

SHORT COMMUNICATIONS

**DISTRIBUTION SPATIALE DES LARVES DE TROIS ANISOPTÈRES
(AESHNIDAE, LIBELLULIDAE)**

C. BLOIS

Laboratoire d'Éthologie, Université de Rennes I, Campus de Beaulieu,
Avenue du Général Leclerc, F-35042 Rennes Cedex, France

Reçu le 12 mars 1984 / Révisé et accepté le 18 mai 1984

SPATIAL DISTRIBUTION OF LARVAE IN THREE ANISOPTERA SPECIES (AESHNIDAE, LIBELLULIDAE) — The interspecific and ontogenetic variations in the larval distribution of *Aeshna cyanea*, *Anax imperator* and *Libellula depressa* were estimated on the basis of monthly samples in a pond in Brittany, France. The aeshnids co-occurred, but *L. depressa* usually inhabits the shallow parts only. The younger *A. cyanea* instars tend to congregate. In the F0 and F-1 aeshnid instars, the spatial overlap index decreases from April to May. No relationship between larval age and water depth could be evidenced.

INTRODUCTION

La coexistence de plusieurs espèces d'Odonates dans une même pièce d'eau a souvent intrigué les écologistes (KORMONDY & GOWER, 1965). Une telle diversité spécifique soulève le problème du partage des niches écologiques. Les facteurs principaux susceptibles d'intervenir dans ce partage sont, selon SCHOENER (1974): le temps (ou ségrégation saisonnière), l'alimentation et l'espace. L'occupation différentielle de l'espace a en effet une importance indiscutable dans le partage des ressources entre larves d'Odonates (JOHANNSON, 1978; CROWLEY & JOHNSON, 1980; JOHNSON & CROWLEY, 1980).

Le travail présenté dans cette note fait partie d'une étude plus large sur le partage des ressources entre les larves de trois espèces d'Anisoptères, *Anax imperator* Leach, *Aeshna cyanea* (Müll.) et *Libellula depressa* L. (BLOIS, 1983) Nous présenterons ici les résultats concernant la répartition spatiale des larves de ces trois espèces. Nous analyserons successivement le type de répartition des individus dans le milieu étudié et l'influence de la profondeur du site sur le

positionnement des prédateurs. Des comparaisons interspécifique et intraspécifique entre différents stades de développement, permettront une approche plus fine de leur répartition.

LE MILIEU D'ÉTUDE

La mare étudiée se situe au Sud Ouest de Rennes, en Bretagne (France). Sa formation était liée à la construction dans la vallée de la Chèze, d'un étang artificiel en 1970. Sa superficie est de 440 m² en moyenne, mais elle varie fortement au cours de l'année (Fig. 1). La faune, très riche, comprend essentiellement des Cladocères, des larves d'Ephémère et de Zygoptère, et quelques Amphibiens. La flore est principalement composée de *Ranunculus flammula*, *Potamogeton* sp., *Glyceria fluitans* et *Elodea canadensis*.

MÉTHODES

De mars 1982 à février 1983, les prédateurs sont prélevés à l'aide d'un troubleau. L'emplacement de chaque individu capturé est noté sur un plan. Afin de faciliter ce positionnement, des piquets ont été plantés, espacés de 2 mètres, le long des côtés de la mare. Ils délimitent, ainsi, des carrés de 2 x 2 m. Nous notons donc le carré dans lequel a été pêché chaque larve d'Odonate. Ces prélèvements sont effectués une fois par mois.

Au laboratoire, les larves sont placées individuellement dans des boîtes en plexiglass de 17 x 11 x 5 cm. Ces prédateurs sont mesurés et marqués.

La comparaison de l'occupation de l'espace par ces prédateurs a été réalisée à l'aide de l'indice de chevauchement des niches écologiques de PIANKA (1973). Cet indice permet de mesurer le degré de recouvrement (ou chevauchement) de deux espèces sur une des dimensions de la niche écologique.

