



**HAL**  
open science

# Impacts de l'anthropisation sur la diversité odonatologique au sein des cours d'eau : vers une meilleure prise en compte des espèces de la directive habitats faune flore

Alice S Denis

► **To cite this version:**

Alice S Denis. Impacts de l'anthropisation sur la diversité odonatologique au sein des cours d'eau : vers une meilleure prise en compte des espèces de la directive habitats faune flore. *Ecologie, Environnement*. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2018. Français. NNT : 2018TOU30104 . tel-02099769

**HAL Id: tel-02099769**

**<https://theses.hal.science/tel-02099769>**

Submitted on 15 Apr 2019

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Université  
de Toulouse

# THÈSE

En vue de l'obtention du

**DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE**

Délivré par : *l'Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)*

---

---

Présentée et soutenue le *26/06/2018* par :

**Alice S. DENIS**

**Impacts de l'anthropisation sur la diversité odonatologique au sein des  
cours d'eau : vers une meilleure prise en compte des espèces de la  
Directive Habitats Faune Flore**

---

---

## JURY

FRANK D'AMICO	Maître de conférence	Rapporteur
BEAT OERTLI	Professeur d'Université	Rapporteur
BOUDJÉMA SAMRAOUI	Professeur d'Université	Rapporteur
GÉRALDINE LOOT	Professeur d'Université	Examinatrice
FRÉDÉRIC SANTOUL	Maître de conférence	Co-Directeur de thèse
LAURENT PELOZUELO	Maître de conférence	Co-Directeur de thèse
NICOLAS GOUIX	Docteur en écologie	Invité
FREDERICK JACOB	Ingénieur écologue	Invité

---

### École doctorale et spécialité :

*SDU2E : Écologie fonctionnelle*

### Unité de Recherche :

*Laboratoire d'Écologie Fonctionnelle EcoLab (UMR 5254)*

### Directeur(s) de Thèse :

*Frédéric SANTOUL et Laurent PELOZUELO*

### Rapporteurs :

*Frank D'AMICO, Beat OERTLI et Boudjéma SAMRAOUI*



*A ceux sans qui je n'y serais pas arrivée...*



« L'avenir n'est pas ce qui va arriver,  
mais ce que nous allons en faire. »

---

Henri Bergson



# Remerciements

Voilà, j'y suis... Ce moment à la fois tant attendu et tant redouté de la rédaction des remerciements. Tant attendu car il signifie l'aboutissement de ce travail, un bout de vie qui se termine, une page qui se tourne. Tant redouté également car je suis si reconnaissante envers tellement de personnes que je ne veux en oublier aucune. Je vais faire de mon mieux... Ce n'est pas sans émotion que je me lance.

Je souhaite bien évidemment remercier mes encadrants, ou devrais-je dire "mon armée" d'encadrants! Pas moins de quatre en effet. Laurent, Frédéric, Nicolas et Samuel, merci à vous quatre, merci de m'avoir fait confiance, de m'avoir épaulée, de m'avoir permis de mener ce projet à terme même si cela n'a pas toujours été facile. Un merci tout particulier à Laurent et Sam pour votre patience, votre investissement sur le terrain et pour tout le reste. J'espère avoir été à la hauteur de vos attentes...

Merci à mes rapporteurs ainsi qu'à l'ensemble des membres de mon jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail. Au moment où j'écris ces lignes, je ne sais pas encore ce qui ressortira de votre évaluation, mais j'espère qu'à défaut d'y avoir pris du plaisir, vous y aurez trouvé de l'intérêt. Je remercie ainsi d'avance Frank D'Amico, Boudjéma Samraoui, Beat Oertli et Géraldine Loot pour vos remarques et nos échanges au cours de ma soutenance.

Je souhaite également remercier l'ensemble des membres de mon comité de thèse qui m'ont accompagnée et orientée dans mes choix tout au long de ce travail. Vous avez tous su vous rendre disponibles pour répondre à mes interrogations et me conseiller lorsque j'en avais besoin. Merci donc à Laëtitia Buisson, Adolfo Cordero Rivera, Xavier Houard, Sylvain Pincebourde et Frédérick Jacob. Un immense merci à toi, Laëtitia, pour ton aide précieuse quant à l'analyse de mes données et l'ensemble de nos échanges, si constructifs.

Je remercie l'ensemble des partenaires techniques et financiers ayant participé de près ou de loin à l'aboutissement et la réussite de ce projet.

Je tiens à remercier mon laboratoire, EcoLab, et notamment l'équipe CIRCE, Frank et Régine, pour votre accueil et votre accompagnement tout au long de mon travail. Un merci tout particulier à Arthur et Fred pour avoir accepté de se mettre à l'eau pour m'aider à chercher mes bestioles.

Mille mercis au Conservatoire d'espaces naturels de Midi-Pyrénées! Tout d'abord à Daniel, sans qui ce projet n'aurait probablement pas vu le jour mais aussi et bien sûr à l'ensemble de l'équipe. Cela fait maintenant 5 ans que je traîne dans vos pattes, depuis que nous avons, avec Romain, franchi la porte du bureau de Pierre-Emmanuel. Que de bons souvenirs à vos côtés... Je vous serais éternellement reconnaissante pour votre accueil, votre bonne humeur, votre bienveillance, votre soutien, et puis évidemment pour "la bonne bouffe"! Blague à part, c'est vraiment avec une grande émotion que je vais vous quitter et tout cela va énormément me manquer... Encore une fois merci à vous tous, sans exception. Vous êtes parfaits!

Ce travail n'aurait également pas pu être possible sans l'ensemble des stagiaires m'ayant prêté main forte, ou, comme j'aime à les appeler, "mon armée de stagiaires"! Vous avez en effet été nombreux à m'accompagner sur le terrain ou à m'aider dans la saisie et l'analyse de mes données : Marine M., Marine V., Maxime, Sophie, Caroline, Maëlys, Ophélie, Théodore et enfin Marine Z.. Merci à vous toutes et tous pour votre aide et pour ces bons moments passés ensemble, j'espère que vous aurez pris du plaisir dans vos stages respectifs et qu'ils vous auront apporté de quoi avancer dans vos projets.

Un grand Merci également à tous les bénévoles qui m'ont accompagné sur le terrain ou m'ont aidé dans le tri et l'identification de la montagne d'exuvies récoltées (pas moins de 20 000 tout de même!) : Yann Evenou, Jérémy Abadie, David Alquier, Emile Poncet, Baptiste Charlot, Laëtita Pêcheur, Loïc Bruna mais aussi Jean-Michel Catil, Laurent Barthe et l'ensemble des bénévoles du Groupe Odonates de Nature Midi-Pyrénées.

Je voudrais aussi remercier l'équipe pédagogique du M1 Expertise Naturaliste : Erick Campan, Luc Legal, Laurent Pelozuelo & Jacques Chanteloup, pour m'avoir permis de passer "de l'autre côté" et de goûter à l'enseignement. Ce fut une super et très enrichissante expérience et cela a probablement éveillé en moi des envies pour le futur... Merci pour les supers moments passés à Tuchan (ceux en tant qu'étudiante, puis ceux en tant qu'enseignante).

Je remercie sincèrement Gilles Bailleux, mon maître de stage de Master 2. Merci à toi d'avoir retenu ma candidature et de m'avoir fait confiance. Tu fais partie de ces personnes qui m'ont transmis l'amour des Odonates de cours d'eau, il faut dire que passer ses journées en kayak sur les cours d'eau, c'est plutôt sympathique! J'espère avoir de nouveau l'occasion de travailler avec toi, je compte bien prospecter les cours d'eau aquitains à la recherche de *Macromia*!! J'en profite également pour remercier toute l'équipe de l'antenne béarnaise du CEN Aquitaine pour leur accueil et leur sympathie.

I have now to switch in english to warmly acknowledge Frank Suhling. I do not know if you will have the opportunity to read my work, but, if so, thank you very much for your advices et your support. I am very proud to meet you at the ICO 2017 and then to have had the opportunity to collaborate with you.

C'est maintenant le moment de remercier les copains...

D'abord, mes co-bureaux, qui m'ont tenu compagnie durant tout ou partie de ma thèse au labo : Camille, Nico, Hector, Andrew & Ivan. Merci pour ces bons moments passés dans le bureau 342! Je reste persuadée que ce bureau est le mieux placé du 4R1 (magnifique vue depuis le troisième étage, juste au-dessus du nid de la pie, 3 étages à gravir ça permet de garder la forme et en plus on est du bon côté pour ne pas trop mourir de chaud en été).

Un immense merci à tous les copains du 4R1, ceux d'EcoLab : Emilie, Marjorie, Cécile, Manon, Quentin, Soumaïla, Marlène, Thibaut & Anaïs (même si tu n'y es plus depuis longtemps); ceux de mon "labo adoptif" : Feluccio, Kévin, Jade, Cornu, Issa, Marine's, Arthur, Juan, Alex, Séb, Céline, Jan, Méli, Maëva, Luana, Eglantine, Fabian, Emilie, Nicolas; ceux qui sont déjà partis, les "anciens" : Isa, Paul, Olivia, Blaise, Mathieu, Boris; et les plus vieux : Fouquette & Pablito. Un gros gros merci à vous tous pour les fous rires, les soirées galettes, les surnoms débiles, les barbecues, les "journal club", les beer parties, le soutien et tout le reste! Bon courage à ceux qui ne sont pas encore docteurs, vous allez tout déchirer!

Mention spéciale pour mes deux acolytes psychopathes des chats, Cotecote et Petit chat. Les Chapristea et les balades digestives vont terriblement me manquer... Merci aussi à Caillou, George, Blacky et à la plus belle (si si!), Roxy!

Petit chat, toi tu me manques déjà quand j'écris ces lignes puisque tu t'es barrée au fin fond de l'Oklahoma. Bon ok c'est pour ta carrière, mais quand même... J'aurais aimé que tu puisses voir à quoi ça ressemble une soutenance dans l'amphi Maxwell (du côté du public). Tu le sais, cette thèse je n'aurais pas pu la faire sans toi, tu as été mon soutien infaillible et ma codeuse préférée, et je t'en serais éternellement reconnaissante. Je nous revois en train de pleurer dans les bras l'une de l'autre toutes seules à minuit en plein Toulouse, juste avant ton départ. Ridicule mais tellement représentatif de l'affection que j'ai pour toi... Je sais que pour nous cela ne s'arrête pas ici mais je tiens sincèrement à te remercier pour ces trois années de duo infernal! #poutouxetpatounes

Tout autant de pensées et d'affection pour ma petite Maud, ma beauté des îles! Je regretterais toujours de ne pas être venue te voir sur ton caillou et je m'en excuse... Maintenant que tu t'es rapprochée nous allons pouvoir rattraper le temps perdu!

Je suis tellement fière de vous deux, vous êtes maintenant toutes deux docteurs en écologie et j'espère pouvoir rapidement rejoindre le club! #triodebadass #coeurcoeurlovelove

Je remercie les copains et collègues de l'OPIE MP : Aurélien, Gaël, Marine, Vincent, Xavier, Lolo, Evelyne, Pascal & Laurent. Vous êtes les premiers à m'avoir fait découvrir le monde des insectes et transmis le virus "libellules". Vous m'avez accueillie dans l'association puis au CA et cette expérience aura été riche de rencontres, d'apprentissages et de bonne humeur. Merci à vous tous pour cela!

Merci aussi à tous les copains de plus loin. Les copains de Bayonne pour les fêtes du même nom, les soirées, les weekends, les sorties en paddle, les foires au jambon, la bonne humeur... J'espère que tout ça va encore durer très longtemps : Bach, Lulu, Dut, Popo, Nono, Elisa, Pif, Chacha, Adri et Uhaina. Les copains venus de loin pour l'ICO 2017 à Cambridge, je vous souhaite le meilleur dans vos projets : David, Hector, Yesenia, Perla, Cornelio, Samuel, José. Les copains d'aventures naturalistes pour les moments passés (et futurs j'espère) à faire de belles découvertes : Laurent, Matt, Maud, Guigui, Xavier! Merci beaucoup à vous toutes et tous pour tout ce que nous avons partagé ensemble et, je l'espère, tout ce que nous partagerons dans l'avenir!

Enfin je remercie de tout mon coeur, mes parents, ma soeur et toute ma famille pour tout l'amour et le soutien que vous me témoignez depuis toujours. Je ne serais pas la personne que je suis et je n'en serais pas arrivée là aujourd'hui sans vous et j'espère vous en avoir rendus fiers!

Et pour finir, merci à toi, Romain, mon compagnon de vie et bien plus... Je ne peux pas ici te dire tout ce que j'aimerais mais sache que tu as été parfait, tu as été mon moteur tout au long de ce chemin et j'espère que celui-ci est infini...

Un immense MERCI à vous tous, vraiment...

---



# Partenaires techniques et financiers

Ce travail doctoral a été réalisé dans le cadre du Plan Régional d'Actions (PRA) en faveur des Odonates de Midi-Pyrénées (2014-2018), grâce au partenariat entre le Conservatoire d'Espaces Naturels de Midi-Pyrénées et le Laboratoire d'écologie fonctionnelle EcoLab (UMR 5245) et *via* une Convention industrielle de formation par la recherche (CIFRE).



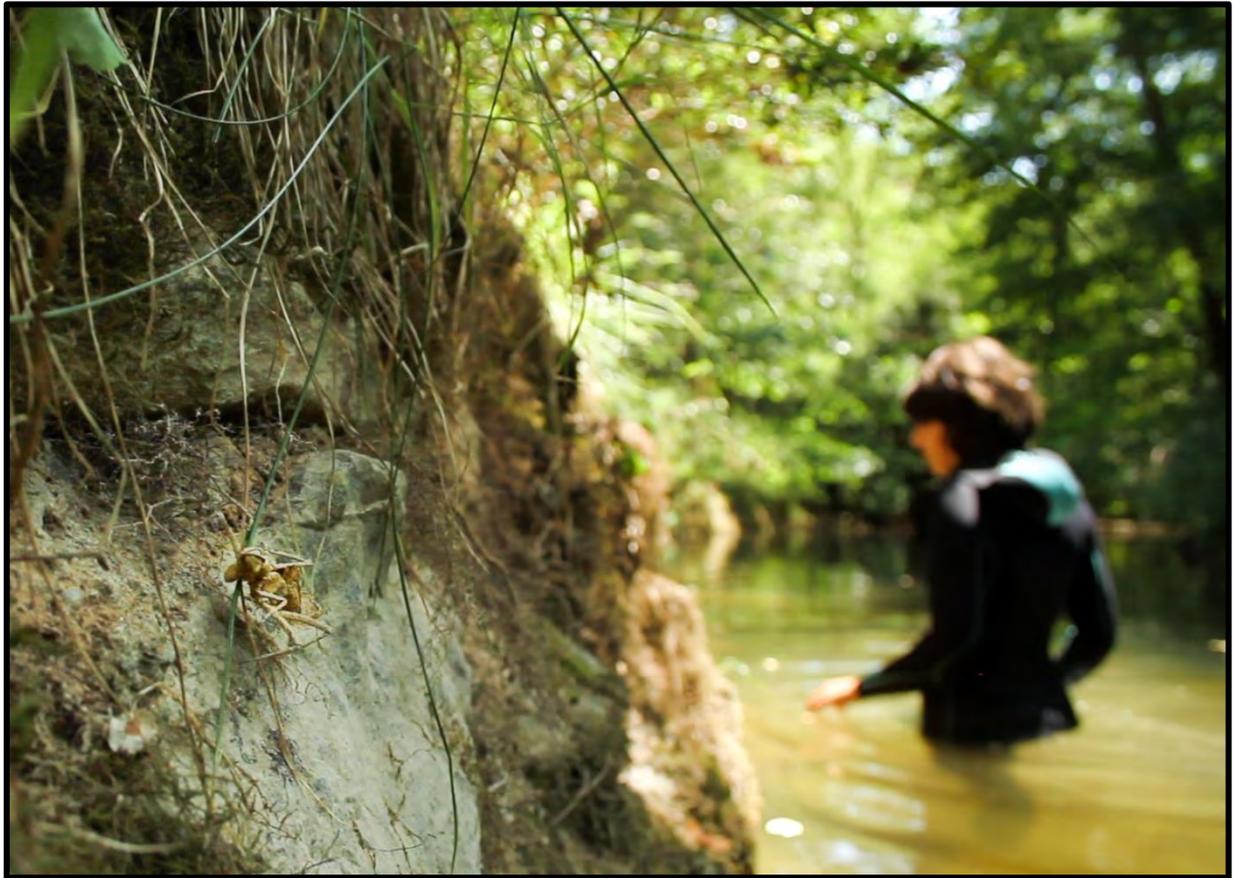
Ce travail a été cofinancé par :



Il a également bénéficié du soutien technique des partenaires suivants :







Exuvie de *Macromia splendens*, La Vère, 2015. © Romain DATCHARRY



# Table des matières

Remerciements	v
Partenaires techniques et financiers	xi
Table des matières	xv
Table des figures	xvii
Liste des tableaux	xix
Liste des abréviations	xxi
Liste des articles et communications	xxiii
<b>1 Introduction</b>	<b>1</b>
1.1 La conservation de l'entomofaune . . . . .	1
Du déclin de la biodiversité à la biologie de la conservation . . . . .	1
Les insectes, la majorité négligée . . . . .	3
La biodiversité des cours d'eau : menaces et enjeux . . . . .	5
1.2 Les Odonates . . . . .	8
Un modèle pertinent pour la conservation . . . . .	8
Généralités sur le groupe . . . . .	9
1.3 Synthèse des connaissances sur les 3 espèces cibles . . . . .	12
Taxonomie et brève description . . . . .	14
Distribution géographique . . . . .	15
Biologie et écologie . . . . .	15
Menaces . . . . .	19
Statuts de conservation et protection légale . . . . .	20
1.4 Les objectifs de la thèse . . . . .	20
<b>2 Chapitre 1 : Proposition d'un protocole de suivi standardisé</b>	<b>27</b>

3	Chapitre 2 : Variabilité phénologique et morphologique à l'échelle locale	45
4	Introduction aux chapitres 3 & 4 : Les ouvrages hydrauliques et les Odonates : quelle cohabitation ?	69
5	Chapitre 3 : Les petits ouvrages	73
6	Chapitre 4 : Les grands ouvrages hydroélectriques	85
7	Conclusion générale et perspectives	109
	Bibliographie	119
	ANNEXE 1 : Observations of <i>Macromia splendens</i> larvae <i>in natura</i>	135

