1,8	6	1	6	28			1
2/7/86	18,2	14,5	24,5	19,5	5	13	1	12	18	1		1
27/6/86	16,1	16	27,1	21,6	4	13	1	7	14	2	1	
26/6/90	16,1	14,1	26	20,1	2,5	8	1	2	7	1	1	1
12/6/90	13,4	9,3	13,4	11,4	1,7	36	4	28	31		5	
25/7/91	12,4	7,9	11,9	9,9	3,8	11		5	3	1		
15/6/91	11,5	4,7	22,5	13,6	1,5	3				2		
moyenne	21,93	9,78	20,65	15,23	3,06	23,9%	2,6%	20,3%	47,8%	2,1%	2,1%	13

Annexe II.13b :

Durant une période pluvieuse :

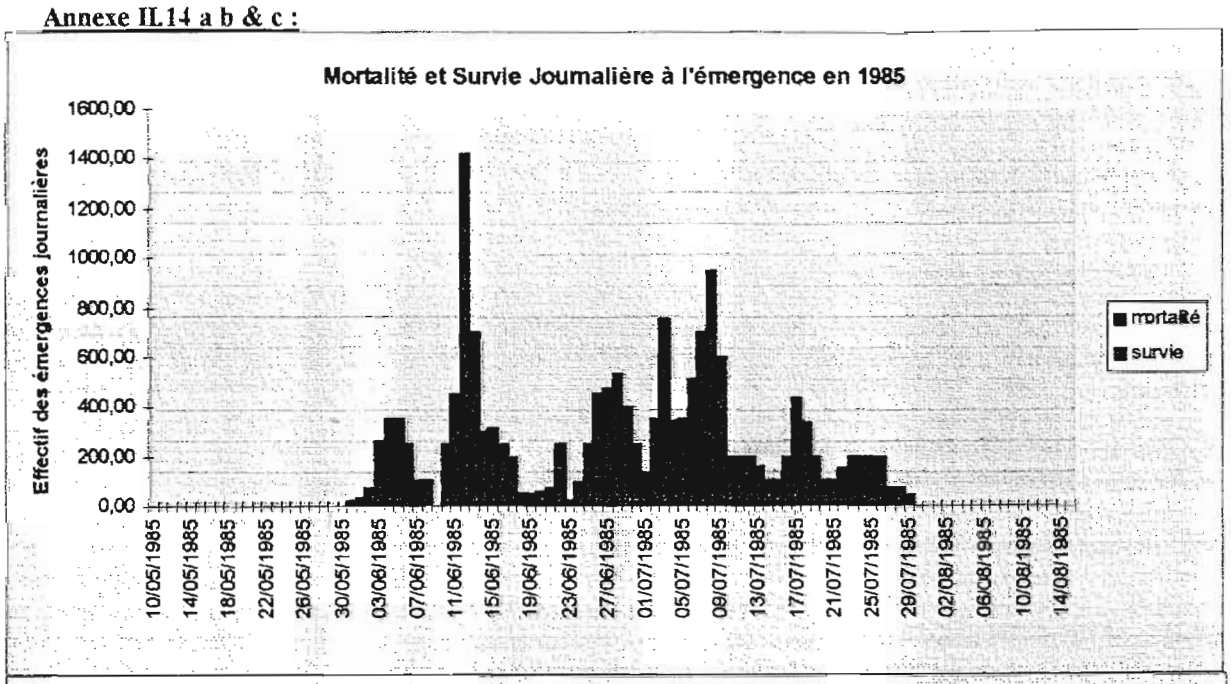
Date	pluvio	θ mini	θ maxi	θ moy	vent	émergence réussie	métamorphose incomplète	imago noyé	ailes abîmées	prédation fourmis	autres prédations	divers
2/7/91	9	9,8	15,6	12,7	1,9	33	1	8	12			1
30,7/90	6,6	11	22	16,5	3,4	19	2	4	2			
14/6/91	6	9,3	18,8	14,1	2,4	16		1	2	4	1	
2/6/91	5,4	6,5	17	11,8	1,6	14	1	1		5		
26/6/91	5,4	11,7	17,6	14,7	1,8	22		4	6			
3/7/90	3,9	8,8	13,1	11	3,3	18			3	4	3	
20/6/90	3,5	9	13,7	11,4	2,1	16	1	3	2			
24/7/91	3,2	11,7	17,2	14,5	3,9	18			5	2		
15/7/90	2,3	10,4	24,6	17,5	1,7	17	1	1	3	1	1	
moyenne	5,03	9,8	17,7	13,8	2,7	67,1%	2,3%	8,53%	13,6%	6,2%	1,9%	0,4 %

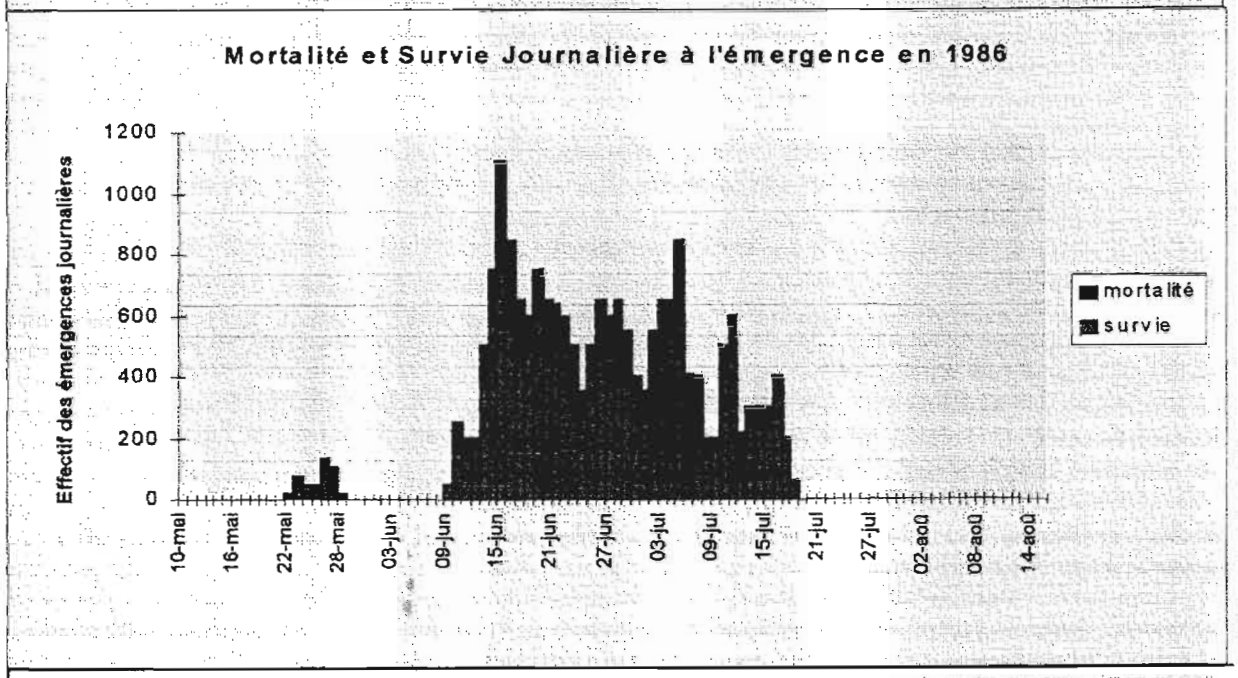
Annexe II.13c :

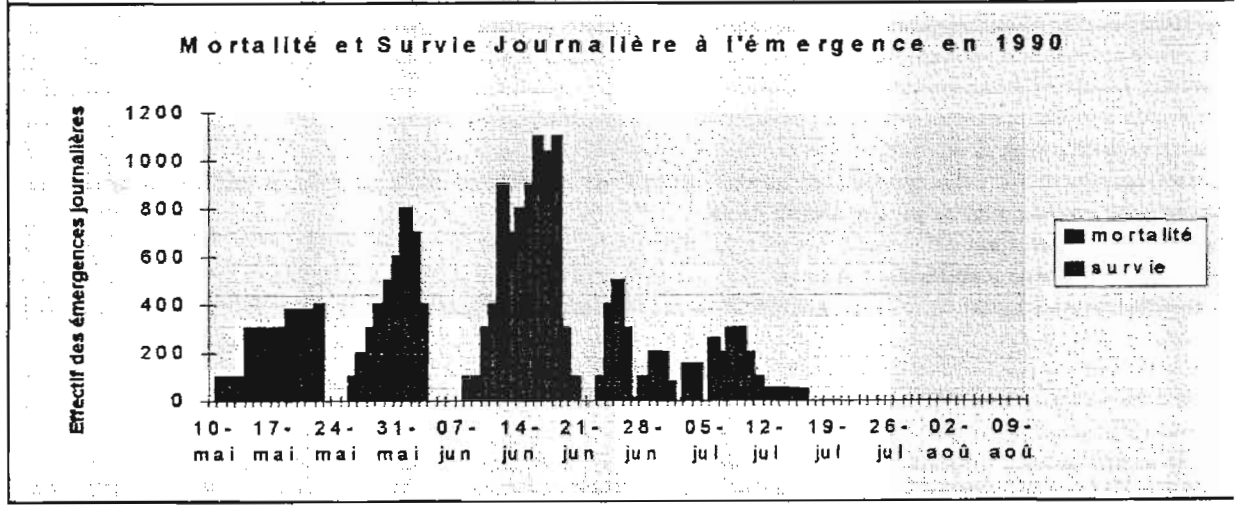
Durant une période de beau temps :

Date	pluvio	θ mini	θ maxi	θ moy	vent	émergence réussie	métamorphose incomplète	imago noyé	ailes abîmées	prédation fourmis	autres prédations	divers
24/7/86	0	6,5	15,8	11,2	2,5	26		1		3	4	
25/7/86	0	4,5	19,3	11,9	2,6	21			2	1	3	
26/7/86	0	7	20,7	13,9	2,9	25		2	3	2		
27/7/86	0	7,9	22	15	3,1	30		1	1	2	4	
15/6/90	0	4,2	17,1	10,7	2,9	13			1	3		
17/6/86	0	6	18	12,3	2,3	17		2	1	2		
25/6/90	0	8,9	23,1	16	3,4	40		2	1	4	1	
9/6/90	0	9,4	21,9	15,7	2,3	22		1	1	3	1	
22/6/91	0	11,2	20,8	16	1,7	29	2	5		1		
23/6/91	0	8,3	23,1	15,7	1,8	30		3	1	2		
5/7/91	0	13,6	25,4	19,5	5,2	44		1	1	4	1	1
20/7/91	0	10,6	21,7	16,2	1,8	15	1		1	2		
moyenne	8,23	20,7	14,49	3	26	80%	0,7%	4,1%	3,1%	7,7%	4,1%	0,3%

Annexe IL14 a b & c :







Annexe III.1 : Les Techniques de capture-recapture

Le Modèle de LINCOLN-PETERSEN:
Le principe de base de ces techniques est:
soit n le nombre d'individus capturés le jour i
soit a le nombre d'individus capturés le jour i+1
et soit m le nombre d'individus déjà marqués capturés le jour i+1 ,

nous pouvons en déduire que au jour i+1 :

$$\frac{n}{N} = \frac{m}{a} \Rightarrow N = \frac{n \times a}{m}$$

où N correspond à la taille réelle de la population .
Cette équation correspond à l'**indice** de **LINCOLN-PETERSEN** .

A partir de cet indice , plusieurs techniques ont été proposées .

Le Modèle de FISHER-FORD:

$$N_t = \frac{n_t a_i \phi_{i-t}}{m_{ti}}$$

où ϕ_{i-t} = taux de survie durant la période i-t
où m_{ti} = recaptures au temps t d'individus marqués au temps i

Je n'entrerai pas ici dans les détails de cette technique datant de 1947 .Elle est encore utilisée.:SUSANKE & HARP (1987) chez *Gomphus ozarkensis* . Son avantage est qu'elle permet une étude brève en un épisode de capture et un épisode de recapture.
Ce type de méthode ne correspondait pas à l'étude des imagos de *Leucorrhinia dubia* dont la période de vol dure plus de deux mois .

Le Modèle de BAILEY de triple capture:
Cette méthode permet un calcul plus précis de la taille de la population , ainsi que l'estimation ,
①**des taux de perte** γ : c'est à dire le taux d'individus étant morts ou ayant émigré durant l'intervalle de temps entre les échantillonnages.

②**des taux de dilution** β : c'est à dire le résultat des « naissances » et de l'immigration durant l'intervalle de temps entre les échantillonnages.

Sa technique permet de plus de calculer , comme pour le modèle de FISHER-FORD la variance de l'estimation de la taille de la population , mais aussi des taux de perte et de dilution .
L'inconvénient de cette technique est qu'elle ne permet pas une étude en continu .

Le Modèle de DU FEU & al (1983):
DU FEU & al (1983) , ont proposé un modèle simple de capture en un seul épisode parfois employé en Odonatologie en raison de sa grande simplicité où :
p = taille de la population
N = nombre d'individus marqués
R = nombre de recaptures

$$(1 - \frac{N}{p}) = (1 - \frac{1}{p})^{(N+R)}$$

Mais la critique majeure de ces modèles , est qu'il s'agit de **modèles déterministes** qui supposent que le taux de **survie** durant un intervalle correspond à une **valeur exacte**, alors qu'il serait plus correct de considérer que dans la nature un animal a une **probabilité** de survie durant cet intervalle .
Cette probabilité est à la base des **modèles stochastiques** .

Annexe III.2: Les estimations du modèle de JOLLY & SEBER:

Les estimations des descripteurs démographiques cités ci-dessous ont été proposées par JOLLY & SEBER (JOLLY, 1963) ; (SEBER,1965) ;(JOLLY,1965) .

Taille de la population le jour i :

$$N_i = n_i + \frac{n_i \times Z_i \times R_i}{m_i \times r_i}$$

Variance de l'estimation de la taille de la population :

$$\sigma_i^2 = N_i(N_i - m_i)\left(\frac{M_i - m_i + R_i}{M_i}\right)\left(\frac{1}{r_i} - \frac{1}{R_i}\right) + \left(\frac{1-a_i}{m_i}\right)$$

où $a_i = \frac{m_i}{n_i}$

où $M_i = m_i + \frac{Z_i \times R_i}{m_i}$ est la taille de la population d'individus marqués avant l'opération i .

Probabilité de survie du jour i au jour i+1 :

$$\phi_i = \frac{(R_i \times Z_i) + r_i(m_i + 1)}{R_i(Z_i + r_i)}$$

Recrutement entre le jour i et le jour i+1 :

$$\beta_i = N_{i+1} - \phi_i(N_i - n_i + R_i)$$

Mortalité entre le jour i et le jour i+1 :

$$\varphi_i = N_i + \beta_i - N_{i+1}$$

Variance de la probabilité de survie :

$$V(\phi_i) = \phi_i^2\left[\frac{(M_{i+1} - m_{i+1})(M_{i+1} - m_{i+1} + R_{i+1})}{M_{i+1}^2} \times \left(\frac{1}{r_{i+1}} - \frac{1}{R_{i+1}}\right) + \frac{M_i - m_i}{M_i - m_i + R_i} \times \left(\frac{1}{r_i} - \frac{1}{R_i}\right) + \frac{1-\phi_i}{M_{i+1}}\right]$$

Variance du recrutement :

$$V(\beta_i) = \frac{\beta_i^2(M_{i+1} - m_{i+1})(M_{i+1} - m_{i+1} + R_{i+1})}{M_{i+1}^2}\left(\frac{1}{r_{i+1}} - \frac{1}{R_{i+1}}\right) + \left(\frac{M_i - m_i}{M_i - m_i + R_i}\right)\left(\frac{\phi_i R_i(1-\alpha_i)}{\alpha_i}\right)^2\left(\frac{1}{r_i} - \frac{1}{R_i}\right)$$

$$+ \frac{(N_i - n_i)(N_{i+1} - \beta_i)(1-\alpha_i)(1-\phi_i)}{M_i - m_i + R_i} + \left\{ N_{i+1}(N_{i+1} - n_{i+1})\left(\frac{1-\alpha_{i+1}}{m_{i+1}}\right) \right\} + \phi_i^2 N_i(N_i - n_i)\frac{1-\alpha_i}{m_i}$$

Annexe III.3: Les améliorations au modèle de JOLLY & SEBER:

Le taux de survie journalier peut être converti en espérance de vie (exprimée en jours) par la **formule de COOK & al**(1967) . Cette formule testée par WATT & al (1977) donne une bonne estimation de l'espérance de vie.

Espérance de vie :

$$\varpi = \frac{-1}{\log_e(\phi_i)}$$

SCOTT(1973) a légèrement modifié le principe de calcul du taux de survie journalier proposé par JOLLY et SEBER :

Taux de survie journalier de Scott:

$$\phi = \frac{C + \sum_{i=2}^{n-1} M_i}{\sum_{i=1}^{n-2} (M_i + R_i - m_i)}$$

où $Mi = \frac{R_i \times Z_i}{r_i} + m_i$

$$C = \left[(\phi)^{V_d} \times (M_i + R_i + m_i) \right] - M_{i+1}$$

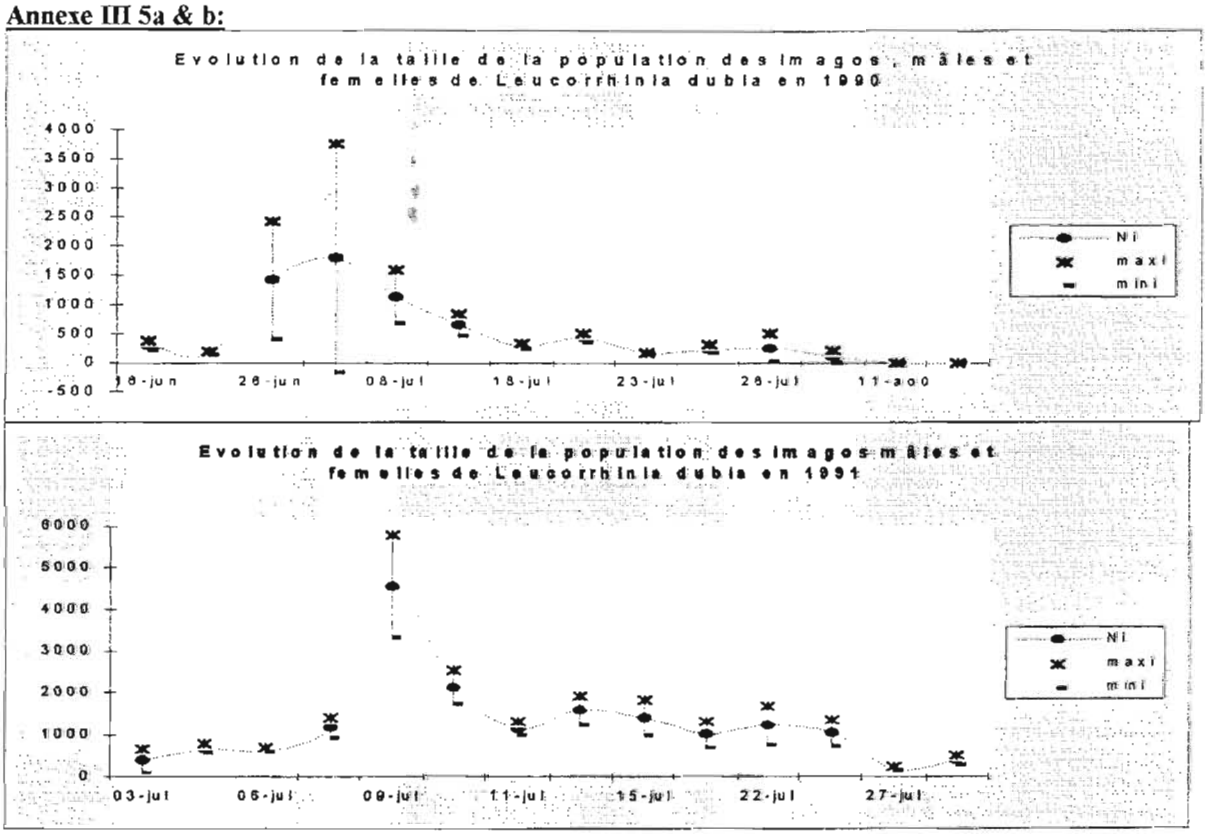
où d est le nombre de jours de la période qui précède i à la période qui succède i + 1 .

Le taux de survie basé sur un intervalle de plus d'1 jour peut être converti en taux de survie journalier :

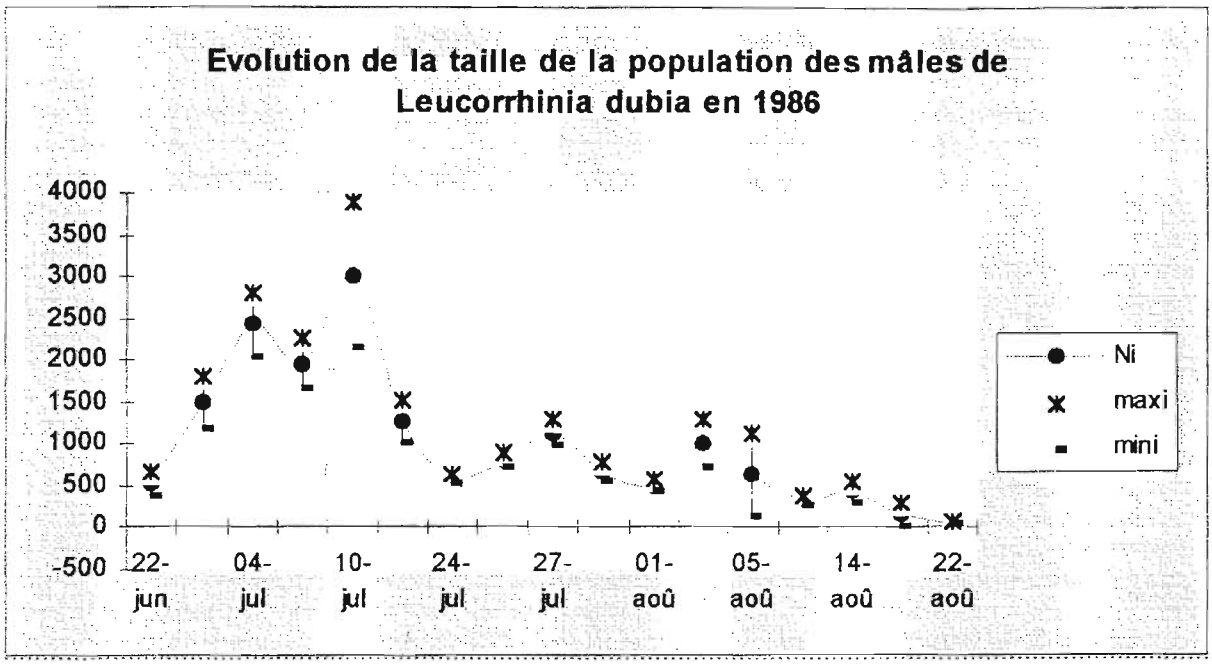
$$survie journalière = (taux de survie)^{1/d}$$

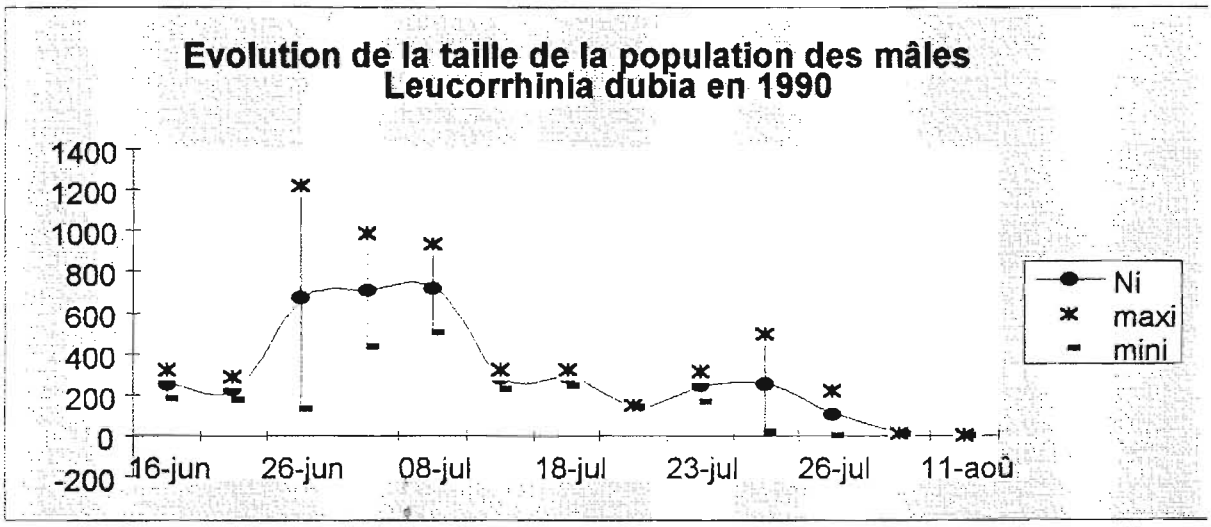
WATT et al (1977) . ont testé ces formules et estimé qu'elles donnaient une bonne estimation de la survie de la population .GARRISSON (1978) ont utilisé cette technique pour l'étude d'*Argia vivida* (Zygoptère).