Cet indice est le suivant:

$$R_x = \frac{x_{ij} \times x_{ik}}{(x_{ij})^2 \times (x_{ik})^2}$$

x_{ij} et x_{ik} sont les fréquences relatives d'utilisation de la catégorie i de la ressource (ou dimension) considérée, par l'espèce j et par l'espèce k . Cet indice varie de 0 à + 1.0 définit un recouvrement nul et + 1 un chevauchement total.

La profondeur de la zone où se situait un prédateur a été évaluée de la manière suivante.

Dans un premier temps, des profils topographiques de la mare ont été relevés, à l'aide d'un clinomètre manuel. Puis, dans un second temps, pour chaque individu, nous déterminons h^m : la moyenne des courbes de niveau passant par le carré où le prédateur a été pêché. Ensuite, nous mesurons h^a , qui est la moyenne des courbes de niveau du carré où le niveau de l'eau est nul (c'est-à-

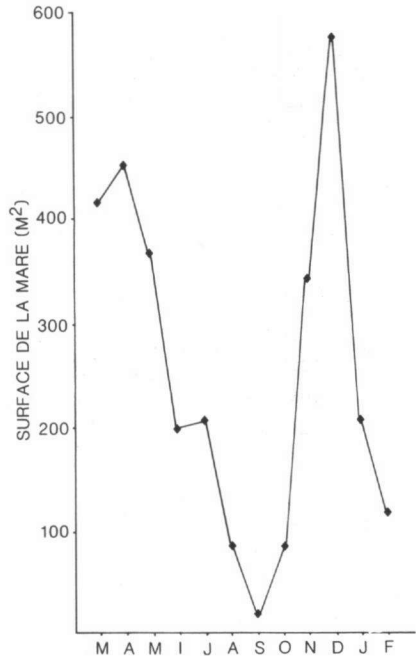


Fig. 1. Variations de la surface de la mare au cours de l'année d'étude.

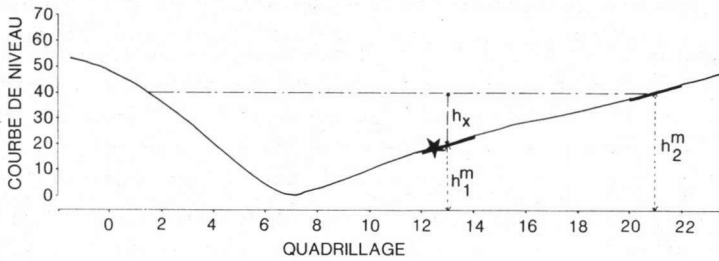


Fig. 2. Schéma des différentes étapes de calcul de la profondeur d'un carré occupé par un prédateur.

-dire les bords de la mare). Les courbes de niveau sont ensuite calculées par rapport au niveau le plus bas de la mare. Ainsi nous obtenons h_x , la profondeur moyenne du carré considéré par rapport à la surface de l'eau: $h_x = h_2^m - h_1^m$ (Fig. 2).

CHEVAUCHEMENT SPATIAL

COMPARAISON INTERSPÉCIFIQUE

La comparaison des zones occupées par les individus des trois espèces montre que le recouvrement spatial entre les larves d'*A. imperator* et d'*A. cyanea* est significativement plus élevé qu'entre chacun des deux Aeshnidae et *L. depressa* (Friedman $p < 0,01$ — Wilcoxon $p < 0,05$) (Tabl. I).

Tableau I

Indice de chevauchement spatial entre-espèce (Ax: *Anax imperator*, — Ae: *Aeshna cyanea*, — Ld: *Libellula depressa*)

Mois	Ax Ae	Ax Ld	Ae Ld
Mars	0,52		
Avril	0,67	0,32	0,020
Mai	0,51	0,38	0,41
Juin	0,42	0,21	0,44
Juillet	0,59	0,27	0,46
Août	0,87	0,66	0,71
Septembre	0,83	0,51	0,44

Une telle comparaison n'a pas été possible certains mois en raison du faible nombre d'individus pêchés.

Bien que ces indices de chevauchement varient au cours de l'année, ils ne sont en aucun cas corrélés à l'étendue de la mare (Spearman $p > 0,05$).