# Table des figures

1.1	Le biais taxonomique . . . . .	4
1.2	L'eau douce sur Terre . . . . .	6
1.3	Les menaces sur les écosystèmes d'eau douce . . . . .	7
1.4	Publications dédiées à l'écologie et la conservation des Odonates . . . . .	9
1.5	Cycle de développement des Odonates . . . . .	10
1.6	Répartition de l'odonatofaune européenne . . . . .	13
1.7	Publications concernant les Odonates par grands types d'habitats . . . . .	14
1.8	Phylogénie des genres des Odonates d'Europe . . . . .	15
1.9	Espèces cibles . . . . .	16
1.10	Répartition des espèces cibles . . . . .	17
2.1	Number of transects on which species were detected . . . . .	33
2.2	Detected richness depending on the stages sampled . . . . .	34
2.3	Detected richness depending on the number of visits . . . . .	35
2.4	Total abundance of exuviae collected depending on the number of visits . . . . .	36
2.5	Cumulated percentage of detected richness depending on the length of transects . . . . .	37
3.1	Location of study sites . . . . .	49
3.2	Water temperature recorded in the three systems . . . . .	52
3.3	Cumulative percentage of collected exuviae . . . . .	54
3.4	Intraspecific variability of phenological indicators . . . . .	55
3.5	Results from the PCA performed on morphological traits of <i>G. graslinii</i> . . . . .	57
3.6	Morphological traits measured on exuviae of <i>Gomphus graslinii</i> . . . . .	61
5.1	Carte de localisation des petits ouvrages échantillonnés . . . . .	74
5.2	Schéma du plan d'échantillonnage appliqué à chaque petit ouvrage . . . . .	75
5.3	Richesse spécifique et abondance d'exuvies selon le cours d'eau . . . . .	78
5.4	Richesse spécifique et abondance d'exuvies selon la zone . . . . .	79
5.5	Abondance d'exuvies des espèces d'intérêt communautaire selon la zone . . . . .	80

6.1	Carte de localisation des grands ouvrages hydroélectriques échantillonnés . . . . .	86
6.2	Schéma du plan d'échantillonnage appliqué à chaque ouvrage hydroélectrique. . . .	88
6.3	Richesse spécifique et abondance selon le cours d'eau . . . . .	93
6.4	Richesse spécifique et abondance selon le type d'ouvrage . . . . .	94
6.5	Richesse spécifique et abondance selon la zone et le type d'ouvrage . . . . .	98
6.6	Abondance des espèces d'intérêt communautaire selon la zone et le type d'ouvrage .	99

# Liste des tableaux

1.1 Statuts des espèces cibles . . . . .	20
3.1 Densities of exuviae collected on each site . . . . .	55
3.2 Date (Julian day) of exuviae collection at the study sites. . . . .	61
3.3 Phenology of the three species according to the system . . . . .	62
3.4 Anisopteran species recorded on the three systems . . . . .	63
5.1 Liste des espèces détectées sur les petits ouvrages . . . . .	77
5.2 Synthèse des résultats des modèles mixtes sur les petits ouvrages . . . . .	80
6.1 Liste des grands ouvrages et des zones échantillonnés. . . . .	89
6.2 Liste des espèces détectées sur les grands ouvrages hydroélectriques . . . . .	92
6.3 Résultats des modèles mixtes sur la richesse spécifique . . . . .	96
6.4 Résultats des modèles mixtes sur l'abondance d'exuvies . . . . .	97
6.5 Synthèse des résultats obtenus dans le chapitre 4 . . . . .	103
7.1 Synthèse du travail doctoral . . . . .	115



# Liste des abréviations

AFC : Analyse factorielle des correspondances  
ANRT : Association nationale de la recherche et de la technologie  
CEN : Conservatoire d'espaces naturels  
CIFRE : Convention industrielle de formation par la recherche  
CIH : Centre d'ingénierie hydraulique  
CITES : Convention sur le commerce international des espèces menacées d'extinction  
DHFF : Directive habitats faune flore  
EDF : Electricité de France  
MNHN : Muséum national d'histoire naturelle  
OPIE : Office pour les insectes et leur environnement  
PCA / ACP : Principal component analysis / Analyse en composante principale  
PNA : Plan national d'actions  
PNAO : Plan national d'actions en faveur des Odonates  
PRA : Plan régional d'actions  
QDR : Queue de retenue  
ROE : Référentiel des obstacles à l'écoulement  
SCAP : Stratégie de création d'aires protégées  
SFO : Société française d'odonatologie  
TCC : Tronçon court-circuité  
TVB : Trame verte et bleue  
UICN : Union internationale pour la conservation de la nature et des ressources naturelles  
UIPN : Union internationale pour la protection de la nature  
ZNIEFF : Zone naturelle d'intérêt écologique floristique et faunistique



# Liste des articles et communications

Les résultats et les conclusions présentés tout au long de ce manuscrit s'appuient sur différents articles en préparation ou soumis dans des revues à comité de lecture ainsi que sur des communications orales présentées lors de congrès régionaux ou internationaux.

## Articles scientifiques

**Synthèse des connaissances** : Alice S. DENIS, Samuel DANFLOUS & Laurent PELOZUELO (2017). Etat des lieux des connaissances sur trois Odonates protégés de grands cours d'eau : *Oxygastrea curtisii* (Dale, 1834), la Cordulie à corps fin, *Gomphus graslinii* Rambur, 1842, le Gomphe de Graslin et *Macromia splendens* (Pictet, 1843), la Cordulie splendide. in Nicolas Gouix & Daniel MARC (coord.) - *Les invertébrés dans la conservation et la gestion des espaces naturels* (Vol. 76, pp. 126-131.). Actes du colloque de Toulouse du 13 au 16 mai 2015. Muséum National d'Histoire Naturelle, 216 p.

**Chapitre 1** : Alice S. DENIS, Samuel DANFLOUS, Nicolas GOUIX, Frédéric SANTOUL, Laëtitia BUISSON & Laurent PELOZUELO - Exuviae collection as a detection and monitoring tool for the study of riverine dragonfly communities : proposal for a standardised protocol. *En préparation*.

**Chapitre 2** : Alice S. DENIS, Ophélie PAYET, Samuel DANFLOUS, Nicolas GOUIX, Frédéric SANTOUL, Laëtitia BUISSON & Laurent PELOZUELO (2018) Intraspecific variability of the phenology and morphology of three protected dragonflies between natural and artificial habitats. *Journal of Insect Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10841-018-0070-z>

## Communications orales

Alice S. DENIS, Marine MONREDON, Marine VALET, Maxime SACRE, Samuel DANFLOUS, Frédéric SANTOUL & Laurent PELOZUELO - Quels impacts des grands ouvrages hydro-électriques sur les Odonates patrimoniaux des grands cours d'eau Midi-Pyrénéens : premiers résultats acquis. *5<sup>èmes</sup> Rencontres naturalistes de Midi-Pyrénées*, 11-13 février 2016, Auch.

Alice S. DENIS, Ophélie PAYET, Samuel DANFLOUS, Nicolas GOUIX, Frédéric SANTOUL & Laurent PELOZUELO - Effects of water temperature on phenology and morphology of riverine Odonata. *International Congress of Odonatology*, 15-20 July 2017, Cambridge.

## Article de médiation scientifique

Laurent PELOZUELO, Alice S. DENIS, Gaël DELPON & Samuel DANFLOUS (2016) - Menaces sur les libellules et demoiselles : une biodiversité élégante et fragile. *Le Courrier de la Nature*, 296, pp. 32-38.



# Introduction

---



Le Lot, département du Lot, 2015. © Alice DENIS



# Introduction

## 1.1 | La conservation de l'entomofaune

### Du déclin de la biodiversité à la biologie de la conservation

**L'effondrement de la biodiversité.** Cette expression, aujourd'hui largement reprise et utilisée par tous, ne l'a pas toujours été et fait suite au constat dressé au cours du 20<sup>e</sup> siècle : le nombre d'espèces présentes sur Terre diminue et à un taux bien supérieur à ce qu'il a pu être par le passé (Dirzo & Raven, 2003; Vos, Joppa, Gittleman, Stephens, & Pimm, 2015).

Ce constat a conduit à la décision de mener plusieurs initiatives en faveur de la préservation de la biodiversité comme la création en 1948 de l'Union internationale pour la protection de la nature (UIPN) qui deviendra en 1956 l'Union internationale pour la conservation de la nature et des ressources naturelles (UICN) ou encore d'un Fond mondial pour la nature en 1961. Des outils législatifs pour la préservation de la biodiversité ont également vu le jour. C'est notamment le cas en 1973 de la Convention sur le commerce international des espèces menacées d'extinction (i.e. CITES ou Convention de Washington) ou de la Convention de Berne relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe, signée en 1979. Ces volontés vont finalement se concrétiser lors du Sommet de la Terre à Rio de Janeiro en 1992 au cours duquel 168 états ont ratifié la première Convention sur la diversité biologique. Cet événement structurant pour le Droit de l'Environnement donnera une dimension mondiale à l'enjeu de conservation du patrimoine naturel commun.

Conséquence de cette prise de conscience et en réponse à la nécessité de faire face à ce qui apparaît de plus en plus constituer la sixième extinction de masse (Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2015; Leakey, 1992; McCallum, 2015), une nouvelle discipline émerge : la biologie de la conservation. Son principe fondateur est la compréhension de « la biologie des espèces, des communautés et des écosystèmes perturbés, directement ou indirectement, par les activités humaines ou d'autres facteurs » (Soulé, 1985). Son objectif principal est d'apporter,

souvent en situation d'urgence, les règles de base ainsi que les outils nécessaires à la préservation et la restauration de la biodiversité et des écosystèmes de manière plus générale.

Trois grands arguments motivent les disciples de la conservation (Lévêque, 1994 ; Maris, 2006) :

- la valeur intrinsèque et éthique de la diversité biologique que l'Homme peut accorder au monde vivant, par exemple en stipulant que chaque espèce a « le droit » d'exister et qu'il existe une obligation par conséquent éthique à les préserver ;
- la valeur écologique et fonctionnelle des écosystèmes, basée sur le principe que la diversité participe au bon fonctionnement de ces derniers et qu'une perte de la faune et de la flore qui leur sont associées peut dérégler leur fonctionnement ;
- la valeur d'usage de la biodiversité, incluant la valeur économique associée aux services écosystémiques rendus à l'Homme mais aussi les valeurs spirituelle et artistique que représente cette biodiversité.

La biologie de la conservation est également définie comme une discipline « de crise » (Soulé, 1985) car devant répondre à des besoins urgents et imposant parfois de prendre des décisions sans toujours avoir à disposition les bases scientifiques nécessaires à la mise en place de mesures de conservation efficaces (par ex. choix des espèces prioritaires, méthodes de suivi, modes de gestion) et avec des ressources financières souvent limitées. La valeur de la biodiversité vient ainsi se heurter aux contextes politique, économique et social qui contraignent fortement les ressources financières allouées à la conservation et imposent ainsi la nécessité d'une hiérarchisation des enjeux (Brooks et al., 2006 ; Wilson et al., 2011). Les espèces doivent alors être catégorisées selon leur valeur intrinsèque, écologique ou économique (Simberloff, 1998). Cette hiérarchisation, qui a provoqué la concentration des efforts sur les espèces rares ou vulnérables (Kunin & Gaston, 1993), a également généré une catégorisation des espèces en fonction de leur perception par les différents acteurs (i.e. scientifiques, politiques, grand public). Ainsi une espèce particulièrement grosse ou colorée (par ex. le panda géant) suscitera plus facilement l'intérêt et sera ainsi plus facile à mettre en avant et sa protection permettra celle de son habitat et des espèces qui y sont associées (i.e. espèces parapluie) ; les espèces ayant une importance prépondérante dans le fonctionnement d'un écosystème (i.e. espèces ingénieur ou clé de voûte) seront également mises en avant (par ex. le castor) et enfin les espèces rendant d'importants services écosystémiques et bénéficiant d'un affect positif seront elles aussi mieux prises en compte, y compris parfois en décalage avec la réalité scientifique



(par ex. les abeilles mellifères).

Malgré cette prise de conscience qui s'est opérée il y a maintenant plus de 30 ans, certains groupes comme les invertébrés et parmi eux les insectes ont cependant encore du mal à attirer l'attention des décideurs et du grand public et donc à mobiliser les leviers financiers nécessaires à leur conservation.

## Les insectes, la majorité négligée

Au sein de la macro-diversité faunistique, les insectes forment un groupe particulièrement diversifié : plus d'un million d'espèces sont aujourd'hui décrites dans le monde (Footitt & Adler, 2009). Cependant, bien qu'ils représentent 58 à 67% de l'ensemble des espèces connues, les insectes ont été surnommés « the neglected majority » par Dunn (2005) du fait de leur faible prise en compte dans la dynamique de conservation passée et actuelle. En effet un fort biais taxonomique en faveur des vertébrés et notamment en faveur des mammifères, des oiseaux et des poissons persiste (Clark & May, 2002; Di Marco et al., 2017; Donaldson et al., 2016; Troudet, Grandcolas, Blin, Vignes-Lebbe, & Legendre, 2017). Cette nette « préférence » pour les vertébrés de la part du grand public et des décideurs contribue à la négligence des invertébrés qui pâtissent ainsi d'un manque de connaissances et, en conséquence, d'un manque de protection et de conservation. Les publications dédiées aux insectes sont bien moins nombreuses que celles dédiées aux vertébrés (Figure 1.1a et b). Cet écart a une incidence sur la quantité de données disponibles pour ces groupes (Figure 1.1c) et leur prise en compte dans les programmes de conservation.

Les insectes forment pourtant un élément majeur de la diversité. La pollinisation, la décomposition de la matière organique, l'apport de nourriture pour les compartiments trophiques supérieurs, ou encore la régulation (e.g. prédation) sont autant de fonctions, parmi d'autres, que les insectes assurent et qui sont indispensables au bon fonctionnement des écosystèmes. Les insectes ne sont pourtant pas moins menacés que les autres groupes puisque de nombreux signaux indiquant d'une crise majeure sont aujourd'hui rapportés (Conrad, Warren, Fox, Parsons, & Woiwod, 2006; Hallmann et al., 2017; Potts et al., 2010). Parmi les 7639 espèces d'insectes évaluées par l'UICN, 1414, soit 18,5 % sont considérées menacées et 58 ont d'ores et déjà disparu (IUCN, 2017). Une récente estimation suggère même que 7 % des invertébrés pourraient avoir disparu au cours des quarante dernières années (Régnier et al., 2015). Certains auteurs parlent également « d'extinctions silencieuses » pour alerter sur le fait que des



espèces disparaissent avant même d’avoir été décrites (Fonseca, 2009; Tedesco et al., 2014).

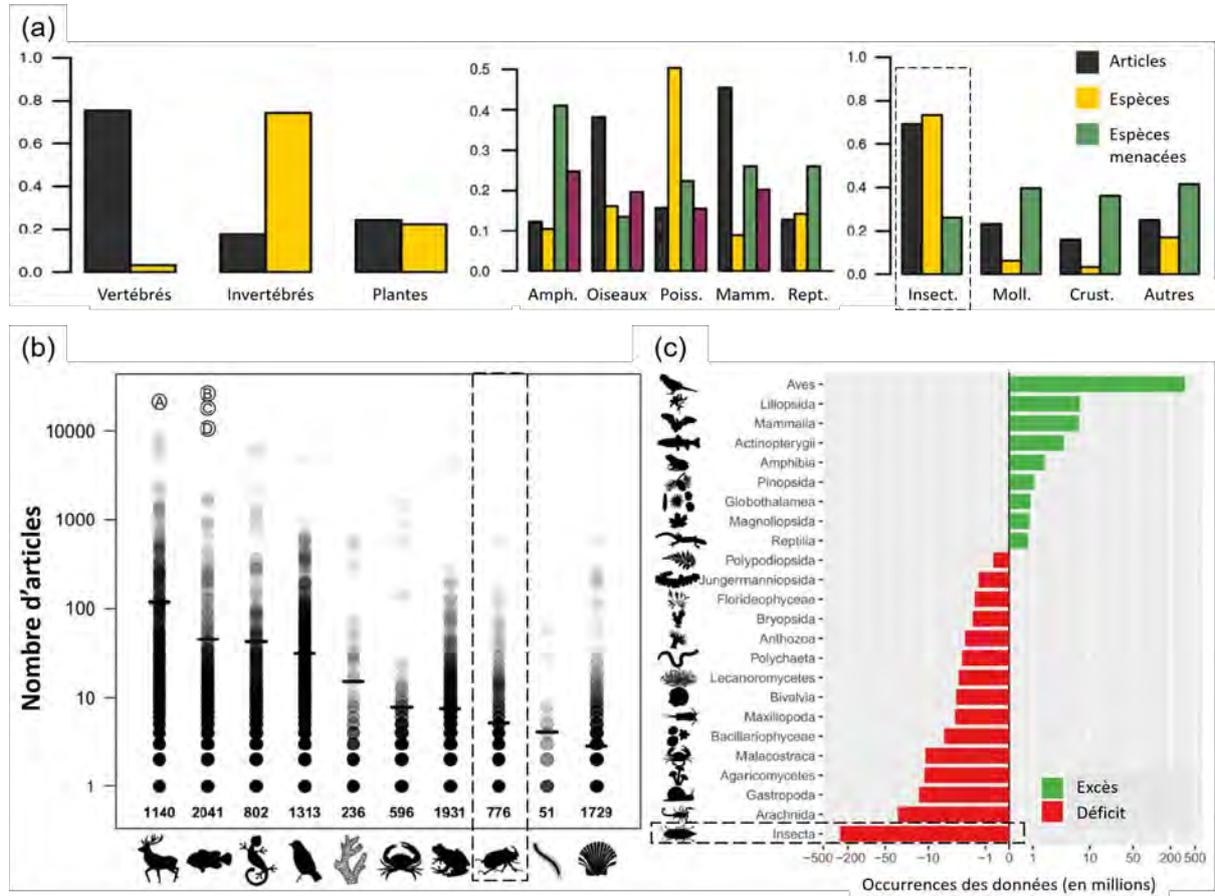


FIGURE 1.1 – Un biais taxonomique important existe en défaveur des insectes et de manière plus générale des invertébrés. Les encadrés indiquent le groupe des insectes. (a) Proportion du nombre d’articles publiés (en noir) et du nombre d’espèces décrites (en jaune) ou menacées (en vert) par grands groupes taxonomiques (d’après Di Marco et al., 2017) (b) Nombre d’articles publiés par groupe taxonomique. Les moyennes sont représentées par les barres horizontales et la transparence indique une faible densité de données. Les chiffres au-dessus de l’axe des abscisses correspondent au nombre d’espèces étudiées pour chaque groupe (d’après Donaldson et al., 2016). (c) Occurrence des données selon le groupe taxonomique. La ligne verticale  $x = 0$  correspond au nombre « idéal » d’occurrences par groupe soit la valeur pour laquelle le groupe serait échantillonné proportionnellement à son nombre d’espèces connues. Les barres représentent les groupes sur- et sous-représentés dans la base de données GBIF comparés à la valeur d’échantillonnage « idéale » (d’après Troudet et al., 2017).