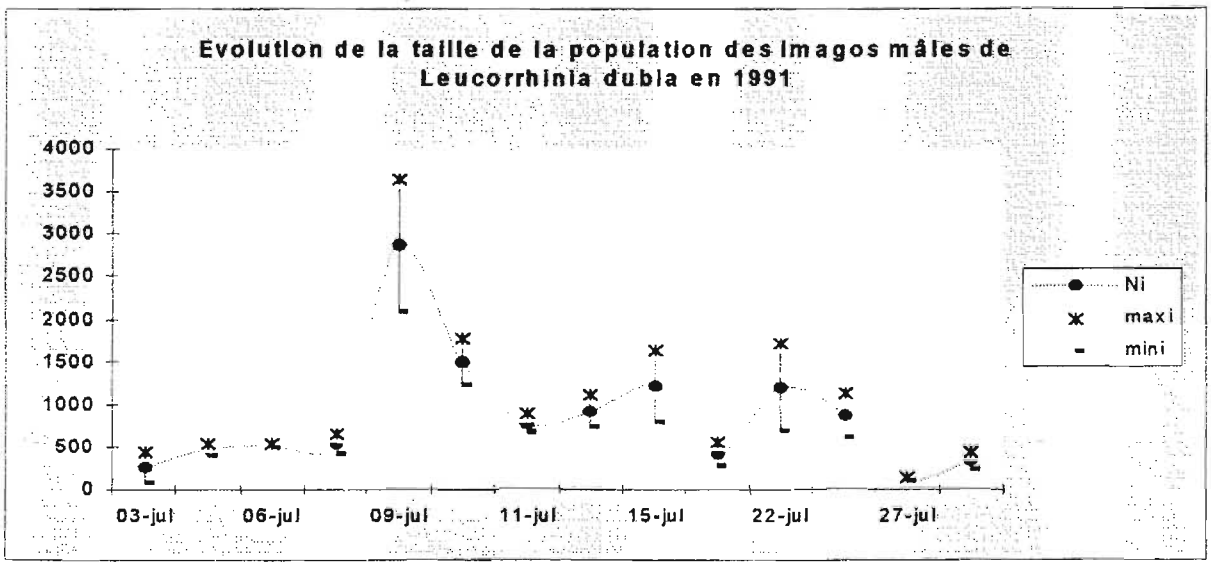
Annexe III 5a & b:



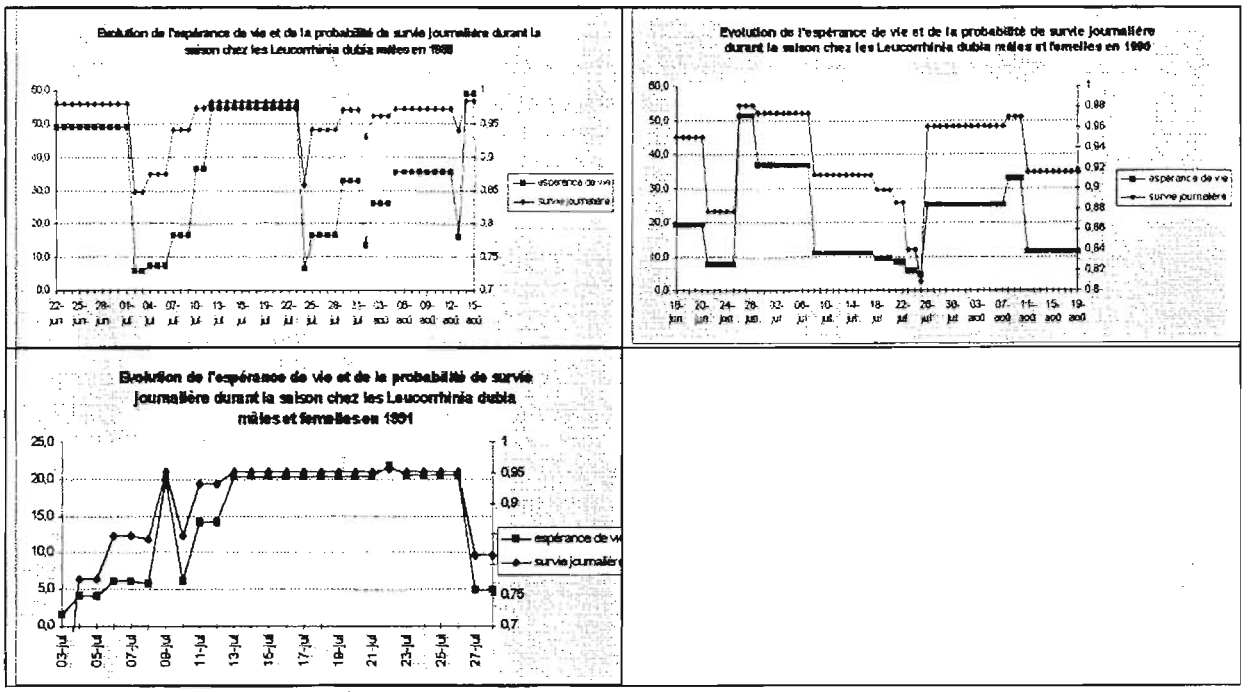
Annexe III.4 a, b & c: Taille de la population des mâles en 1986,90 et 91







Annexe III.6:



Annexe III.7 :

1986	mâles	femelles
22-jun	531	127
02-jul	1502	392
04-jul	2420	634
07-jul	1952	411
10-jul	3017	1288
12-jul	1257	622
24-jul	588	97
25-jul	805	343
27-jul	1136	578
29-jul	658	241
01-aoû	505	264
02-aoû	1010	282
05-aoû	633	374
13-aoû	330	235
14-aoû	433	181
16-aoû	153	97
22-aoû	50	0

1990	mâles	femelles
16-jun	250	42
21-jun	226	-79
26-jun	672	736
29-jun	705	1081
08-jul	718	403
13-jul	547	99
18-jul	273	13
21-jul	281	150
23-jul	138	22
25-jul	237	0
26-jul	252	0
08-aoû	105	0
11-aoû	10	0
19-aoû	1	0

1991	mâles	femelles
03-jul	249	136
04-jul	470	200
06-jul	524	112
08-jul	539	623
09-jul	2860	1709
10-jul	1499	644
11-jul	780	366
13-jul	920	664
15-jul	1211	196
16-jul	425	582
22-jul	1202	20
23-jul	879	158
27-jul	125	68
28-jul	335	49

Annexe III.8: Evolution de la taille de l'aile antérieure chez les mâles en 1986 et 90 .

mâles en 1986	21-juin	02-juillet	11-juillet	25-juillet	13-août
n	26	32	53	48	41
moyenne	28,18	28,5	28,21	28,08	26,88
std	1,07	1,39	1,1	1,05	1,24

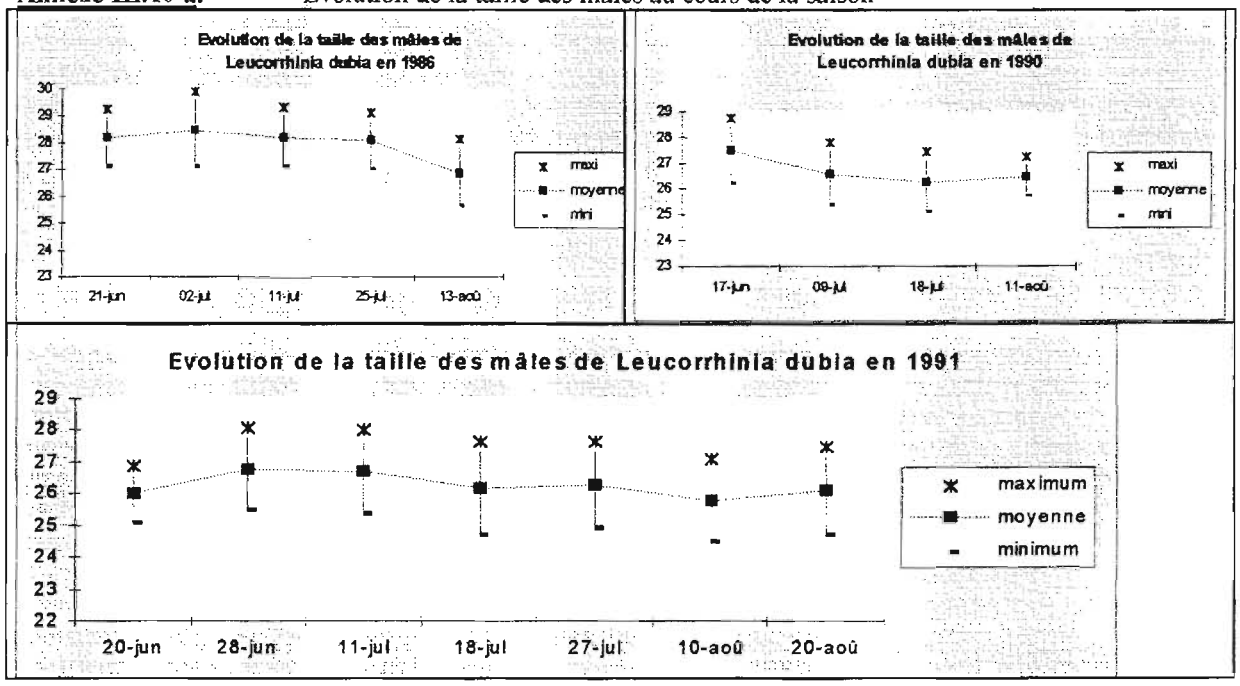
mâles en 1990	17-juin	09-juillet	18-juillet	11-août
n	37	28	38	8
moyenne	27,49	26,59	26,27	26,5
std	1,24	1,21	1,15	0,76

Annexe III.9: Evolution de la taille de l'aile antérieure chez les femelles en 1986 et 90

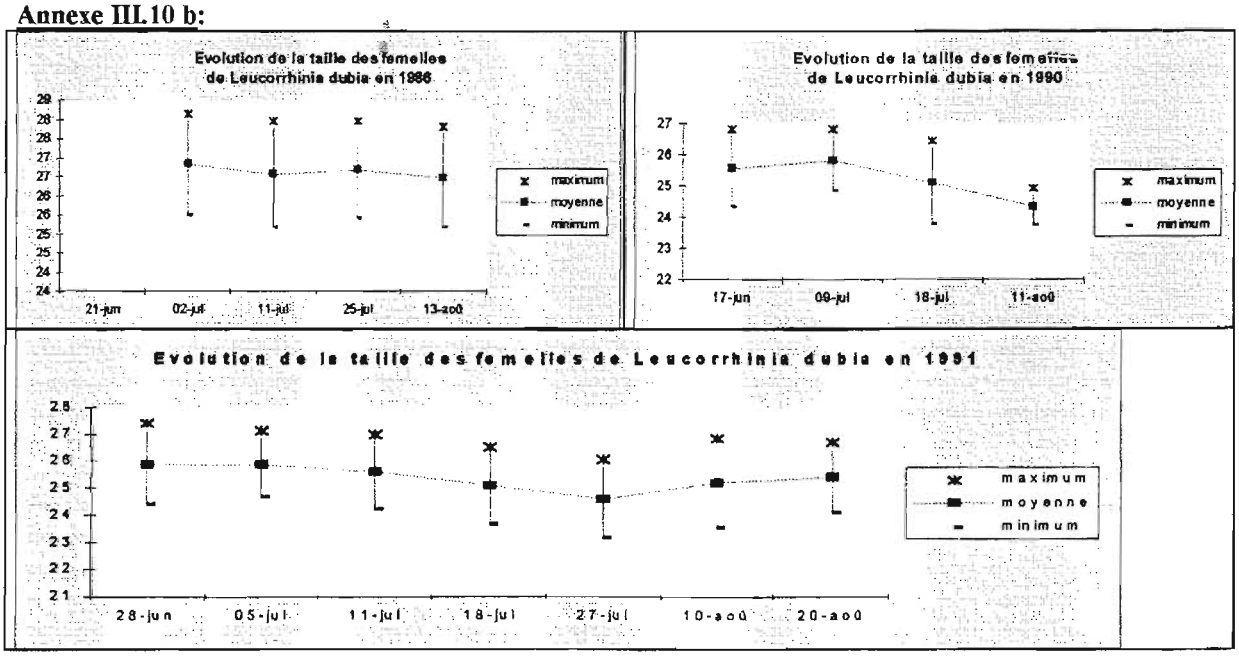
femelles en 1986	02-juillet	11-juillet	25-juillet	13-août
n	44	41	44	21
moyenne	26,82	26,56	26,68	26,48
std	1,32	1,38	1,27	1,31

femelles en 1990	17-juin	09-juillet	18-juillet	11-août
n	9	11	20	3
moyenne	25,56	25,82	25,1	24,33
std	1,24	0,98	1,33	0,58

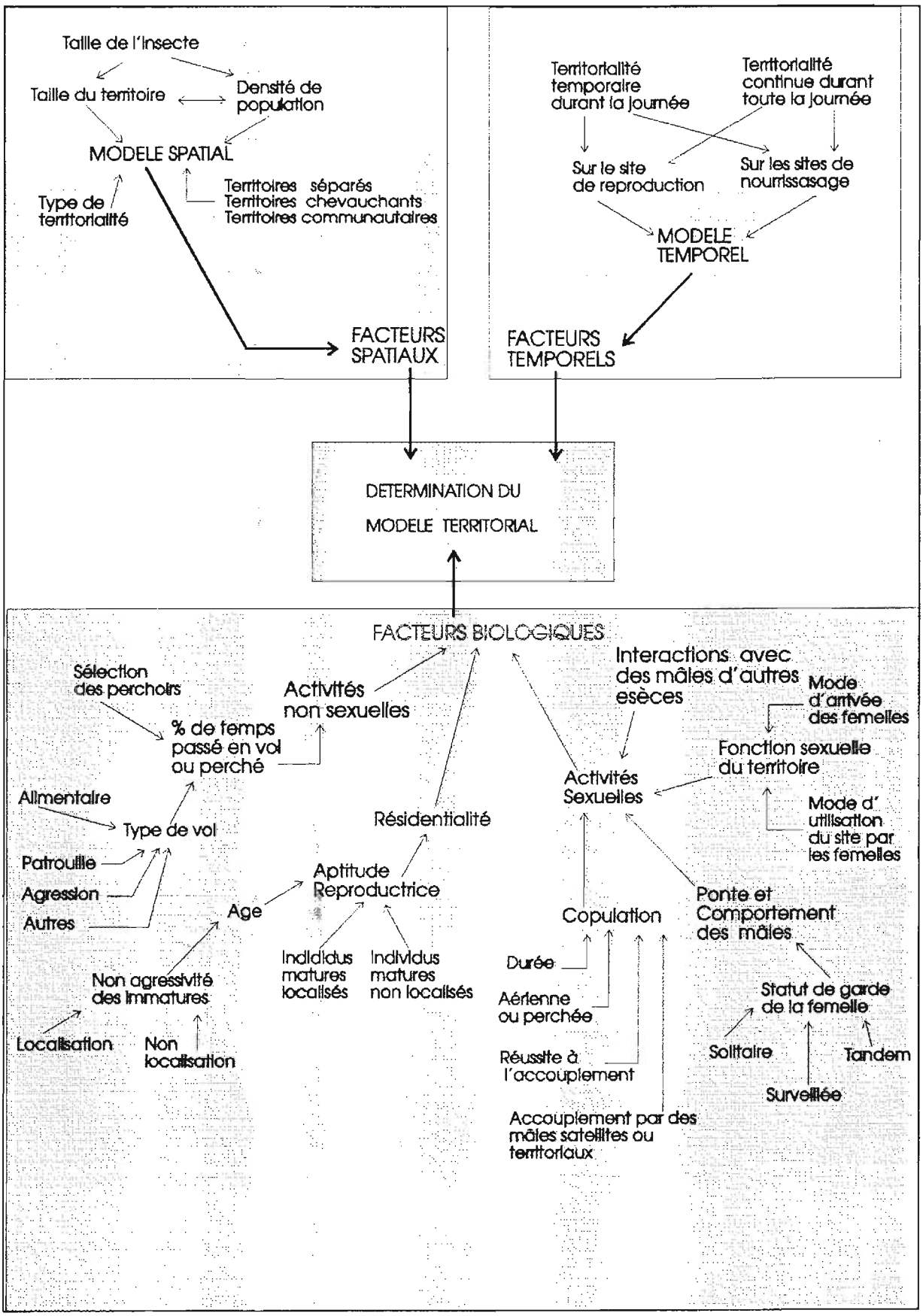
Annexe III.10 a: Evolution de la taille des mâles au cours de la saison



Annexe III.10 b:



Annexe III.11: Typologie des comportements



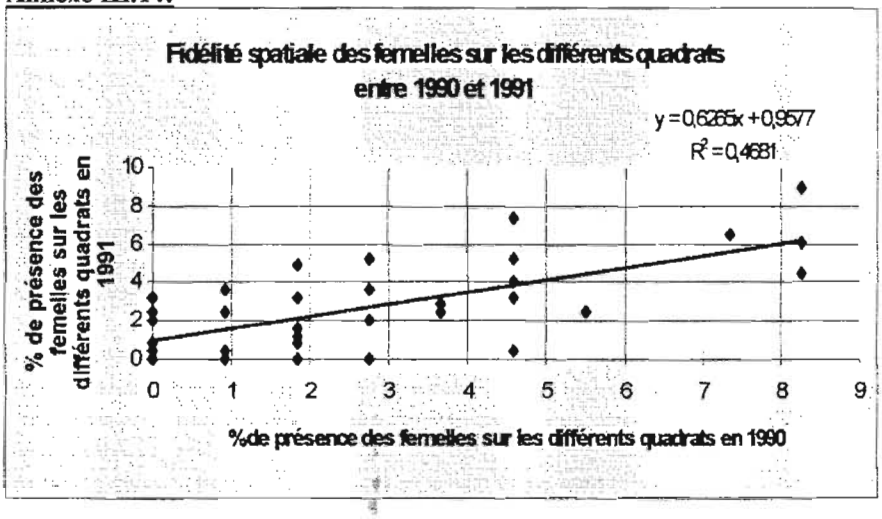
Annexe III.12: Répartition spatiale des mâles en 1990

	colonne 1	colonne 2	colonne 3	colonne 4	colonne 5	colonne 6	colonne 7
ligne 6	2,24	5,04	4,48	4,90	3,36	6,86	
ligne 5	4,20	4,34	5,32	6,58	2,52	1,68	1,12
ligne 4	0,70	4,90	5,32	4,62	7,84	1,26	0,42
ligne 3		2,66	0,70	2,24	4,20	2,52	0,14
ligne 2	0,28	0,84	0,70	1,68	1,40	0,14	
ligne 1		1,12	0,98	1,12		0,14	

Annexe III.13: Répartition spatiale des mâles en 1991

	colonne 1	colonne 2	colonne 3	colonne 4	colonne 5	colonne 6	colonne 7
ligne 6	1,79	6,15	3,85	6,15	3,33	7,95	
ligne 5	3,5	3,25	7,61	5,3	1,79	3,25	0,43
ligne 4	0,68	5,56	3,42	4,1	6,24	3,16	0,51
ligne 3	0,26	1,45	2,91	2,65	2,14	3,5	0,17
ligne 2	0,09	0,43	1,03	3,5	1,37	2,05	
ligne 1	0	0,09	0	0,34	0	0	

Annexe III.14:



Annexe III.15 :

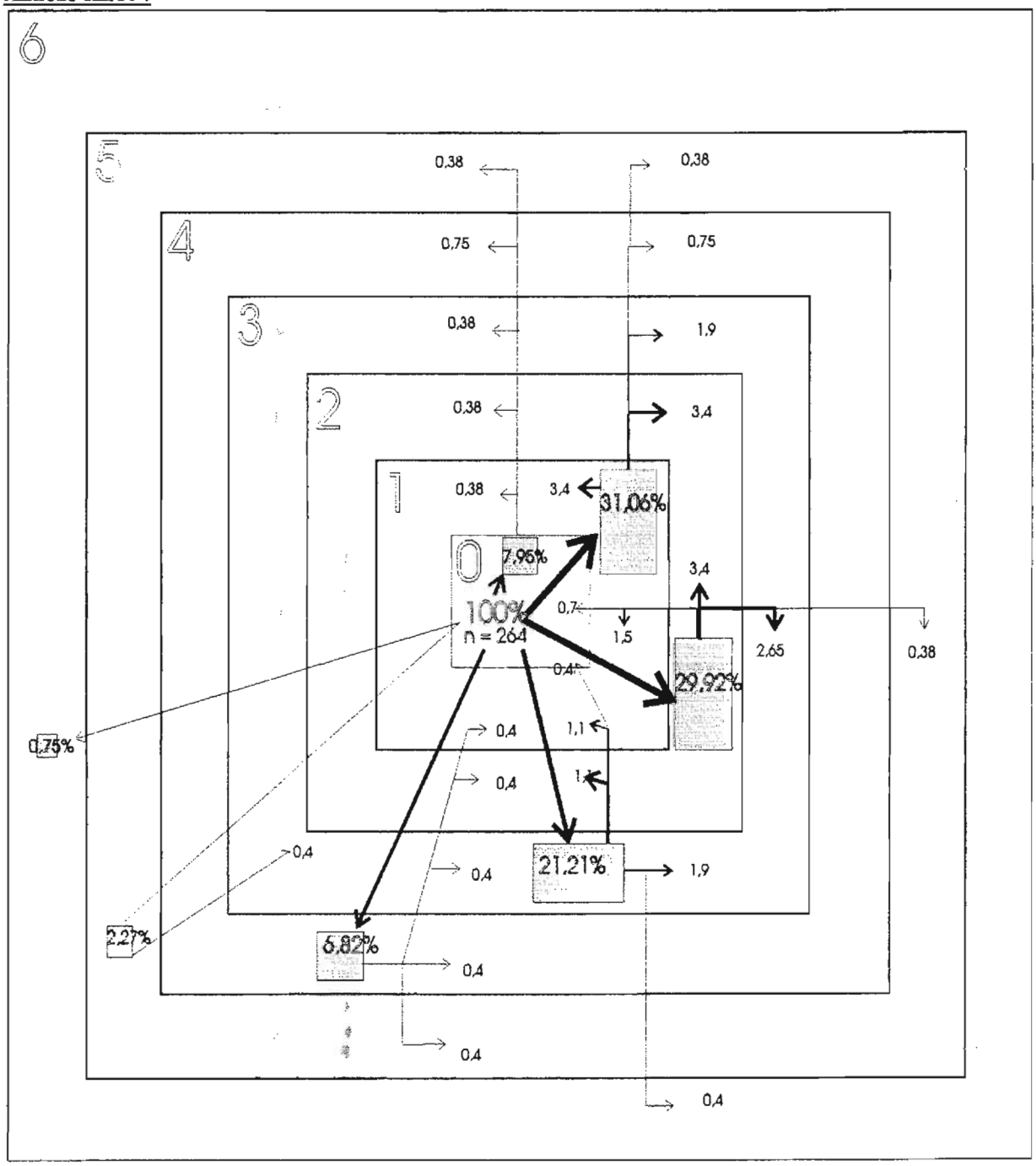
Quadrat d'origine

5	4	3	3	3	4	
4	3	2	2	2	3	
3	2	1	1	1	2	3
3	2	1		1	2	3
3	2	1	1	1	2	
4	3	2	2	2	3	

9	8	7	6	5	5	
8	7	6	5	4	4	4
7	6	5	4	3	3	3
6	5	4	3	2	2	2
5	4	3	2	1	1	
5	4	3	2	1		

La distance entre le quadrat d'origine et celui de recapture est notée de 0 à 9 . Lorsque le quadrat d'origine est au centre de la tourbière , cette distance ne peut excéder 5 , et devrait donc être de 2 à 3 en moyenne si la répartition était aléatoire. Lorsque le quadrat d'origine est excentré , la distance maximum est de 9 et la distance moyenne de 4 à 5 si la répartition était aléatoire .
La répartition des individus étant légèrement excentrée , la distance moyenne attendue devrait être supérieure à 4 , en cas de répartition aléatoire.
Aucune différence n'ayant été notée entre les mâles et les femelles , les résultats des deux sexes ont été mélangés dans l'analyse ci contre.

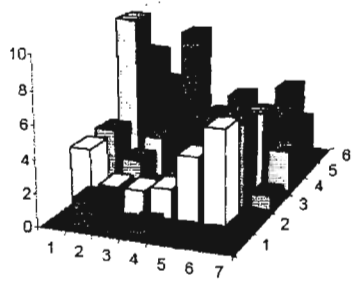
Annexe III.16 :



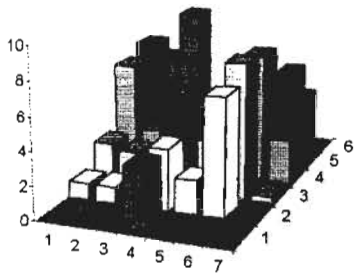
Aucune distance n'est supérieure à 6 , alors que la distance de 9 aurait pu être atteinte .
La distance moyenne **observée** lors de la première recapture est de **1,98** alors qu'elle devrait être comprise entre **2 et 3** si la répartition était **aléatoire**.