COMPARAISON INTRASPÉCIFIQUE

Cette comparaison est difficile car généralement peu d'individus de stades de développement différents ont été recueillis un même mois. Les valeurs des différents indices de chevauchement spatial interstades des prédateurs étudiés (Tabl. II) montrent que les prédateurs des plus jeunes stades d'*A. cyanea* se séparent le moins. Nous remarquons également une diminution de la valeur de l'indice de chevauchement entre larves de DS et d'ADS de mai à juin.

Tableau II
Indice de chevauchement spatial interstade

<i>Aeshna cyanea</i> Stade	Avril	Mai	Juin	Juill	Août	Sept	Oct
DS/ADS		0,52	0,24				
DS/ADS-1			0,39				
DS/ADS-2			0,45				
ADS/ADS-1	0,46		0,39				
ADS/ADS-2							
ADS-1/ADS-2			0,36		0,81	0,96	0
ADS-1/ADS-3					0,77		0
ADS-2/ADS-3					0,63		0
ADS-3/ADS-4				0,68			
<i>Anax imperator</i> Stade	Mars	Avril	Mai				
DS/ADS	0,68	0,33	0,15				
DS/ADS-1	0,11						
ADS/ADS-1	0,00						
<i>Libellula depressa</i> Stade	Avril	Août	Sept	Oct			
DS/ADS		0,54	0,77	0,46			
DS/ADS-1	0,53	0,64	0,72	0,47			
DS/ADS-2	0,75	0,25	0,81	0,15			
DS/ADS-3				0,25			
ADS/ADS-1		0,83	0,57	0,67			
ADS/ADS-2		0,024	0,69				
ADS/ADS-3				0,75			
ADS-1/ADS-2		0,79	0,40				

Nous retrouvons chez *A. imperator* une diminution comparable de la valeur des indices de chevauchement entre larves de DS et d'ADS de mars à juin. Pour *L. depressa*, par contre, aucune règle générale n'a pu être dégagée.

Etant donné l'irrégularité du relief du fond de la mare, il nous a semblé indispensable d'étudier l'influence de la profondeur d'un site sur son choix par ces trois prédateurs.

INFLUENCE DE LA PROFONDEUR SUR LE CHOIX D'UN SITE

PROFONDEURS DISPONIBLES ET ÉCHANTILLONNÉES

La surface de la mare variant suivant les saisons, nous n'avons pu échantillonner complètement le milieu. Nous avons donc distingué parmi les profondeurs disponibles pour les prédateurs, c'est-à-dire toute la mare, les profondeurs échantillonnées, c'est-à-dire les zones nous étant accessibles pour pêcher. Ces profondeurs disponibles et échantillonnées fluctuent. En effet, la mare était peu profonde en août, septembre et octobre (Fig. 3).

VARIATION DES PROFONDEURS OCCUPÉES PAR LES PRÉDATEURS

Aeshna cyanea

La comparaison entre profondeurs disponibles et échantillonnées et profondeurs utilisées indique que généralement les individus n'utilisent pas préférentiellement une profondeur particulière (Kolmogorov-Smirnov $p > 0,05$) lors des 8 mois étudiés. Toutefois, en août et septembre, la distribution des fréquences d'utilisation des profondeurs et celle des fréquences de profondeurs disponibles différent (Fig. 4). En août, les prédateurs occupent généralement les zones dont la profondeur est de 0,20 m

alors que les zones disponibles ont en majorité une profondeur moyenne de 0,10 m. En septembre, *A. cyanea* se trouve dans des zones de 0,30 m, alors qu'une grande partie des zones disponibles ont 0,10 m de profondeur.

Les individus de stades différents occupent les endroits de même profondeur, quel que soit le mois considéré (test t, $p > 0,05$).