Les insectes doivent en effet faire face à quatre handicaps majeurs qui freinent considérablement les actions concrètes de conservation (Samways, 2015) :

- **la description des espèces** : l’incroyable diversité d’espèces rend impossible l’amélioration des connaissances sur chacune d’entre elles. Les très nombreuses espèces restant encore à découvrir et à décrire (i.e. 2,6 à 7,8 millions d’espèces d’insectes selon l’estimation faite par Stork, McBroom, Gely, et Hamilton (2015) font stagner les entomologistes à



cette étape de dénombrement quand les mammalogistes ont déjà à leur disposition une liste quasiment exhaustive des espèces existantes ;

- **la distribution spatiale des espèces** : les insectes étant présents sur l'ensemble de la surface du globe, l'acquisition de données sur la répartition précise des espèces constitue un défi utopique bien que ces données soient la base fondamentale pour toute étude et c'est notamment le cas pour l'élaboration d'actions de protection et de conservation ;
- **l'estimation de l'abondance des espèces et de ses variations éventuelles dans le temps et l'espace** : les insectes étant pour la plupart des espèces générant de grands nombres d'individus, il est très compliqué d'obtenir des valeurs d'abondance pourtant essentielles pour l'évaluation de l'état de conservation des populations ;
- **la connaissance de la biologie et de l'écologie des espèces** : l'amélioration des connaissances sur les exigences des espèces est également un maillon essentiel dans les processus de conservation puisqu'elles permettent de comprendre et d'anticiper les effets d'un changement sur les espèces.

Ces différents points sont pourtant des préalables indispensables pour constater ou avérer un déclin pressenti dans le temps ou l'espace, sans quoi aucune politique de conservation efficace ne pourra être mise en œuvre. Les conséquences du biais taxonomique auquel sont confrontés les insectes se retrouvent donc également dans la mise en œuvre des outils pour protéger et conserver la biodiversité. De ce fait, lorsqu'il s'agit de hiérarchiser les enjeux, l'adaptabilité de ces outils souvent préalablement destinés à la préservation des oiseaux ou des mammifères, peut s'avérer complexe. C'est notamment le cas de l'évaluation du statut de conservation *via* les Listes Rouges, dont les critères et seuils permettant le classement des espèces dans une certaine catégorie sont inadaptés quand appliqués aux insectes à propos desquels les connaissances en termes de répartition sont souvent lacunaires.

Dans ce panorama, les insectes associés aux milieux aquatiques d'eau douce et notamment aux cours d'eau, constituent un enjeu supplémentaire en termes de conservation puisque ces milieux font aujourd'hui partie des plus menacés (Sala et al., 2000 ; Vörösmarty et al., 2010).

### **La biodiversité des cours d'eau : menaces et enjeux**

Les cours d'eau sont, parmi les écosystèmes aquatiques continentaux, un des écosystèmes les moins représentés puisqu'ils constituent à peine 0.0002 % du total de l'eau présente sur Terre (Figure 1.2). Les écosystèmes aquatiques continentaux jouent néanmoins un rôle majeur dans le maintien de la biodiversité puisqu'ils abriteraient environ 6 % à 8 % des espèces



aujourd'hui décrites (Dudgeon et al., 2006 ; Naiman et al., 2006). Ils seraient ainsi 10 fois plus riches en moyenne que le reste des écosystèmes présents sur Terre (Samways, 2008).

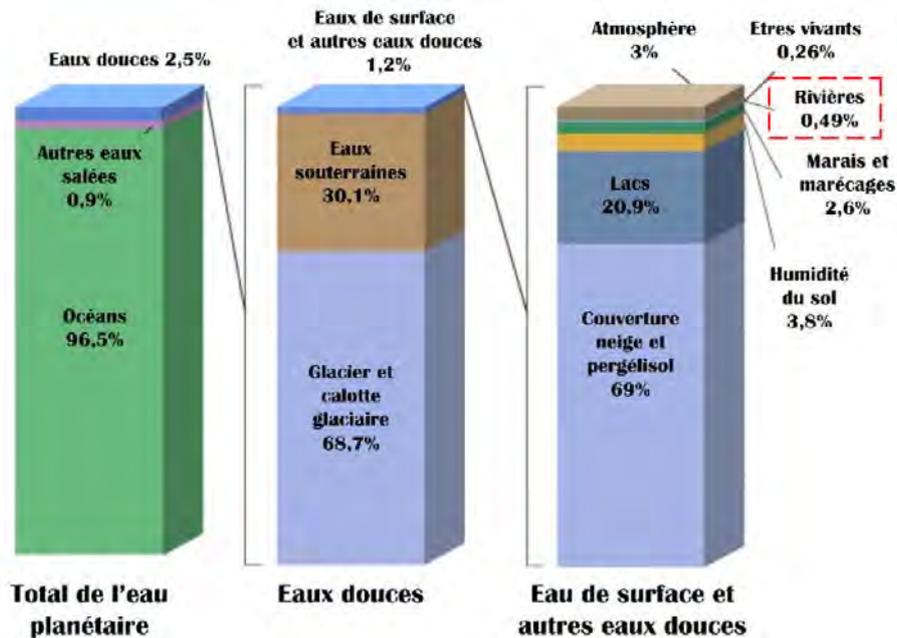


FIGURE 1.2 – Les écosystèmes d'eau douce sont des habitats très peu représentés sur Terre puisqu'ils ne constituent que 2,5 % de l'eau présente sur Terre dont une grande part est souterraine ou sous forme de glace. Les cours d'eau (encadré rouge) ne représentent que 0,49 % des eaux douces de surface soit moins de 0.0002 % du total de l'eau présente sur Terre (d'après Gleick, 1993).

Ce sont cependant des milieux soumis à de fortes pressions anthropiques puisqu'ils sont exploités par l'Homme pour la ressource en eau potable et en nourriture, l'irrigation des cultures, la production d'énergie, le transport ou encore les loisirs (Postel & Richter, 2012). L'accumulation des enjeux (i.e. biodiversité et services écosystémiques) sur une si faible surface fragilisée par sa surexploitation, rend celle-ci particulièrement vulnérable aux changements globaux (e.g. fragmentation, pollution, invasions biologiques, réchauffement climatique) (Figure 1.3).

Pour faire face à ces menaces et pour préserver ou reconstituer le bon état écologique des cours d'eau, plusieurs outils législatifs ont vu le jour comme la Convention internationale Ramsar (i.e. Convention relative aux zones humides d'importance internationale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau) de 1971, ou encore la Directive-cadre européenne sur l'eau de 2000 qui a abouti en France à la loi sur l'eau et les milieux aquatiques adoptée en 2006.



Ces écosystèmes ne sont cependant pas les plus simples à préserver et les initiatives de conservation se heurtent bien souvent aux enjeux économiques comme la production d'énergie, l'irrigation ou aux pressions sociétales pour la gestion du risque de crues ou la pêche de loisirs.

Les Odonates, insectes à l'interface entre le milieu aquatique et le milieu terrestre, cumulent donc les problématiques précédemment évoquées.

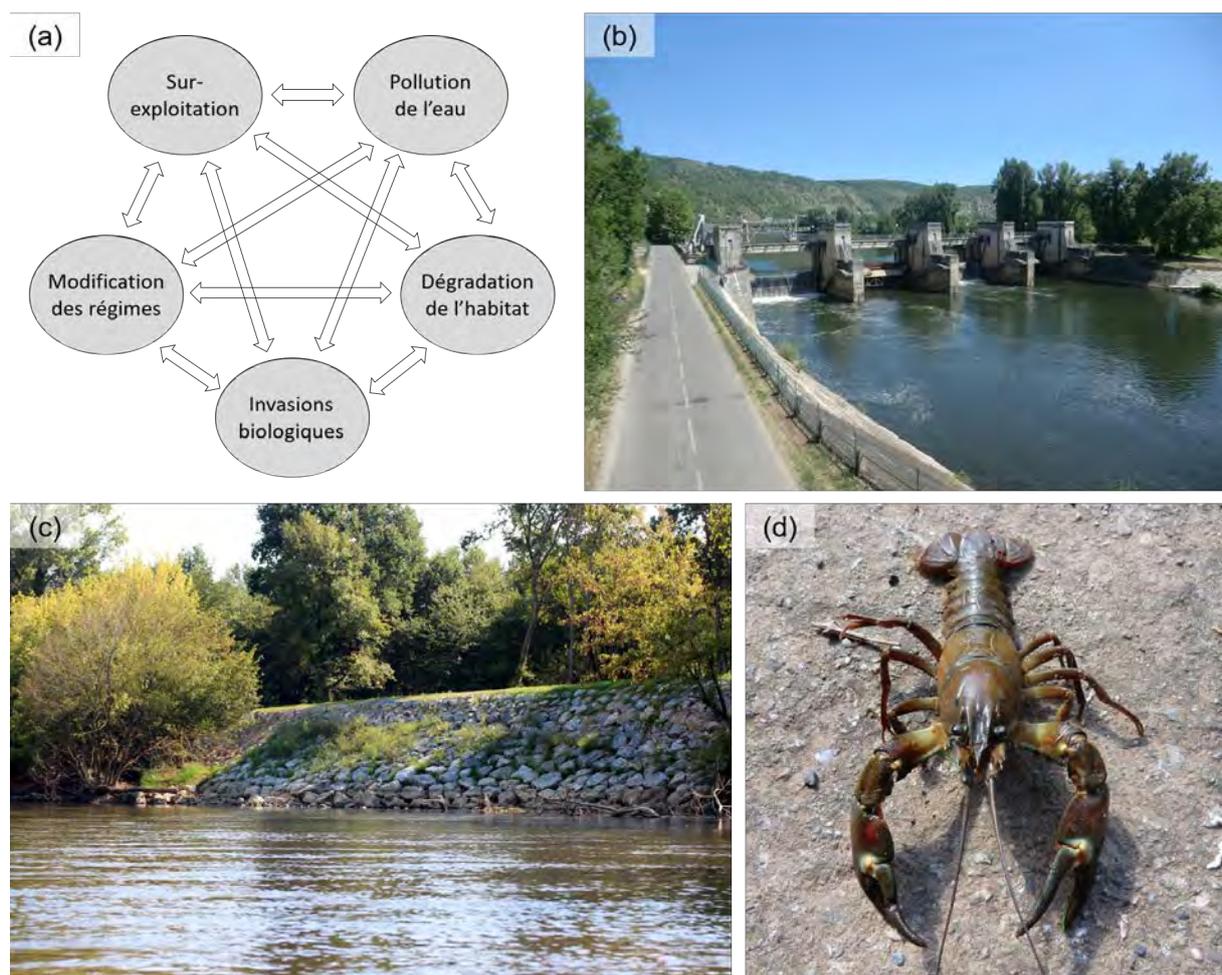


FIGURE 1.3 – Les écosystèmes aquatiques continentaux dont font partie les cours d'eau sont soumis à de multiples pressions qui les altèrent et les fragilisent. (a) Principales menaces identifiées sur les écosystèmes aquatiques continentaux (d'après Dudgeon et al., 2006). (b) Barrage hydroélectrique, exemple d'infrastructure qui altère la continuité écologique (flux sédimentaire et flux d'espèces), et modifie le régime hydrologique et thermique de la rivière (ici à Luzech sur le Lot). (c) Enrochement artificiel sur les berges, interrompant la continuité de la ripisylve (ici sur l'Adour). (d) Exemple d'espèce exotique envahissante en France (ici l'Ecrevisse signal *Pacifastacus leniusculus*, capturée sur la rivière Tarn). ©Alice DENIS



## 1.2 | Les Odonates

### Un modèle pertinent pour la conservation

La prise en compte des Odonates en biologie de la conservation a débuté à partir des années 80 et n'a cessé d'augmenter depuis (Figure 1.4; Bried et Samways (2015)). En effet, les Odonates sont identifiés comme un groupe pertinent pour étudier la qualité des écosystèmes aquatiques et les changements que ces derniers subissent (Gerlach, Samways, & Pryke, 2013; Kutcher & Bried, 2014; Oertli, 2008). Ils remplissent un certain nombre de critères qui en font un groupe utile pour répondre à bon nombre de problématiques en écologie appliquée à la conservation (Oertli, 2008) :

- ils sont modérément diversifiés ce qui permet à la fois de disposer d'un jeu d'espèces suffisant et d'une bonne connaissance de la taxonomie du groupe et de leur écologie;
- leurs larves colonisent la majorité des écosystèmes aquatiques continentaux mais les adultes sont également dépendants des habitats terrestres pour accomplir l'ensemble de leur cycle de développement. Cela en fait un groupe phare pour l'étude de l'interface entre habitats aquatiques et terrestres;
- l'exuvie (i.e. dernière mue larvaire) abandonnée sur les berges ou dans la végétation lors de l'émergence, constitue, en plus des stades larvaires et adultes, un outil d'analyse supplémentaire. En effet cet indice de présence permet l'identification de la plupart des espèces en France, d'attester de leur reproduction et de leur développement sur le site et ce de manière non invasive;
- ils sont présents sur l'ensemble du globe hormis dans quelques écosystèmes très extrêmes et la plupart des espèces sont sténotopiques et donc spécifiques d'un certain type d'habitat;
- ils sont considérés comme des espèces « clés de voûte » puisqu'ils assurent les rôles de prédateurs et de proies dans la chaîne trophique;
- ce sont également des espèces « parapluies » puisqu'en les préservant c'est l'ensemble de la communauté inféodée au milieu aquatique qui l'est aussi;
- les différents stades de développement se succédant tout au long de leur cycle offrent une large gamme de possibilités tant en termes de méthodologies que de probléma-



tiques. Ceci est moins vrai pour les aspects fonctionnels puisque toutes les espèces sont prédatrices.

Pour ces différentes raisons, les Odonates constituent un groupe abordable pour des études quantitatives qui peuvent être menées grâce à la mise en place de méthodes standardisées. Par ailleurs il faut souligner que les Odonates sont esthétiques, appréciés et connus du grand public. Il est ainsi plus aisé de mobiliser l'attention et le soutien financier nécessaires pour les étudier ce qui en fait un groupe « porte-drapeau ».

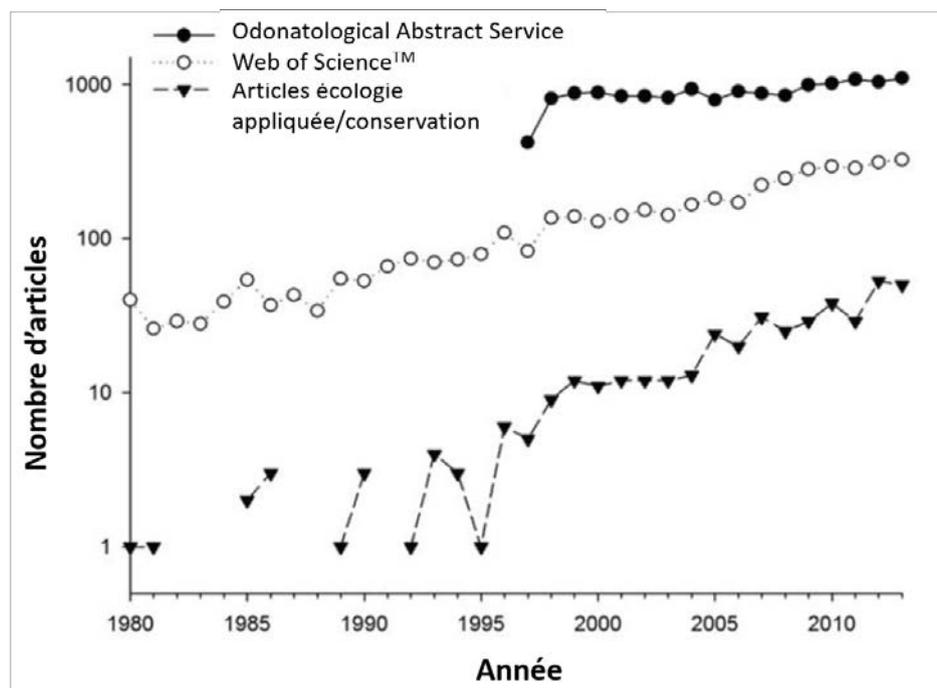


FIGURE 1.4 – Courbes d'accumulation du nombre d'articles publiés concernant les Odonates dans les domaines de l'écologie appliquée et de la biologie de la conservation (d'après Bried & Samways, 2015). Aucun article touchant à l'un de ces deux sujets n'a été trouvé avant les années 1980.

### Généralités sur le groupe

Les Odonates, du latin « *odonata* » signifiant « pourvu de dents », constituent un ordre primitif d'insectes prédateurs dont les origines remontent au moins au début du Carbonifère (Wootton, 1981). Leur développement est de type hétérométabole (i.e. pas de stade immobile entre la larve et l'adulte) hémimétabole (i.e. la larve et l'adulte vivent dans des milieux différents) puisque les larves sont aquatiques et les adultes aériens (Figure 1.5).



C'est l'un des groupes d'insectes les moins diversifiés puisqu'il compte moins de 6000 espèces décrites réparties en 3 sous-ordres (Schorr, 2018) : les Zygoptères ou « demoiselles » (plus de 2900 espèces), les Anisoptères ou « libellules » (plus de 3000 espèces) et les Anisozygoptères (4 espèces). Le nombre d'espèces restant à décrire est estimé entre 1000 et 1500, et quasiment 40 espèces sont décrites chaque année dans le monde depuis les années 70, notamment dans les régions néotropicales, orientales et australasiatiques (K.-D. B. Dijkstra, Kipping, & Mézière, 2015; Suhling, Suhling, & Richter, 2015). En Europe le nombre d'espèces est désormais stable (i.e. 143 espèces recensées; Kalkman et al. (2018)). L'odonatologie y est en effet pratiquée depuis longtemps, le naturaliste Toussaint de Charpentier a publié la première synthèse des libellules d'Europe en 1840. Depuis quelques années, la publication de nombreux guides d'identification des adultes et des exuvies a favorisé un essor de prospection par les naturalistes généralistes. Les Odonates sont également parmi les premiers ordres d'invertébrés, avec les Rhopalocères, à avoir été inclus dans les outils de saisie en ligne de données naturalistes, ce qui a largement contribué à l'amélioration des connaissances sur cet ordre en Europe.