Annexe III.17 :

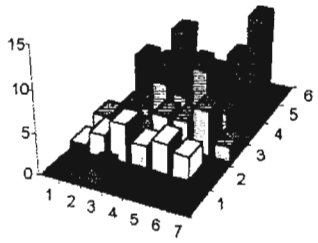
Répartition spatiale des mâles de Pyrrhosoma nymphula en 1991



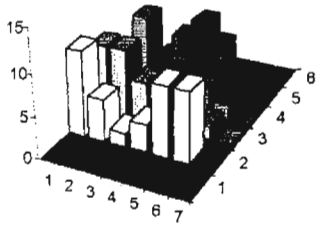
Répartition spatiale des femelles de Pyrrhosoma nymphula en 1991



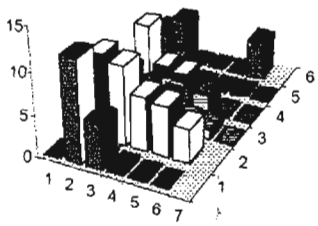
Répartition spatiale d'Aeshna juncea en 1991



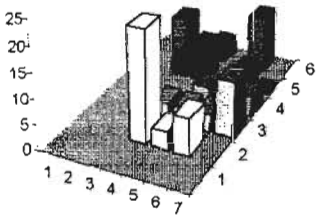
Répartition spatiale d'Aeshna cyanea en 1991



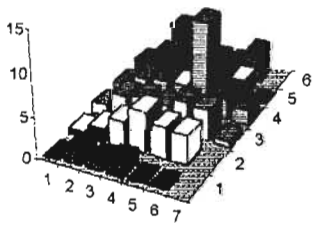
Répartition spatiale des Lestes en 1991



Répartition spatiale des Libellula quadrimaculata en 1991



Répartition spatiale de Sympetrum danae en 1991



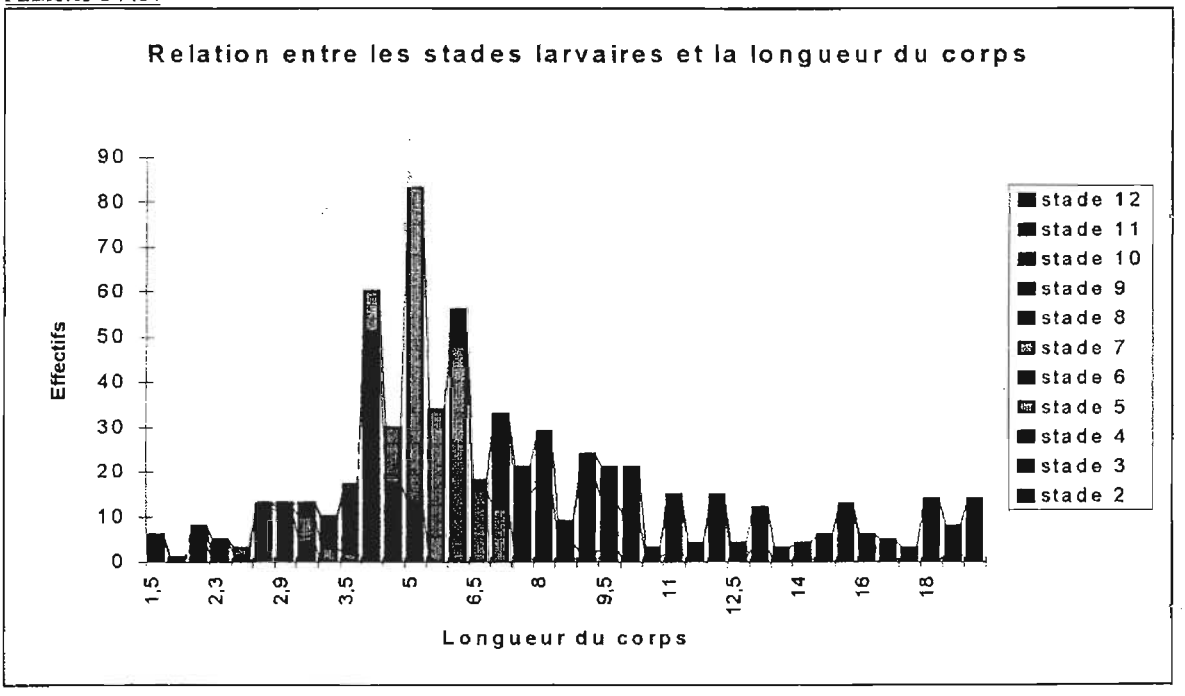
Annexe IV.1:

Stades	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Longueur du corps	1	1,3	1,5	1,9	2,4	3,07	3,7	5	8	11	14	18,15
Segments antennaires	-	3	3	4	4	5	6	6	7	7	7	7
Segments des tarses	-	1	1	1	2	2	3	3	3	3	3	3
Soies mentales (x 2)	-	-	1	4	4	5	7	9	12	12	13	14/15
Soies latérales (x2)	-	1	1	2	4	4	5	7	9	9	10	10/11
Fourreaux alaires	-	-	-	-	+/-	+	+	+	+	+	+	+
Crochets abdominaux supérieurs	-	-	-	-	+/-	+	+	+	+	+	+	+
Epines abdominales latérales	-	-	-	-	+/-	+	+	+	+	+	+	+
Cercoïdes	-	-	-	-	-	+/-	+/-	+	+	+	+	+

Annexe IV.2:

Stade	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Effectifs	92	79	71	56	49	77	58	60	112	54	55	57
Longueur du corps	1,03	1.28	1,67	2,03	2,35	2,91	4,01	5,49	6,99	9,93	12,55	15,22
Ecart-type	0,09	0.08	0,12	0,07	0,08	0,2	0,34	0,28	0,47	1,18	0,38	0,65
Segments antennaires	0	3	3	4	4	5	6	6	7	7	7	7
% d'individus différents	0	0	0	7,14	6,12	13	3,45	6,67	3,57	0	0	0
Segments des tarses	0	1	1	1	2	2	3	3	3	3	3	3
% d'individus différents	0	0	5,97	5,36	4,08	2,6	10,3	0	0,89	0	0	0
Soies mentales	0	0	1	4	4	5	7	9	11	12	13	15
% d'individus différents	0	12,7	11,3	3,57	6,12	15,6	29,3	25	45,5	22,2	16,36	35,08
Soies latérales	0	1	1	2	4	4	5	7	8	9	10	11
% d'individus différents	0	13,9	4,23	8,93	2,04	5,19	25,9	21,7	21,4	9,26	12,73	29,82

Annexe IV.3:



Annexe IV.4. Comparaison de l 'échantillonnage au cercle et au troubleau.

Le tableau ci-dessous présente les résultats de la comparaison entre l'échantillonnage au cercle et à l'échantillonneur dans les mêmes fosses (fosses H1 ,H2 et H3 de type 1 , H6 et H8 de type 7)

	14/6/92	fosse H1	27/6/92	fosse H2	8/6/92	fosse H3	10/8/92	fosse H3	3/8/92	fosse H6	27/8/92	fosse H8
stades larvaires	cercle	éch.	cercle	éch.	cercle	éch.	cercle	éch.	cercle	éch.	cercle	éch.
12	0	26	10,6	0	0	0	12,7	0	0	68	0	12,8
11	11,6	38	0	0	21,2	26	25,5	17	12,7	85	42,5	272
10	57,9	140	191	102	0	25	76,4	119	25,5	119	42,5	289
9	185,3	242	180,3	272	85	153	89,2	170	102	119	42,5	340
8	185,2	115	201,7	221	191	370	178	204	191	255	149	255
7	826	396	297,5	323	382	242	408	221	408	357	191	153
6	718	408	542	340	106	128	688	289	726	374	446	221
5	374,3	251	244	181	148,6	115	191	51	420	204	1274	595
4	748,6	502	488	363	297,2	230	51	34	153	119	1189	1207
3	336	281	149	51	318,4	242	63,7	0	51	0	149	340
2	0	0	31,8	0	467,1	126	166	0	51	0	21,2	34
1	0	0	0	0	42,5	12,7	904	0	102	51	0	0
total par m²	3243	2399	2336	1853	2059	1670	2854	1105	2242	1751	3546	3720
nombre de larves échantillonnées	280	188	220	109	224	65	224	65	176	103	167	219
Surface échantillonée.	863,5	784	942	588	471	784	785	588	785	588	471	784
Nombre d'échantillons	11	4	12	3	10	4	10	3	10	3	6	4
% de la surface	0,2	0,19	0,218	0,14	0,109	0,19	0,182	0,143	0,182	0,143	0,109	0,19
% des effectifs	0,217	0,25	0,17	0,15	0,174	0,09	0,174	0,087	0,136	0,138	0,129	0,292

Moyenne de ces résultats:

Nombre d'individus par m²	Moyenne	Moyenne	Corrigé en fonction de la surface				Corrigé en fonction des effectifs				Moyenne	
stades larvaires	cercle	éch.	cercle	éch.	E/C	C/E.	cercle	éch.	E/C	C/E.	E/C	C/E.
12	3,88	17,73	4,62	17,02	3,682	0,272	4,012	19,55	4,872	0,205	4,277	
11	18,92	72,95	16,22	78,37	4,833	0,207	17,85	104,5	5,851	0,171	5,342	
10	65,55	132,45	76,40	135	1,767	0,566	67,28	163,5	2,43	0,412	2,098	
9	114,05	216	125,10	219,90	1,758	0,569	120,5	244,3	2,027	0,493	1,892	
8	182,67	236,67	185,20	237,80	1,284	0,779	183,9	220,7	1,200	0,833	1,242	
7	385,50	282	401	279,10	0,696	1,437	404	280,7	0,695	1,439		1,438
6	537,67	293,33	579,30	287,20	0,496	2,017	542,40	304,4	0,561	1,782		1,899
5	442	232,83	394,30	244,90	0,621	1,610	403,30	305,8	0,758	1,319		1,465
4	487,83	409	455,20	442,10	0,971	1,030	480,20	570,7	1,189	0,841		1
3	177,83	152,37	171,50	171,30	0,999	1,001	190,9	198,3	1,039	0,962		1
2	122,85	26,92	99,65	30,69	0,308	3,248	125,2	21,0	0,168	5,958		4,6
1	174,83	26,92	187,70	9,71	0,052	19,34	178,6	8,14	0,046	21,93		20,63
total par m²	2713,3	2083										
nombre de larves échantillonnées	1291	749										
Surface échantillonnée.	4318	4116										
Nombre d'échantillons	59	20										

Il y a une sous évaluation globale à l'échantillonneur (2083 individus contre 2713 au cercle).Cette sous estimation à l'échantillonneur n'est que relative: en effet ceci signifie seulement que la sous estimation des jeunes stades à l'échantillonneur est supérieure à celle des stades âgés au cercle.

Plutôt que de faire une moyenne arithmétique des six fosses , il était plus rigoureux de tenir compte de leur importance relative en termes de surface et effectifs. Par exemple (annexe II.2C) la fosse H2 avait fourni 12 échantillons au cercle alors que la fosse H8 n'en avait fourni que 6 ; une **correction** en fonction de la **surface** a donc été faite pour attribuer plus de poids à la fosse H1 qu'à la fosse H8. Une **correction** en fonction des **effectifs** a permis de maximiser l'importance des fosses à forts effectifs au détriment des fosses moins peuplées.

Concernant les stades plus âgés . les prélèvements à l'échantillonneur servent de référence . la sous évaluation (liée à la fuite des stades âgés) liée à l'échantillonnage au cercle est évaluée par comparaison avec ceux effectués avec l'autre technique.

Le rapport E/C devient inférieur à 1 du stade 7 au st 1 , mais ceci n'est que comparatif . On sait que au cercle , on sous échantillonne les stades âgés , qui sont par contre bien échantillonnés à l'échantillonneur . Donc pour évaluer le taux d'oubli lors de l'échantillonnage au cercle ,il suffit de multiplier les résultats obtenus par ce rapport E/C .

Le rapport C/E devient lui inférieur à 1 du stade 8 au stade 12 ,mais ce n'est que parce que les stades âgés sont sous échantillonnés par l'autre technique .Pour évaluer le taux d'oubli lors de l'échantillonnage à l'échantillonneur il suffit de multiplier les résultats obtenus par ce rapport C/E .

Annexe IV.5. Comparaison de l'échantillonnage à l'échantillonneur et au troubleau

	3/9/92	fosse H3	3 9 92	fosse H6	27/6/92	fosse H8	17 5 92	fosse H10	12/7/92	fosse H10	18/10/92	fosse H10
stades larvaires	éch.	trou	éch	trou.	éch.	trou	éch.	trou	éch.	trou	éch.	trou
12	0	45,3	68	21,3	12,75	26,7	25,51	26	25,5	10,7	25,5	
11	17	58,7	85	32	272	117,3	15,51	20,8	136	53,3		16
10	119	53	119	64	289	117,3	127.6	104	34	21,32	114,8	24
9	170	80	119	85,3	340	207,9	331.6	56	34	26.65	140,3	24
8	204	261	255	107	255	101,3	76.5	72	17	37,31	89,3	40
7	275	315	557	373	253	153		96	17	165,2	63,8	8
6	289	511	474	427	443	293.2	25.5	104	68	57,3	38,3	
5	151	228	304	118	595	341,1		48		10,66	102	35,6
4	134	260	119	96	1207	202		32			89,3	3,4
3					170	37,3					102	12
2				16	34	15					51	163
1			11	12							12,65	14
total par m²	1359	1812	2111	1351	3870,8	1612	612,22	558,8	331,5	382,44	828,9	1250
nombre de larves échantillonnées	65	219	103	265	219	307	24	79	18	79	73	14
Surface échantillonnée.	588	1875	588	1875	784	1875	392	1250	588	1875	784	1250
Nombre d'échantillons	3	3	3	3	4	3	2	2	3	3	4	4
% de la surface	15,79	18,75	15.79	18,75	21.05	18,75	10.53	12,5	15,79	18,75	21,05	21,05
% des effectifs	12,95	22,74	20.52	27,52	43.63	31,88	4,781	8,204	3,586	8,204	14,54	14,54

	Moyenne	Moyenne	Corrigé en fonction de la surface				Corrigé en fonction des effectifs				Moyenne	
stades larvaires	éch.	trou	éch.	trou	T/E	E/T	éch.	trou	T/E	E/T	T/E	E/T
12	26,2	21,7	25,5	22,8	0,892	1,120	25,4	27,7	1,092	0,916	0,992	1,01
11	89,3	49,7	97,5	53,6	0,549	1,819	144,4	65,9	0,456	2,193	0,503	2,006
10	133,9	63,9	141,4	63,9	0,452	2,211	1899	7,7	0,409	2,445	0,431	2,328
9	189,2	80	187	85	0,454	2,201	232,3	115,1	0,495	2,018	0,475	2,109
8	149,5	103	155,7	109	0,7	1,428	207,3	130,7	0,630	1,586	0,665	1,507
7	194,3	185	200,7	201,7	1,004	0,995	270,2	244,6	0,905	1,105	0,955	1,050
6	223	232	235,2	254,6	1,082	0,924	337,2	340,4	1,009	0,991	1,046	0,957
5	192	124,3	218,6	136,8	0,626	1,597	356,4	197,9	0,555	1,801	0,591	1,699
4	258,2	98,4	312,8	108,7	0,347	2,877	581,4	152,7	0,263	3,807	0,305	3,341
3	45,3	12,2	57,2	11,4	0,199	5,003	89	12,4	0,139	7,172	0,169	6,087
2	14,2	5,7	17,9	6,2	0,348	2,868	22.3	9,2	0,415	2,409	0,381	2,639
1	3,9	4	4,4	3,8	0,639	1,173	4,1	3,5	0,848	1,178	0,851	1,175
total par m²	1518,9	980,1										
nombre de larves échantillonnées	502	963										
Surface échantillonnée.	3724	10000										
Nombre d'échantillons	19	16										

Il n'était guère possible de comparer directement les résultats obtenus au cercle et au troubleau ,car l'échantillonnage au troubleau serait trop destructeur dans les fosses de type 1 .Le cercle permet de bien échantillonner les jeunes stades . le troubleau les stades plus âgés . La sous estimation des jeunes stades peut se faire en deux étapes : en comparant avec l'échantillonnage à l'échantillonneur (rapport E/T) puis en reprenant le rapport C/E

Ce coefficient ne s'applique qu'aux stades 8 et plus jeunes qui sont sous estimés .

$$Coef_t = E / T \times C / E$$

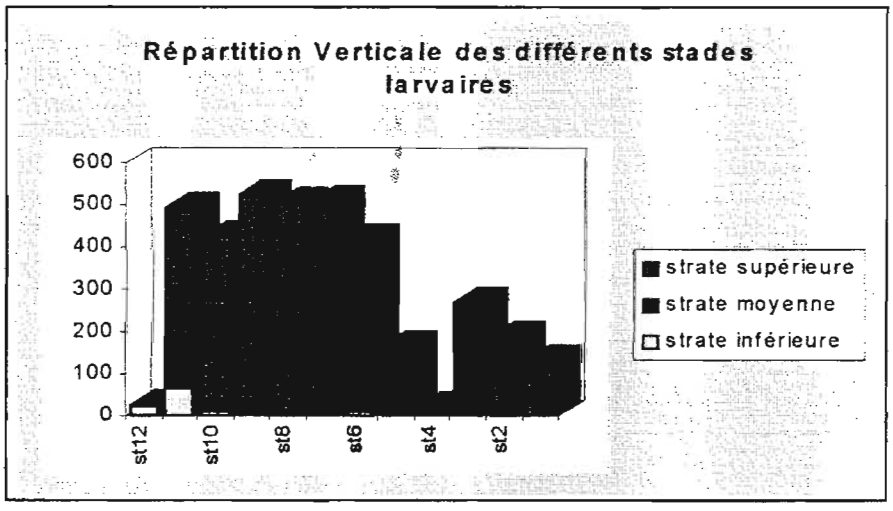
Stade	E/T	C/E	coefficient
8	1,507	1	1,507
7	1,050	1,438	1,509
6	0,957	1,899	1,818
5	1,699	1,465	2,489
4	3,342	1	3,342
3	6,088	1	6,087
2	2,639	4,6	12,139
1	1,176	20,63	24,255

Le taux d'oubli dans l'échantillonnage au troubleau présente les mêmes caractéristiques globales qu'à l'échantillonneur (sous estimation des jeunes stades en raison de la présence de vase) . Les Sphaignes sont par contre encore plus mélangées à la vase L'échantillon étant plus volumineux, les jeunes stades sont encore plus souvent écrasés par la masses des Sphaignes ; leur immobilité les fait passer plus inaperçus que dans les échantillons prélevés à l'échantillonneur .

Annexe IV.7: Zonation verticale des différents stades larvaires.

Lors du prélèvement des sphaignes avec le cercle , les sphaignes sont découpées tous les 10 cm (de 0 à 10cm=strate supérieure, de 10 à 20cm =strate moyenne et > 20cm= strate inférieure), conditionnées séparément avant d'être triées .

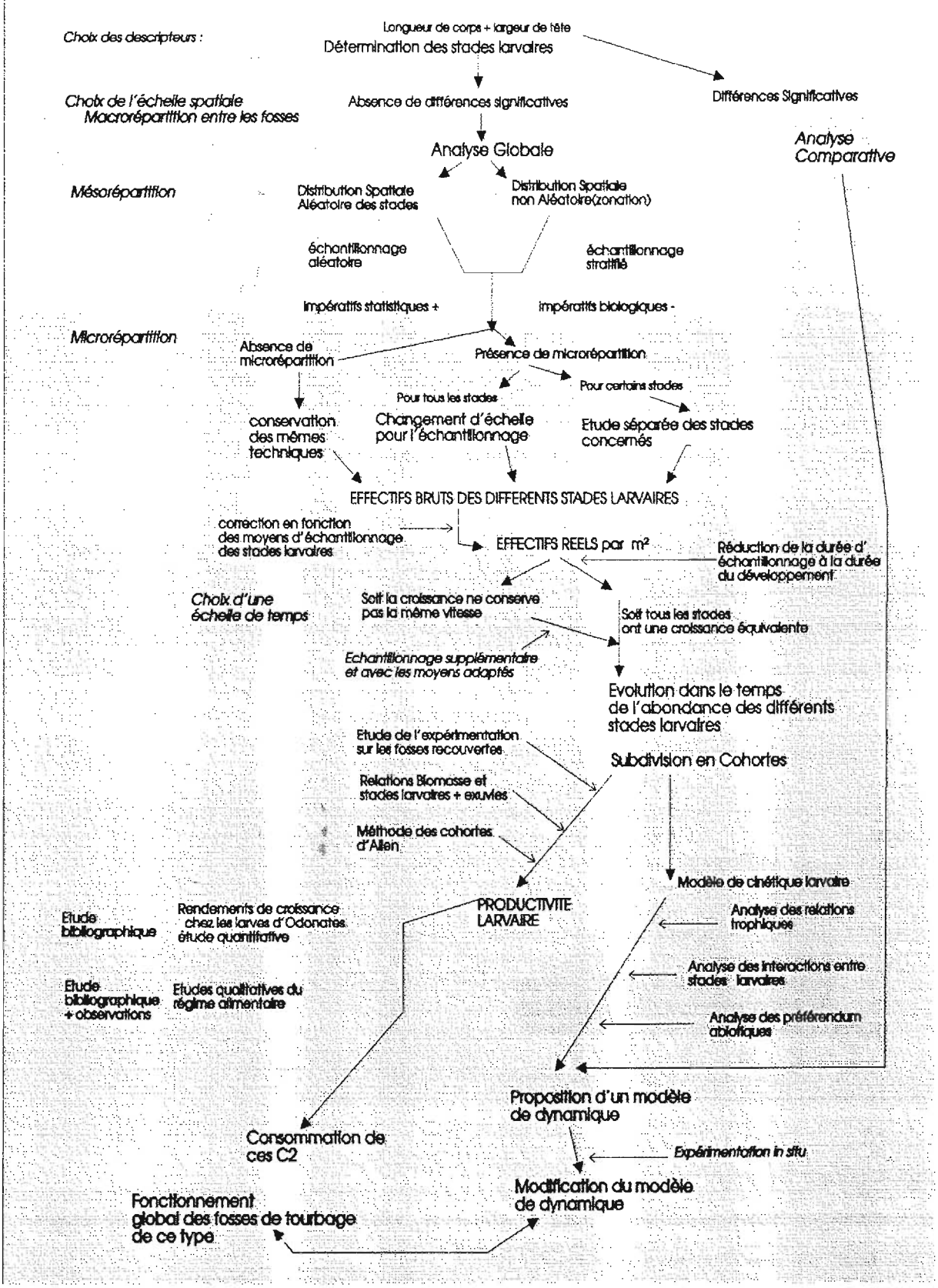
Les résultats présentés sont ceux de l'échantillonnage d'Aout 1990 .Ils correspondent à 19 prélèvements répartis dans les quatre fosses .



La répartition des larves se fait pour l'essentiel dans la strate supérieure. Les strates inférieures ne sont occupées que par des stades âgés .

Il ne faut donc pas **sous échantillonner** la **strate inférieure** , même si elle est moins densément occupée car cela induit une **sous évaluation** des **derniers stades** .

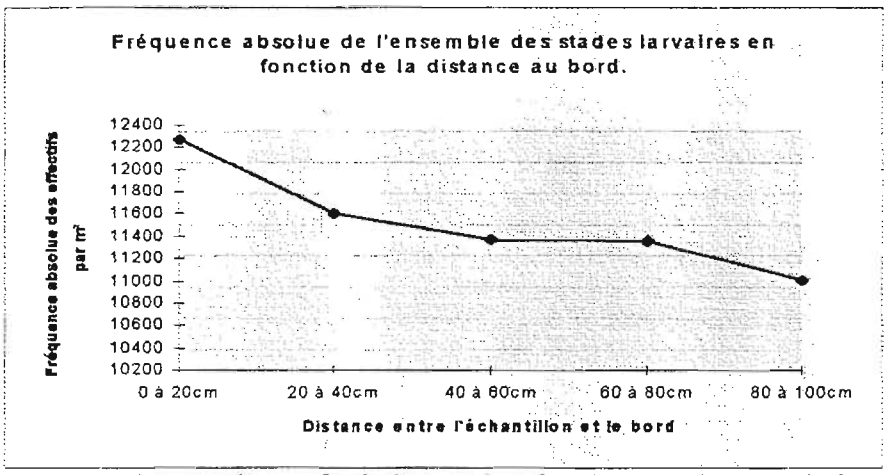
PROBLEMATIQUE : Comment évoluent les stades larvaires des différentes cohortes , sous l'action de quels facteurs , relations avec le fonctionnement de l'écosystème?



Annexe IV.8. Zonation horizontale moyenne des différents stades larvaires d'après un échantillonnage au cercle (78cm²).

Les résultats sont présentés en mélangeant les échantillons obtenus sur l'ensemble des fosses et aux différentes périodes d'étude .
Les échantillons ont été triés en fonction de leur distance au bord de la fosse. Cette distance est graduée de 20cm en cm. Les effectifs sont exprimées en fréquences absolues.

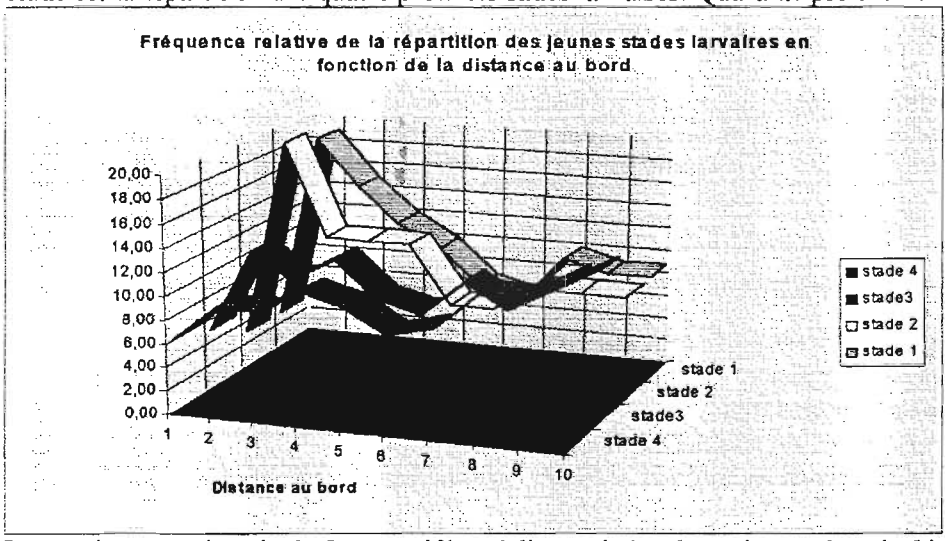
distance 1	distance 2	distance 3	distance 4	distance 5
de 0 à 20 cm	de 20 à 40 cm	de 40 à 60 cm	de 60 à 80 cm	de 80 à 100 cm



Les larves (tous stades confondus) sont plus abondantes en bordure de fossse.
Un **sous échantillonnage** sur la **bordure** conduiait à une **sous estimation des effectifs globaux**.