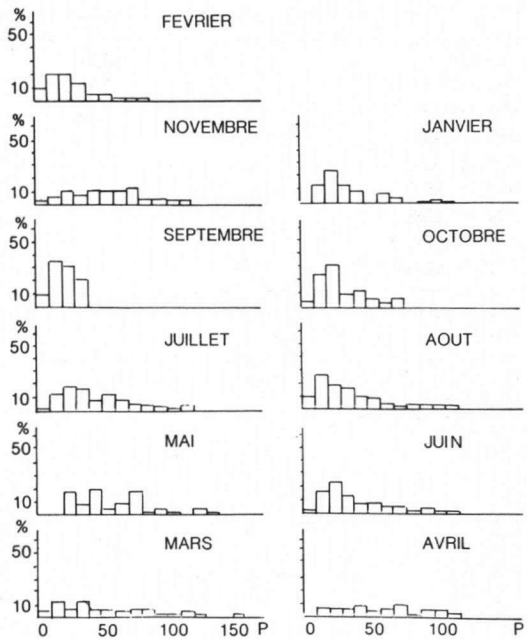


Fig. 3. Variation des profondeurs disponibles et échantillonnées au cours de la saison d'étude.

Anax imperator

Comme pour *A. cyanea*, les individus fréquentent toutes les zones échantillonnées, sans manifester de choix pour une profondeur donnée (Kolmogorov-Smirnov $p > 0,05$) (Fig. 5). La comparaison des profondeurs fréquentées par les individus de stades différents est difficile, voire impossible, vu le peu d'individus de chaque stade échantillonnés le même mois.

Libellula depressa

La comparaison entre profondeurs utilisées et profondeurs disponibles et échantillonnées montre une certaine similitude entre la répartition des fréquences d'utilisation des différentes profondeurs et celle des fréquences des profondeurs disponibles, lors des 8 mois d'étude (Kolmogorov-Smirnov $p > 0,05$). Toutefois, certaines différences existent

en juillet, août et octobre (Fig. 6). En effet, en juillet, les individus sont le plus fréquemment rencontrés dans les zones de 0,10 m alors que les zones disponibles ont environ 0,25 m de profondeur. En août, les prédateurs choisissent de même les zones de 0,10 m, les zones disponibles ayant à peu près 0,20 m de profondeur. *L. depressa* pour ces mois, préfère les zones de plus faible profondeur. Il n'existe pas de différence significative dans l'occupation des zones de profondeurs différentes en fonction du stade (test t, $p > 0,05$).

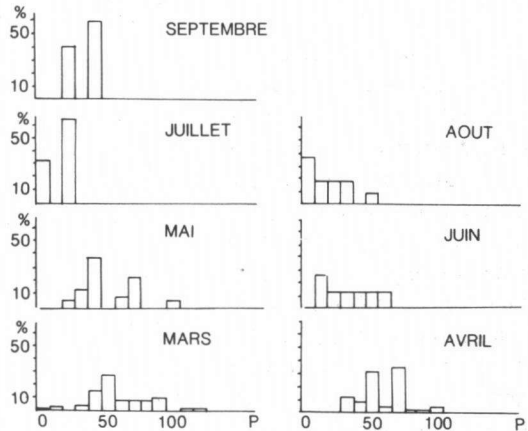


Fig. 4. Variation des profondeurs fréquentées par *Aeshna cyanea* au cours de la période d'étude. — Ordonnée: Pourcentage d'individus fréquentant une profondeur donnée (P).

COMPARAISON INTER-SPÉCIFIQUE DES PROFONDEURS FRÉQUENTÉES

Aucune différence significative dans l'utilisation des profondeurs n'existe entre les prédateurs: *A. imperator* et *A. cyanea* (étude sur 5 mois) (Kolmogorov-Smirnov $p > 0,05$). Mais une petite différence existe dans l'utilisation des profondeurs entre *A. imperator* et *L. depressa* en mai, mais l'étude ne porte que sur quatre mois: *A. imperator* présente une préférence pour la profondeur 0,40 m, alors que *L. depressa* se situe vers 0,20 m (Kolmogorov-Smirnov $p < 0,05$). En

juillet et septembre, *A. cyanea* occupe des zones de 0,30 m, alors que *L. depressa* utilise des zones de 0,10 m de profondeur. En août, *A. cyanea* se situe vers 0,20 m de profondeur, alors que *L. depressa* est vers 0,10 m (Kolmogorov-Smirnov $p < 0,05$).