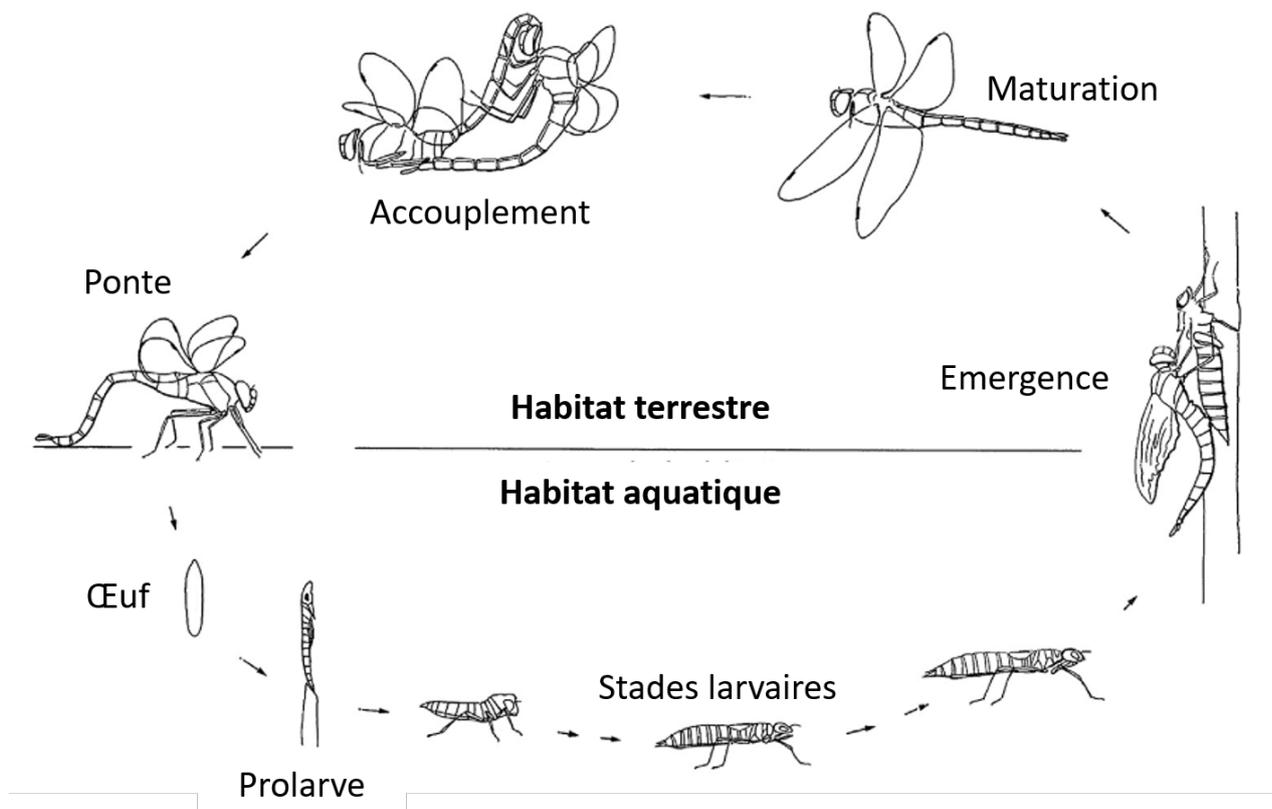


FIGURE 1.5 – Cycle de développement des Odonates (d'après Suhling et al., 2015).



La richesse spécifique de l'odonatofaune européenne est répartie de façon globalement homogène sur le continent malgré une diminution dans les régions les plus froides et les plus arides (Figure 1.6a). Les espèces endémiques se concentrent particulièrement dans le sud-ouest de l'Europe et en particulier dans le sud de la France et sur la Péninsule ibérique (Figure 1.6b). La carte de répartition des espèces endémiques souligne ainsi la très forte responsabilité du sud de la France, aux côtés de l'Espagne et du Portugal, dans la conservation de ces dernières. Le faible nombre d'espèces présentes en Europe (i.e. 143) a permis au cours de ces dernières années d'évaluer leur statut de conservation. Ainsi, 24 % des espèces sont considérées en déclin et 15 % sont considérées comme menacées d'extinction (Kalkman et al., 2010). En France, le constat est équivalent puisque 12 % des 89 espèces présentes en métropole sont menacées d'extinction (UICN France, MNHN, OPIE, & SFO, 2016). Cette évaluation nationale est renforcée par les évaluations infra-nationale récemment conduites dans le sud de la France (Barneix, Bailleux, & Soulet, 2016; Bence, Delauge, Lambret, Meyer, & Hayot, 2016; Charlot, Danflous, Louboutin, & Jaulin, 2018; Odonat'Auvergne, 2017).

## Cadre de la thèse

L'ensemble de ces caractéristiques a mis les Odonates au-devant de la scène de la conservation et de nombreux programmes leur sont maintenant dédiés. C'est notamment le cas en France avec le lancement en 2011 du premier Plan national d'actions en faveur des Odonates (PNAO), dont l'objectif est l'évaluation et l'amélioration de l'état de conservation de 18 espèces menacées via la mise en place d'une stratégie coordonnée à l'échelle nationale et déclinée à l'échelle régionale (Dupont, 2010). Ce plan a été décliné en 20 Plans régionaux d'actions (PRA) ayant chacun pour but de protéger les espèces d'Odonates menacées. Leur contenu porte notamment sur l'amélioration et la diffusion des connaissances.

Dans la région Midi-Pyrénées, l'animation du PRA Odonates a été confiée au Conservatoire d'espaces naturels (CEN) qui a lancé ce plan en 2014 pour une durée de 5 ans (Danflous, 2015). Ce travail doctoral s'inscrit dans le cadre de ce plan régional via une Convention industrielle de formation par la recherche (CIFRE) établie entre le CEN Midi-Pyrénées et l'Association nationale de la recherche et de la technologie (ANRT). La structure universitaire d'accueil est le Laboratoire d'écologie fonctionnelle EcoLab et une partie du financement a été apporté par EDF et son Centre d'ingénierie hydraulique (CIH), partenaire du projet. Le travail doctoral cible les impacts de l'artificialisation des milieux au travers des infrastructures humaines sur un



cortège d'espèces associées aux cours d'eau et plus particulièrement trois espèces à forts enjeux de conservation : la Cordulie à corps fin, *Oxygastra curtisii* (Dale, 1834), le Gomphe de Graslin, *Gomphus graslinii* Rambur, 1842 et la Cordulie splendide, *Macromia splendens* (Pictet, 1843).

Une synthèse des connaissances sur ces trois espèces a été menée en amont du travail doctoral et est restituée ci-après. Celle-ci a fait l'objet d'une communication orale lors du colloque « Les invertébrés dans la conservation et la gestion des espaces naturels » qui s'est tenu à Toulouse en 2015 et dont les actes ont été publiés en 2017 (Denis, Danflous, & Pelozuelo, 2017).

### 1.3 | Synthèse des connaissances sur les 3 espèces cibles

Ces trois anisoptères sont principalement inféodés aux cours d'eau et font ainsi partie des communautés d'Odonates représentant moins de 2 % de la diversité présente dans les rivières européennes (Schmidt-Kloiber, Graf, Lorenz, & Moog, 2006). Les libellules associées aux milieux lotiques sont effectivement moins diversifiées que celles associées aux milieux lenticules. Elles ont également été moins étudiées que les espèces de milieux stagnants (Figure 1.7) bien que les cours d'eau soient soumis à de fortes pressions.

Ceci est d'autant plus vrai que les contextes climatique, économique et social actuels tendent à augmenter ces pressions. En effet, la volonté de diminuer la part du nucléaire dans la production d'énergie nécessite de se tourner vers les énergies renouvelables ce qui tend à redynamiser la production d'hydro-électricité. La fragmentation et la modification hydrologique des cours d'eau risquent donc de s'intensifier même si dans la loi, les contraintes réglementaires sont aujourd'hui supposées prévenir une partie de ces impacts délétères et maintenir la continuité écologique.

Ces trois espèces font partie de l'odonatofaune européenne emblématique puisqu'elles sont endémiques du sud-ouest de l'Europe. *Macromia splendens* a ainsi particulièrement éveillé la curiosité d'odonatologues au point qu'elle a été spécifiquement recherchée comme le relatent Morton (1925) et Lieftinck (1965).



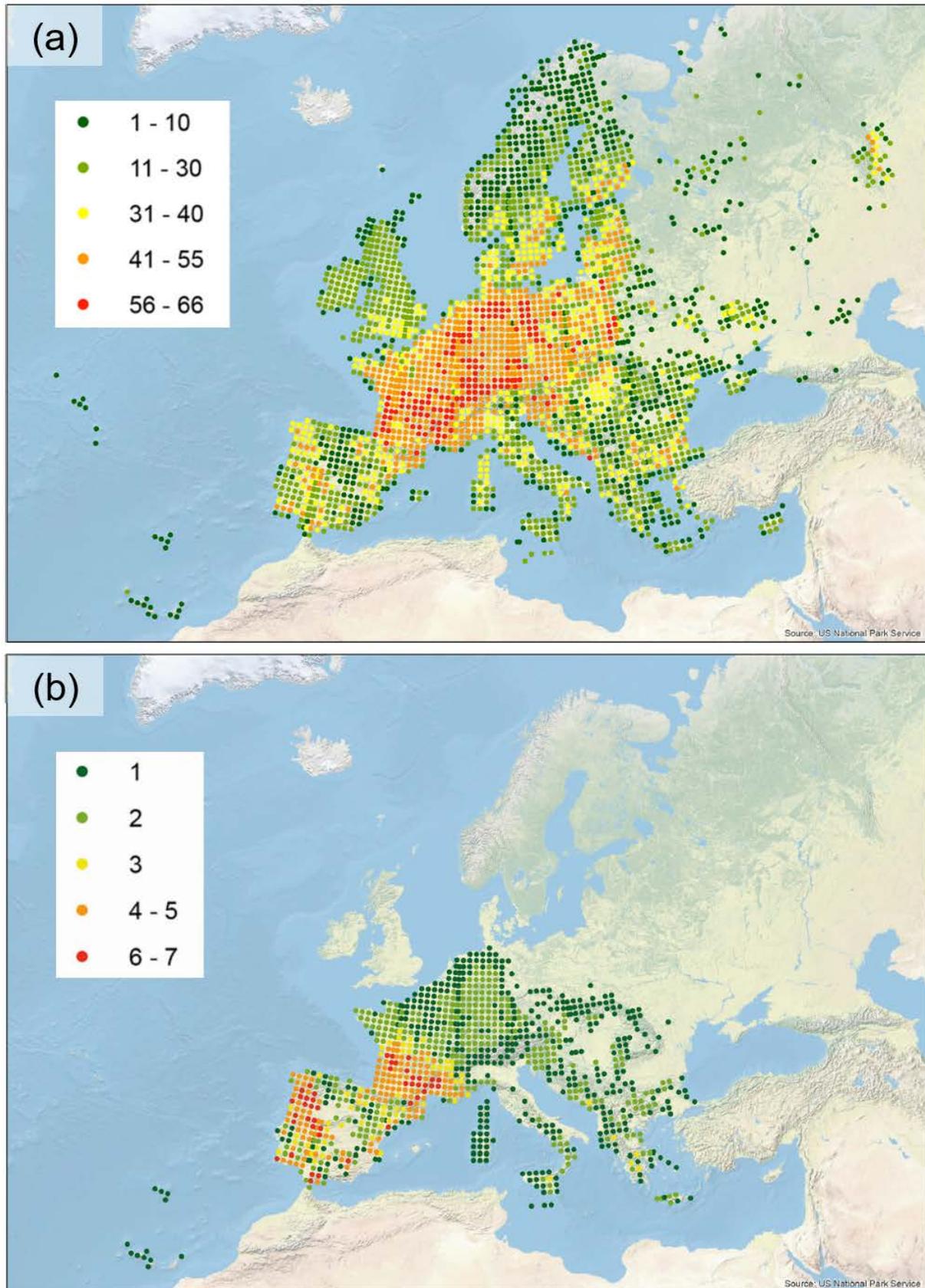


FIGURE 1.6 – Répartition de la richesse spécifique (a) et de l'endémisme (b) des Odonates d'Europe (d'après Kalkman et al., 2018). Mailles de 50x50 km.



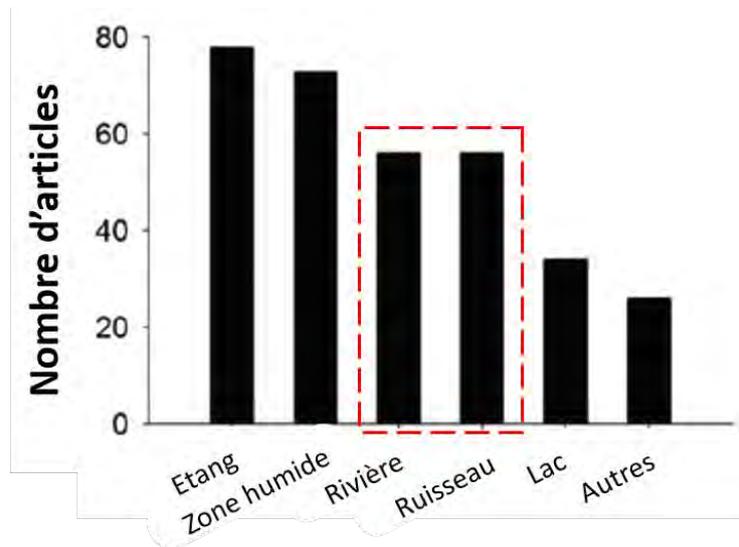


FIGURE 1.7 – Nombre d'article publiés concernant l'écologie appliquée ou la biologie de conservation des Odonates selon les grands types d'habitats (d'après Bried & Samways, 2015). Les cours d'eau sont encadrés en rouge.

### Taxonomie et brève description

*Oxygastra curtisii* a longtemps fait partie de la famille des Corduliidae (Figure 1.8) mais est actuellement classée « *Incertae sedis* » (i.e. sans famille) suite à de récentes études phylogénétiques (K.-D. B. Dijkstra & Kalkman, 2012; Ware, May, & Kjer, 2007). Cette espèce, seule représentante de ce genre dans le monde, a le thorax vert métallique et l'abdomen noir avec une ligne de taches médio-dorsales jaunes (Figure 1.9a). Ses exuvies sont également facilement reconnaissables par leur taille relativement petite (19 à 22 mm de long) et l'absence d'épines dorsales sur l'abdomen, remplacées par de petites touffes de poils.

*Gomphus graslinii* est, comme la majorité des espèces de la famille des Gomphidae (Figure 1.8), noir et jaune avec sur le thorax de fines bandes anté-humérales jaunes. L'abdomen est marqué d'une ligne longitudinale médiodorsale sur toute sa longueur. Les cercoïdes des mâles sont pourvus de fortes dents latérales et une forme de verre à pied jaune se dessine en face dorsale du 9<sup>ème</sup> segment de l'abdomen (Figure 1.9b).

*Macromia splendens* est la seule représentante européenne de la famille des Macromiidae (Figure 1.8). C'est une des plus grandes espèces en Europe (49 à 55 mm pour l'abdomen des mâles). Elle a le thorax vert métallique marqué de deux bandes jaunes et l'abdomen noir et jaune (Figure 1.9c). Elle se distingue également par ses deux taches jaunes sur le dessus du front. Son exuvie est très caractéristique puisqu'elle est de très grande taille (jusqu'à 33 mm



de long), pourvue d'une petite corne sur le front, munie d'un abdomen arrondi et de grandes pattes lui donnant une allure d'araignée (Figure 1.9d). Cette espèce mythique pour les odonatologues reste malgré tout très discrète.

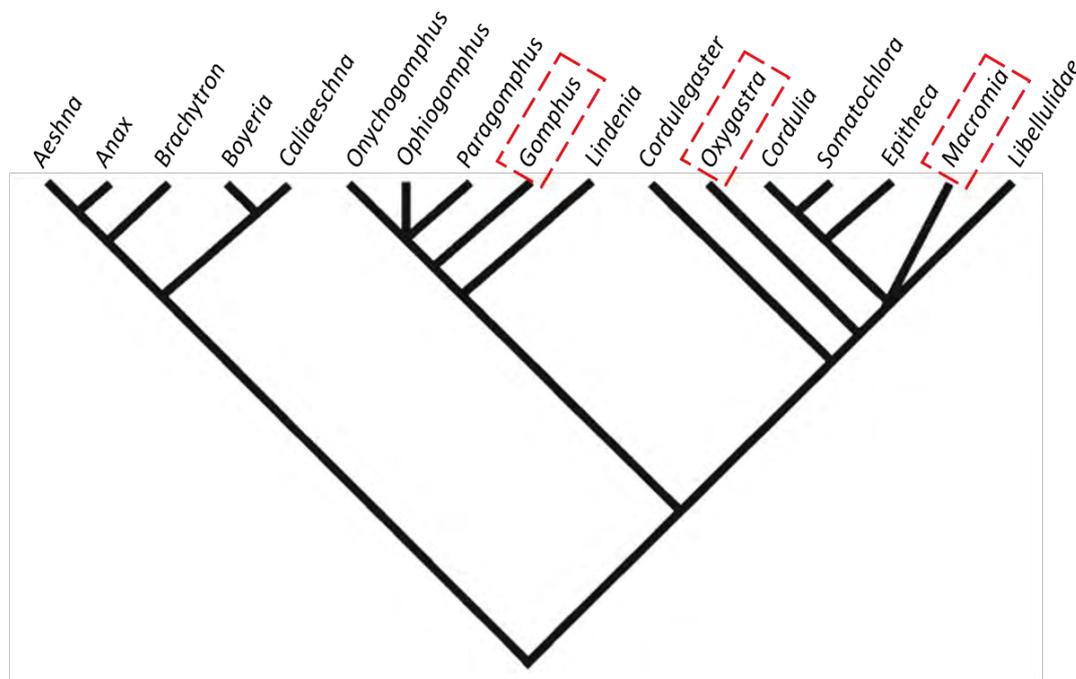


FIGURE 1.8 – Phylogénie des genres des Odonates d'Europe (hors Libellulidae) (adapté de K.-D. B. Dijkstra & Kalkman, 2012).

### Distribution géographique

*G. graslinii* et *M. splendens* sont des espèces endémiques du sud-ouest de la France et de la péninsule ibérique. *O. curtisii* a quant à elle une répartition plus large : on la trouve du nord de la Belgique au nord-ouest de l'Italie. La faible étendue du territoire occupé par ces espèces (Figure 1.10) met en évidence la forte responsabilité de la France aux côtés de l'Espagne et du Portugal dans leur conservation d'autant plus que la régression d'*Oxygastra curtisii* est d'ores et déjà documentée avec son extinction en Grande-Bretagne et aux Pays-Bas (Cham et al., 2014 ; K.-D. Dijkstra & Lewington, 2015 ; Grand & Boudot, 2006).