Annexe IV.9. Zonation horizontale des premiers stades larvaires d'après l'échantillonnage de petites surfaces (25cm²).

Cette étude a été réalisée à la findu mois d'Aout, sur de petits prélèvements de 25cm² dans les 10 cm supérieurs (puisque les jeunes stades ne se trouvent pas en profondeur annexe IV.7). Le but de cette étude est la répartition des quatre premiers sades larvaires. Quarante prélèvements ont été effectués.

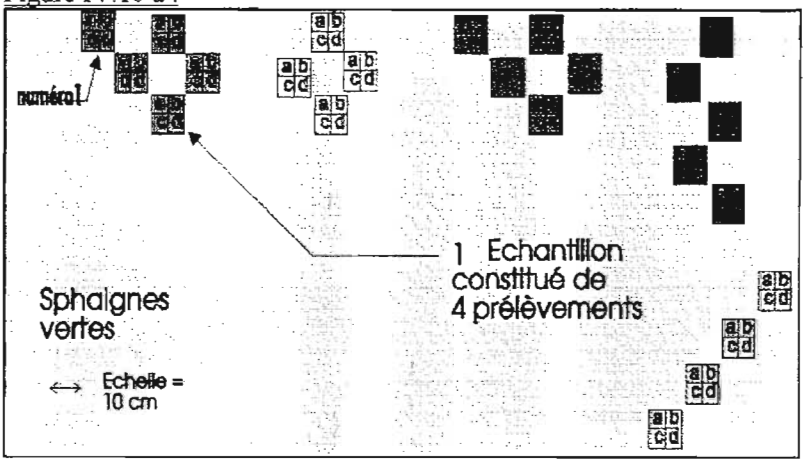


Les stades sont répartis de façon préférentielle sur le bord , mais pas dans la 1ère bande de 10 cm donc pas strictement au bord .Ce phénomène très marqué pour le stade 1, tend à s'estomper chez les stades plus âgés .Le taux de stades 1 tend aussi à augmenter en direction du centre de la fosse et ce phénomène s'accentue chez les stades plus âgés.
Ce phénomène pourrait être lié à une mortalité plus forte des jeunes stades en bordue ou à des phénomènes de migration horizontale. Il est donc indispensable d'échantillonner la bordure des fosses en période d'éclosion pour évaluer les effectifs des 1ers stades.

Annexe IV.10. Zonation horizontale des premiers stades larvaires d'après l'échantillonnage de surfaces de 25 cm² associées par 4.

Un échantillonnage stratifié à plusieurs prélèvements contigus par maille (4 prélèvements associés en un carré de 10 cm sur 10 cm).
Cet échantillonnage a pour but de préciser la répartition des jeunes stades. Il a donc été réalisé essentiellement en bordure de cette fosse de 1,1m x 2,2 m en ne prenant en compte que les stades larvaires 1 à 7.

Figure IV.10 a :



Les 4 prélèvements sont regroupés en échantillons, au nombre de 23 . Ces 23 échantillons sont eux mêmes regroupés en 5 lots d'échantillons .

Tableau IV.10 b : Résultats de la cohorte 1991(stades 1, 2 et 3):

	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	*22*	*23*
a	9	2	6	13	9	2	0	3	0	3	5	0	1	0	1	0	0	2	1	0	2	2	19
b	10	25	7	13	7	1	0	4	3	4	5	1	13	1	2	0	0	8	1	19	16	15	1
c	12	2	8	1	7	6	11	3	5	5	6	18	0	18	4	5	4	0	8	0	0	2	1
d	0	2	8	2	7	0	1	2	4	4	4	0	1	0	2	0	0	0	0	2	2	2	0
moy	7,8	7,8	7,3	7,3	7,5	2,3	3	3	3	4	5	4,8	3,8	4,8	2,3	1,3	1	2,5	2,5	5,3	5	5,3	5,3

Tableau IV.10 b : Phénomènes d'aggrégation des 1ers stades à différentes échelles.

	en comparant les 92 prélèvements	en comparant les 23 échantillons	en comparant les 5 groupements d'échantillons
moyenne	4,40	4,40	4,40
variance	28,9	4,36	4,75
	$\sigma^2 > m$	$\sigma^2 \approx m$	$\sigma^2 \geq m$

A la plus petite échelle , les jeunes larves présentent une surdispersion très importante .Cette forte agrégation est probablement due aux pontes (cf chapitre 3) qui sont effectuées chez cette espèce en plusieurs dizaines de séquences d'oviposition .
A moyenne échelle , la dispersion est pratiquement aléatoire .
A échelle plus importante , la dispersion est toujours aléatoire voire en légère surdispersion .

La répartition devient aléatoire à partir d'échantillons de 100cm² .Les **techniques d'échantillonnage** au **cercle** (78,5 cm²) ou à l'**échantillonneur** (196 cm²) s'avèrent donc être à une **échelle convenable** .Il n'aurait servi à rien vis à vis des **jeunes stades** d'augmenter la taille des échantillons.

Tableau IV.10 c : Répartion spatiale des stades larvaires 5. 6 et 7.

	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	*22*	*23*
a	4	1	0	2	1	1	0	2	0	2	3	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	3
b	6	5	2	2	2	0	1	3	2	1	1	0	4	0	1	0	0	1	1	5	4	3	1
c	2	2	4	1	1	2	3	1	1	0	2	3	0	4	1	2	1	0	1	1	1	2	2
d	0	2	3	2	3	1	0	0	1	2	2	0	0	1	2	0	0	1	1	2	1	1	1
moy	3	2,5	2,3	1,8	1,8	1	1	1,5	1	1,3	2	1	1,3	1,5	1	0,8	0,5	0,5	1	2,3	1,8	1,5	1,7

Tableau IV.10 d : Phénomènes d'aggrégation des 1ers stades à différentes échelles.

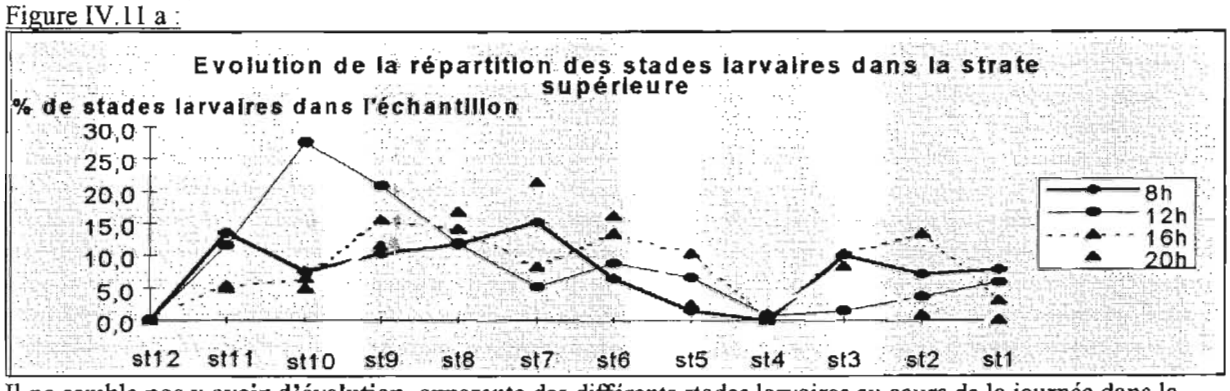
	en comparant les 92 sous-échantillons	en comparant les 23 échantillons	en comparant les 5 groupements d'échantillons
moyenne	1,46	1,46	1.46
variance	1.72	0,41	0.34
	$\sigma^2 > m$	$\sigma^2 < m$	$\sigma^2 \leq m$

Ces résultats montrent que plus on augmente la taille (ou le nombre) d'échantillons et plus la répartition apparaît comme homogène .
On ne retrouve pas la stabilisation (voir inversion) de la tendance aux échelles élevées comme chez les jeunes larves ; ceci tendrait à montrer qu'il existe des **processus de dispersion ou d'homogénéisation d'une année sur l'autre .**

Annexe IV.11. Evolution de la répartition journalière des jeunes stades larvaires.
Il impossible d'évaluer la répartition spatiale dans une même fosse d'heure en heure; en effet l'échantillonnage perturbe cette répartition .Il faudra donc admettre que les différentes fosses présentent un unité globale de fonctionnement .Les échantillonnages ont été réalisés pour tester deux hypothèses :
1. les larves présentent-t-elles des mouvements horizontaux journaliers ?
2. les larves présentent-t-elles des mouvements verticaux journaliers ?

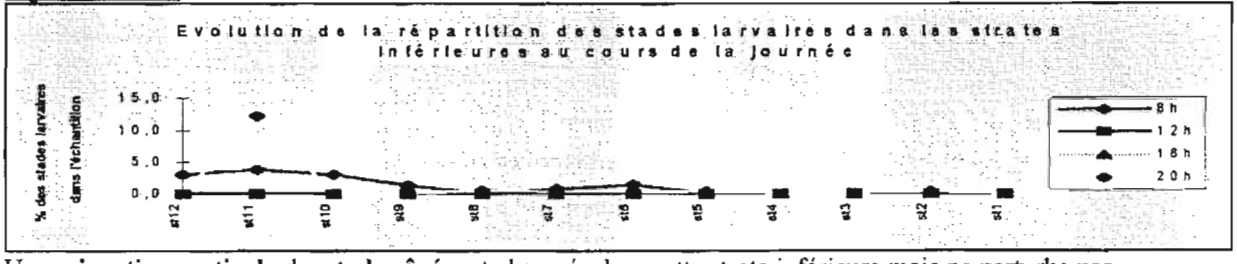
Les prélèvements ont été réalisés en quatre temps : le matin vers 8 heures , vers midi , puis 16h et enfin 20 heures . Cette espèce étant décrite comme diurne (JOHANSSON, 1992) , il n'y a pas eu d'échantillonnage nocturne .

Figure IV.11 a :



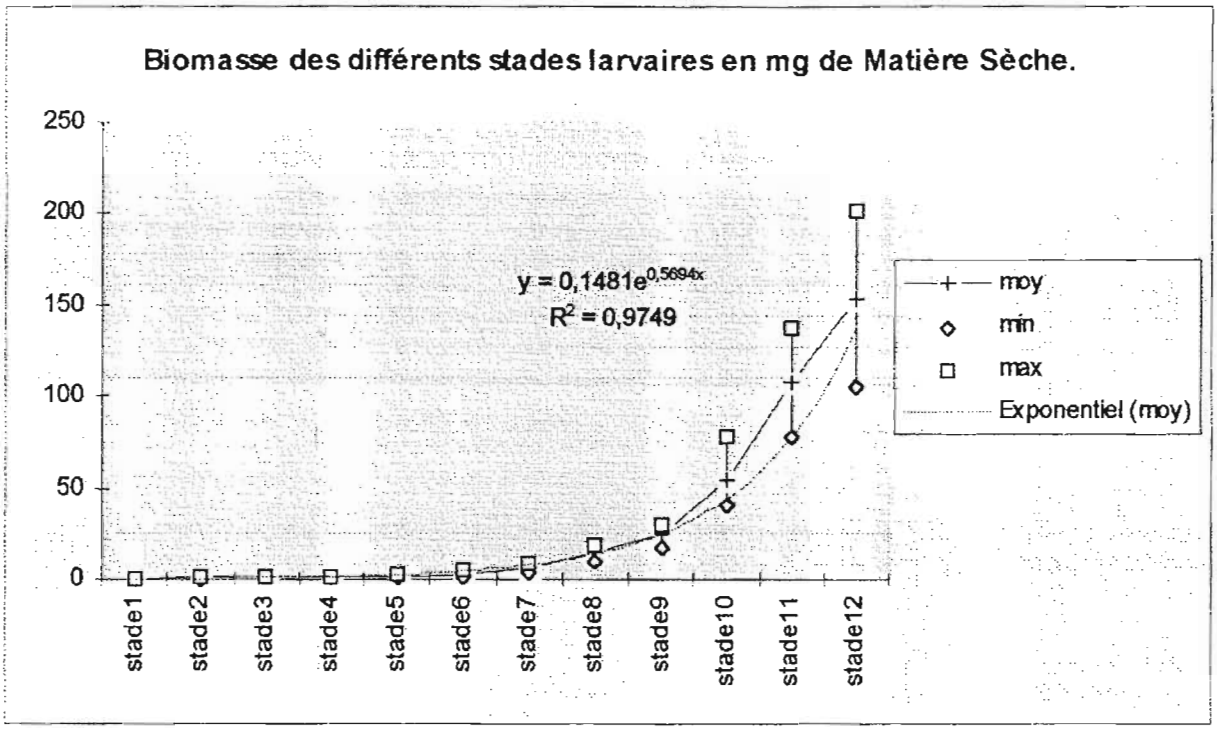
Il ne semble **pas y avoir d'évolution** apparente des différents stades larvaires au cours de la journée dans la strate supérieure, ou cette évolution est masquée par les fluctuations des forts effectifs de cette strate.

Figure IV.11 b :

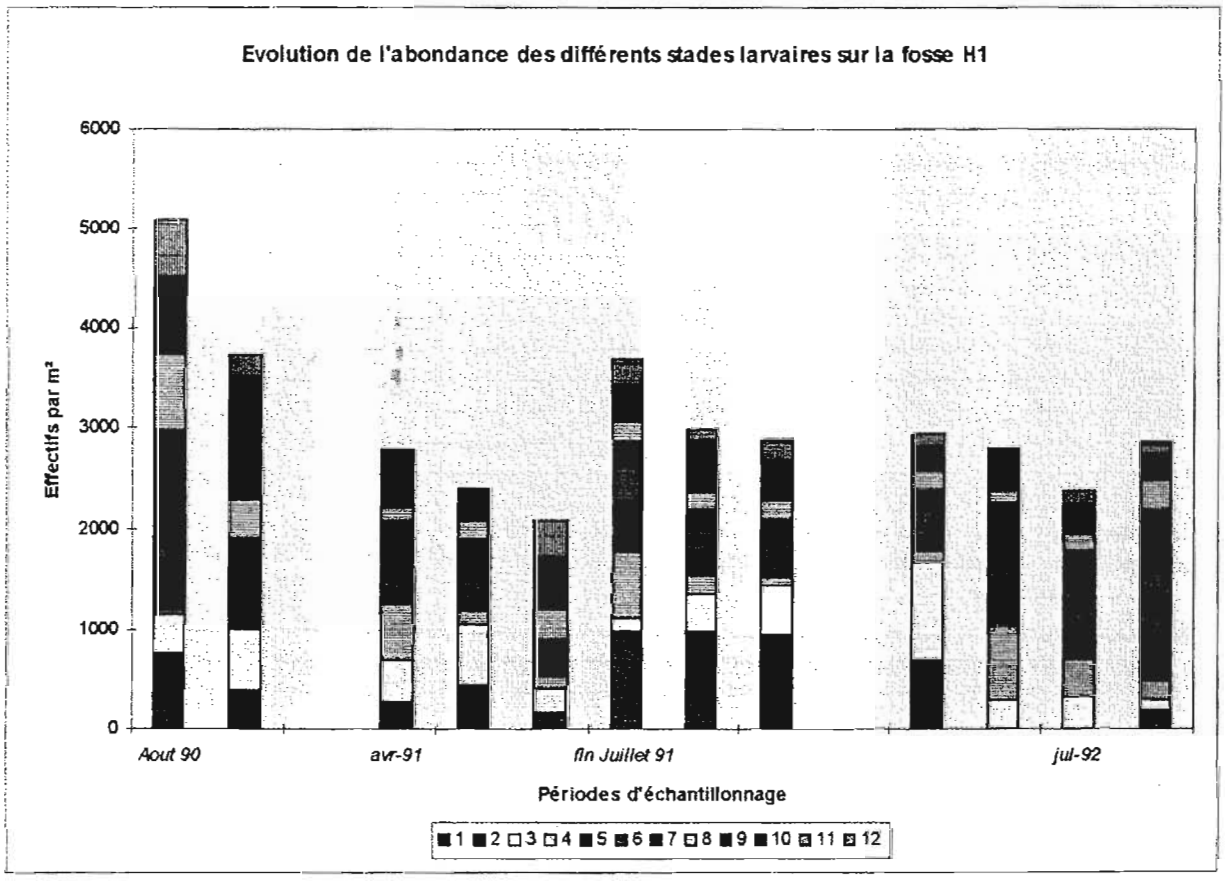


Une **migration verticale** des **stades âgés** est observée dans cette strate inférieure mais ne perturbe pas l'échantillonnage dès lors que celui-ci prend en compte l'ensemble des strates .Aucun des résultats obtenus (non présentés ici) ne permet d'envisager de mouvement latéraux à l'échelle de la journée.

Annexe IV.12: **Relation entre stade larvaire et biomasse.**



Annexe IV.13: **Abondance des différents stades larvaires durant la période d'étude sur la fosse H1.**



Annexe IV.14 : Evolution de l'abondance des différents stades larvaires et identification des différentes cohortes sur la fosse H2 :

	Aout	1990	Octobre	1990	Avril	1991	Juillet	1991	Aout	1991
stades	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	333		0		111	111	70	70	0	0
		533		101						107
10	200		101		134		207	207	107	
						295				
9	482		272		161		241		273	
		917		569				727		494
8	435		297		158		316		221	
7	255		621	1338	531	944	170		221	
6	414	987	96		255		198		331	
										925
5	318		621		42		198	1104	314	
4	0		0		170	1146	226		59	
3	318		431		934		482		0	
2	414	828	765	1292	0		57	170	161	620
1	96		96		0		113		459	
Σ	3265	3265	3300	3300	2496	2496	22268	2268	2146	2146

	Novembre	1991	Avril	1992	8 Juin	1992	27 Juin	1992
stades	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte
12	0	0	0	0	0	0	0	0
11	178		140		107	150	0	
		214		181	43			102
10	36		41		86		102	
					43			
9	129		148		193	279	272	272
		340		379	43			
8	211		231		327		221	
					182			
7	311		455		243	709	465	766
							80	
6	323	744	235	886	182		161	
							80	
5	110		196		81		274	
4	127		49		284		544	949
3	569		313	1078	548	1135	51	
2	1359	2293	647		222		0	
1	238		69		0		0	
Σ	3591	3591	2524	2524	2273	2273	2090	2090

Annexe IV.15 : Evolution de l'abondance des différents stades larvaires et identification des différentes cohortes sur la fosse H3 :

	Aout	1990	Octobre	1990	Avril	1991	Juin	1991	8 Juillet	1991
stades	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte
12	91	191	156	156	54	54	50	50	0	0
	100									
11	444		95		0	0	0	0	55	
	156, 344	500		210						100
10	312		115		134		0		45	
	156					423		175		
9	241		344		289		175		121	
		740	158	502						
8	343		316		274		173		171	515
			158							
7	488		91		179	555	185	526	223	
							168			
6	212	742	255	504	102		336		265	
							168			
5	42		0		166		127		234	860
4	0		18		548	1210	139		367	
3	297		691		369		266	873	180	223
2	212	743	600	1309	127		173		32	
1	234		0		0		0		11	
Σ	**2916**	**2916**	**2681**	**2681**	**2242**	**2242**	**1624**	**1624**	**1698**	**1698**

	25 Juillet	1991	16 Aout	1991	3 Aout	1992
stades	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte
12	83	83	0	0	54	54
11	9		41		133	
		174	81	122		293
10	165		162		160	
			81			
9	198		190		169	
		498		543		
8	219		125		221	594
	81		147		294	
7	242		293		408	
	161		146		294	
6	131		324	647	688	
						1083
5	263	744	177		191	
4	189		39		51	
3	46		69	2246	64	1185
2	7	230	579		166	
1	177		1559		904	
Σ	**1729**	**1729**	**3558**	**3558**	**3209**	**3209**

Annexe IV.16 : Evolution de l'abondance des différents stades larvaires et identification des différentes cohortes sur la fosse H4 :

	Aout 1990		Octobre 1990		Avril 1991		8 Juillet 1991	
stades	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte	effectifs par m²	subdivision par cohorte
12	0		234	234	54	54	0	
	200	200						133
11	400		143		0		133	
	200	562		316		134		
10	362		173		134		356	356
9	578		516	753	289		161	
	248	826	237		285	494		
8	348		474		411		53	469
	100		237		206			
7	178		137	756	268	627	255	
6	306	813	382		153		84	
5	229		0		166		382	
								806
4	25		27		548	1210	298	
3	225		711		369		42	
2	427	881	675	1413	127		0	0
1	204		0		0		0	
Σ	3282	3282	3472	3472	2519	2519	1764	1764

Annexe IV.17a : Evolution de l'abondance des différents stades larvaires et identification des différentes cohortes sur la fosse H8 : fosse de type 2

	27 aout 90	28Oct 90	26 Avril 91	6Juillet 91	23 Juillet 91	8 Juin 1992	27 Juin 1992	fin Aout 92
12	278	432	311	293	138	150	36	941
11	277	58	255	386	111	309	546	264
10	413	144	54	165	179,5	339	381	201
9	304	65	248	151	248,5	270	508	115
8	608	197	926	193	344,5	601	476	212,5
7	694	194	972	277	692,5	1404	545	1138,5
6	211	657	262	942,5	941	406	1165	
5	0	1000	203	444	221,5	614		
4	527	573	182	82,5				298
3	1027	0	27		0			516
2	0	0	0		0			1109
1	0	0	0	0	1706			710
cohorte 92								2633
cohorte 91					1706	2424	2186	1667
cohorte 90	2359	2424	2408	2173	2537	1519	1435	1205
cohorte 89	1325	464	433	468	339	150	36	0
cohorte 88	555	432	311	293	0	0	0	0
	4239	3320	3150	2934	4582	4093	3657	5505

Annexe IV.17b : Evolution de l'abondance des différents stades larvaires et identification des différentes cohortes sur la fosse H9 : fosse de type 7

	31 aout 90	28Oct 90	28 Avril 91	20 Aout 91	30 Juin 1992
12	675	344	240	82	91
11	136	108	234	114,5	242
10	102	20	165	250,5	489
9	272	106	32	194,5	169
8	924	208	400	292	130
7	1021	246	511	671,5	208
6	194	408	14	110,5	611
5	50	212	119	39	546
4	102	36	50	26	156
3	91	260	0	52	0
2	156	0	0	390	0
1	0	0	0	0	0
cohorte 91				954	1651
cohorte 90	1614	1162	1094	1072	991
cohorte 89	1434	442	431	197	0
cohorte 88	675	344	240	0	0
total	3723	1948	1765	2223	2642

Annexe IV.17c : Evolution de l'abondance des différents stades larvaires et identification des différentes cohortes sur la fosse H10 : fosse de type 7

	31 aout 90	28 Oct 90	3 mai 1991	1Juin 91	22 Sept 91	17 Mai 92	14 Juin 1992	12 Juil 92
12	383	296	598	457	131	152	104	10
11	20	75	0	141	38	50	71	176
10	622	150	256	165	169	269	102	52
9	0	255	182	494	376	445	146	57
8	159	296	424	24	488	216	95	69
7	28	864	468	137	331	174	146	258
6	1752	920	486	466	182	279	424	212
5	298	250	94	36	102	143		25
4	99	402	0	24	115	128		0
3	0	625	0	0	38	0		0
2	0	0	0	0	88	0	0	0
1	150	0	0	0	0	0	0	0
cohorte 91					856	723	570	621
cohorte 90	2279	3261	1462	1170	1035	979	414	240
cohorte 89	829	776	438	447	169	152	104	0
cohorte 88	383	296	598	316	0	0	0	0
	3491	4333	2498	1933	2060	1854	1088	861

Annexe IV.18 : **Evolution des différents stades larvaires et identification des cohortes sur l'ensemble des fosses de type 1 .**

Stade	Aout90	oct-90	avr-91	jun-91	jul-91	jul-91	Acut 91	Sept 91	Oct 91	nov-91	avr-92	mai-92	21Juin92	12Juil 92	14 Aout92
st12	23	98	27	25											
st11	75														
1986	**98**	**98**	**27**	**25**											
st12					77	69							6		
st11	358	110	28		77	28		44	34						
st10	246	208	74	80											
1987	**604**	**318**	**102**	**80**	**154**	**97**	**0**	**44**	**34**	**0**	**0**	**0**	**6**		
st12															43
st11					81	80	23	43	138	186	146	101	28	139	42
st10	39	110	179	130	234	144	104	172	69	38	43	41	99		
st9	456	349	224	208											
st8	448	173													
1988	**943**	**632**	**403**	**338**	**315**	**224**	**127,65**	**214,73**	**207,2**	**223,7**	**189,2**	**142,6**	**127,73**	**139,02**	**84**
st11															78
st10							46						67	93	116
st9					191	217	258	260	280	135	155	165	215	218	84
st8	25	194	195	182	214	211	192	143	143	221	241	157	10		
st7	475	317	359	290	205	175	82	88							
st6	403	222	182	180	25										
st5	179	232	38	58											
1989	**1082**	**965**	**774**	**710**	**635**	**603**	**577,2**	**491,54**	**422,8**	**355,4**	**396,2**	**322,1**	**292,42**	**311,5**	**278,27**
st9															99
st8													182	177	252
st7						81	204	88	78	325	476	146	434	417	226
st6				84	137	232	364	222	365	338	246	252	116		
st5				64	228	386	273	164	49	115	205	117			
st4	11	21	454	140	250	261	33	76							
st3	256	611	526	433	191										
st2	254	606	130	310	14										
st1	239	24													
1990	**760**	**1262**	**1110**	**1031**	**820**	**960**	**874,68**	**551,09**	**492,4**	**777,7**	**926,1**	**515**	**732,89**	**593,73**	**576,327**
st7															226
st6													73	443	746
st5													255	275	194
st4							22	76	74	77	51	87	529	391	
st3					45	92	39	304	403	495	327	816	222	338	
st2					22	27	411	604	715	759	676	554	52		
st1					59	556	1120	222	81	38	72				
1991					**126**	**675**	**1591,7**	**1207**	**1272**	**1369**	**1127**	**1457**	**1131,4**	**1446,7**	**1165,76**
st5															81
st4															174
st3															80
st2															136
st1															651
1992															422,636

Annexe IV.19.