En résumé, les trois espèces de prédateurs ne semblent pas occuper préférentiellement des zones d'une profondeur particulière. Toutefois, certains mois, *A. cyanea* et *A. imperator* choisissent des zones de grandes profondeurs. Inversement, *L. depressa* préfère parfois les zones de faibles profondeurs.

DISCUSSION

L'occupation de l'espace par des larves d'Anisoptères n'a que rarement été étudiée. Par contre, un certain nombre de travaux ont été réalisés sur des larves de Zygoptères (CORBET, 1957; JOHANSSON, 1978; LAWTON, 1970). Ainsi la comparaison de nos résultats avec les données bibliographiques ne portera que sur quelques points.

L'étude comparative de l'occupation de l'espace par les larves des trois espèces d'Anisoptères étudiées, nous indique que *A. cyanea* et *A. imperator* se situent généralement dans les mêmes zones de la mare. Par contre, *L. depressa* semble occuper un habitat différent. L'analyse de l'influence de la profondeur d'un site sur son choix par ces prédateurs, confirme ces résultats. *A. cyanea* et *A. imperator* tendent à occuper des zones profondes, alors que *L. depressa* a été souvent capturée au bord de la mare.

Ces résultats sont en accord avec les données bibliographiques (ROBERT, 1958). En effet, *L. depressa* est souvent décrite comme étant une espèce vivant sur le sol, à de faibles profondeurs. *A. cyanea* et *A. imperator* sont par contre considérées comme des espèces se situant sur la végétation en pleine eau. Nous devons toutefois remarquer que la coexistence de ces deux Aeshnidae est un phénomène rare, voire unique, dans notre région (BLOIS, 1983). Les larves d'*A.*

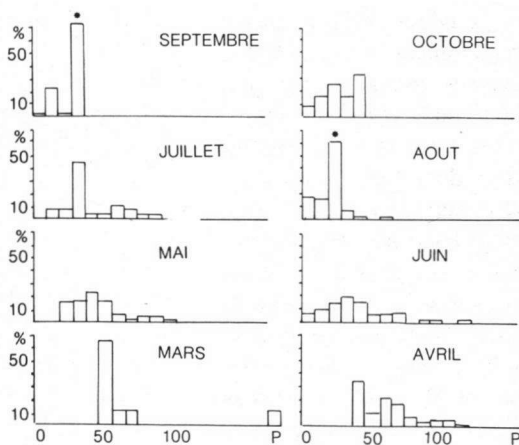


Fig. 5. Variation des profondeurs fréquentées par *Anax imperator* au cours de la période d'étude.

imperator fréquentent généralement des milieux aquatiques de grande importance. Par contre *A. cyanea* est toujours capturée dans de toutes petites mares (BLOIS, 1983). Ainsi la présence d'*A. imperator* dans notre mare est peut-être accidentelle et due à la proximité d'un étang de grande surface.

Analysons maintenant, d'un point de vue ontogénétique, l'occupation de l'espace par les larves de différents stades de développement des trois prédateurs étudiés.

Cette étude nous a permis de mettre en évidence deux faits intéressants. D'une part, nous avons vu que les larves d'*A. cyanea* de différents stades n'occupaient pas les mêmes zones de la mare. Les indices de chevauchement spatial entre les larves de grands stades (DS et ADS) et de petits stades (ADS-1, ..., ADS-4) sont peu élevés; ils varient de 0,46 à 0,39. D'autre part nous pouvons remarquer une diminution des valeurs des indices de chevauchement entre les individus de DS et d'ADS, entre mai et juin pour les larves d'*A. cyanea* et entre mars et mai pour les larves d'*A. imperator*.

Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer le chevauchement spatial important entre les larves de petits stades d'*A. cyanea*.

Ces résultats peuvent être mis en parallèle avec ceux de KORMONDY (1959) et de MACAN (1964). Ces auteurs ont en effet montré que les jeunes larves de *Pyrhosoma nymphula* tendent à se concentrer près du site d'oviposition, se dispersant par la suite. CORBET (1957) interprète ces déplacements comme étant un moyen d'éviter des conditions défavorables avant l'hiver. Ce phénomène peut toutefois être assimilé à un simple phénomène de dispersion.