### Biologie et écologie

Les principales connaissances sur la phénologie, le comportement des adultes ainsi que le cortège odonatologique associé à ces trois espèces ont été synthétisées par Grand et Boudot (2006) et quelques monographies ont également été publiées (Chelmick, 2015b ; Cordero Rivera et al., 2012 ; Torralba-Burrial, Ocharan, Outomuro, Azpilicueta Amorin, & Cordero Rivera, 2012a, 2012b).



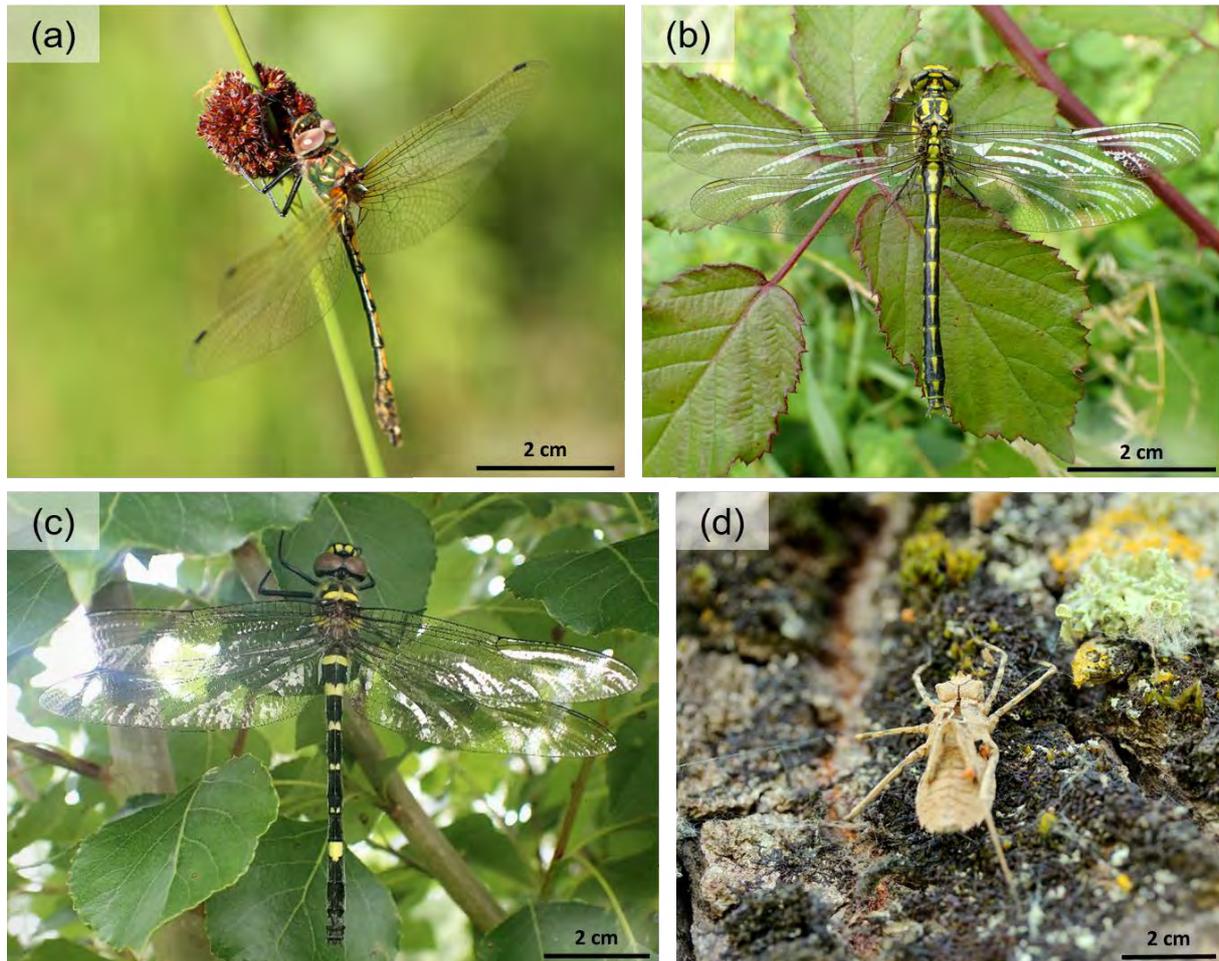


FIGURE 1.9 – Espèces étudiées dans le cadre de ce travail doctoral. (a) Imago de Cordulie à corps fin (*O. curtisii*). (b) Imago de Gomphe de Graslin (*G. graslinii*). (c) Individu ténéral de Cordulie splendide (*M. splendens*). (d) Exuvie de Cordulie splendide. (©Alice DENIS)

Les émergences démarrent début mai pour *O. curtisii* et fin mai pour *G. graslinii* et *M. splendens*. La période de vol, c'est-à-dire de présence des imagos, s'achève à la fin du mois d'août. Les adultes des deux premières espèces se rencontrent fréquemment aux alentours des cours d'eau tandis que ceux de *M. splendens* sont plus discrets. Les mâles d'*O. curtisii* et *M. splendens* patrouillent le long des berges pour défendre un territoire alors que ceux de *G. graslinii* sont moins agressifs (Cordero Rivera, Utzeri, & Santolamazza Carbone, 1999; Jourde & Lalluque, 2006; Leipelt & Suhling, 2001).

Le cortège associé à ces trois espèces inclut plusieurs Gomphidae (*Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758) et *O. uncatu*s (Charpentier, 1840), *Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus, 1758)) et l'Aeshnidae *Boyeria irene* (Boyer de Fonscolombe, 1838) ou encore des Zygoptères tels que des Calopteryx (*C. xanthostoma* (Charpentier, 1825) notamment) et les trois Platycnemis présents en France, *P. latipes* Rambur, 1842, *P. pennipes* (Pallas, 1771), *P. acutipennis* Selys, 1841.



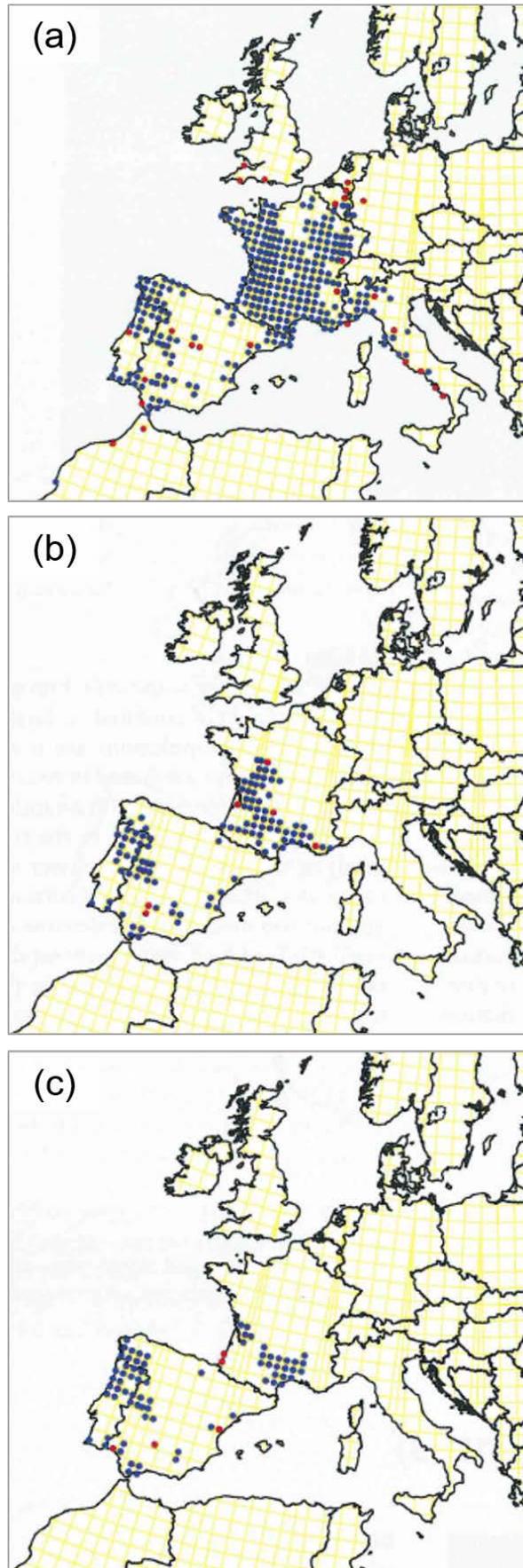


FIGURE 1.10 – Cartes de répartition d'*O. curtisii* (a), de *G. graslinii* (b) et de *M. splendens* (c) (d'après Boudot & Kalkman, 2015). Mailles de 50x50 km.



Quelques auteurs ont exploré des aspects plus précis de leur écologie comme le cycle de développement (Dommanget, 2001 ; Grand & Boudot, 2006 ; Leipelt & Suhling, 2005), les conditions d'émergence (Doucet, 2009 ; Ternois, Lambert, & Fradin, 2008), voire même la génétique des populations. Chez *M. splendens*, l'éclosion aurait lieu une vingtaine de jours après la ponte tandis qu'elle se ferait 2 à 10 semaines plus tard chez *O. curtisii*. Les trois espèces sont semivoltines et la phase larvaire nécessiterait 2 à 3 années de développement. Ces 3 espèces émergent à proximité directe de l'eau, souvent tôt le matin, à moins de 1,50 mètre au-dessus du niveau de l'eau et la plupart du temps dans une position verticale. Toutefois, il est fréquent de trouver des exuvies de *M. splendens* en rétroversion et certaines à plusieurs mètres de hauteur. Des « grappes » d'exuvies d'*O. curtisii* agglutinées sur des troncs de Saules ou d'Aulnes sont également fréquentes dans les populations à forte densité. Les études sur la structure génétique des populations ibériques de *M. splendens* montrent une importante structuration indiquant un flux de gènes faible entre les populations locales. Pour *O. curtisii*, un flux de gènes plus important est mis en avant (Azpilicueta Amorin, Vila, & Cordero-Rivera, 2010 ; da Silva-Méndez, Lorenzo-Carballa, Cordero-Rivera, & Watts, 2013).

Les connaissances précises restent cependant lacunaires pour assurer une gestion conservatoire efficace de ces espèces. Ainsi la dispersion des émergents lors de la phase de maturation et le comportement et l'écologie des larves (tous stades confondus) sont méconnus, comme souligné par Dupont (2010). La variabilité interannuelle des effectifs de ces Odonates est également inconnue. Certains auteurs font état d'observations de larves mais de manière ponctuelle et sur quelques individus uniquement, donc non généralisables (Chelmick, 2004 ; Cordero Rivera et al., 1999). La prise en compte des exigences écologiques des larves est pourtant essentielle pour mieux comprendre les facteurs limitant la présence de ces espèces à enjeu. Seuls Leipelt et Suhling (2001) ont mis en place un protocole standardisé de description du micro-habitat de larves d'*Oxygastra curtisii* et de *Gomphus graslinii* (avec respectivement n=60 et n=48). Ces larves de *G. graslinii* ont principalement été capturées dans des étendues de sables recouvertes de débris végétaux tandis que celles d'*O. curtisii* ont exclusivement été trouvées accrochées dans les racines des Aulnes.

Les macro-habitats utilisés par ces trois espèces sont similaires et peuvent être décrits comme les moyens et grands cours d'eau de plaine, avec des zones à courant ralenti par des éléments du relief ou des obstacles. La présence d'une ripisylve abondante et peu anthropisée



semble favorable (Grand & Boudot, 2006 ; Leipelt & Suhling, 2005). Malgré cela, ces Odonates occupent également des habitats de substitution d'origine anthropique, tels que les retenues liées à d'anciennes minoteries, les retenues hydroélectriques, voire des plans d'eau dédiés aux loisirs sur lesquels ces espèces ont parfois été trouvées en très grand nombre (Cordero Rivera, 2000 ; Delpon, 2012 ; Dommanget, 2001 ; Doucet, 2009 ; Jourde & Lалуque, 2006). Certains auteurs ont même émis l'hypothèse que ces retenues pouvaient favoriser ces espèces (Chelmick, 2015b ; Cordero Rivera, 2000 ; Dommanget, 2001 ; Dommanget & Grand, 1996). Cependant, aucun suivi quantitatif n'a permis de mettre en évidence que ces habitats étaient adaptés à l'accueil et au développement de ces espèces sur le long terme.

En ce qui concerne le micro-habitat larvaire, peu d'informations sont disponibles. Si empiriquement des micro-habitats sont parfois mentionnés (Ferrerias-Romero, 1988 ; Leipelt, Jökel, Schrimpf, Schütte, & Suhling, 1999 ; Leipelt & Suhling, 2001, 2005 ; Lieftinck, 1965), c'est sur la base d'observations ponctuelles de terrain. L'existence de réels *preferenda* n'a jamais été testée sur la base d'une approche quantitative, probablement en raison des difficultés techniques d'accès aux larves et aux paramètres de leurs micro-habitats. Seuls Leipelt et Suhling (2001) fournissent des informations chiffrées. *O. curtisii* se développerait dans les chevelus racinaires, notamment ceux des aulnes, et *G. graslinii* aurait une préférence pour des substrats sableux couverts de litière végétale. Les larves de *M. splendens* quant à elles, se rencontreraient dans des zones ombragées ou suffisamment profondes pour être peu lumineuses et sur des substrats vaseux ou sableux parfois recouverts de débris végétaux (Chelmick, 2015b ; Leipelt et al., 1999 ; Leipelt & Suhling, 2005).

## Menaces

Leurs aires de distribution réduites rendent ces espèces vulnérables aux changements globaux qu'ils soient d'ordre écologique ou climatique (Domisch et al., 2013). Si la régression de ces espèces est acquise et plusieurs facteurs suspectés d'impacter négativement leurs populations (par ex. atteintes à la ripisylve, modifications de l'hydromorphologie des cours d'eau, anthropisation des milieux terrestres adjacents), ils n'ont pas été étudiés avec des méthodes standardisées. Les atteintes à la ripisylve - destruction et fragmentation générant des discontinuités écologiques - constituent une menace souvent identifiée dans les documents d'objectifs Natura 2000 (Adour, 2011 ; Parc naturel régional des Causses du Quercy, 2012). De même, les atteintes portées à l'hydromorphologie des cours d'eau sont sans doute défavorables. Ces dernières peuvent être liées à l'exploitation de la ressource en eau qui induit une artificialisa-



tion du fonctionnement des cours d'eau, avec des variations des débits, des niveaux d'eau et des températures, susceptibles d'altérer les macro- et micro-habitats (Milcent & Dommanget, 1997). L'effacement des seuils actuellement promu dans un objectif de rétablissement de la continuité écologique en faveur des peuplements piscicoles (Vial, 2010) pourrait aussi causer une perte directe d'habitats favorables d'origine anthropique. A l'inverse, certains auteurs ont supposé que les barrages hydroélectriques avaient un impact favorable sur ces espèces (Chelmick, 2015b; Cordero Rivera, 2000; Dommanget, 2001), alors qu'il est probablement néfaste (obs. pers.). Enfin, la problématique des espèces exotiques envahissantes, souvent évoquée (Dommanget, 2001; Fincke, Santiago, Hickner, & Bienek, 2009; Siesa, Padoa-Schioppa, Ott, De Bernardi, & Ficetola, 2014; Weihrauch & Borcharding, 2002), reste aussi à explorer puisque les larves de ces Odonates indigènes cohabitent régulièrement avec des écrevisses, poissons et mollusques allochtones parfois envahissants.

### Statuts de conservation et protection légale

Ces trois espèces cumulent les statuts de protection et de conservation, reflétant ainsi leur vulnérabilité et leur caractère patrimonial (Tableau 1.1). L'annexe IV de la Directive Habitats Faune Flore (DHFF) et l'article 2 de l'arrêté du 23 avril 2007 incluent non seulement la protection des espèces mais également de leurs habitats.

TABLEAU 1.1 – Statuts de protection, de conservation et prise en compte dans les outils de conservation d'*O. curtisii*, de *G. graslinii* et de *M. splendens*.

	<i>O. curtisii</i>	<i>G. graslinii</i>	<i>M. splendens</i>
DHFF de 1992	Annexe II et IV	Annexe II et IV	Annexe II et IV
Arrêté du 23 avril 2007	Article 2	Article 2	Article 2
Liste Rouge d'Europe	Quasi menacée	Quasi menacée	Vulnérable
Liste Rouge de France	Préoccupation mineure	Préoccupation mineure	Vulnérable
Liste Rouge d'Occitanie	Préoccupation mineure	Quasi menacée	Vulnérable
PNA	oui	oui	oui
Cohérence nationale TVB	oui	oui	oui
Déterminante SCAP	non	non	oui
Déterminante ZNIEFF	oui	oui	oui

## 1.4 | Les objectifs de la thèse

La synthèse des connaissances sur les trois espèces ciblées par ce travail doctoral a révélé des lacunes importantes. Bien que ces espèces emblématiques aient suscité l'intérêt des odonatologues depuis de nombreuses années ces lacunes limitent encore fortement les possi-



bilités d'actions. Ces espèces, pourtant à forts enjeux de conservation, sont pour le moment encore rarement prises en compte. C'est notamment le cas de la part des structures gestionnaires de rivière dont les préoccupations prédominantes portent sur la prévention des risques liés aux crues. En dépit de progrès notables et continus ces dernières années, ces structures subissent des contraintes sociales et politiques qui font perdurer une approche « statique » et « hygiéniste » de la gestion des berges et de la ripisylve : la prévention et l'enlèvement des embâcles (abattage de vieux arbres et d'arbres penchés sur le cours d'eau) et le maintien des berges restent au cœur de leur activité.

Concernant le réseau Natura 2000, découlant directement de la Directive Habitats Faune Flore protégeant ces espèces, les animateurs de sites ont rarement initié les inventaires requis pour leur détection et, lorsque leur présence est connue, peu d'actions spécifiques ont été mises en place (Costes, Danflous, Bourgoïn, & Delpon, 2017). Aucun protocole standardisé n'est à l'heure actuelle disponible pour l'inventaire et le suivi de ces espèces. Cela freine considérablement les possibilités d'évaluation de l'état de conservation des populations. De plus, le manque de connaissances sur leurs exigences écologiques fines (i.e. habitats préférentiels) rend difficile l'efficacité des prospections puisqu'il est pour le moment impossible d'orienter ces dernières vers un certain type de milieu ou certaines portions de cours d'eau. Les zones d'inventaire sont ainsi ciblées « à dire d'expert » introduisant un biais dans la compréhension de l'écologie de ces trois espèces.