Evolution de l'abondance des différents stades larvaires et visualisation des différentes cohortes sur l'ensemble des fosses :

Tableau IV.19 a:

	Aout 90	oct-90	avr-91	jun-91	Juil 91	Juil 91	Aout 91	Sep 91	Juin 92	Juin 92	Juil 92	Aout 92
12	55,6	53,6	55,0	41,6	39,9	27,0	16,1	18,6	29,7	17,6	5,9	64,4
11	26,3	12,2	33,4	33,6	52,6	42,4	22,5	5,4	12,4	28,5	49,9	18,0
10	70,0	33,1	39,3	34,2	22,5	42,4	49,3	23,9	25,5	30,7	41,4	13,7
9	35,4	30,9	28,6	69,1	20,6	31,5	36,3	53,5	53,3	26,9	36,7	7,7
8	60,9	34,4	72,2	115,9	26,3	42,4	57,5	69,1	47,3	46,5	34,5	14,6
7	53,0	53,5	79,9	31,5	37,7	71,6	132,1	46,9	32,0	108,2	54,3	77,2
6	85,5	76,5	34,5	35,6	126,4	71,7	21,7	25,8	28,5	57,4	98,1	103,0
5	32,0	83,1	43,7	2,5	60,5	15,6	7,7	14,4	36,1	43,0	151,9	18,0
4	69,3	62,1	35,6	1,6	11,2	3,9	5,1	16,3	22,9	146,1	5,7	20,6
3	74,0	39,2	1,1	0,0	0,0	0,0	10,2	146,8	58,2	0,0	0,0	35,2
2	11,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	76,7	154,1	0,0	0,0	0,0	75,3
1	6,2	0,0	0,0	0,0	0,0	115,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	48,0

Le regroupement des données permet de limiter l'influence individuelle des quatre fosses étudiées.

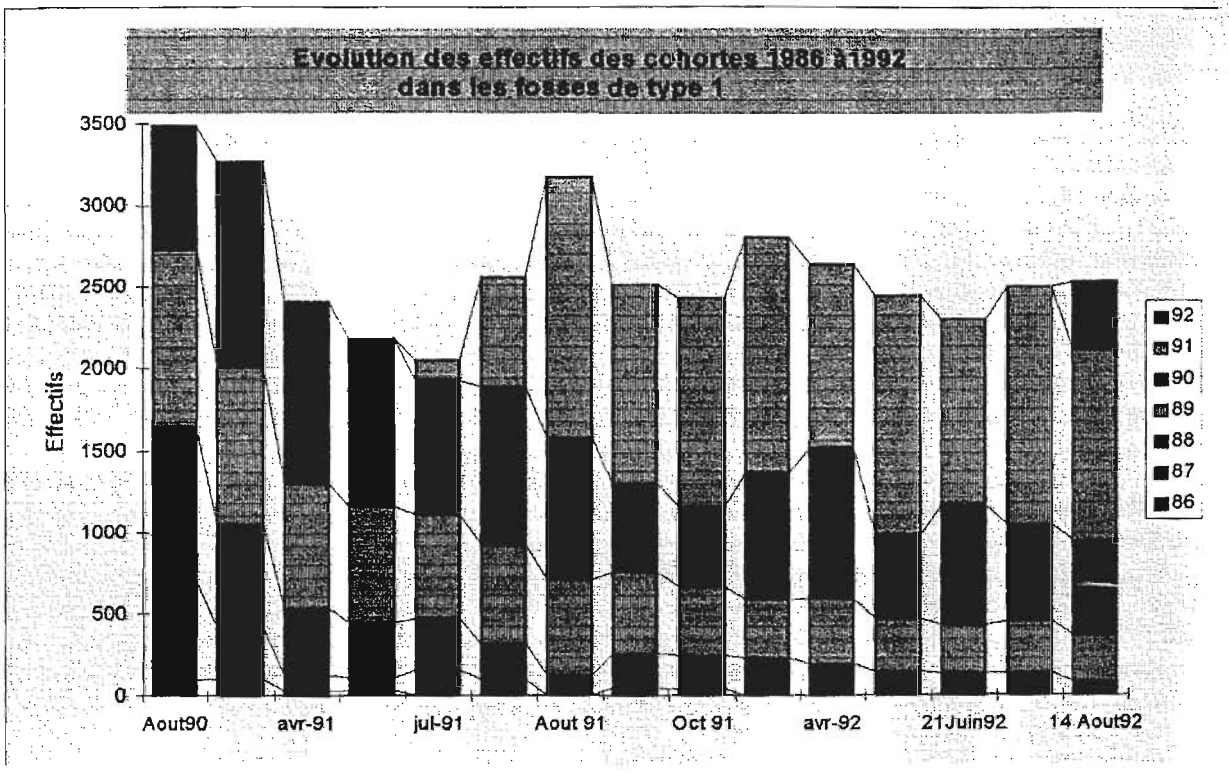
Tableau IV.19 b:

	Aout 90	oct-90	avr-91	jun-91	Juil 91	Juil 91	Aout 91	Sep 91	Juin 92	Juin 92	Juil 92	Aout 92
cohorte 92				0	0	0	0	0	0	0	0	197
cohorte 91				0	0	116	100	357	178	354	381	217
cohorte 90	331	314	267	276	285	279	299	193	139	135	97	82
cohorte 89	166	111	101	68	75	69	38	24	30	18	0	0
cohorte 88	82	54	55	42	40	0	0	0	0	0	0	0
total	579	479	423	386	400	464	437	574	347	507	478	496

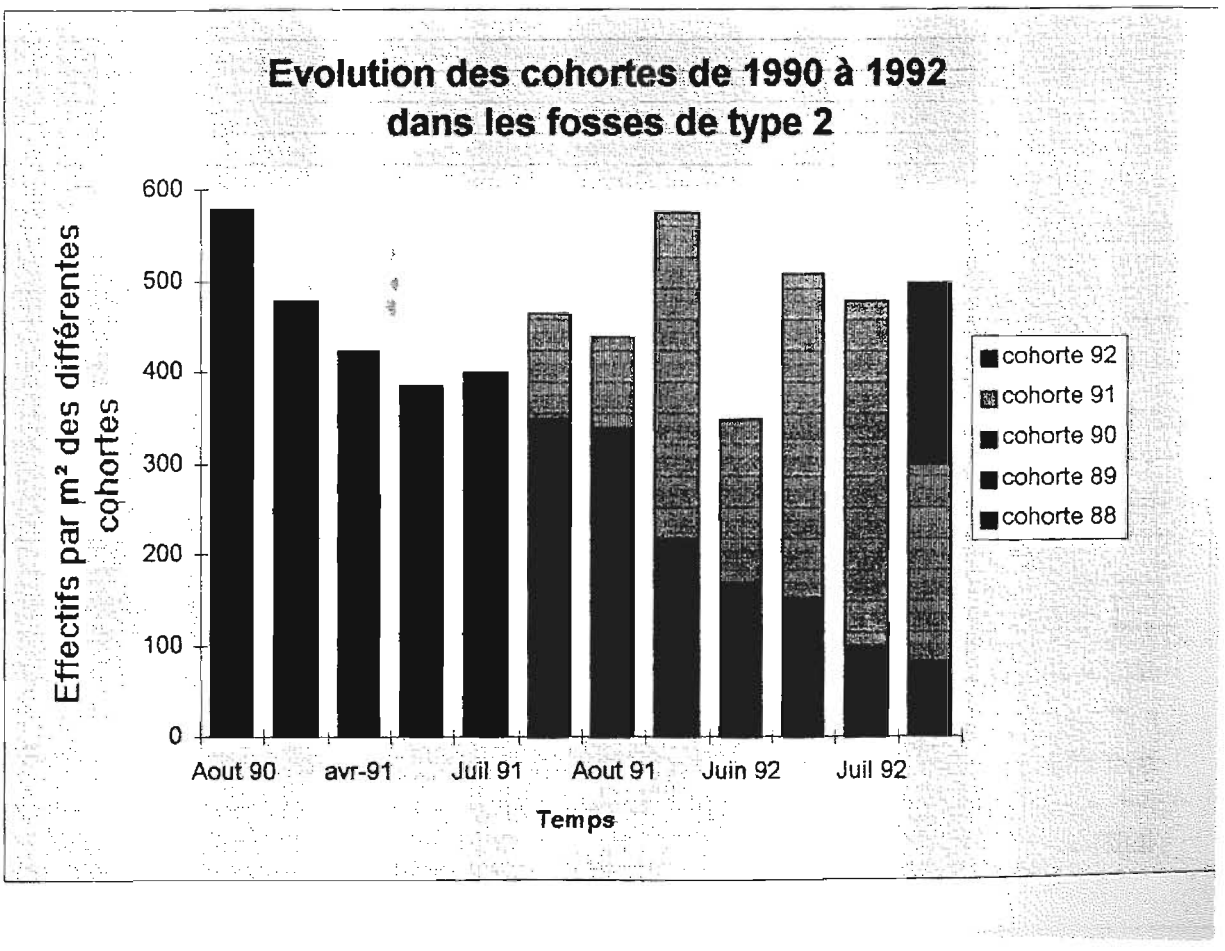
NB: En 1992 l'échantillonnage a été réalisé le 01 Aout alors que 2/3 seulement des pontes avaient été réalisées.

Les données de ces tableaux IV.19 a & b , sont celles utilisées dans les calculs de cinétique.

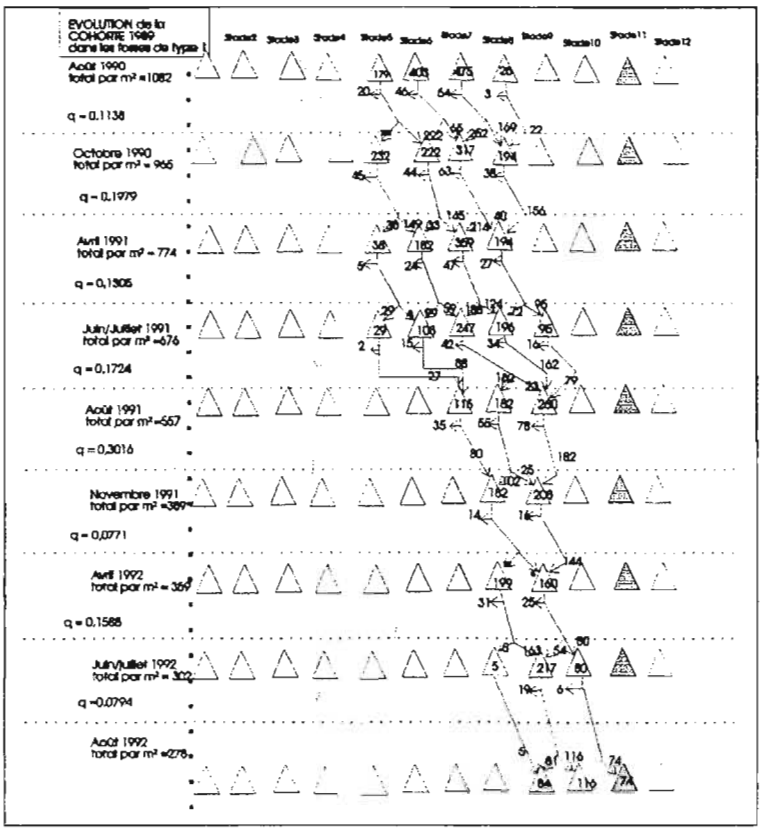
Annexe IV.20a Evolution des effectifs des cohortes (oeufs non compris) sur les fosses de type 1



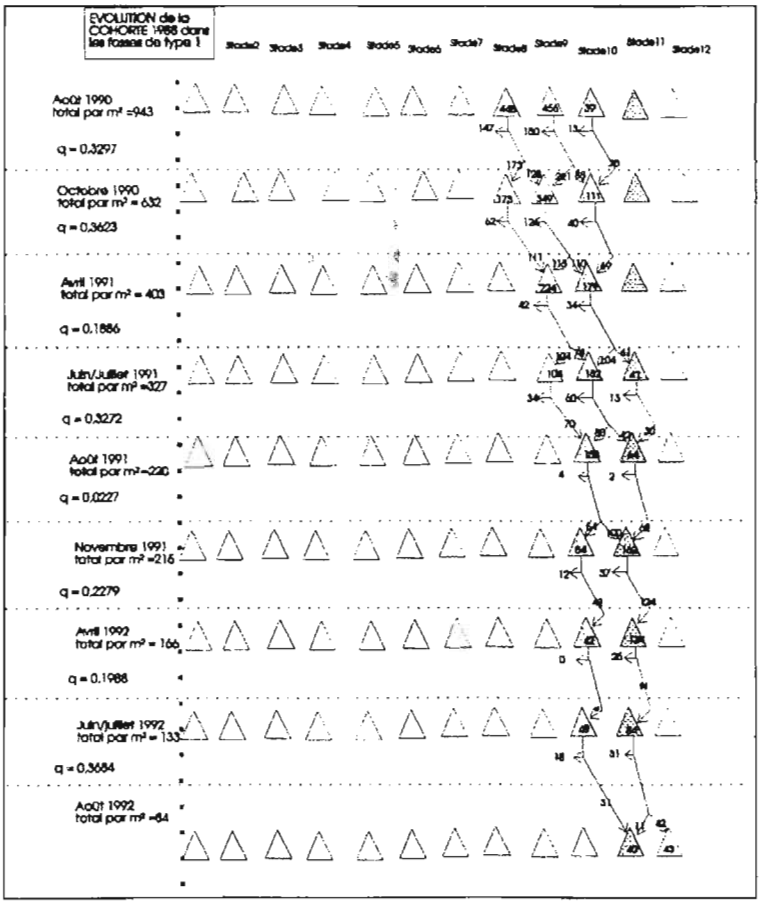
Annexe IV.20b Evolution des effectifs des cohortes (oeufs non compris) sur les fosses de type 2



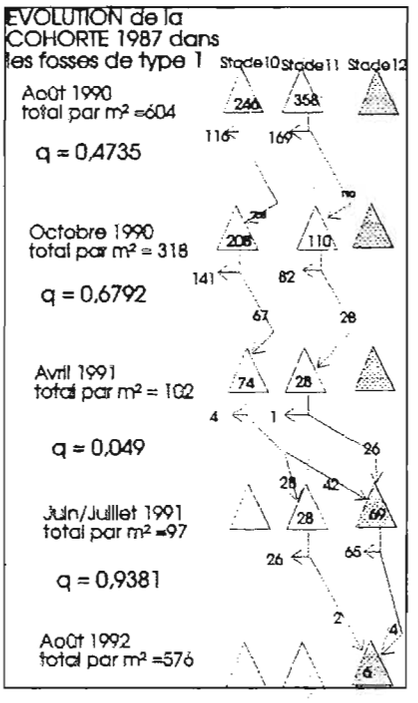
Annexe IV.21.a : Cohorte 1989 dans les fosses de type 1:



Annexe IV.21.b : Cohorte 1988 dans les fosses de type 1:

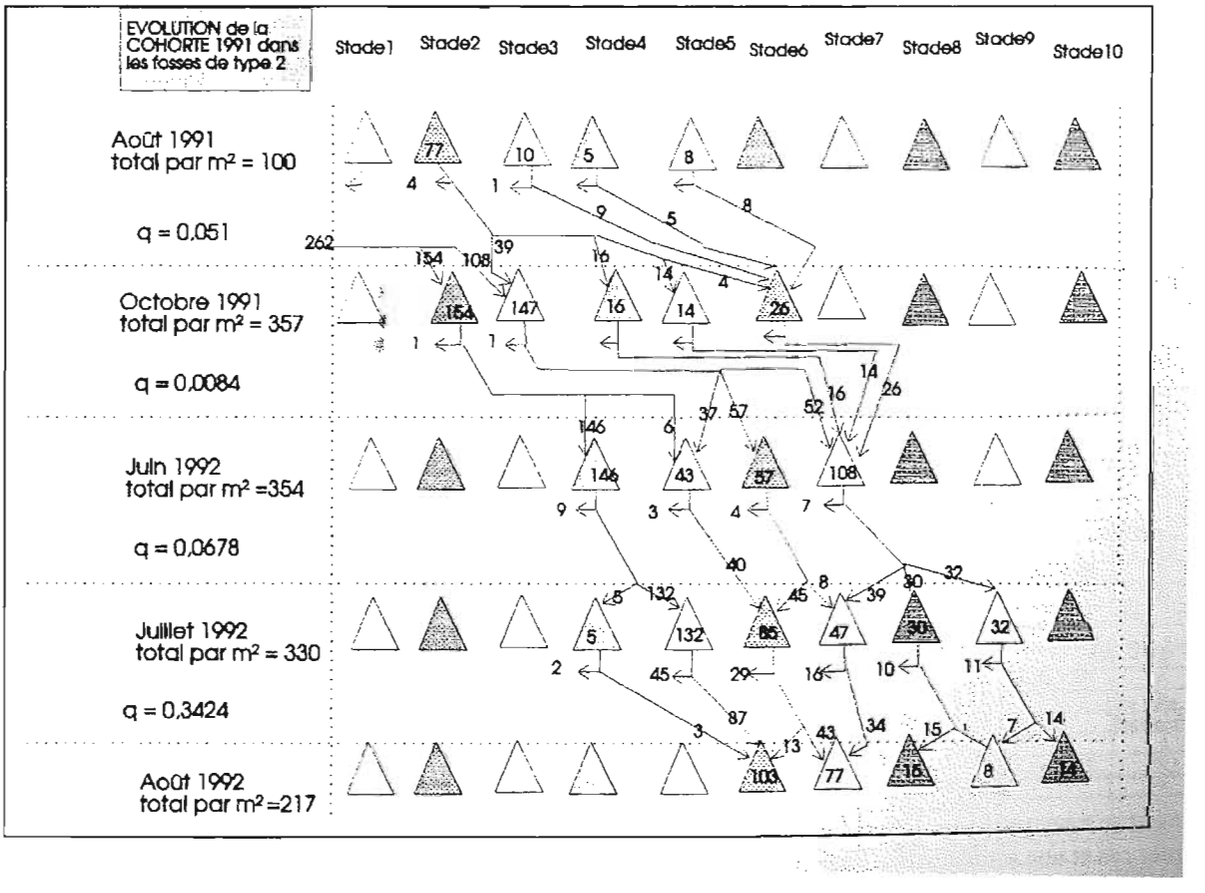


Annexe IV.21.c : Cohorte 1987 dans les fosses de type 1:

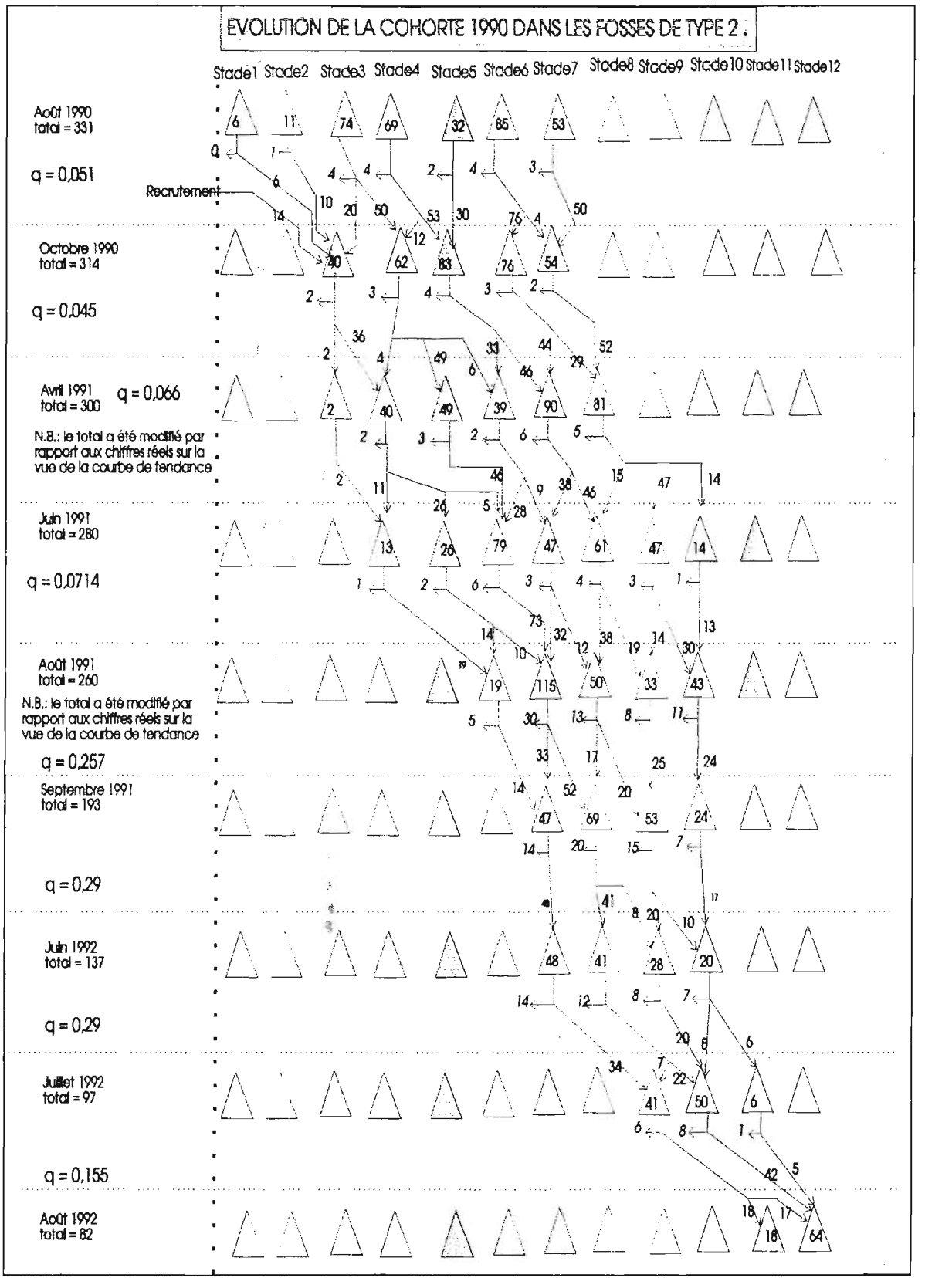


Les données concernant la 4ème année de développement de cette cohorte 1987 , de même que celles correspondant à la dernière année du développement de la cohorte 1986 , ne seront pas présentées sous forme graphique car tous les individus étant au dernier stade , il n'apparaît guère que les phénomènes de mortalité . La mortalité se confondrait par ailleurs sur ces graphiques avec l'émergence .
Ces données sont par contre bien évidemment intégrées dans l'analyse statistique qui suit.

Annexe IV.22.a : Cohorte 1991 dans les fosses de type 2 :

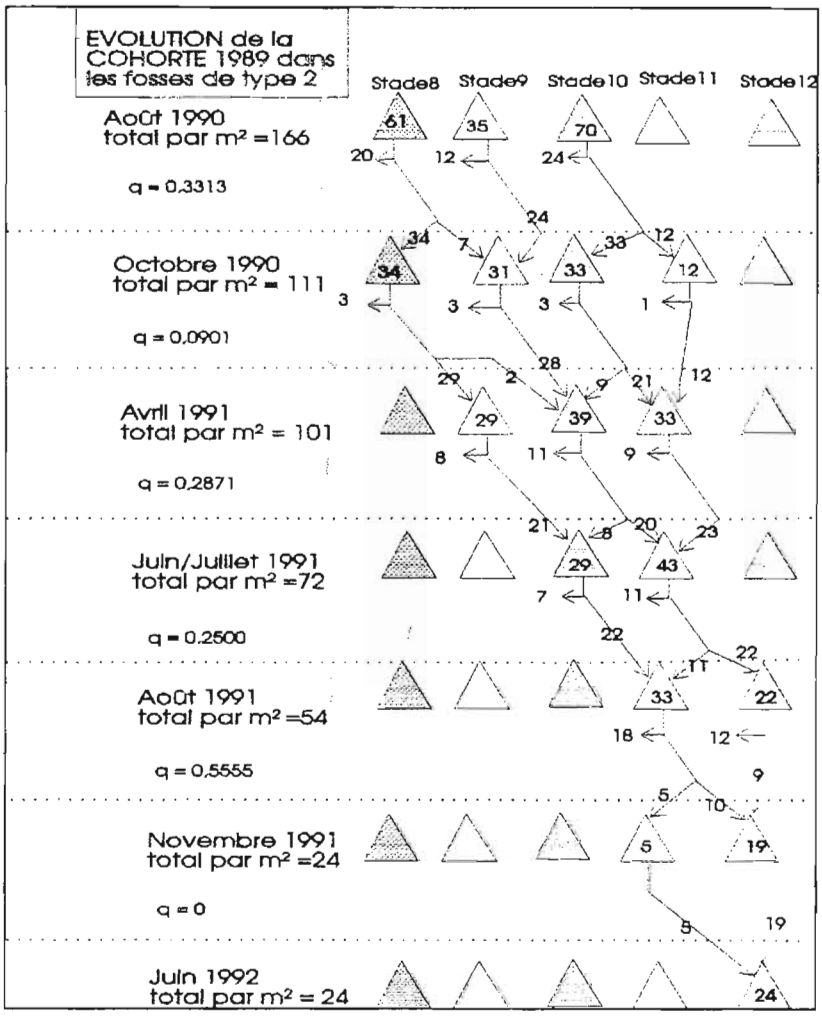


Annexe IV.22.b : Cohorte 1990 dans les fosses de type 2:



En Avril et Août 1991 , les effectifs globaux ont été corrigés car il y avait eu une sous estimation dans le premier cas et une surestimation dans le second . Les proportions des différents stades n'ont pas été modifiées , mais l'abondance globale a été corrigée en se servant de la valeur indiquée par la courbe de tendance de la figure IV.25.