L'étude de l'occupation de l'espace selon la profondeur du milieu, ne nous apporte pas hélas d'indications supplémentaires. En effet, aucune différence significative entre profondeurs fréquentées par des individus de stades différents

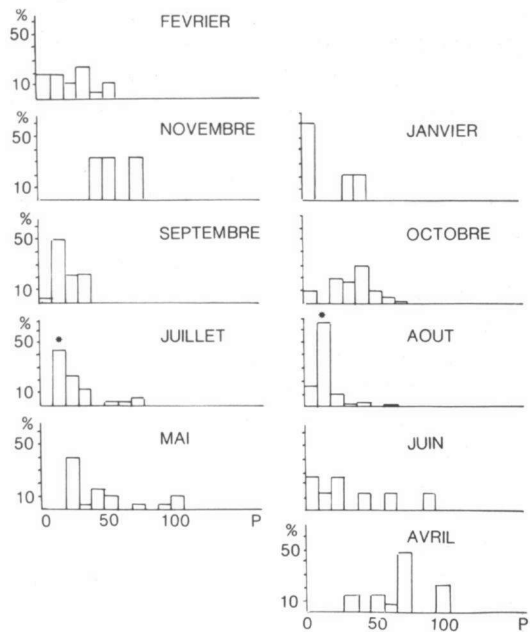


Fig. 6. Variation des profondeurs fréquentées par *Libellula depressa* au cours de la période d'étude.

n'a pu être mise en évidence. Nous avons simplement constaté que la répartition des larves d'Odonates variait suivant les fluctuations des niveaux d'eau.

Par ailleurs, certains auteurs tel que LAWTON (1970) et JOHANNSON (1978) suggèrent que l'occupation différentielle de sites par des larves de stades, et donc de tailles, différents joue un rôle dans la prévention d'une éventuelle prédation des petites larves par des individus de grande taille. LAWTON (1970) a en effet montré, en analysant les proies consommées par des larves de *P. nymphula* de différents stades de développement, que le cannibalisme entre individus de classes de tailles différentes était très rare, voire absent.

Nous avons également constaté l'absence d'un tel phénomène, lors de l'étude des régimes alimentaires de ces prédateurs (BLOIS, 1983).

La variation de la valeur de l'indice de chevauchement spatial selon les saisons entre les larves de DS et d'ADS d'*A. imperator* et d'*A. cyanea*, peut être mise en parallèle avec le cycle de développement de ces deux prédateurs. En effet, BLOIS (1983) indique que ces deux Aeshnidae, en Bretagne, se développent en un an et que l'émergence des adultes a lieu généralement au mois de juin. Les individus proches de la mue imaginale tendent à chercher des substrats particuliers (CORBET, 1962).

Cette recherche d'un certain milieu peut induire une occupation de l'espace différente par les larves d'Anisoptères de stades de développement différent. Toutefois, ceci n'est qu'une hypothèse, qui demande bien sûr, vérification.

Comme le soulignent CROWLEY & JOHNSON (1982) il est nécessaire pour comprendre la coexistence de différentes espèces d'Odonates dans un même milieu, d'étudier le partage des ressources entre ces prédateurs, selon principalement deux dimensions: temporelle et spatiale; ce dernier critère avait déjà l'attention d'un certain nombre d'auteurs (JOHANNSON, 1978; WRIGHT 1943). Johannson a montré en effet que la dimension répartition spatiale pouvait à elle seule expliquer la coexistence dans une même mare, de 4 espèces de larves de Zygoptères.

NESTLER (1978) met en parallèle les caractéristiques morphologiques des prédateurs (forme du tibia, tête, masque) et l'occupation de l'espace par 3 Anisoptères.

Par ailleurs, l'occupation différentielle de l'espace soit des espèces différentes, soit des individus de stades de développement différents, peut être relié à la disponibilité trophique du milieu. En effet, CORBET (1957) indique que les modifications des distributions dans une mare de larves d'Odonates peuvent être reliées à la disponibilité alimentaire, les larves se déplaçant des sites de basse à haute densité de proies (LAWTON, 1970). Ce phénomène est à rapprocher de celui dit de réponse aggrégative (HASSEL, 1966).