Cet état des lieux soulève également des interrogations concernant l'impact des ouvrages hydrauliques sur les populations. Les effectifs rapportés dans la bibliographie tendent à soutenir l'hypothèse d'habitats de substitution favorables, alors même que des prospections récentes dans la région Midi-Pyrénées et sur d'anciennes stations des espèces n'ont pas permis de confirmer leur reproduction sur ces sites (Saint-Rome-de-Tarn cité par Dommanget, 2001 ; Albias cité par Bilek, 1969). Les ouvrages hydrauliques sont aujourd'hui au cœur des problématiques de conservation. D'un côté le nombre de barrages hydroélectriques va certainement d'augmenter à la faveur des exigences sociétales et politiques pour accroître la part des énergies renouvelables dans notre consommation, de l'autre les petites chaussées liées à d'anciennes infrastructures (par ex. minoterie) sont en partie vouées à disparaître puisque une injonction légale impose l'effacement ou l'aménagement des ouvrages pour favoriser la continuité écologique pour les peuplements piscicoles.



Sur la base de cet inventaire des connaissances, nous nous sommes ainsi fixés deux principaux objectifs pour ce travail doctoral :

- **Améliorer la prise en compte de ces espèces par les acteurs de la biodiversité** pour satisfaire les exigences réglementaires et notamment dans 1) les sites Natura 2000 où l'état s'est engagé à organiser une évaluation et un suivi de l'état de conservation des espèces d'intérêt communautaire et 2) les études d'impact de projets d'aménagement pour que les données d'occurrence soient générées par des méthodes robustes et que des données d'abondance standardisées puissent également être produites. Pour cela nous avons tenté de développer des outils méthodologiques permettant d'optimiser la détection de ces espèces et ainsi d'améliorer leur prise en compte dans la gestion des milieux aquatiques. Cette étude est rapportée dans le premier chapitre de ce manuscrit.
- **Comprendre les impacts de l'artificialisation des milieux sur leurs populations** à travers deux grandes problématiques :
  - l'impact de l'artificialisation des milieux (i.e. modification hydrologique et augmentation de la température de l'eau) sur la phénologie et la morphologie de ces espèces, présenté dans le chapitre 2,
  - l'impact des ouvrages hydrauliques sur la composition des communautés d'Odonates de rivières. Deux chapitres du présent manuscrit sont consacrés à cette problématique, le chapitre 3 sur les petits ouvrages voués à être effacés au nom de la continuité écologique et le chapitre 4 sur les grands ouvrages hydroélectriques.



# Chapitre 1

---

Proposition d'un protocole standardisé de détection et de suivi  
des communautés d'Odonates inféodés aux cours d'eau basé  
sur la récolte des exuvies



Exuvie de *Macromia splendens*, département du Tarn, 2014. © Alice DENIS



# Résumé du chapitre 1

La génération de données robustes sur l'occurrence et l'abondance des espèces est l'une des principales préoccupations lorsqu'il s'agit d'évaluer l'impact de l'Homme sur la biodiversité et de mettre en place des mesures de conservation qui soient pertinentes et efficaces. Cela apparaît particulièrement nécessaire pour évaluer le statut de conservation des espèces d'intérêt communautaire, protégées par la Directive Habitats Faune Flore (DHFF). Ces informations doivent ainsi permettre d'enrayer l'érosion de la biodiversité, notamment par la mise en œuvre et le respect de la doctrine « éviter, réduire et compenser ».

Jusqu'à présent, les espèces d'Odonates protégées par la DHFF inféodées au cours d'eau ont rarement été étudiées *via* l'utilisation de protocoles standardisés permettant la quantification de leurs populations. La collection des exuvies est maintenant reconnue comme un outil efficace pour la détection des libellules *sensu stricto* et particulièrement pour les espèces de cours d'eau. Cependant, une méthode standardisée est manquante, alors même qu'une telle méthode pourrait permettre de générer, à large échelle, les données nécessaires à l'évaluation et au suivi de tendances globales sur l'état de conservation des espèces menacées.

Ce premier chapitre de thèse a pour objectif de proposer un protocole standardisé de suivi pour contribuer ainsi à l'amélioration de la prise en compte des trois espèces d'intérêt communautaire ciblées par ce travail dans les études d'impacts, la gestion des cours d'eau et au sein des sites Natura 2000 où elles sont présentes. Nous proposons pour ce faire une méthode basée sur la collecte des exuvies le long de transects.

Afin de définir la longueur optimale des transects ainsi que le nombre de visites à effectuer sur chaque transect, nous avons échantillonné 98 transects répartis sur trois cours d'eau de la région Midi-Pyrénées, dans le sud de la France. Chacun des transects a été échantillonné trois fois au cours de la période d'émergence de la communauté d'espèces de cours d'eau. Au cours de chaque visite, l'ensemble des exuvies d'anisoptères ont été collectées le long de dix placettes de 10 mètres, pour un total de 100 mètres de linéaire de berges.

Cette étude nous permet ainsi de recommander un protocole standardisé basé sur la collecte des exuvies d'anisoptères le long de transects de 100 mètres de linéaire de berges et cela durant deux passages. Cette méthode permet de maximiser la richesse spécifique détectée tout en minimisant le temps d'échantillonnage. Ce protocole devrait permettre par la suite d'amé-

liorer la prise en compte des espèces d'intérêt communautaire inféodées au cours d'eau dans les études d'impacts et d'incidence, mais aussi de manière plus générale dans la gestion de ces milieux.

MOTS CLÉS : Odonates, Communautés de cours d'eau, Méthodologie de suivi, Echantillonnage, Protocole, Conservation

# **Exuviae collection as a detection and monitoring tool for the study of riverine dragonfly communities : proposal for a standardised protocol**

Alice S. DENIS<sup>1,2</sup>, Samuel DANFLOUS<sup>1</sup>, Nicolas GOUIX<sup>1</sup>, Frédéric SANTOUL<sup>2</sup>, Laëtitia BUISSON<sup>2</sup> and Laurent PELOZUELO<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Conservatoire d'Espaces Naturels de Midi-Pyrénées, Toulouse, France

<sup>2</sup> EcoLab, Université de Toulouse, CNRS, Toulouse, France

## **Abstract**

1. Collecting robust data on species occurrence and abundance is a major concern regarding assessment of human impacts on biodiversity and implementing relevant conservation actions. This is especially the case for assessing the conservation status of species listed in the European Habitats Directive and in the framework of the mitigation hierarchy - "avoid, mitigate, and offset" impacts - with a view to achieving the "no net loss of biodiversity" goal for protected species.

2. At present, riverine dragonflies protected under the Habitats Directive are rarely studied using a standardised method allowing quantification of their populations. Exuviae collection is, however, recognised as a tool for detecting dragonflies. It could be used in particular for monitoring riverine dragonflies, but a protocol is lacking. Standardised data would need to be generated on a broad scale and be compared, in order to assess global trends and evaluate the conservation status of species.

3. We are proposing here a standardised protocol for monitoring riverine dragonflies through exhaustive exuviae collection in given transects. To define the optimal transect size and num-

ber of visits, ninety-eight transects were monitored on three rivers in southern France. Each transect was visited three times over the emergence period. In the course of each visit, all the exuviae along ten 10-metre plots were collected, over a total of 100 metres.

4. From our results, we recommend collecting exuviae along 100-metre of river banks in the course of 2 visits in order to both maximise the richness and minimise the duration of sampling.

KEY WORDS : Odonata, Riverine community, Survey method, Sampling issues, Field protocol, Conservation



## Introduction

In the current context of both the global entomodiversity crisis (Clausnitzer et al., 2009; Conrad et al., 2006; Dirzo & Raven, 2003; Hallmann et al., 2017; J. A. Thomas et al., 2004) and high anthropogenic pressure on rivers (i.e. increasing demand for flood-control infrastructure, irrigation water and renewable hydro-electricity), producing standardised occurrence and abundance data regarding riverine dragonflies is a major issue for the conservation of those species. Indeed, such standardised data are required in two frameworks of conservation of those species : (i) the detection and monitoring of the local population of species benefiting from legal protection, to ensure that negative anthropogenic impacts of infrastructures are well balanced and that the "no net loss" doctrine is respected (Commission, 2011); and (ii) the monitoring of regional or national population trends for the assessment of the conservation status of species (e.g. production of red lists, compliance of State obligations to evaluate the conservation status of species listed in the Habitats Directive).

In the European Union, riverine dragonflies are an ecological group including five species whose specimens and habitats are protected (Council of the European Union, 1992). As a consequence, anyone who undertakes new infrastructure projects or significant work on existing infrastructures (e.g. weir demolition, dam draining or rehabilitation) is legally required to provide an impact assessment study including those species. If one of the species is present, the mitigation hierarchy (i.e. avoid, reduce, and offset impacts) has to be applied in order to balance residual negative impacts. However, impact assessment and then evaluation of the success of compensatory action mostly rely on presence-absence data (i.e. non quantitative data) obtained through terrestrial observations of adults dragonflies. Thus, impacts cannot be properly assessed and monitored because some of those species are poorly detectable at the adult stage as they do not stay all day long close to the river (Grand & Boudot, 2006). Moreover they may not be in flight when the expert visits the site owing to unfavourable meteorological conditions. This may lead to under-detection and bias the impact assessment study.

As regards the conservation status of riverine dragonflies, status is currently assessed through the analysis of opportunistic non-standardised data (Charlot et al., 2018; Kalkman et al., 2010; Riservato et al., 2009; UICN France et al., 2016). This leads the dragonfly expert to rely on absolute criteria (i.e. the extent of occurrence or/and the area of occupancy, IUCN, 2012), and use the IUCN thresholds for their evaluation. But the relevancy of the threshold values has however been questioned as they are not taxa dependant (i.e. the same threshold values



are applied for birds, mammals, molluscs or insects) despite their differences in dispersion capacity and habitat use. Relative criteria would be preferable to document population trends, but variation of extent of occurrence or of area of occupancy is rarely available through opportunistic data owing to temporal and methodological bias. In the field of odonatology, ancient data are classically scarce, while in recent times datasets have increased as this field has gained popularity with new identification tools and online open data bases. Objectively quantifying a decline in population size over a 10-year period, as required by the first IUCN criteria (IUCN, 2012), is thus difficult without a standardised dataset. In the past few years, site-occupancy models have helped deal with non-standardised data (Van Strien, Termaat, Groenendijk, Mensing, & Kéry, 2010; Van Strien, Termaat, et al., 2013; Van Strien, Van Swaay, & Termaat, 2013) and national standardised protocols have been set up, such as the Dutch and the British dragonfly monitoring schemes started respectively in 1999 in the Netherlands (Ketelaar & Plate, 2001) and in 2009 in Great Britain (Smallshire & Beynon, 2010) and the temporal monitoring of dragonflies of France, started in 2011 (Gourmand & Vanappelghem, 2012). However, riverine habitats and species have been poorly investigated by volunteers and these protocols have been designed to survey spatial and temporal trends in adults on a large scale but are not suitable for local riverine species surveys. Riverine species are also often neglected on the Natura 2000 sites where they are present (Costes et al., 2017) and the French action plan in favour of dragonflies identifies a need for quantitative data and calls for the development of effective standardised protocols (Dupont, 2010).

Currently, exuviae (i.e. shed nymphal exoskeleton) collection along the banks by kayaks is accepted as the relevant method for sampling riverine species (Farkas, Jakab, Tóth, Kalmár, & Dévai, 2012; Ferreras-Romero & Corbet, 1995; Foster & Soluk, 2004; Golfieri, Hardersen, Maiolini, & Surian, 2016; Hardersen, Corezzola, Gheza, Dell'Otto, & La Porta, 2017; Suhling, 1995; Zebza, Khelifa, & Kahalerras, 2014). A standardised method has been proposed to monitor gomphids from the Loire river, but it remains specific of that river because of its particular banks movements (Baeta, 2017). Hence, a general standardised method of surveying riverine dragonflies is lacking.

This study aims to propose a standardised method of detecting and monitoring riverine dragonfly communities, and more particularly three protected species : the Splendid cruiser, *Macromia splendens* (Pictet, 1843), the Orange-spotted emerald, *Oxygastra curtisii* (Dale, 1834) and the Pronged clubtail, *Gomphus graslinii* Rambur, 1842. To do so, we compared efficiency



of exuviae collection and adult sighting to detect those species. We then calibrated the exuviae collection protocol to define the optimal number of visits to a site required and the optimal length of the stretches of river bank sampled in order to both maximise species richness and minimise the duration of sampling.

## Material and methods

**Study sites.** Forty-nine sites were sampled on three rivers in south-western France : twenty-two on the river Lot, twenty-six on the river Tarn and one on the river Dourdou de Camarès.

**Exuviae collection.** All Anisopteran exuviae along two 100-metre stretches of river bank (the-reafter named transects) (i.e. one transect on each bank per site) were collected from kayaks, following the banks upstream. All detected exuviae accessible from the kayaks were collected (all exuviae sighted happened to be within reach). Each 100-metre transect was divided into 10 plots of 10 metres each to later help in determining the optimal size a transect should be. The exuviae were stored and later counted and identified in the laboratory, using a binocular microscope and the identification key of dragonfly exuviae of France (Doucet, 2011). Each site was sampled three times from early June to late August 2015 to cover the entire expected emergence period of the community.

The exuviae collection was authorised by Prefectural Decrees n°81-2014-05 and n°82-2014-05 owing to the presence of three targeted protected species on these rivers : *Macromia splendens*, *Oxygastra curtisii* and *Gomphus graslinii*. Zygopteran were not taken into account in the protocol because their fragile exuviae are far more difficult to detect, collect and identify, and we focused on the Anisopteran cortège benefiting from legal protection (i.e. *O. curtisii*, *M. splendens* and *G. graslinii*).

**Imago detection.** Any dragonfly in flight that could be seen and identified during the search for exuviae was noted and also, after examination of each 10-metre plot, 2 minutes were dedicated to looking for flying adults. When meteorological conditions were not suitable for adults in flight, data were not considered in the analyses (i.e. rainy days or ambient temperature lower than 20°C and cloud cover higher than 75 % or wind higher than 4 on the Beaufort scale).

**Statistical analyses.** For each plot, transect or site (depending on the analysis), species richness using either exuviae, adults data or both, and abundance of exuviae, were calculated. As



adults cannot be counted easily (i.e. difficulty in identification of dragonflies in flight, risks of multiple counting of a single individual), adults data are analysed as presence-absence only. The detected richness obtained through exuviae collection and adult observation on transects were compared using a Friedman rank sum test, followed by a non-parametric Wilcoxon signed-rank test with Bonferroni adjustment to find *post-hoc* statistical differences.

Focusing on exuviae collection, we then calibrated the sampling effort (i.e. number of visits and length of transects) that would be required to maximise abundance and species richness. We calculated the number of new species detected and the abundance of exuviae collected at each visit to assess the efficient number of visits. We compared them using a Friedman rank sum test, followed by a non-parametric Wilcoxon signed-rank test with Bonferroni adjustment to find *post-hoc* statistical differences. We also calculated the cumulated richness detected by plots and we compared them using the same method to calibrate the efficient length of transects. We finally tested the correlation between exuviae abundance calculated by transect and sampling duration using the Spearman correlation test.

Abundance of collected exuviae per 100-metre transect was also compared between the four observers in order to identify any possible bias using a Kruskal-Wallis rank sum test followed by the same *post-hoc* analysis using as previously.

All analyses were performed with R 3.4.1 (R Core Team, 2017).

## Results

5890 exuviae of 12 Anisoptera species were collected, 8 of which are riverine and 4 of which are associated more specifically with standing waters (Figure 2.1). On average exuviae collection along the 100-metre transects divided into 10-metre plots took 1h20 during the first visit, and, respectively, 55 and 35 minutes during the second and the third visits. As expected, the duration of exuviae collection is positively correlated with exuviae abundance (Spearman's rank correlation  $\rho = 0.55$ ,  $P < 0.001$ ). The sampling duration also seems to be correlated to the habitat complexity of the river bank (e.g. presence of dense shrubby vegetation or low branches). Different observers were shown to perform equally in detecting exuviae (Kruskal-Wallis test,  $P = 0.49$ ), allowing to pool data from all observers in further analyses.



**Comparison between adult stage and exuviae for species detection (transect scale analyses)**

The detected species richness in 100-metre transects is significantly lower when only adults are recorded compared to only exuviae records (Friedman test,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon signed-rank test,  $P < 0.001$ ). Compared to exuviae collection alone, there is no significant difference in terms of richness when adults are observed additionally to the exuviae collection (Friedman test,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon signed-rank test,  $P = 0.087$ ; Figure 2.2). Both species richness and the most frequently observed species differ depending on the used sampling approach (i.e. based on exuviae collection or on imago sighting; Figure 2.1).

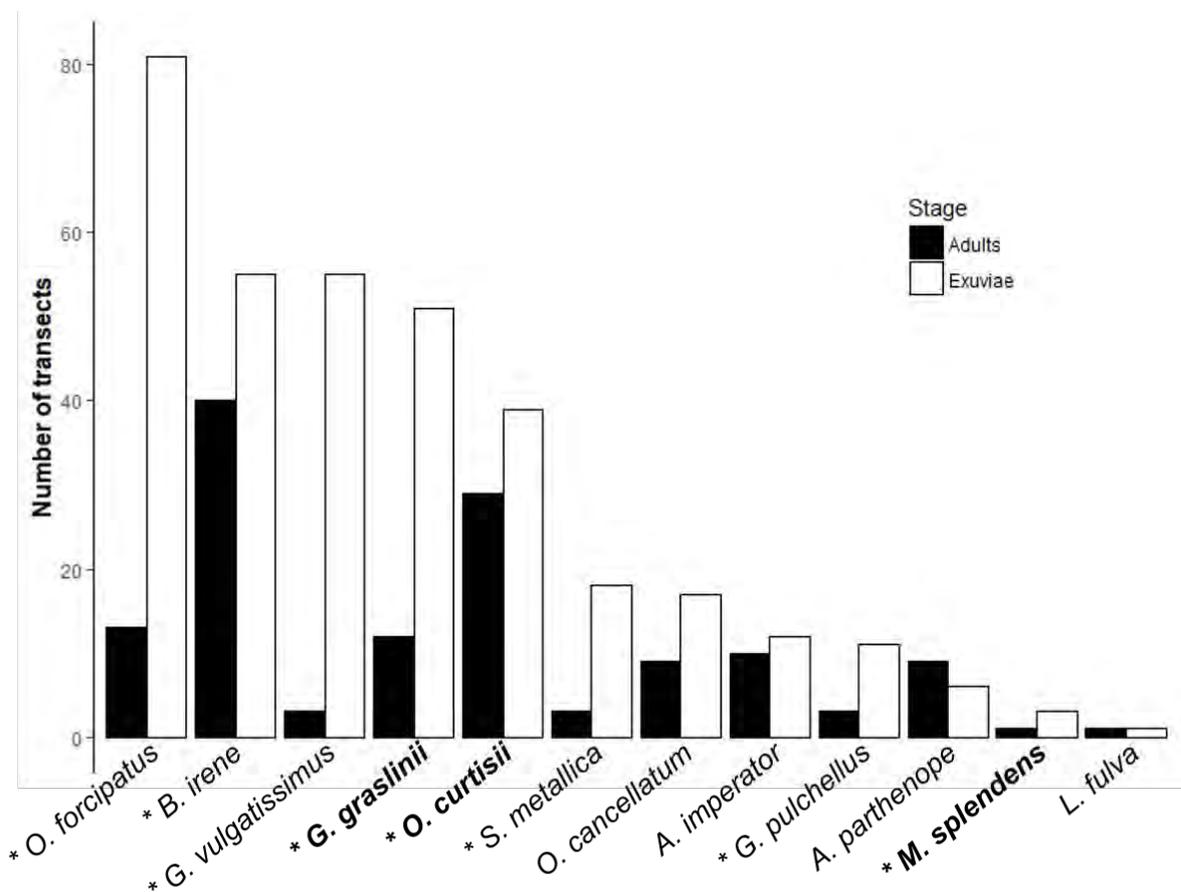


FIGURE 2.1 – Number of transects on which species were detected. Black bars indicate adults' presence and white ones indicate exuviae presence. Species are sorted from the most frequent to the least frequent, depending on exuviae. Riverine species are indicated by asterisks and targeted species (i.e. protected ones) are indicated in bold.