Annexe IV.22.c : Cohorte 1989 dans les fosses de type 2:



Pour les mêmes raisons que dans les fosses de type 1 les données concernant la dernière année de développement, ne sont pas présentées pour la cohorte 1988 .

Annexe IV.23 :

AOUT 1990		FOSSES					
COHORTES	Stades	H1	H2	H3	H4	MOY.	std
		%	%	%	%	%	
année 1986	12	0	0	3,12	0,00	0,78	1,56
	11	0	0	3,43	6,50	2,48	3,13
	total:	0	0	6,55	6,50	3,26	3,767
année 1987	11	10,94	10,20	11,80	6,50	9,86	2,33
	10	5,25	6,13	5,35	11,76	7,12	3,12
	total:	16,20	16,325	17,15	18,259	16,982	0,949
année 1988	10	0	0	5,35	0	1,34	2,67
	9	10,27	14,76	8,26	18,78	13,02	4,70
	8	15,06	13,32	11,76	8,06	12,05	2,98
	total:	25,3297	28,086	25,38	26,836	26,407	1,319
année 1989	8	0	0	0	3,25	0,81	1,62
	7	19,23	7,81	16,74	5,78	12,39	6,59
	6	13,36	12,68	7,27	9,94	10,81	2,79
	5	2,50	9,74	1,44	7,44	5,28	3,96
	total:	35,09	30,23	25,45	24,771	28,885	4,799
année 1990	4	0,83	0	0	0	0,21	0,41
	3	7,52	9,74	10,19	0,76	7,05	4,35
	2	11,10	12,68	7,27	6,86	9,48	2,87
	1	3,94	2,94	8,02	13,01	6,98	4,58
	total:	23,38	25,36	25,48	21,996	24,054	1,677

AOUT 1991					
COHORTES	Stades	H1	H3	MOY.	std
		%	%	%	
année 1986	1	0	0	0	0
	total:	0	0	0	0
année 1987	1	0	0	0	0
	1	0	0	0	0
	total:	0	0	0	0
	1	0,00	1,1	0,58	0,8
année 1988	1	4,99	2,28	3,63	1,9
	total:	4,98602	3,4289	4,207	1,1011
	1	0	2,28	1,1	1,6
	9	12,7	5,34	9,03	5,22
année 1989	8	10,3	3,5	6,9	4,80
	7	0	4,1	2,07	2,92
	total:	23,0196	15,261	19,14	5,4865
année 1990					
	7	10,3	4,1	7,20	4,38
	6	15,4	9,1	12,2	4,47
	5	14,6	4,97	9,80	6,83
	4	2,75	0,00	1,3	1,9
	total:	43,1034	18,184	30,64	17,62
année 1991					
	4	0	1,1	0,55	0,78
	3	0	1,9	0,97	1,3
	2	7,50	16,2	11,85	6,20
	1	21,3	43,82	32,6	15,8
	total:	28,891	63,125	46,01	24,207

COHORTES	Stades	H1
		%
année 1986	total:	0
année 1987	total:	0
année 1988	12	0,91
	11	3,50
	total:	4,41
année 1989		
	10	1,89
	9	7,00
	total:	8,89
année 1990	8	10,19
	7	8,86
	total:	19,048
	7	8,89
année 1991	6	28,61
	5	6,83
	total:	44,328
année 1992	5	6,79
	4	6,27
	3	3,57
	2	4,90
	1	1,79
	total:	23,319

Annexe IV.24 :

	Août 1990					
	H7	H8	H9	H10	moyenne	std
cohorte88	12,6	13,09	18,13	10,97	13,70	3,09
cohorte 89	27,47	31,26	38,52	23,75	30,25	6,31
cohorte 90	59,92	55,65	43,35	65,28	56,05	9,34
	Août 1991					
	H7	H8	H9	H10	moyenne	std
cohorte 89		9,35	9,25	8,2	8,93	0,64
cohorte 90		53,42	34,71	50,24	46,12	10,01
cohorte 91		37,23	56,04	41,55	44,94	9,85
	Août 1992					
	H7	H8	H9	H10	moyenne	
cohorte 90		16,52			16,52	
cohorte 91		47,32			47,32	
cohorte 92		36,15			36,15	

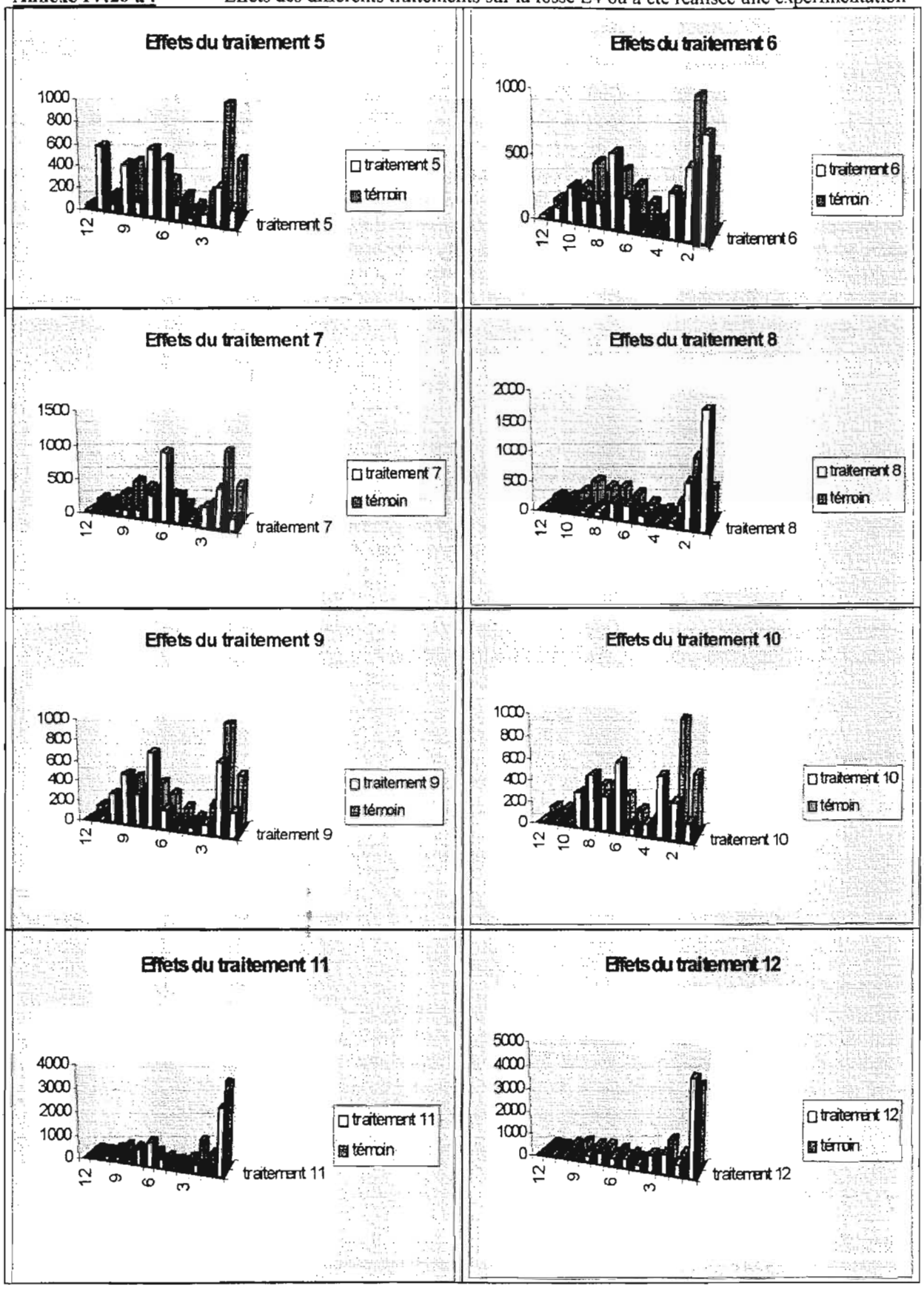
Annexe IV.25 :

âge de la cohorte	fosses de type 1 témoin	fosse de type 1 recouvertes	fosses de type 1 témoin	fosse de type 1 recouvertes	fosses de type 1 témoin	fosse de type 1 recouvertes	fosses de type 1 témoin	fosse de type 1 recouvertes
	Août 1990		Octobre 1990		Avril 1991		Juillet 1991	
1992								
1991							1437	0
1990	1188	0	*1033*	0	1248	0	1175	0
1989	1783	*860*	1259	1117	971	1043	705	974
1988	1287	621	802	412	401	201	273	127
1987	823	267	641	172	160	133	110	100
1986	0	0	0	0	0			
total	5081	1748	3735	1701	2781	1469	3700	1201

âge de la cohorte	fosses de type 1 témoin	fosse de type 1 recouvertes	fosses de type 1 témoin	fosse de type 1 recouvertes	fosses de type 1 témoin	fosse de type 1 recouvertes	fosses de type 1 témoin	fosse de type 1 recouvertes
	Novembre 1991		Mai 1992		Juin 1992		Août 1992	
1992							666	
1991	1517	0	1772	0	1559		1266	
1990	587	0	614	0	702		544	
1989	504	102	384	*223*	356	121	254	44
1988	247	654	170	494	166	504	126	134
1987	40	200	0	83	26	83		
1986								
total	2895	956	2940	800	2809	708	2856	178

Si les données concernant les fosses témoins sont une moyenne et de ce fait peu soumis aux fluctuations d'échantillonnage , les données concernant les fosses recouvertes résultent d'une pression d'échantillonnage plus faible et présentent donc des fluctuations d'échantillonnage. Les valeurs aberrantes seront présentées sur le tableau ci-dessous en caractères plus petits. L'abondance dans les fosses expérimentées était plus faible avant que ne commence l'expérimentation

Annexe IV.26 a : Effets des différents traitements sur la fosse E4 où a été réalisée une expérimentation



Annexe IV.26 b : Effets des différents traitements sur la fosse E4 où a été réalisée une expérimentation Analyse des interactions.

Traitement 5 :

Dans ce traitement les effectifs du stade 10 ont été multipliés par 1,4 .Comparé au témoin il existe un pic de stade 11 , qui correspond très vraisemblablement aux individus introduits , ce qui prouve qu'il y a eu croissance. Le nombre de stades 10 est même plus faible que la normale . Placées en situation de compétition ces larves présenteraient une croissance plus rapide et synchrone.

WISSINGER (1989) a montré en expérimentant en laboratoire , que chez *Libellula lydia et luctuosa* , les larves grandissent significativement plus lorsqu'elles sont à des densités assez élevées . Lorsque le nombre et donc la compétition (ressources fixes en laboratoire) augmente , des effets négatifs apparaissent (cannibalisme, même entre stades très voisins).

Dans ce traitement , les effets négatifs ne se feraient sentir que sur la cohorte 1991 (stades 1, 2 & 3) qui pourrait avoir subi une prédation plus importante , de la part de ces stades 10/11 ou de la part des individus des cohortes 1990 et 89 .

Traitement 6:

Le traitement 6 correspond à une introduction plus massive de stades 10 et 11 (x 2,5) .

On observe une augmentation des effectifs des stades 10 et 11 par rapport au témoin .La première remarque est que dans ce cas , la croissance a été nettement moins rapide .Ceci est cohérent vis à vis des conclusions de WISSINGER qui prévoyait que la croissance et la survie diminueraient lorsque la densité augmenterait au dessus d'un seuil.

On note aussi dans cette parcelle une diminution des stades 8 & 9 , une augmentation des stades 6 & 7 , une diminution des stades 4 & 5 , et enfin une augmentation des stades 1, 2 & 3 . Ces « dents de scie » pourraient n'être attribuées qu'à des fluctuations d'échantillonnage.....

Traitement 7:

En multipliant par 2 l'abondance du stade 7 , on observe ultérieurement une augmentation des effectifs des stades 7 , mais pas des stades 8 , ce qui témoigne d'une absence de croissance et confirme l'idée d'une croissance densité dépendante .

Les stades 4 & 5 sont nettement réduits , probablement en raison d'un effet de prédation des stades 7 trop nombreux.

Traitement 9 :

Le traitement étant identique , les résultats devraient l'être .On retrouve la surabondance de stades 7 et la sous abondance de stades 4 & 5 .Les stades 1 & 2 sont plus nombreux , ce qui pourrait s'expliquer par leur consommation plus réduite par les stades 4 & 5 eux même consommés par les stades 7 .

Je n'ai guère d'explications plausibles à apporter à la surabondance des stades 9 & 10 , si ce n'est que leur survie et leur croissance ont peut-être été favorisées par la consommation de stades 7 .

Traitement 10 :

Ce traitement consiste à ne multiplier que par 1,5 la densité des stades 7 .

On en retrouve une partie au stade 8 , ce qui témoigne de leur croissance ; on note encore le creusement des effectifs des stades 4 & 5.

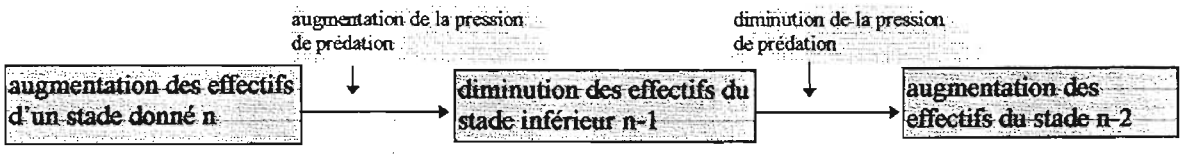
Annexe IV.26 b : Analyse des interactions. Suite

Traitement 8:

Une multiplication par 4 du nombre des stades 6 entraîne les phénomènes déjà cités concernant la réduction des effectifs des stades 4 & 5 et une augmentation en retour des stades 2&3 .

WISSINGER & McGRADY (1993) ont étudié l'effet de la prédation de deux Anisopères (*Trama lanceolata et Erythemis simplicicollis*) sur deux Zygoptères (*Enallagma aspersum et Ischnura verticalis*).La première espèce élevée seule exerçait un taux de prédation , la seconde aussi , mais mises en présence l'effet de prédation des deux était inférieur à la somme des deux effets .En fait *Trama* exerçait une certaine prédation sur *Erythemis*, ce qui avait un effet globalement positif sur les populations des deux espèces de proies .Les effets directs négatifs induits par *Trama* sur les Zygoptères étaient ainsi partiellement compensés par l'effet positif indirect .

Dans le cas présent , le raisonnement n'est pas à l'échelle de plusieurs espèces , mais des différentes cohortes de la même espèce, et peut être schématisé comme suit :



On ne retrouve pas ces stades 6 aux stades supérieurs ,ce qui témoigne de leur absence de croissance. Leur abondance est même inférieure à la moyenne , ce qui laisse supposer qu'ils sont morts ou ont été consommés. Je n'ai pas retrouvé de stades 6 morts en quantités anormales en échantillonnant en Septembre .Ils ont du être consommés , mais par qui puisque les stades plus âgés semblent moins abondants que la normale.

On retrouve ici le même genre de phénomènes que dans l'expérimentation sur la fosse E3, où le nombre de derniers stades avait été exagérément augmenté .Cela avait abouti à une réduction globale de presque tous les effectifs , comme si les réactions de cannibalisme « s'emballaient » , n'étant plus un mécanisme régulateur mais un réel moyen de trouver de la nourriture . Cette idée m'est largement induite par le comportement des larves lors du tri des échantillons : les stades 7 à 10 présentent des réactions quasi systématiques de prédation sur des individus du même stade qu'eux , ce qui normalement n'est pas le cas .L'interprétation n'est qu'hypothétique : soit les larves sont réellement très affamées car l'abondance de stades 6 a diminué le stock de plancton disponible., soit elle ont fait un apprentissage du cannibalisme , soit les deux hypothèses s'imbriquent .

Traitement 11 :

Les stades 5 ont été multipliés par 2.Ils se retrouvent globalement au stade 6 voir 7, avec une diminution des stades 3, 4 & 5 vraisemblablement lié à la prédation , mais là encore une diminution du stade supérieur 8 .

Ce phénomène ayant déjà été mis en évidence dans les interactions concernant le stade 8 , il semblerait que des stades plus jeunes puissent interférer avec des stades plus âgés , vraisemblablement par l'intermédiaire de réactions de compétition trophique et/ou spatiale .

Traitement 12 :

En doublant l'abondance de tous les stades (excepté les stades 1, 2 & 3 qui n'étaient pas disponibles en Mai) , la théorie aurait voulu que les effectifs soient sensiblement doublés .

La réalité est tout autre , la densité observée en Septembre est il est vrai significativement supérieure tous stades confondus , mais pas doublée (4069 individus au m² contre 3482 pour les parcelles témoin).

Ceci semblerait indiquer qu'il existe une capacité limite d'entretien des stades larvaires propre à chaque fosse.

BIBLIOGRAPHIE

AGUESSE P. & P. TESTARD, 1967. Developpement et productivité des larves d'Aeshnidae (Odonata) **in M. Lamotte et F.Bourlière,Problèmes de productivité biologique,Masson,Paris**. 182-198.

ALCOCK,J.,1987. Male reproductive tactics in the libellulid dragonfly Paltothemis lineatipes:: temporal partitionning of territories. **Behaviour 103 (1/3) :** 157-173

ALCOCK,J.,1989. The mating system of Brechmorhoga pertinax (Hagen): the evolution of a brief patrolling bouts in a territorial dragonfly (Odonata:Libellulidae). **J.Insect.Behav. 2 (1):** 49-62

ALLAN,J.D.,1982. Feeding habits and prey consumption of three setipalpian stoneflies (Plecoptera) in a mountain stream. **Ecology 63(1):** 26-34

AMOROS,C., 1984. Crustacés Cladocères. **Bull.Soc. Lin. Lyon 5 (3,4):** 71-146

ANDRE,P., P. LEGENDRE et P.P. HARPER, 1981. La sélectivité de trois engins d'échantillonnage du benthos lacustre . **Annl Limnol.17 (1):** 25-40

ANHOLT,B.R.,1990. An experimental separation of interference and exploitative competition in a larval damselfly. **Ecology 71 (4) :** 1483-1493

ANHOLT,B.R.,1990. Size-biaised dispersal prior to breeding in a damselfly . **Oecologia 83 :** 385-387

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

ANHOLT,B.,1992. Growth rate mortality tradeoffs mediated by activity consequences of sexe specific differences in lestes disjunctus . **Bull.N.AM.benthol.Soc. 9 (1) :** 112

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

ARAI,Y. & K.MURABAYASHI,1983. Life history and ecology of Aeshna juncea (L.) in Chichibu district . I Larval period . **Nature & Insects 18 (13):** 32-33

ASKEW,R.R. & D.P. FRES, 1988. The dragonflies of Europe. **Harley Books**

BAKER,J.H. & L.ABRADAM,1976. The rôle of bacteria in nutrition of aquatic detrivors. **Oecologia 24:** 95-104

BAKER,R.L., 1986. Food limitation of larval dragonflies: a field test of spacing behaviour . **Can.J.Fish.Aquat.Sci. '« (9).** 1720-1725

BAKER,R.L.,1986. Effects of density disturbance and waste products on growth of larval Enallagma ebrium (Hagen) (Odonata:Coenagrionidae) **Can.Ent. 118 (4):** 325-328

BAKER,R.L. & B.W.FELTMATE,1989. Depth selection by larval Ischnura verticalis (Odonata:Coenagrionidae) : effects of temperature and food. **Freshw.Biol.22:** 169-175

BANKS,M.J. & D.J. THOMPSON , 1985. Emergence , longevity and breeding area fidelity in Coenagrion puella (L) (Zygoptera:Coenagrionidae). **Odonatologica 14 (4) :** 279-286

BANKS,M.J. & D.J. THOMPSON,1987. Lifetime reproductive success of the damselfly Coenagrion puella. **J.Anim.Ecol. 56 :** 815-832

BANKS,M.J. & D.J.THOMSON , 1987. Regulation of damselfly populations: the effects of larval density on larval survival, development rate and size in the field. **Freshw.Biol.17 (2):** 357-365

BARBAULT,R.,1981. Ecologie des populations et des peuplements. **Masson,Paris**

BARBAULT,R.,1992. Dynamique des peuplements.Effets de la variabilité à différentes échelles, de l'individu aux systèmes de populations interconnectées. **in Hiérarchies et échelles en Ecologie.Naturalia Publication.** 127-155

BARBAULT,R.,1992. Ecologie des peuplements .Structure,dynamique et évolution. **Masson,Paris**

BATUT,J,.1965. Etude de la faune submicroscopique de quelques tourbières à Sphaignes. **Hydrobiologica,25:** 239-276

BEGON,M.,1983. Abuses of mathematical techniques in ecology : applications of model of JOLLY's capture-recapture method. **Oikos 40 :** 155-158

BENETT,S. & P.J. MILL,1993. Larval development and emergence in Pyrrhosoma (S) (Zygoptera:Coenagrionidae). **Odonatologica 22 (2) :** 133-145

BENKE,A.C. & S.S. BENKE,1975. Comparative dynamics and life histories of coexisting dragonfly populations. **Ecology 56 (2):** 302-317

BENKE,A.C.,1978. Interactions among coexisting predators, a field experiment with dragonfly larvae. **J.Anim.Ecol. 47:** 335-350

BERRIL,M.,L.ROWE, L.HOLLETT & J.HUDSON, 1987. Response of some aquatic benthic arthropods to low pH. **Ann.Soc.Roy.Zool.Belg. 117:** 117-128

BLOIS,C.,1982. Selection de proies de tailles différentes en fonction de leur abondance absolue et relative par les larves d'Anax imperator (Leach) (Anisoptera: Aeshnidae) **Odonatologica && (3):** 211-218

BLOIS,C., 1988. Spatial distribution and interactions between Anax imperator (Leach) larvae at different development stages (Anisoptera:Aeshnidae). **Odonatologica 17 (2):** 85-98

BLOIS-HEULIN,C., 1990. Familarization and spatial distribution in Anax imperator Leach larvae (Aeshnidae). **Ethol.Ecol et Evol. 2 :** 335-344

BONETT,D.G.,1987. Estimating the size of close populations using inverse multiple-recapture sampling . **Biometrics 43 :** 985-991

BOURNERIAS,M.,1980. Tourbières. **Encyclopedia Universalis,16:** 199-202

BROWNIE .C. & al..,1986. Constant parameter capture-recapture models . **Biometrics 42** 561-574

BROWNIE C; & K.H.POLLOCK,1985. Analysis of multiple capture recapture data using band-recovery methods. **Biometrics 41 :** 411-420

BRUENGER,R.,1982. The redox potentiel as an indicator of microbial metabolic processes in North German Waters. **Radiat. Environ. Biophys. 21 (2)** 141-154

BRUNHES J,FRANCEZ A.J., MOLLET A.M & O.VILLEPOUX;1989. Etude botanique et zoologique du site de Chamedaze . **Université Clermont II. rapport multigraphie.** 103p

BUCHWALD,R.,1992. Vegetation and dragonfly fauna , caracteristics and exemples of biocenological field studies. **Vegetatio 101** 99-107

BUCKLAND,s.T.,1980. A modified analysis of the JOLLY-SEBER capture-recapture model . **Biometrics 36** 419-435

BUCKLAND S.T., 1982 A note on the Fourier Series Model for Analysing Line Transect Data. **Biometrics 38** 469-477

BULOW,K.Von, 1929. Allgemeine Moorgeologie Einführung in das Gesamtgebiet der Mookunde. **Handb.d. Moorkunde,1, Borntraeger Verl., Berlin :** 308p +95 fig.