De même expérimentalement BAKER (1980) montre que, d'une part, les larves de Zygoptères se répartissent différemment suivant la localisation de la nourriture et, d'autre part, que cette répartition des individus est fonction

d'un certain nombre de critères comme expérience du site, taille des individus en présence (BAKER, 1981, 1982, 1983).

Ainsi il apparaît, de part entre autre leur répartition et les modifications de cette répartition, que les larves d'Odonates jouent un rôle dans le contrôle et la régulation des populations d'autres animaux aquatiques qui peuvent leur servir de proie.

Par ailleurs, il nous semble indispensable de poursuivre cette étude afin de mettre en parallèle la répartition des individus et la zonation floristique. Celle-ci, selon JOHNSON & CROWLEY (1982) semble jouer un rôle important dans la répartition des individus dans le milieu.

REMERCIEMENT

Je tiens à remercier A. CLOAREC (Rennes) pour son aide précieuse.

RÉFÉRENCES

- BAKER, R.L., 1980. Use of space in relation to feeding areas by zygopteran nymphs in captivity. *Can. J. Zool.* 58(6): 1060-1065.
- BAKER, R.L., 1981. Behavioural interactions and use of feeding areas by nymphs of *Coenagrion resolutum* (Coenagrionidae: Odonata). *Oecologia* 49: 353-358.
- BAKER, R.L., 1982. Effects of food abundance on growth, survival and use of space by nymphs of *Coenagrion resolutum* (Zygoptera). *Oikos* 38: 47-51.
- BAKER, R.L., 1983. Spacing behaviour by larval *Ischnura cervula* Selys: effects of hunger, previous interactions and familiarity with an area (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 12(3): 201-207.
- BLOIS, C., 1983. *Partage des ressources entre les larves de trois Anisoptères. Cas particulier: étude expérimentale du choix alimentaire chez A. imperator*. Thèse 3e cycle, Univ. Rennes.
- CORBET, P.S., 1957. The life histories of two spring species of dragonfly (Odonata: Zygoptera). *Ent. Gaz.* 8: 79-89.
- CORBET, P.S., 1962. *A biology of dragonflies*. Witherby, London.
- CROWLEY, P.H. & D.M. JOHNSON, 1982. Habitat and seasonality as niche axes in an odonate community. *Ecology* 63(4): 1064-1077.
- HASSEL, M.P., 1966. Evaluation of parasite or predator responses. *J. Anim. Ecol.* 35: 65-75.
- JOHANNSSON, O.E., 1978. Co-existence of larval Zygoptera (Odonata) common to the Norfolk Broads (U.K.). *Oecologia* 32: 303-321.
- JOHNSON, D.M. & P.H. CROWLEY, 1980. Habitat and seasonal segregation among coexisting odonate larvae. *Odonatologica* 9(4): 297-308.
- KORMONDY, E.J., 1959. The systematics of Tetragnoneuria based on ecological life history and morphological evidence (Odonata: Corduliidae). *Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Mich.* 107: 1-79.
- KORMONDY, E.J. & J.L. GOWER, 1965. Life history variations in an association of Odonata. *Ecology* 46(6): 882-886.
- LAWTON, J.H., 1970. A population study on larvae of the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Odonata: Zygoptera). *Hydrobiologia* 36(1): 33-52.
- MACAN, T.T., 1964. The Odonata of a moorland fishpond. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 49(2): 325-360.

- NESTLER, J.M., 1978. Ressource allocation by 3 co-occurring genera of Anisoptera (Odonata) nymphs from lake Isaqueena, South Carolina. *Bull. ecol. Soc. Am.* 59(4): 30-56.
- PIANKA, E.R., 1973. The structure of lizard communities. *A. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- ROBERT, P.A., 1958. *Les libellules (Odonates)*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel-Paris.
- SCHOENER, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185(4145): 27-39.
- WRIGHT, M., 1943. The effect of certain ecological factors on dragonfly nymphs. *J. Tenn. Acad. Sci.* 18: 172-196.