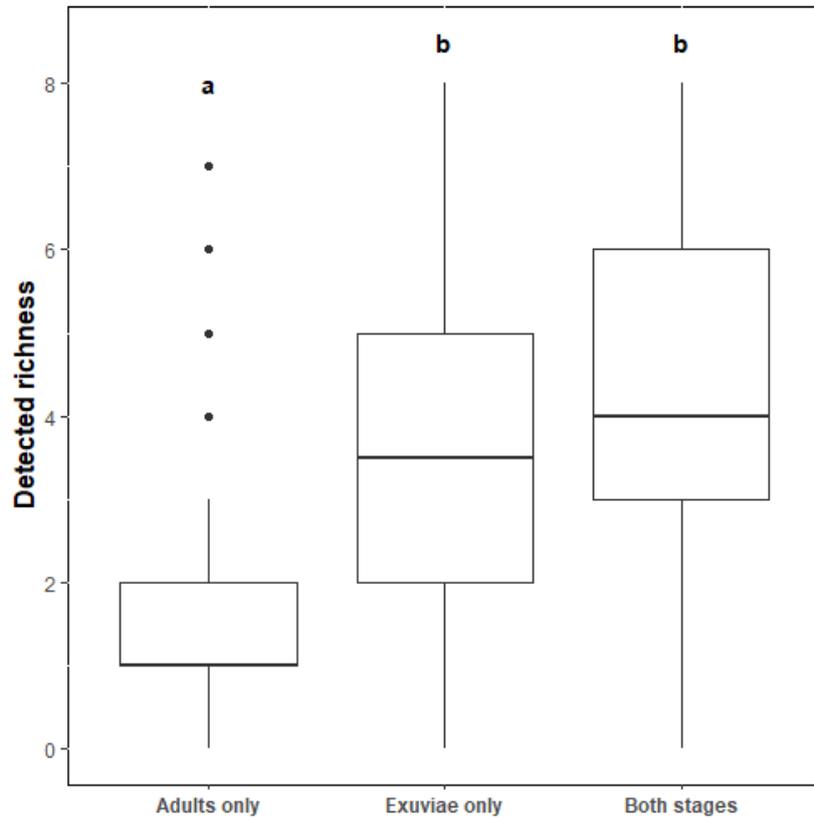


FIGURE 2.2 – Detected richness calculated for each transect (n = 80) depending on the stages sampled. Significant differences are indicated by different letters.

### *Number of visits (site scale analyses)*

The first visit to each transect took place between 9<sup>th</sup> June and 14<sup>th</sup> July, the second visit between 9<sup>th</sup> July and 7<sup>th</sup> August, and the third one between 27<sup>th</sup> July and 26<sup>th</sup> August. There were, on average, 27 days between the first and the second visit (min = 15, max = 42, median = 28) and 18 days between the second and the third visits (min = 12, max = 22, median = 19).

The first visit was the most informative in terms of both species richness and abundance (Figures 2.3 & 2.4). Indeed, the number of new species detected on a site was significantly lower during the second (Friedman test,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon signed-rank test,  $P_{1-2} < 0.001$ ) and the third visits (Friedman test,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon signed-rank test,  $P_{1-3} < 0.001$ ,  $P_{2-3} = 0.02$ ; Figure 2.3). The richness detected during the first visit represented on average 81.9 % of the total detected richness on a site. This percentage fell respectively to 12.5 % and 5.2 % during the second and the third visits. Moreover, the total abundance of exuviae was also significantly higher during the first visit than the other two (Friedman test,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon signed-rank test,  $P_{1-2} < 0.001$ ,  $P_{1-3} < 0.001$ ,  $P_{2-3} < 0.001$ ; Figure 2.4). The first visit enabled us to collect



68.9 % of the total exuviae collected, while the second and the third ones represented respectively 25.5 % and 5.6 % of the total. With the two first visits we thus detected about 94.4 % of the total richness and collected 94.4 % of the total exuviae collected.

When they were present, the three protected species were detected during the first visit in more than 60 % of cases and they were never detected for the first time during a third visit.

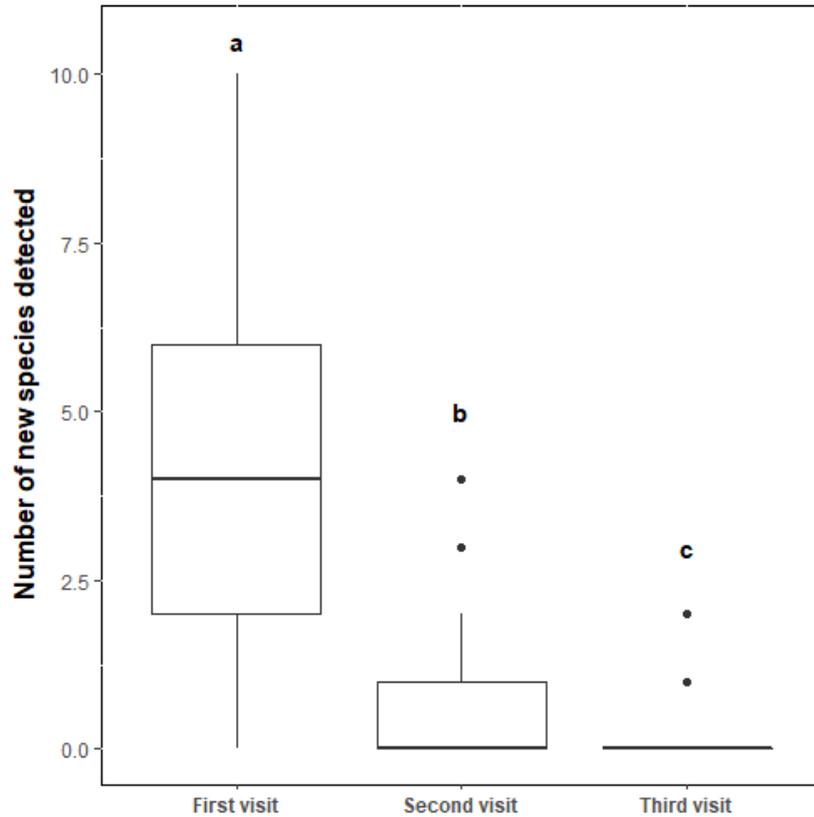


FIGURE 2.3 – Number of new species detected (exuviae collection only) calculated by site (n = 49) depending on the number of visits. Significant differences are indicated by different letters.



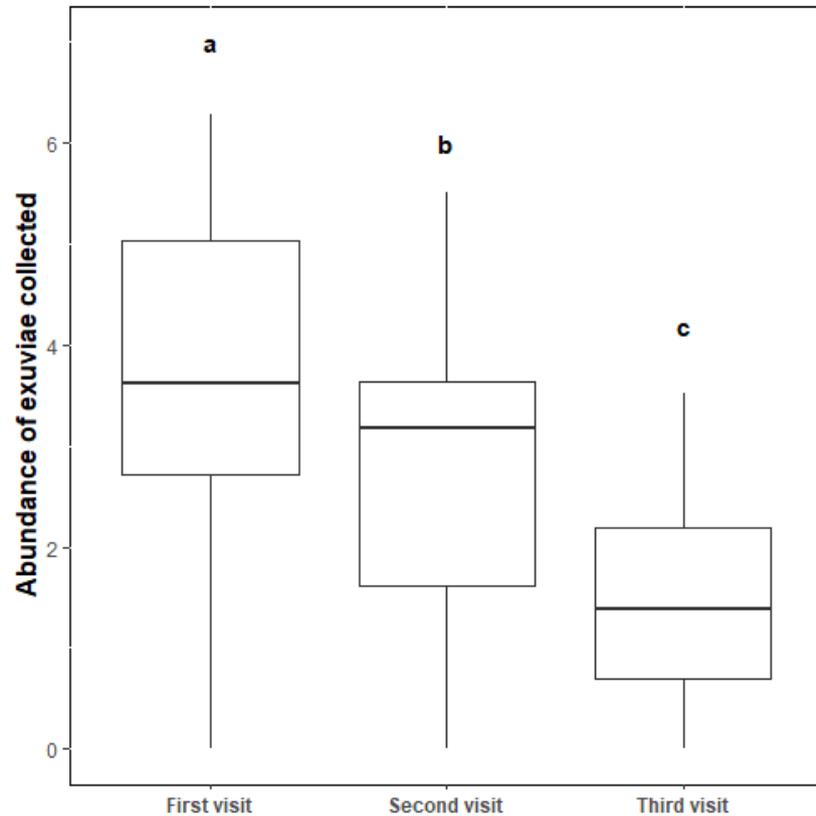


FIGURE 2.4 – Total abundance of exuviae collected (all species pooled) calculated by site (n = 49) depending on the number of visits. Abundances are log-transformed. Significant differences are indicated by different letters.

### *Length of the transect (plot scale analyses)*

The first four plots allowed us, on average, to detect over 70 % of the species. The number of new species detected did not significantly increase beyond forty metres of banks sampled (Friedman test,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon signed-rank test,  $P_5$  to  $P_{10} > 0.05$ ). However, the threshold of 90 % of detected richness was only reached, on average, between 70 and 80 metres (Figure 2.5).

## Discussion

This study aimed to propose a standardised protocol for monitoring riverine dragonfly communities.

Our results show that there was no observer bias during sampling. All observers benefitted from the same level of information on exuviae collection before sampling (e.g. emergence behaviours or supports), but some of them were less experienced than others. A minimum



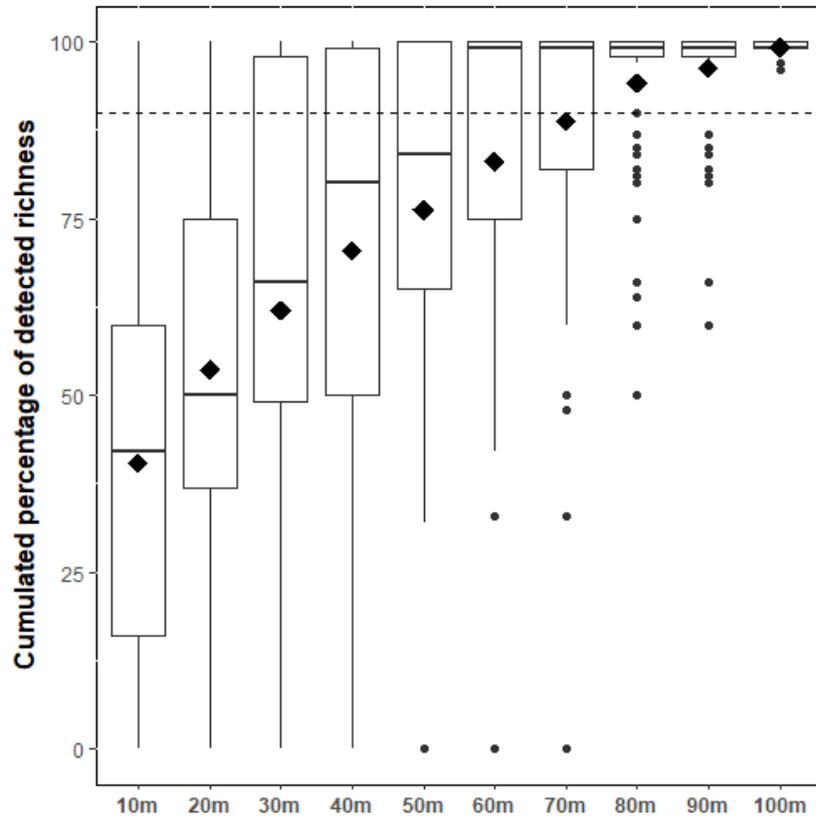


FIGURE 2.5 – Cumulated percentage of detected richness (based on exuviae collection only) depending on the length of transects ( $n = 98$  per transect section). Black diamonds indicate the mean of each section. Dashed line indicates the 90 % threshold.

of training could, indeed, be necessary for exuviae collection. Some species have particular emergence behaviours : for instance, *Oxygastra curtisii*, which can be found under leaves, or *Macromia splendens* which can emerge very high on the banks and in an upside-down position. This could strongly bias the sampling, generating false absences of protected species. Observers therefore need to be aware of these distinctive emergence behaviours to reduce the probability of missing out on some exuviae. The use of short individual kayaks is strongly recommended, even on small rivers, since it allows for good access to banks regardless of water levels, without trampling the aquatic habitat and exuviae. For safety purposes surveys should be carried out in pairs. Kayaks also enable sampling to be done in a comfortable position (sampling sessions can sometimes last all day).

We emphasise the efficiency of exuviae collection compared to adult stage sighting for the detection of riverine dragonflies. The detected richness and the abundance were significantly greater when using exuviae survey compared to adults survey. Even if our protocol for adult detection is not strictly the one usually used (i.e. imago sighting while walking on the banks



and opportunistic observation while searching for other species), it confirms that these species are extremely discreet at the adult stage and that they are often under-detected. Exuviae should therefore be used systematically for detection and monitoring of riverine dragonflies. Moreover, exuviae detection offers numerous benefits : it provides proof of on-site reproduction and development and the number of exuviae provides a reliable estimate of population density (Oertli, 2008). Moreover, the collection and counting of exuviae is also a non-invasive sampling method that is essential when dealing with protected or red-listed species. The sighting of adults in flight should therefore be considered as additional information, but should be regarded as insufficient if used alone and should not be used independently from exuviae collection. As imago and exuviae do not have equal detection probabilities (Bried, D'amico, & Samways, 2012; Giugliano, Hardersen, & Santini, 2012), we recommend using standardised exuviae collection and recording opportunistic sightings to avoid detection bias and its consequences (e.g. false absence and false presence). Once observers are on the river to collect exuviae, adult sighting does not greatly extend the duration of surveying.

Another aim of this study was to calibrate the exuviae protocol. We determined how many visits are necessary to obtain maximal richness with minimal sampling effort. Indeed, sampling effort is always a trade-off between the aspiration to exhaustiveness and the time available, but also the budget allocated to carry out such studies. Our results indicate that two visits are enough to detect the majority of species, since more than 90 % of them were detected during the two first visits. Moreover, our results also show that the three protected species have been detected during the second visit in 40 % of cases which means that two visits seems to be essential for the detection of these high conservation value species. The rare cases where some species were detected only during a third visit (i.e. three sites out of forty-nine) corresponded to species with no conservation issues (i.e. *Anax imperator*, *A. parthenope*, *Onychogomphus forcipatus* and *L. fulva*). Because over 90 % of exuviae were collected during the two first visits, we can reasonably affirm that visits were made at the right time in our case. This point also confirms that two visits are sufficient. This is a considerable time- and money-saving opportunity. However, operators have to be very careful of the calendar. The success of this protocol depends greatly on the moment at which the visits are made. It requires expert knowledge of the phenology of the local community, which can differ according to the region or, on a finer scale, between rivers in close proximity (Denis et al., 2018). Thus, we do not recommend using this "two visits" protocol if the operator does not have previous knowledge about the community present at the targeted site. Advance studies should therefore be set up to improve



knowledge about the emergence period of the community on the site before implementing the proposed protocol. Other factors have to be taken into consideration when establishing fieldwork planning, such as variation of water levels if rivers are affected by dams or subject to seasonal flooding (e.g. due to seasonal heavy rains or snow melt), which could wash away exuviae. The delay between two visits is also an important parameter, but here again one has to compromise between more emergences (i.e. more exuviae collected) and the risk of damaging climate events (i.e. bank washing and loss of exuviae). Even if it greatly depends on local climate and weather conditions, a period of three weeks seems to be a good compromise since such a period also makes allowance for possible phenological asynchrony between sampling sites (Denis et al., 2018). If in doubt (e.g. imprecise knowledge regarding the emergence period or damaging weather events), three closer visits should be made.

Finally, length of transects is the third principal component of the protocol (after the targeted stage and number of visits). Transect length strongly constrains the duration of sampling and exuviae collection time is positively correlated to exuviae abundance. Our results point out that 100 metres of river bank are not strictly necessary for obtaining maximised detected richness since an 80-metre stretch is sufficient for detecting 90 % of the total richness. Nevertheless, there are various arguments in favour of 100-metre long transects. First, the longer the transect, the higher the number of exuviae collected. Second, sampling 80-metre or 100-metre long transects takes about the same time, especially as there is no need to divide transects into plots, which saves time. In the proposed protocol, the longest step is actually to launch kayaks in the river and to reach sampling sites. Third, longer transects are required because of low densities of exuviae of threatened and protected species such as *M. splendens*. For those species, it is recommended to conduct supplementary non-standardised searches nearby if *M. splendens* is not detected along transects. Finally, it should be kept in mind that not only the length of the transect is important, but also its spatial position according to emergence sites of targeted species.