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

CARON,E. & J.D. PILON , 1992. Cycle biologique de Cordulia shutleffi (Scudder) dans les Basses Laurentides du Québec (Anisoptère: Corduliidés) . **Odonatologica 21 (4):** 481-488

CHAO,A.,1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability . **Biometrics 43** 783-791

CHONDHURY,S.H. & E. RAHMAN ,1984. Food preference and rate of feeding in some dragonfly larvae (anisoptères:Odonata). **Annls Ent.NewDelhi é(1) :** 1-6

CLAUS-WALKER,D.B.,1992. Density dependant cannibalism in larvae of the dragonfly Epitheca cynosura (say). Bull.N.Am.Benthol. Soc. 9 (1): 142-143

CLOAREC,A.,1977. Alimentation de larves d'Anax imperator (L) dans un milieu naturel (Anisoptera:Aeshnidae). **Odonatologica 6 (4):** 227-243

CLOBERT ,J. & J.D. LEBRETON,1985. dependance de facteurs de milieu dans les estimateurs de taux de survie par capture-recapture. **Biometrics 41** 1031-1037

CLOBERT,J. & R.PRADEL,1993. Modélisation de quelques paramètres démographiques dans les populations animales suivies par capture . marquage et recapture: revue et perspectives. **in Biométrie et Environnement. LEBRETON,J.D. & ASSELAIN,1993** 151-173

CLOBERT,J., LEBRETON,J.D.,CLOBERT-GILLET,M. & COQUILLART,H., 1993. The estimation of survival in bird populations by capture -recapture or sightings of marqued individuals. **Statistiqcs in Ornithologiy,Morgan B.J.T. & North P.M.,Ed Springer Verlag ,New York:** 197-209

CONRAD,K.F.,1992. Relationships of larval phenology and imaginal size to male pairing succes in Argia vivida Hagen (Zygoptera : Coenagrionidae). **Odonatologica 21 (3) : 335-342**

CONVEY,P.,1988. Cometition for perches betwen larval damselflies : the influence of perch une on feeding efficiency , growth rate; and predator avoidance. **Freshw.Biol.19 (1):** 15-28

COOK,L.M. & al ,1967. The accuracy of a population estimation from multiple recapture data. **J.Anim.Ecol 36 (1)** 57-60

COPPA,G;1989a. Les Odonates du département de la Marne (51). **Martinia 5 (2) :** 29-35

COPPA,G.,1989b. Aménagements de biotopes à Odonates sur les tourbières de moyenne altitude dans les Ardennes (08). **Martinia 5 (4):** 91-95

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

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

COQUILLARD,P. & D.R.C. HILL,1996. Modélisation et simulations d'écosystèmes. Des modèles analytiques à la simulation à événements discrets. **Colllection Ecologie,Masson.**

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

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

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

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

CROWLEY,P.M., P.M. DILLON, D.M. JOHNSON & C.N.WATSON,1987. Intraspecific interference among larvaer in a semi-voltine dragonfly population . **Oecologia 71:** 447-456

CROWLEY,P.H. & E.K. MARTIN,1989. Functional responses and interférance within and between year classes of a dragonfly population. **J.L.N.Am.benthol.Soc. 8 (3):** 211-221

DEACON,K.J.C. 1975 The seasonal regulation of Leucorrhinia intacta .Hagen (Odonata : Libellulidae). **M.SC.Thesis Univ.Waterloo,Canada**

DEACON,K.J.,1981. Seasonality of tempoerate zone Odonata. **Abstr.Pap.6th Symp.Odonatol.,Chur.** 12-13

DeBANO,S.J.,1993. Territoriality in the dragonfly Libellula saturata Uhler: Mutuel avoidance or ressource defense? (Anisoptera:Libellulidae): **Odonatologica 22 (4):** 431-441

DEGRANGE,C.,1989. Origine et évolution de quelques elements de l'entomofaune d'un lac tourbière de Haute Montagne: le lac du Lait (2180 m) Parc National de la Vanoise. **Trav.Sci.Parc naton.Vanoise, XVII:** 167-192

DEGRANGE C; & SEASSEAU,M.D.,1970. Odonates de quelques hautes tourbières et étang à Sphaignes du Dauphiné. Trav.Lab.Hydrobiol., 61 : **89-106**

DEVAUX,J., N.LAIR & C.AMBLARD, 1983. Un écosystème lacustre profond : le lac Pavin. **in Problèmes d'Ecologie ,Ecosystèmes Limniques.Masson** 1-44

DIONNE,M.,M.BEUTLER & C.FOLT, 1990. Plant-specific expression of antiprédato behaviout by larval damselflies. **Oecologia 83 (3)** 371-377

DOMMANGET,J.L.,1987. Etude faunistique et bibliographique des Odonates de France. **Secrétariat de la faune et de la flore.Paris.**

DOMMANGET,J.L. ,J.D'AGUILAR & R.PRECHAC , 1985. Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du Nord. **Delachaux et Niestlé.**

DOWNING,S.A.,1979. Aggregation, transformation and the design of benthos sampling programs. **J.Fish.Res.Bd;Canada,36 :** 1454-1463

DREYER,W.,1988. Zûr Okologie der Hochmoorlibellen **Bonn.Zool.Beitr.39 (2/3) :** 147-152

DU FEU,C.,M. HOUNSOME & I.SPENCE,1983. A single session mark/recapture method of population estimation. **Ringing and migration 4 :** 211-226

DUDGEON,D.,1989. Life cycle , production microdistribution and diet of the damselfly Euphaea decorata (Odonata:Euphaeidae) in a Honk Kong forest stream. **J.Zool.Lond. é&è:** 57-72

DUELLI,P.,1981. Is larval cannibalism in lecewings adaptative? (Neuroptera:Chrysopidae). **Res.Popul.Ecol. 23** 193-209

DUFFY,W.G. & C.R. LISTON , 1985. Survival following exposure to subterro temperatures and respiration in cold acclimataized larvae of Enallagma boreale (Odonata:Zygoptera). **Freshw.Invertbr.Biol. 4 (1):** 1-7

DUFFY,W.G.1984. The population ecology of the damselfly Lestes disjunctus disjunctus (Zygoptera:Odonata) in the St-Mary's River .Michigan. **Ph.D;thesis StUniv.Mich.** 133

DUNHAM;M.L.,1992. Determinants of territory-holding in Pachydiplax longipennis (Odonata:Libellulidae). **Bull.N.Am.benthol.Soc. 9 (1):** 112

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

EDA,S.,1980. Tandem of Leucorrhinia dubia orientalis mâle and Sympetrum danae female . **Nature & Insects 15 (14) :** 21-22

ELIOTT,J.M.,1971. Some methods of the statistical analysis of benthic invertebrates. **Sci.Publ.Freshwater biol. Assoc..,5 :** 79-120

EVANS,R.,1987, Singing in the acid rain: Leucorrhinia dominates benthos of acidified , fishless lakes. **Bull.N.Amer benthol.Soc. '(1):** 96

FAIRCHILD,W.L.,M.C.A. O'NEILL et D.M. ROSENBERG,1987. Quantitative evaluation of the behavioral extraction of aquatic invertebrates from samples of Sphagnum moss. **JLN.Am.benthol. Soc. 6(4):** 281-287

FERNET,L. & J.G. PILON,1971. Données sur l'émergence de certaines espèces d'Odonates de la région du Cap Jaseux,Saguenay. **Ann. soc. ent. 16 (3) :** 102-111

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

FRANCEZ,A.J.,1984. Composition et fluctuations des peuplements de Cladocères dans deux lacs-tourbières du Massif Central (France). **Vie et Milieu,34:** 95-103

FRANCEZ,A.J.,1986. Sphagnum microfauna in two peat-bog of the French Massif Central. **Suo,37:** 1-6

FRANCEZ,A.J.,1988. Le peuplement de Rotifères libres de deux lacs-tourbières du Puy de Dôme (France). **Vie Milieu:38** 281-292

FINCKE,O.M.,1985. Alternative mate-finding tactics in a non territorial damselfly (odonata : Coenagrionidae). **Anim.Behav. 33 :** 1124-1137

FINCKE,O.M.,1992, Consequences of larval ecology for territoriality and reproductive succes of a neotropical damselfly.. **Ecology 73 (2) :** 449-462

FOLSOM,T.C.,1979. Equations relating commonly used morphological measurements of Anax junius(DRURY) (Anisoptera: Aeshnidae) including an allometric analysis of size. **Odonatologica 8 (2):** 103-109

FORGE,P.,1981. Developpement et rendement de croissance des larves d'Urothemis assignata (selis) (Odonata:Libellulidae) dans la région de Lamto . **ActaOecol. 2 (3): 213-226**

FORSYTH,A. & R.D. MONTGOMERIE,1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly Calopteryx maculata sneaking by older males. **Behav. Ecol. Sociobiol. 21 (2) :** 73-81

FOX,L.R.,1975. Cannibalism in natural populations. **Ann.Rev.Ecol. Syst. 6:** 87-106

FRANCEZ,A.J. & J.BRUNHES,1983. Odonates des tourbières d'Auvergne(Massif Central)et répartition en France des Odonates d'altitude. **Notulae Odonatologicae** 1-8

FRANCEZ,A.J.,1984. Composition et fluctuations des peuplements de Cladocères dans deux lacs-tourbières du Massif Central (France). **Vie et Milieu,34:** 95-103

FRANCEZ,A.J.,1985. Les Odonates d'Auvergne : répartition de quelques espèces rares ou peu connues .Essai de zoogéographie régionale . **Entomologiste 4& (3):** 101-111

FRANCEZ,A.J.,1986. Sphagnum microfauna in two peat-bog of the French Massif Central. **Suo,37:** 1-6

FRANCEZ,A.J.,1987. Successions écologiques dans les tourbières: le peuplement de Rotifères du lac-tourbière de Chambedaze (Puy de Dôme.France). **Bull. Ecol.,18:** 31-38

FRANCEZ,A.J.,1988. Le peuplement de Rotifères libres de deux lacs-tourbières du Puy de Dôme (France). **Vie Milieu:38** 281-292

FRANCEZ,A.J.,1991. Production primaire et accumulation de matière organique dans les tourbières à Sphaignes des Monts du Forez (Puy de Dôme). Influence des activités humaines sur leur fonctionnement et leur évolution. **Thèse de l'Université Paris VI.** 321p

FRES,C.O.H. & MERRITT,R.,1985 The dragonflies of Great Britain and Ireland. **Harley books**

FRONTIER ,S.,1983. Strategies d'échantillonnage en Ecologie. **Masson.**

FRONTIER S. & D.PICHOT-VIALE, 1991. Ecosystèmes , Structure,fonctionnement ,évolution. **Masson**

GARDNER,A.E.,1953. The life history of Leucorrhinia bubia (V.der L.) **Entomologist's gazette. 4 :** 45-65

GARRISON,R.W. ,1978. A mark-recapture study of imaginal Enallagma cyatigerum (C.) and Argia vivida (H.) .(Zygoptera:Coenagrionidae) **Odonatologica** 7 (3) 223-236

GARRISON,R.W..,1981. Population structure of the rare damselfly *Ischnura gemina* (Kennedy) (Odonata:Coenagrionidae). **Oecologia , 48:** 377-384

GAUFFIN,A.R.,R.CLUBB & R.NEWEL,1974. Studies on the tolerance of aquatic insects to low oxygen concentrations. **Great Bassin.Nat. 34 (1):** 45-59

GERAMITA,J.M. & J.T. SMITH ,1985 Using the correct standard errors in comparing subpopulation survival rates in marked populations. **Biometrics 41 :** 281-285

GILLET F.,ROYER J.M. & VADAM J.C.,1980. Rapport concernant une étude monographique des tourbières du département du Doubs et du Nord du département du Jura: phytosociologie, autoécologie et répartition des végétaux de la tourbière,typologie, monographie de chaque tourbière. **in : Etude pluridisciplinaire des zones humindes formant le complexe étangs,marais et tourbières de Frasne (Doubs),BIDAULT M. (éd), Université de Franche-Comté,Besançon:** 125-212

GOODWILLIE,R.,1980. Les tourbières en Europe. **Collection Sauvegarde de la Nature,19.Conseil de l'Europe,Strasbourg:** 82p

GORHAM ,C.T. & D.S. VODOPICH,1992. Effects of acid pH on predation rates and survivorship of damselfly nymphs. **Hydrobiologica242 (1)** 51-62

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

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

GRIBBIN,S.D. &D.J.THOMPSON,1991. Emergence of the damselfly *Pyrrhosoma nymphula*(Sulzer) (Zygoptera:Coenagrionidae) from two adjacent ponds in Northern England **Hydrobiologica 209:** 123-131

GROLIERE,C.A.,1977. Contribution à l'étude des Sphaignes III. Etude mathématique des résultats. **Protistologica,1 :** 295-311

GULUBKOV,S.M.,1986. Relashionship between growth and energy metabolism in larvae of aquatic insects. **Tez Dokl.V.S'ezd vsesoyuz. gidrobiol. Obschch.,Tol yatti,** 138-140

HAIRSTON,N.G.,1989. Ecological experiments. Purpose,design, and execution. **Cambridge Univ. Press,**

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

HALVERSON,T.,1993. Temperature dependant embryogenesis in Aeshna tuberculifera (Walker) and Plathemis lydia (Drury) under field and laboratory conditions (Anisoptera:Aeshnidae, Libellulidae). **Odonatologica 12 (4) :** 367-373

HAMILTON,J.D. & R.D. MONTGOMERIE,1989. Population demography and sexe ratio in a neotropical damselfly (Odonata: Coenagrionidae) in Costa-Rica.. **J.Trop.Ecol. 5 :** 159-171

HARPER,P.P. ,1973. Emergence,reproduction and growth of Retpalpian Plécoptera in Southern Ontario. **Oïkos 24:** 94-107

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

HARVEY,J.F. & P.S. CORBET, 1985. Territorial behaviour of larvae enhances mating succes of males dragonflies. **Anim;Behav. 33(2):** 561-565

HASSAN,A.T.,1976. Studies on the rosting behaviour of Palpopleura lucia lucia 5drury) and Acisoma panarpoides inflatum(Selys) (Odonata:Libellulidae). **Odonatologica 5 (4) : 323-329**

HAYES,R.J. & S.T.BUCKLAND,1983. Radial-distance models for the line-transect method. **Biometrics 39** 29-42

HEADS,P.A.,1986. The coast of reduced feeding due to predator avoidance: potential effects of growth and fitness in *Ischnura elegans* larvae (Odonata:Zygoptera) **Ecol.Ent.11:** 369-377

HENRIKSON,B.I., 1988. The absence of antipredator behaviour in the larvae of Leucorrhinia dubia and the consequences of their distribution. **Oïkos 51 (2) :** 179-183

HILDREW,A.G., C.R. TOWNSEND & J.HENDERSON,1980. Interactions between larval size, microdistribution and substrate in the stoneflies of an iron rich stream. **Oikos 35:** 387-396

HOPPER, K; & P.H. CROWLEY, 1992. How to behave aroud cannibals: a density-dependent dynamic game. **Bull.N;Am.benthol.Soc. ç (1).** 143

HOUSE,N.L., 1988. The ecology of Leucorrhinia hudsonica (Selys) (Odonata:Libellulidae) in Newfounland bog pools. **B.Sci.Thesis Memorial Univ.Newfounland. St-John's (Canada)** 110

HUGGINS,D.G. & M.B. DUBOIS,1982 Factors affecting microdistribution of the two species of burrowing dragonfly larvae, with notes on their biology. **Odonatologica 11(1)** 1-14

ITO,Y.,1978. **HIKAKU Seitaigaku (Comparative ecology),2nde ed. Tokyo:Iwanami.** 421p

JACOBS,M.E.,1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. **Ecology 36:** 566-586

JOHANSSON,F.,1991. Foraging modes in an assemblage of Odonates larves, effects of prey and interférence. **Hydrobiologica 209:** 79-87

JOHANSSON, F., 1992.a Predator life style and prey mobility : a comparaison of two predatory odonate larvae. **Arch.Hydrobiol.126 (2):** 136-173

JOHANSSON, F., 1992.b Intraguild predation and cannibalism in Odonate larvae. effects of faraging behaviour and zooplancton availability . **Bull.N.Am.benthol. Soc. 9 (1) :** 142

JOHANSSON, F., 1992.c Effects of zooplancton availability and foraging mode on cannibalism of three dragonfly larvae. **Oecologia 91 :** 179-183

JOHANSSON, F., 1993 Diel feeding in larvae of four odonates species. **J.Insect.Behav. 6 (2):** 253-264

JOHANSSON,F. & A.N. NILSSON, 1991. Freezing tolerance and drought resistance of Somatochlora alpestris (Selys) larvae in boreal temporary pools (Anisoptera: Corduliidae) **Odonatologica 20 (2):** 245-252

JOHNSON,D.M. 1986. The life history of Tetragoneuria cynosura (SAY) in Bay's Montains lake , Tenessee, United States (Anisoptera: Corduliidae). **Odonatologica 15 (1) :** 81-90

JOHNSON,D.M.,1987. Dragonfly cohort-splitting: hypothese tested and suggested. **Bull.N.Amer.benthol.Soc.4(1):** 71-81

JOHNSON, D.M.,1991. Egg density and predation on dragonfly survival , growth ans voltinism. **Bul.N.Am.benthol.Soc 8 (1):** 145

JOHNSON,D.M.,1992, Identification of the year-classes among final-instar larvae of a semivoltine dragonfly. **Bull.N.Am.benthol. 9 (1):** 143

JOHNSON,D.M. & P.H. CROWLEY,1980. Habitat and seasonal segregation among coexisting odonata larvae. **Odonatologica 9(4):** 297-308

JOHNSON,E.G. & R.D.ROUTLEDGE.1985. The line transect method: a nonparametric estimator based on shape restrictions. **Biometrics 41** : 669-679

JOLLY,G.M.,1963. Estimates of population parameters from multiple recapture data with data with both death and dilution- deterministic model. **Biometrika,50,** 113-28

JOLLY,G.M.,1965 . Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. **Biometrika, 52,** 225-247

JONSON,C.,1968. Seasonal ecology of the dragonfly Oplonaeschna armata Hagen (Odonata:Aeshnidae). **Amer.Midl.Nat.80:** 449-457

JOSEPH,K.J. et A.R. LAHIRI,1989. The diel patterns of communal roosting behaviour in Potamarcha congener ® (Anisoptera: Libellulidae). **Adv.Odonatol.4 :** 45-52

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

KAZDA,J.,1980. Mycobacterium sphagni sp.nov. **Ins.J.syst.Bacteriol. 30:** 77

KIVINEN,E. & PAKARINEN,P.,1981. Geographical distribution of peat ressources and major peatland complex types in the world. **Annales Academiae Scientarum Fennicae , Series A,III Geologica-Geographica,132:** 5-28

KOENIG,W.D.,1992. Level of female choice in the white-tailed skimmer Plathemis lydia (Odonata:Libellulidae). **Behaviour 119 (3/4) :** 193-224

KOENIG,W.D.1990. Territory size and duration in the White-tailes skimmer Plathemis lydia (Odonata: Libellulidae). **J.Anim.Ecol. 59 (1) :** 317-333

KOENING,W.D. & S.S. ALBANO,1985. Pattern of territoriality and mating succes in the White-tailes skimmer Plathemis lydia (Odonata: Libellulidae). **Am.Midl. Nat. 114 (1) :** 1-12

KORMONDY,E.J.,1959. The systematics of Tetragoneuria, based on ecological life history and morphological evidence (Odonata : Corduliidae). **Misc.Publ.Mus;Zool.Univ;Mich. 107** : 1-79

KORMONDY,E.J. & J.L. GOWER,1965. Life history variations in a association of odonata. **Ecology 46:** 882-886

KREBS,J.R.,1978. Optimal foraging decision of rules for predators **in J.R.KREBS & N.B.DAVIES,(Eds), Behavioural Ecology: an evolutionary approach. Blackweel .sci. Publs. Oxford.** 23-63

LAWTON,J.H.,1972. Sex ratios in Odonatea larvae , with particular reference to the Zygoptera. **Odonatologica 1 (4):** 209-219

LEBRETON,J.D. & ASSELAIN,1993. Biométrie et Environement. **Masson.**

LEE.R.C.P. & P.McGINN,1986. Male territory and mating succes in *Nannothemis bella* (Uhler) (Odonata:Libellulidae). **Can.J. Zool. 64 (9):** 1820-1826

LEMEE,G.,1945. Morphologie et végétation actuelle des tourbières d'Auvergne. **Rev.SCc.Nat.d'Auvergne,11 :** 59-70

LENZ,N.,1991. The importance of abiotic and biotic factors for the structure of odonate communities of ponds (Insecta: Odonata). **Faun.okol.Mitt.6 (5/6)** 175-189

LUTZ,P.E.,1968. Life history studies on Lestes eurinus Say (Odonata) . **Ecology 49 :** 576-579

LUTZ,P.E. & E.A. McMAHAN,1973. Five years pattern of emergence in Tetragoneuria cynosura and Gomphus exilis (Odonata) . **Ann.Ent.Soc.AM. 66:** 1343-1348

LUTZ,P.E. & C.E.JENNER,1976. Life history and photoperiodic responses of nymphs of Tetragoneuria cynosura (Say). **Biol.Bull.Woods Hole 127:** 304-311

LUTZ P.E. & A. ROGERS, 1991. Thermal effects on embryonic development in four summer species of libellulidae (Anisoptera). **Odonatologica 20 (3) : 281-292**

MANLY,B.F..J. ,1984. Obtaining confidence limits on parameters of the Jolly-Seber model for capture -recapture data. **Biometrics 40 :** 749-758

MANLY,B.F..J. ,1985. A test de Jackson 's method for separating death and emigration with mark-recapture data. **Reasearches on populations ecology 27** 99-109

MARGALEF,R.,1968. Perspectives in Ecological theory. **Univ.Chicago Press; Chicago,** 111p

MARTEN,G.G.,1970. A regression method for mark-recapture estimation of population size with unequal catchability. **Ecology 51** 291-295

MARTENS,A.,1989.Aggregation of tandems in Coenagrion pulchellum (VdL.,1825) during oviposition (Zygoptera : Coenagrionidae). **Zool.Anz. 223**:124-128.

MARTENS,A.,1993. Influence of conspecifics and plant stuctues on oviposition site selection in Pyrrhosoma numphula (S) (Zygoptera : Coenagrionidae). **Odonatologica 22 (4):** 487-494

MARTENS,A. & G.REHFELDT,1989. Female aggregation in *Platycypha caligata* (Odonata:Chlorocyphidae): a tactic to evade male interference during oviposition. **Anim.Behav.38:** 369-374

MARTIN,H.T. ,D.M. JOHNSON & R.D. MOORE, 1991. Fish-mediated alternative life-history strategies in the dragonfly Epitheca cynosura. **Jl.H.N.Am.benthol.Soc.10 (3):** 271-279

MARTIN,I.D.,1985. Microhabitat selection and life cycle pattern of two *Rhyacophila species* (Trichoptera:Rhyacophilidae) in southern Ontario streams. **Freshw.Biol. 15:** 1-14

MATHAVAN,S. & T.J. PANDIAN,1977. Pattern of emergence , importation of eggs and energy export via emerging dragonfly populations in a tropical pond. **Hydrobiologica 54 (3) :** 257-272

MATHAVAN,S. & C.P. JAYA-GOPAL,1979. Effect of volume and depth of water on predatory behaviour of a tropical dragonfly nymph. **Comp. Physiol. Ecol. 4.(2):** 56-58

MAITHEY,W.,1971. Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura. **Revue Suisse de Zoologie, tome 78,fasc.2,n°13:** 367-536

MAY,M.L.,1991. Windstrobe frequency of dragonflies (Odonata : Anisoptères) in relation of temperature and body size. **J.comp.Physiol. (B) 144 (2):** 229-240

McPEEK,M.A.,1984. A laboratory study of intraspecific interference in the larvaer of the damselfly Ischnura verticalis (Says). **M.S.thesis,University of Kentucky.** 168p

McVEY,M.E.,1984. Egg release rates with temperature and body size in Libellulid dragonflies (A). **Odonatologica 13 (3) :** 377-385

MERRIL,R.S. & D.M. JOHNSON,1984. Dietary niche overlap and mutual predation among coexisting larval anisoptera. **Odonatologica 13 (3):** 387-406

MICHIELS,N.K. & A.A. DHONDT.1988. Effect of emergence characteristics on longevity and maturation in the dragonfly Sympetrum danae (Anisoptera : Libellulidae). **Hydrobiologica 171:** 149-158

MICHIELS ,N.K. & A.A. DHONDT. 1898 . Differences in male and female activity patterns in the dragonfly Sympetrum danae (S) and their relation to mate-finding (Anisoptera: Libellulidae). **Odonatologica 18(4) :** 349-364

MICHIELS,N.K. & A.A. DHONDT. 1990. Costs and benefits with oviposition site selection in the dragonfly Sympetrum danae (Odonata:Libellulidae). **Anim.Behav. 40 :** 668-687

MICHIELS,N.K. & A.A. DHONDT,1991. Sources of variations in males mating success and female oviposition rate in a non territorial dragonfly. **Behav;Ecol.Sociobiol.29 (1) :** 17-25

MIELEWCZYK,S.,1969. Odonatenlarven einiger *Sphagnum*. Moore Polens. **Polskie Pismo Entom.,39.1:** 17-81

MILLER,P.L.,1983. The duration of copulation correlates with other aspects of mating behaviour in *Orthetrum chrysostigma* (Burmeister) (Anisoptera:Libellulidae). **Odonatologica 12:** 227-238

MILLER,P.L.,1989. Communal roosting in Potamarcha congener(R) and its possible fonctions (Anisoptera: Libellulidae). **Odonatologica 18(2) :** 179-194

MILLER,P.L. & A.K. MILLER,1989. Post-copulatory « resting » in orthetrum coerulescens (F) and some other Libellulidae: time for sperm handling ? (Anisoptera). **Odonatologica 18 (1) :** 33-41

MIURA,T.,R.M. TAKAHASHI & R.J.STEWART,1990. Estimation of absolute numbers of damselfly nymphs (Odonata: Coenagrionidae) by dipper sampling in California rice fields with seasonal ,spatial distributions and associations vegetals. **J.Am.Mosquito Contr. Ass. 6 (3) :** 490-495

MOLLET,A.M.,FRANCEZ a.J.,GILLET,F.,& SCHUMACKER R.,1985. Contribution à la connaissance des tourbières d'Auvergne. Végétation et Physico-chimie des sites de Chambedaze et de la Godivelle (Puy de Dôme). **Rev.Sci;Nat.d'Auvergne,51 :** 51-59

MOORE P.D. & BELLAMY D.J.,1973. Peatlands. **Elek,London:** 221p

MOORE,A.J.,1987. The behavioural ecology of Libellula luctuosa (B) (Anisoptera:Libellulidae):1 Temporal changes in the population density and the effects of male territorial behaviour. **Ethology 75 :** 246-254

MOORE,N.W.,1953. Population density in adult dragonflies (Odonata:Anisoptera). **J.Anim.Ecol.22:** 344-359

MORIN A. & N. BOURASSA,1992; Modèles empiriques de la production annuelle et du rapport P/B d'invertébrés benthiques et d'eau courante. **Can.J.Fish.Aquat.Sci. 409 (3):** 532-539

MOSS,S.P.,1992. Oviposition site selection in Enallagma civile (Hagen) and the consequences of aggregating behaviour.(Zygoptera: Coenagrionidae). **Odonatologica 21 (2) :** 153-164

MULNET ,D., 1985. Dynamique d'une population de Leucorrhinia dubia **Mémoide de DEA de l'Univ.Paris VI:** 77p +an

MULNET ,D.,1990. Utilisation pratique des modèles de capture-recapture appliqué à une population de Leucorrhinia dubia (Odonate : Libellulidae). **Congrès d' Odonatologie de France 1990. Hors série Martinia** 16p

MULNET,D.,1996a. Durée du développement larvaire de Leucorrhinia dubia (V.der L.) (Odonate : Libellulidae) dans deux types de biotopes de tourbière. **Congrès d' Odonatologie de France 1995. Hors série Martinia**

MULNET ,D.,1996b. Etude comparative de l'émergence de plusieurs espèces d'Odonates de tourbière. **Congrès d' Odonatologie de France 1995. Hors série Martinia**

NEWBOULD,P.J.,1958. Peat-bogs. **New biology, 26:** 89-105

NORLING,U.,1975. Life cycles of Swedish Odonata . **Entomologen 4 (1):** 1-14

NORLING,U.,1976. Seasonal regulation in Leucorrhinia dubia (V.L.) (A:Libellulidae). **Odonatologica 5(3) :** 245-263

NORLING,U.,1984. Photoperiodic control of larval development in Leucorrhinia dubia (Vander Linden) . A comparaison between populations from Nothern and Southern Sweden (Anisoptera: Libellulidae). **Odonatologica 13 (4):** 529-550

NUYTS,E. & N.K. MICHIELS,1993. Integration of immediate and long term sperm precedence patterns and mating costs in an optimization model of insect copulation duration. **J.theor.biol. 160 :** 271-295

OLIVIER,L.,1938. Recherches sur la faunule des fosses de tourbage de quelques tourbières Mont-Doriennes. **Rev.Sci.Nat. d'Auvergne.**

ORIANS,G.H. & J.F.WITTENBERGER,1991. Spatial and temporal scales in habitat selection . **Am.Nat. 137 (suppl):** 29-49

OZENDA,P.,1982. Les végétaux dans la biosphère. **Doin,Paris:** 431p

PAJUNEN,V.I.,1962. Studies on the population ecology of Leucorrhinia dubia V.D.Lind.(Odon;:Libellulidae). **Ann.Zool.Soc.Vanamo 24:** 1-79

PARENT,S.,1990. Dictionnaire des Sciences de l'environnement. **Hatier-Rageot.**

PARR,M.J.,1983. An analysis of territoriality in libellulid Dragonflies (Odonata:Libellulidae). **Odonatologica 12 (1) :** 39-57

PARR,M.J. & M. PALMER,1971. The sex ratios mating frequencies and mating expectancies of three Coenagrionidés (Odonata:Zygoptera) in Northern England . **Ent.Scand. 2 :** 191-204

PELLERIN, P. & J.G. PILON , 1977. Croissance des larves de Lestes eurynus Say (Odonata:Lestidae) : méthode d'élevage en milieu conditionné. **Naturaliste Can.:102** 643-652

PIELOU,E.C.,1975. Ecological Diversity. **John Wiley and Sons,N.Y.,**

PIERCE,C.L.,CROWLEY,P.H. and D.M. JOHNSON,1985. Behavior and ecological interactions of larval Odonata.. **Ecology 66:** 1504-1512

PILON J.G. & D. RIVARD,1979. Etude morphologique des larves de Enallagma vernale (GLOYD) , élevées en laboratoire (Zygoptera:Coenagrionidae). **Odonatologica 8 (4):** 285-299

PILON,J.G.,L.PILON, et D.IAGACE,1989. Notes on the temperature on egg development of Leucorrhinia glacialisHagen. (Anisoptère:Libellulidae). **Odonatologica 18 (3):** 293-296

PITTMAN,A.R., 1971. Life history study of Libellula incesta with emphasis on egg development as influenced by controlled temperature. **M.A.thesis , Univ North Carolina Greensboro.**

POETHKE,H.J. & H.KAISER,1987. The territoriality threshold : a model for mutual avoidance in dragonfly mating systems. **Behav.Ecol.Sociobiol. 20 (1):** 11-19

POLLARD,J.B. & M.BERRIL,1992. The distribution of a dragonfly nymphs across a pH gradient in south-central Ontario lakes. **Can.J.Zool. 70 (5):** 878-885

POLLOCK,K.H.,1981. Capture recapture models allowing for age dependent survival and capture rates. **Biometrics 37** 521-529

POLLOCK,K.H.,HINES,J.C. & J.D. NICHOLS ,1984 The use of auxiliary variables in capture-recapture and removal experiments . **Biometrics 40** 329-340

POLLOCK,K.H. .,HINES,J.C. & J.D. NICHOLS ,1985 Googness of fit tests for open capture-recapture models. **Biometrics 41 :** 399-410

PRENN,F.,1930. Aus der Nordtiroler libellenfauna .3.Zur Biologie von Leucorrhinia dubia (Vand.). **Verh.Zool.Bot.Ges.Wien,79 :** 283-296

PREVOST,O. & P.DUREPAIRE,1994. Etat de la population de Leucorrhinia caudalis © dans la réserve du pinail. **Martinia 10 (2):** 23-27

PRITCHARD,G.,1964. The prey of dragonfly larvae (Odonata: Anisoptera) in ponds in Nothern Alberta. **Can.J.Zool. 42:** 785-800

PRITCHARD,G.,1965. Prey capture by dragonfly larvae (Odonata;Anisoptera) **Can.J.Zool. 43:** 271289

PUNZO,F.,1988. Effects of low enviromental pH and temperature on hatching and metabolic rate in embryos of Anax junius Drury (Odonata: Aeshnidae) and the rôle of hypoxia in the hatching processs. **Comp.Biochem.Physiol. 91 (2):** 333-336

REFFAY,A.,1980. La tourbe. **Bull.Centre Géomorph. Caen ,25:** 81-83

REHFELDT,G.E.,1990. Anti-predator strategies in oviposition site selection of *Pyrrhosoma nymphula* (Zygopetra:Odonata). **Oecologia 85:** 233-237

REHFELDT,G.E.,1992. Aggregation during oviposition and predation sisk in Sympetrum vulgatum L. (Odonata :Libellulidae). **Behav;Ecol.Sociobiol.30 :** 317-322

RENSHAW,E.,1995. Modelling biological populations in space and time. **Cambridge Studies in Mathematical Biology,Cambridge University Press.**

RIVARD,D.& JG.PILON,1977. Etude de la variation intra-stade au cours du développement larvaire de Enallagma vernale(G) : Discussion sur le mécanisme de la diddérentiation des types de développement. **Odonatologica 6 (3):** 181-198

ROBERT,A.,1953. Les Odonates du Parc du Mont-Tremblant. **Can.Ent.84:** 316-339

ROBERT,P.A.,19858. Les Libellules. **Delachaux et Niestlé.**

ROSILLON,D.,1987. About the separation of benthos from stream samples. **Archiv. Hydrobiol. 110(3)** 469-475

ROWE,R.J.,1979. A method for marquing aquatic insect larvae. **Mauri. Ora. 7:** 143-145

RUPPEL,G,1989. Fore legs of dragonflies used to rapel males. **Odonatologica 18 (4) :** 391-396

RUPPEL,G,1990. Video shown at annual rindoor meeting of British Dragonfly Society, Oxford. **Current topics in dragonfly Biology, Pritchard G.,1992.**

SAVAN,B.I. & D.L.GIBO,1974. A mass culture technique ensuring synchronous emergence for Leucorrhinia intacta (Hagen) (Anisoptera:Libellulidae). **Odonatologica 3 (4) :** 262-272

SCHALLER,F.,1960. Etude du développement post-embryonnaire d'Aeshna cyanea (Mull.) . **Annls.Sci.Nat. (Zool.Biol.Anim.)2:** 741-856

SCHALLER,F., 1972. Action de la température sur la diapause embryonnaire et sur le type de développement d'Aeshna mixta(Latreille) Anisoptère:Aeshnidae. **Odonatologica 1 (3):** 143-153

SCHIENENZ,H.,1954. Ueber die angebliche binding der libelle Leucorrhinia dubia V.d.L; an das Hochmoor. **ZoolJB.Syst.82:** 473-480

SCHMIDT,E.B.,1964. Biologisch-ökologische untersuchungen an Hochmoorlibellen. **Z.wiss.zool &-ç:** 313-386

SCHOENER,T.M.,1979. Inferring the properties of predation and other injury-producing agents from injury frequencies. **Ecology,60 :** 1110-1115

SCHOENER,T.W.,1986. Mecanistic approches to community ecology: a new reductionism? **Amer. Zool.,26:** 81-106

SCOTT,J.A.,1973. Convergence of population biology and adult behavior in two sympatric butterflies,Neominois ridingsii (Papilionoidea:Nymphalidae) and Amblyscirtes simius (Hesperioidea:Hesperiidae). **J.Animal Ecol., 42 (3):** 663-672

SEBER,G.A.F.,1965. A note on the multiple-recapture census. **Biometrika, 52,** 249-259

SEBER,G.A.F.,1986. A review of estimating animal abundance . **Biometrics 42:** 267-292

SEBER,G.A.F.,1986. A review of estimating animal abundance. **Biometrics, 42,** 267-292

SHAROV,A.A.,1992. The life-system approach: a system paradigm in population ecology. **Oikos 63:** 485-494

SHERK,T.,1987. Emergence of Odonata from findley lake and the subalpine ponds in the Coniferous forest of the Cascade Mountains. **Bull.N.Amer.Benthol.Soc. 4 (1) :** 97

SINGER,F.D.,1987. The behavioral and physiological ecology of dragonflies . **Ph.D.thesis Univ.Minnesota** 125pp

SINGER,F.,1987. Interspecific aggression in dragonflies , a perceptful contraints hypothesis. **Am.Zool. 27 (4) :** 49

SINGER,F.,1989. Interspecific aggression in Leucorrhinia dragonflies : a frequency-dependent discrimination threshold hypothesis. **Behav.Ecol.Socioblol. 25 (6) :** 421-427

SINGER,F.,1990. Reproductive costs arising from incomplete habitat segregation among three species of Leucorrhinia dragonflies . **Behaviour 114 (3/4) :** 188-202

SOEFFRING,K.., 1986. Ecological studies on eggs and larvae of Leucorrhinia rubicunda(L) (Odonata , Libellulidae). **Jber.Forsch.Inst.Borstel 1986:** 234-237

SOEFFRING,K.,1988. The importance of mycobacteria for the nutrition of larvae of Leucorrhinia rubicunda (L) in bog water (Anisoptera: Libelulidae). **Odonatologica 17 (3):** 227-233

SOEFFRING,K.,1991. Die Bedeutung der Torfmoose für die Ontogenie von Leucorrhinia rubicunda (Linaeus,1758) (Odonata;Libellulidae). **Seevögel 12:** 109-110

SONGERATH,D. & RICHTER,O.,1990. An extension of the Leslie martix Model for descibing Populations Dynamics of species with several Development stages . **Biometrics 46:** 595-607

SPENCE,J.R. & G.G.E. SCUDDER,1980. Habitats, life cycles and guild structure among water striders (Heteroptera:Gerridae) on the Fraser plateau of British Columbia. **Can.Ent. 112:** 779-792

SPROTT,D.A.,1981. Maximumlikehood applied to a capture recapture model. **Biometrics 37** 371-375

St.QUENTIN,D.,1960. Die Odonatenfauna Europas ihre Zusammensetzung und Herkunft. **ZoolJb.Jena ,87:** 301-316

STANEK,W. & WORLEY,I.A.,1983. A terminology of virgin peat and peatlands. **Proc.Int.Symposium on Peat utilisation,10-13 October 1983,FUCHSMAN C.H. & SPIGARELLI,S.A. :** 75102

STEINER,H.,1948. Die Bindung der Hochmoorlibelle Leucorrhinia dubia V.d.L. an ihren Biotop . **Zool.JB.Syst.78:** 65-96

SUSANKE,G.R. & G.L. HARP,1987. Selected biological aspects of gomphus ozarhensis Westfall (Odonata : Gomphidae). **Bull.N.Amer.Benthol. Soc. 4 (1) :** 96

TERRANCE,J.QUINN II & V.F. GALLUCI, 1990. Parametric models for line transect estimators of abundance. **Ecology 61 (2):** 292-302

TESTARD,P.,1975. Note sur l'émergence , le sexe-ratio et l'activité des adultes de Mesogomphus genei Selys, dans le Sud de l'Espagne (Anisoptera : Gomphidae). **Odonatologica 4 (1) :** 11-26

TESTARD,P.,1983. Le lac de Créteil (région parisienne) : un lac de sablière peu profond. **in Problèmes d'Ecologie ,Ecosystèmes Limniques.Masson** 113-157

THOMPSON,D.J. , M.J.BANKS, S.E.COWLEY & J.PICKUP,1985. Horses as a major cause of mortality in Coenagrion puella (L) (Z:C) . **Notul.Odonatol. 2 :** 104-105

TITMUS,G.,1983. Are animal population really aggregated? **Oikos 40:** 64-68

TROTTIER,R,1971. Effect of temperature on the life cycle of Anax junius (Odonata:Aeschnidae) in Canada. **Can.Ent.103:** 1671-1683

TROTTIER,R.,1973. Influence of temperature and humidity on the emergence behaviour of Anax junius (Odonata:Aeshnidae). **Can.Ent.105:** 975-984

TSUBAKI,Y. & T.ONO, 1985. The adaptative significance of non-contact mate guarding by male of the dragonfly Nannophya pygmaea ® (O: Libellulae). **J.Ethol. 3 :** 135-141

TSUBAKI,Y & T.ONO,1986. Competition for territorial sites and alternative mating tactics in the dragonfly Nannophya pygmaea ® (Odonata:Libellulidae). **Behaviour 97 (3/4) :** 234-252

TSUBAKI,Y & T.ONO,1987. Effects of age and body size on a male territorial system of the dragonfly, Nannophya pygmaca Rambur (Odonata:Libellulidae). **Anim.Behav.35 (3) :** 518-525

UBUKATA,H.,1973. Life history and behaviour of a Cordulide dragonfly , Cordulia aenea amurensis Selys. I. Emergence and reproductive periods. **J.Fac.Sci;Hokkaïdo .Univ (VI) &ç (1):** 251-269

UBUKATA,H.,1975. Life history and behavior of a Corduliid dragonfly Cordulia aenea amurensis Selys II Reproductive period with specific reference to territoriality. **J.Fac.Sc.Hokkaido Univ. VI , 19 (4) :** 812-833

UBUKATA,H.,1979. Studies on population dynamics, behaviour and territoriality of Cordulia aenea amurensis (S) (Odonata:Corduliidae). **D.Sci.thesis, Hokkaido Univ.,SapporoIV** 122+44

UBUKATA,H.,1981. Survivorship curve and annual fluctuation in the size of emerging population of Cordulia aenea amurensis Selys (Odonata:Corduliidae). **Jap.J.Ecol.31:** 335-346

UBUKATA,H.,1984. Oviposition site selection and avoidance of additional mating by females of the dragonfly,*Cordulia aenea* amurensis,Selys (Corduliidae). **Res.Popul.Ecol. 26:** 285-301

UEDA,T.,1987. Factors affecting the operational sex ratio of the damselfly Cercion calamorum Ris (Odonata:Zygoptera). **Bull.Ishikawa agric.Coll.17:** 41-51

UTZERI,C.,1988. Effetti della marcatura sulla longevita di Odonati. **Riassunti 52 Congr.Naz. Unione Zool Ital Camerino.** 21

UTZERI,C.,CARCHINI,G., & E. FACHETTI,1988. Aspects of demography in lestes barbatus (Fabr) and L.virens 5Ramb.) (Zygoptera: lestidae). **Odonatologica 17 (2) :** 107-114

VAN BUSKIRK,J.,1986. Establishement and organisation of territories in the dragonfly Sympetrum rubicundulum (Odonata: Libellulidae). **Anim.Behav. 34 :** 1781-1790

VAN BUSKIRK,J.,1987. Influence of size and date on emergence and matinf success in a dragonfly, Sympetrum rubicundulum. **Am.Did.Nat. 118 (1) :** 169-176.

VAN BUSKIRK,J.,1989. Density dependant cannibalisme in larval dragonflies. **Ecologiy 70 (5):** 1442-1449

VAN BUSKIRK,J.,1990. Interactions in size-structure populations: competitions and cannibalism in a dragonfly. **Bull.Ecol.Soc;Am. è& (2):** 352-353

VAN BUSKIRK,J.,1992. Crowding and cannibalism in the dragonfly Aeshna juncea. **Bull.N.Am.benthol.Soc 9 (1) :** 112

VAN NOORDWIJK,M.,1978. A mark recapture study of coexisting Zygopteran populations. **Odonatologica 7 (4) :** 353-374

VINCENT G.,BOUDOT J.P.,JACQUEMIN G., GOUTET P., SCHWAAB F.,1987. Epitheca bimaculata (C.) dans l'Est de la France : rare ou discrète et méconnue (O.A. : Corduliidae). **Martinia 6:** 3-13

WAAGE,J.K.,1984. Sperm competition and the evolution of dragonfly mating systems.In: R.L.Smith,(Ed.),Sperm competition and the evolution of animal mating systems, **Academic Press,N.Y.L.** 251-290

WAAGE,J.K.,1987. Choice and utilization of oviposition sites by female *Calopteryx maculata* (Odonata:Calopterygidae). **Behav.Ecol.Sociobiol. 20:** 439-446

WAINSTEIN,B.A. & V.M.,TARANOVA,1977. Discrimination of stages of the larval phase in Dragonflies. **Zool.Zh.56 (8):** 1239-1242

WALDBAUER,G.P.,1978. Phénological adaptation and the polymodal emergence pattern in insects. **in H.DINGLE,(Ed),Evolution of insect migration and diapause. Springer,New york,Heidelberg-Berlin.** 127-144

WALTZ,E.C.,1982. Alternative mating tactics and the law of Diminishing Returns : the satellite Threshold Model. **Behav.Ecol;Sociobiol; 10 (2) :** 75-83

WALTZ,E.C. & L.L.WOLF ,1988. Alternative mating tactics in male white-faced dragonflies (Leucorrhinia intacta) : plasticity of tactical options and consequences for reproductive success. **Evol.Ecol. 2 (3):** 205-231

WATANABE,M. & J. HIGASHI,1989. Sexual difference of lifetime movement in adults of the japanese skimmer Orthetrum japonicum (Odonata:Libellulidae). **Ecol.Res. 4 (1):** 85-97

WATANABE,M. & T. HIGASHI,1993. Eggs release and egg load in the Japanese *Orthetrum japonicum* (Odonata ,Libellulidae) with special reference to artificial oviposition. **Jap.J.Ent.61 (2):** 191-196

WATT,W.B.,F.S. CHEW, L.R.G. SNYDER, A.G. WATT & D.E. ROTHSCHILD, 1977. Population structure of pierid butterflies. I. Numbers and movements of some montane Colias species. **Oecologia 27:** 1-22

WHITEHEAD,H.,1990. Mark-recapture estimates with emigration and re-emigration . **Biometrics 46** 473-479

WIENS,J.A.,1989. The ecology of bird communities. **Cambridge University Press,Cambridge.**

WIGGLESWORTH,V.B.,1972. The principles of insect physiology, 7th ed **Chapman & Hall. London.**

WILBUR,H.M. & J.M.LANDWEHR,1974. Mark recapture estimates with emigratin and re-emigration. **Biometrics 46** 473-479

WILBUR,H.M. & LANDWEHR,J.M. ,1974. The estimation of population size with equal and unequal risks of capture. **Ecology 55:** 1339-1348

WILDERMUTH,H.,1986. Zur habitatwahl und zur Verbreitung von *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) in der Schweiz (Anisoptera:Corduliidae). **Odonatologica 15:** 185-202

WILDERMUTH,H.,1992. Habitate und Habitatwahl der Grossen Moosjungfer (*Leucorrhinia pectoralis*) (C.) (Anisoptera:Libellulidae). **Z.Okol.Nat.Schutz 1 (1):** 3-21

WILDERMUTH,H.,1992. Visual and tactile stimuli in choice of oviposition substrates by the dragonfly *Perithemis mooma* Kirby (Anisoptera:Libellulidae). **Odonatologica 21 (3):** 309-321

WILDERMUTH,H.,1993. Habitat selection and oviposition site recognition by the dragonfly Aeschna juncea (L.) An experimental approach in natural habitats (Anisoptera : Aeshnidae) **Odonatologica 22 (1) :** 27-44

WILDERMUTH,H.,1993. Habitat selection and oviposition site recognition by the dragonfly Aeschna juncea(L.) : an experimental approach in natural habitat (Anisopera: Aeschnidae). **Odonatologica 22 (1):** 27-44

WILDERMUTH,H.,1994. Populationdynamik der grossen Moosjungfer,Leucorrhinia pectoralis (Odonata:Libellulidae). **Z.Okol.NatSchtz. 3 (1):** 25-39

WILDERMUTH,H. & W. SPINNER,1991. Visual cues in oviposition site selection by Somatochlora arctica (Z) (Anisoptera: Corduliidae). **Odonatologica 20 (3) :** 357-367

WILLEY,R.L. & H.O. EILER , 1972. Drought resistance in subalpine nymphs of Somatochlora semireticularis Selys. **Am.Midland.Nat. 87(1):** 215-221

WINSTANLEY,W.J.,1981. An emergence study on Uropetala carovei (Odonata:Petaluridae) near Wellington,New Zealand, with notes on the behaviour of the subspecies . **Tuatara 25 (1) :** 22-36

WISSINGER,S.A.,1988. Effect of food availability on larval developpement and inter-instar predation among larvae of Libellula lydia and L. luctuosa (Odonata: Anisoptera). **Can.J.Zool; 66 (2):** 543-549

WISSINGER,S.A.,1988. Life history & size structure of larval dragonfly populations . **J.N.Am.benthol.Soc. 7(1):** 13-28

WISSINGER,S.A.,1989. Seasonal variation in the intensity of competition and predation among dragonfly larvae. **Ecology 70 (4):** 1017-1027

WISSINGER , S.A.,1992. Niche overlap and the potential for competition between size structured populations. **Ecology 73(4):** 1431-1444

WISSINGER,S., & J.McGRADY,1993 Interguild predation and competition between larval dragonflies : direct and indirect effects on shared prey. **Ecology 74 (1):** 207-218

WOLF,L.L. & E.C. WALTZ, 1984. Dominations and site-fixed agressive behaviour in breeding male Leucorrhinia intacta (O: L). **Behav.Biol.Sociobiol. 14 (2):** 107-115

WOLF,L.L. & E.C. WALTZ, 1988. Oviposition site selection and spatial predictability of female white-faced dragonflies (Leucorrhinia intacta) (Odonata:Libellulidae). **Ethology 78 :** 306-320

WOLF,L.L. E.C. WALTZ, K.WAKELEREY & D.KLOCKOWSKI,1989. Copulation duration and sperm competition in . White faced dragonflies (Leucorrhinia intacta;Odonata :Libellulidae). **Behav.Ecol.Sociobiol. 24:** 63-68

WOLTER,K.M.,1990. Capture-recapture estimation in the presence of a known sexe ratio . **Biometrics 46 :** 157-162

YAMAMURA,N.,1986. An evolutionary stable strategy (ESS) model of postcopulatory guarding in insects. **Theor.Popul.Biol. 29 (2):** 438-455

YOUNG,A.M.,1967. The flying season and emergence period of Anax junius in Illinois (Odonata:Aeshnidae). **Can.Ent.99:** 886-890

ZAIKA,V.V., 1977. Adaptations to the survival under unfavorable conditions at different developmental stages in dragonflies (Odonata) . **Zool.Zh. 56 (6):** 848-854

Résumé:

La tourbière de St-Genès Champespe (Puy de Dôme) correspond à un haut marais évolué constellé de près de 900 fosses de tourbage à tous les stades de recolonisation. Ces fosses sont subdivisées en 10 types dont deux prédominent : le type 1 dont le volume est entièrement occupé par des sphaignes et le type 7 qui présente une partie de sa surface en eau libre.

L'espèce étudiée, *Leucorrhinia dubia* (VAN DER LINDEN) (Odonate , Anisoptère, Libellulidae) vit dans ces milieux acides où il n'existe pas de poissons prédateurs.
Sur les fosses de type 1 le développement se fait en 5 ans avec une plus forte survie en début de développement. Ceci est en liaison avec les fortes densités et les conditions trophiques limitantes. Un système de régulation basé sur le cannibalisme est alors observé.
Sur les fosses de type 7, le développement larvaire se fait en trois ans. La survie plus faible chez les premiers stades est plus forte en fin de croissance. Le canibalisme est réduit par l'abondance de Cladocères consommateurs de mycobactéries. Le développement de *Leucorrhinia dubia* est lié à l'exploitation de la boucle microbienne.

Leucorrhinia dubia est l'espèce qui présente sur cette tourbière le plus large spectre temporel et spatial lors de l'émergence. Les individus émergeant sur les fosses de type 7 sont de plus grande taille et plus précoces que ceux issus des fosses de type 1. La mortalité lors de l'émergence est en moyenne de 23% dont 10,1 % lié à la prédation et 12,9 % lié aux conditions climatiques.

Le sexe ratio (mâles sur total) qui était à l'émergence de 47,66 % passe à 66,22% chez les imagos matures. Les femelles durant la période de maturation présentent une augmentation de masse supérieure à celle des mâles. Ceci est lié à l'effort de ponte mais s'avère coûteux en terme de survie.
Les imagos choisissent les zones de la tourbière en fonction de l'importance des fosses de type 7 et 1 et reviennent préférentiellement sur ces zones durant leur période de vol.

La survie larvaire dans les fosses de type 1 est faible. Les émergences y sont donc limitées. Le nombre de femelles matures aptes à se reproduire ne suffirait pas à entretenir les effectifs observés dans ce type de fosse. Les imagos issus des fosses de type 7 contribuent par leur ponte à l'entretien des effectifs larvaires des fosses de type 1.

Alors que plus des deux tiers des larves présentes sur la tourbière vivent dans ces fosses de type 1, l'espèce n'arriverait pas à se perpétuer s'il n'existait que des fosses de ce type.

Mots clés : *Leucorrhinia dubia* , Tourbière , Cycle de vie , Dynamique des populations, Régulation des populations, Canibalisme , Compétition , Densité ,