### **Conclusion**

The extensive sampling effort set up during this study allowed us to propose and calibrate a relevant protocol for surveying riverine dragonfly communities. Even though sample sites were only located on three rivers in south-western France, this method may be adapted to a broad range of temperate rivers. Thus, we propose that riverine dragonfly surveys be conduc-



ted by two observers in kayaks (i.e. one along each bank) in the course of two visits during the emergence period to collect exuviae of all species along a 100-metre transect of river bank. According to our results, this method maximises detected richness while minimising the duration of sampling. These results are a major issue since exuviae collection is rarely undertaken when surveying riverine dragonflies, especially as no standardised monitoring programmes currently exist for the three protected species in France (i.e. *O. curtisii*, *G. graslinii* and *M. splendens*). This is also particularly true regarding environmental impact assessments, which aim to avoid, mitigate and offset adverse impacts on biodiversity, and particularly on protected species. Methods for detecting riverine dragonflies and quantifying their populations should be relevant and robust so as to ensure that decision-makers' judgments are well-founded. Thus we expect our protocol review and proposal to raise awareness among the experts involved in impact assessment and the administration reviewing their studies about regarding the importance of taking exuviae into account and employing a standardised method.

## **Aknowledgements**

We thank the following people for their respective contributions to this work : Baptiste Charlot and Laetitia Pêcheur for their great help to identify the exuviae and also Marine Valet and Maxime Sacré for their help in the data collection. Finally, we warmly thank Katherine Danflous for English rereading.

This study is funded by ANRT (Cifre PhD grant n° 2015/0051), EDF (Electricité de France), European Union (FEDER) and Agence de l'Eau Adour-Garonne. It is part of the Regional Conservation Action Plan in favour of Dragonflies (2014 - 2018) supervised by the DREAL Occitanie (Direction Régionale pour l'Environnement, l'Aménagement et le Logement d'Occitanie) and coordinated by the CEN MP (Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées).

### *Contribution of authors*

Project design : AD, LP, SD

Data collection : AD, LP

Analysis : AD, LB

Paper writing - original draft : AD

Paper writing - review & editing : AD, LP, SD, LB, NG, FS



# Chapitre 2

---

Variabilité intraspécifique de la phénologie et de la morphologie entre des habitats naturels et artificiels : stratégie alternative ou piège écologique ?



Le Viaur, département du Tarn, 2016. © Alice DENIS



## Résumé du chapitre 2

Le précédent chapitre a permis de valider un protocole d'étude et de suivi dont l'enjeu est d'améliorer la prise en compte des espèces d'intérêt communautaire dans les études d'impact et la gestion des cours d'eau. Le suivi temporel de ces espèces est en effet indispensable pour évaluer et suivre l'état de conservation de leurs populations dans le temps. Cependant, un suivi dans l'espace à un instant donné est également nécessaire pour caractériser les éventuelles variations spatiales de leurs populations. Les facteurs jouant un rôle dans ces variations spatiales vont en effet également affecter les variations temporelles des populations et, s'ils ne sont pas identifiés et compris, pourraient fausser la compréhension que nous avons de l'écologie des espèces considérées et des menaces pesant sur elles.

Les variations phénologiques et morphologiques font partie des trois conséquences majeures du réchauffement global avec les changements de répartition. Les conséquences de ces changements globaux sur les populations, jusqu'à présent principalement étudiés à large échelle, n'ont que très peu été étudiées à une échelle locale. Ce second chapitre a donc pour objectif de décrire, à l'échelle locale, les variations phénologiques et morphologiques des trois espèces protégées ciblées par cette thèse, en lien avec l'artificialisation de leurs habitats et notamment le réchauffement de l'eau.

Nous avons suivi les patrons d'émergence des trois espèces cibles au sein de trois systèmes géographiquement proches (i.e. moins de 20 km) différant par leurs profils thermiques : une rivière de taille moyenne, la rivière Aveyron, un de ses affluent de taille inférieure, la rivière Vère et un lac artificiel alimenté par les eaux de la Vère.

Quatre transects de 100 mètres ont été suivis sur chacune des deux rivières ainsi que deux transects de 100 mètres sur le lac au cours de 11 passages afin de couvrir l'ensemble de la période d'émergence des espèces. Lors de chaque passage, l'ensemble des exuvies d'anisoptères ont été collectées. Parmi ces exuvies, 30 exuvies du Gomphe de Graslin ont été sélectionnées par systèmes, et afin d'étudier leur morphologie, 16 traits morphologiques ont été mesurés.

Cette étude a permis de mettre en évidence une asynchronie d'émergence pour les trois espèces ainsi qu'une variabilité morphologique des exuvies de *G. graslinii* entre le lac et les deux rivières. Les individus du lac émergent en effet significativement plus tôt et ils sont également

plus petits que ceux des deux rivières. Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse d'une réponse induite par la température de l'eau, le lac étant plus chaud que les deux rivières.

Le décalage phénologique ainsi que la variabilité morphologique entre des populations si proches, posent cependant question sur le bon fonctionnement de la métapopulation ainsi que sur le succès reproducteur et le devenir des individus précoces. La compréhension de la réponse des espèces à ces changements ainsi qu'à celle des mécanismes impliqués est essentielle pour permettre la mise en place de mesures de gestion adaptées permettant d'améliorer le statut de conservation des populations.

**MOTS CLÉS :** Odonates, Exuvie, Emergence, Morphologie, Métapopulation, Conservation

# Intraspecific variability of phenology and morphology of three protected dragonflies between natural and artificial habitats

Alice S. DENIS<sup>1,2</sup>, Ophélie PAYET<sup>2</sup>, Samuel DANFLOUS<sup>1</sup>, Nicolas GOUIX<sup>1</sup>, Frédéric SANTOUL<sup>2</sup>, Laëtitia BUISSON<sup>2</sup> and Laurent PELOZUELO<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Conservatoire d'Espaces Naturels de Midi-Pyrénées, Toulouse, France

<sup>2</sup> EcoLab, Université de Toulouse, CNRS, Toulouse, France

## Abstract

Changes in phenology and in body size are two of the three main consequences of global warming on organisms. We investigated whether living in a warm artificial habitat would induce changes in the phenology and body size of dragonflies. We monitored in natura the emergence pattern of three protected and red-listed dragonfly species in three geographically close systems which differ in thermal profiles : a medium-sized river, one of its tributaries and an artificial lake fed by the water of the tributary. We also investigated the morphological variability of one of the species between the three systems. We showed an asynchrony of emergence for the three species, as well as morphological variability between the lake and the two rivers. Individuals from the lake emerged earlier and were smaller than those from the two rivers. These results are in agreement with a temperature-induced response hypothesis as the lake is warmer than the two rivers. Asynchrony of emergence between neighbouring populations triggers questions related to metapopulation functioning and about the fitness and the fate of the early-emerging individuals. Understanding the response of these species to local thermal conditions will help to improve population monitoring and conservation.

KEY WORDS : Odonata, Exuviae, Emergence, Body size, Metapopulation, Conservation

## Introduction

Phenology, i.e. the seasonal timing of life history events (e.g. egg-laying, hatching, emergence, mating), is a key component of organisms' adaptation to their varying environment. For insects, timing of emergence is a critical step. It affects all the adult life steps which are crucial to population maintenance (Corbet, 1980; Hassall, Thompson, French, & Harvey, 2007). Many factors are known to influence emergence, resulting in bringing forward, delaying or synchronising emergences (Dingemanse & Kalkman, 2008; Doi, 2008; Hassall et al., 2007). Photoperiod and temperature have been documented to be the most important of such factors (Corbet, 1999; Richter, Suhling, Müller, & Kern, 2008). This is particularly true for insects from temperate regions because most of those ectotherm animals have to face more extreme seasonal temperature variations and to cope with low temperature and low food availability in winter; they have therefore developed physiological mechanisms enabling them to wait for the better conditions brought by spring or summer (Tauber & Tauber, 1976). In the current climate-change context, understanding the factors shaping phenology is important for conservation biology in order to help predict the fate of populations (i.e. stability, range expansion or reduction, extinction). Environmental changes can have a large range of impacts on populations and their stability, but one of the greatest alterations is a likely modification of intra- and interspecific interactions such as desynchronization with prey or synchronisation with predator (Cahill et al., 2013; Miller-Rushing, Hoyer, Inouye, & Post, 2010; Tylianakis, Didham, Bascompte, & Wardle, 2008).

However, intraspecific phenological variability has rarely been investigated on a short time and on a small geographical scale (Gribbin & Thompson, 1991; Khelifa, 2017; Suhling, 1995). Various authors have studied the variations in phenology and its consequences on arthropods, including dragonflies, mostly focusing on latitudinal change, on a broad geographical scale or over a long period of time in relation to climate change (Braune, Richter, Söndgerath, & Suhling, 2008; Dingemanse & Kalkman, 2008; Doi, 2008; Gordo & Sanz, 2005; Hassall & Thompson, 2008; Hassall et al., 2007; Richter et al., 2008; Śniegula, Gołab, & Johansson, 2016). Some authors have also studied differences between species or distant populations (Farkas et al., 2012; Ferreras-Romero & Corbet, 1995; Johansson, Śniegula, & Brodin, 2010) and the effects of temperature or photoperiod under controlled conditions (Chavez, Mabry, McCauley, & Hammond, 2015; Frances, Moon, & McCauley, 2017; Lutz, 1974; S. J. McCauley, Hammond, Frances, & Mabry, 2014; Śniegula & Johansson, 2010). They highlighted that an increase in either of these two factors induces earlier than expected emergence in dragonflies. Further-



more, although changes in phenology may threaten individuals and populations as they can reduce fitness by leading to temporal mismatch with prey or host-plant availability or they can lead to reproductive isolation of early or late-emerging individuals (Forrest & Miller-Rushing, 2010), they have rarely been investigated for conservation purposes.

Beyond phenological advances and range shifts, variation in size is the "third universal ecological response to global warming" (Daufresne, Lengfellner, & Sommer, 2009). Size at emergence is influenced by both intrinsic and external factors, such as growth rate, diapause timing, food availability or predation risk (Callier & Nijhout, 2013; Chown & Gaston, 2010; Hogue & Hawkins, 1991) and can be modified by temperature and photoperiod (De Block & Stoks, 2003; Frances et al., 2017; Gardner, Peters, Kearney, Joseph, & Heinsohn, 2011; S. J. McCauley et al., 2014; Śniegula & Johansson, 2010). One of the most frequently observed consequences of warming on morphology is a decrease in body size, i.e. James' rule and temperature-size rule (James, 1970; Sibly & Atkinson, 1994). As summarised by Daufresne et al. (2009) : "*James' rule states that, within a species, populations with smaller body size are generally found in warmer environments while the temperature-size rule (TSR) states that the individual body size of ectotherms tends to decrease with increasing temperature*". As for phenology, only a few authors have studied this morphological variability on a local scale and in the field (Hassall, 2013; S. J. McCauley, 2010), even if morphology, and particularly size at emergence, is important for adult fitness (Conrad, 1992; Harvey & Corbet, 1985; Honěk, 1993).

Here, we took advantage of the proximity of an artificial lake with two rivers where water temperature is quite different to investigate *in natura* the phenology and the morphology of dragonflies on a local scale. This proximity also allowed us to gain initial insight into the functioning of the metapopulation. Indeed, it was satisfying to note that former or current human activities can generate "artificial" or "sub-natural" habitats that are of conservation value for dragonflies. Numerous man-made freshwater systems, such as water meadow ditches (Rouquette & Thompson, 2005), fish ponds (Wezel et al., 2014), farm ponds (Céréghino, Ruggiero, Marty, & Angélibert, 2008), or river-fed artificial lakes (this paper), host dragonfly diversity, including threatened species. Such habitats may contribute positively to local metapopulation functioning (Hanski & Simberloff, 1997). As alternative habitats, they can be a means of dispersing individuals and a shelter from some disturbances. However, adversely, they can also act as sinks and constitute ecological traps (Battin, 2004) if on-site reproduction is followed



by high egg or larval mortality or reduced fitness of emerging adults.

We focused on three emblematic, protected and red-listed species targeted by a national (Dupont, 2010) and a regional (Danflous, 2015) action plan : the Splendid cruiser, *Macromia splendens* (Pictet, 1843), the Orange-spotted emerald, *Oxygastra curtisii* (Dale, 1834) and the Prowed clubtail, *Gomphus graslinii* Rambur, 1842. Those species are usually described as riverine species in the literature (Denis et al., 2017), however, they can also reproduce in standing waters (Doucet, 2009; Herbrecht & Dommange, 2006; Jourde & Lalluque, 2006).

We hypothesised that individuals present in the warm waters of the lake would emerge sooner and would have a reduced body size compared to individuals living in the cooler waters of the rivers. We also compared exuviae densities between the lake and the two rivers to assess the value of each habitat for reproduction of those species. Results are discussed in the context of conservation biology since *O. curtisii* and *G. graslinii* are "Near Threatened" and *M. splendens* is "Vulnerable" at the European level (Kalkman et al., 2010).

## Material and methods

### Study sites

Study sites were located at the border between the Tarn and the Tarn-et-Garonne counties in south-western France. Five sites were sampled : two on the river Aveyron (AVE-1 44°4'23.42"N 1°37'27.46"E, AVE-2 44°3'43.18"N 1°39'55.15"E), two on the river Vère (VER-1 44°2'4.07"N 1°40'7.25"E, VER-2 43°58'40.49"N 1°43'10.87"E), which is a tributary of the Aveyron, and one on a lake fed by the Vère's water (LAKE 43°58'8.36"N 1°47'11.19"E). Sites were selected based on their geographical proximity (i.e. inter-site distance as the dragonfly flies ranges between 4 and 24 km, Figure 3.1) and previous knowledge of their dragonfly communities. The three protected species studied, *G. graslinii*, *M. splendens* and *O. curtisii* were present (Delpon, 2012; Leipelt & Suhling, 2001).

At both AVE-1 and AVE-2, the Aveyron is a medium-sized river (about 45-metre wide), its banks are sheltered by a riparian forest and water flow is slowed down by weirs. VER-1 and VER-2 are located in the downstream part of the river Vère, where it is about 7 metres wide with shallow running water. The river-bank vegetation is relatively dense and forms an arch shading the entire stream. The last site (LAKE) is an artificial lake (6 hectares) situated in an outdoor leisure centre. The scarce isolated trees on the banks do not shade the lake. All sites are close



to each other (Figure 3.1) and thus experience the same climatic conditions and photoperiod. The two rivers and the lake are named systems hereafter.

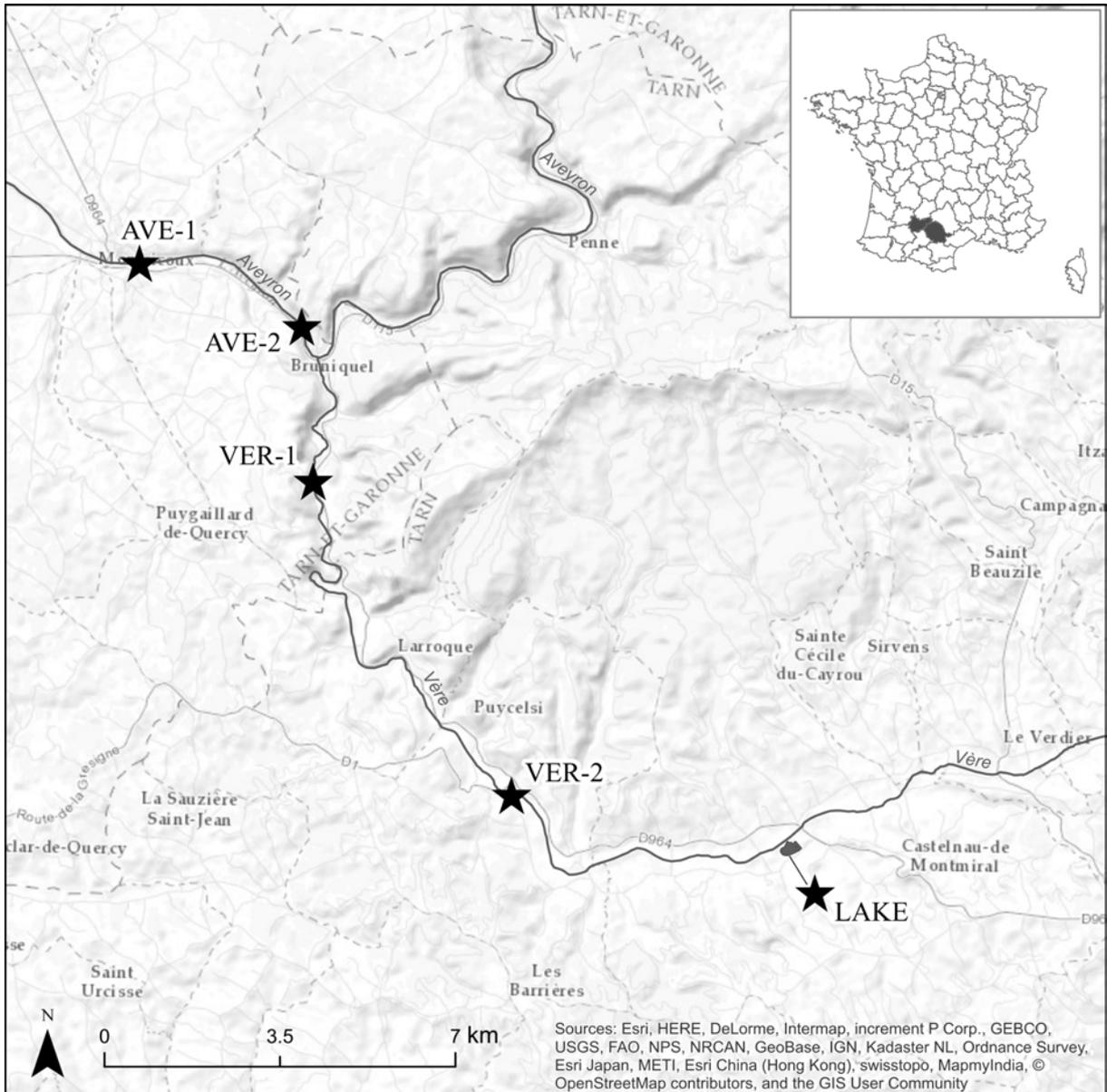


FIGURE 3.1 – Location of study sites. Bold lines indicate the rivers Aveyron and Vère. Black stars show the five sampling sites. Inter-site distance as the dragonflies flies ranges between 4 and 24 km.

### Sampling method

To track anisopteran emergence, we collected exuviae (i.e. shed nymphal exoskeletons). The detection of exuviae is a proof of on-site reproduction and development. Moreover, the number of exuviae provides a reliable estimation of population density. Finally, the collection and counting of exuviae also have the advantage of being a non-invasive sampling method that is essential when dealing with protected and red-listed species. The exuviae collection of the



three protected species was authorised by Prefectural Decrees n°81-2014-05 and n°82-2014-05.

At each site, two 100-metre stretches of river bank (hereafter named transects) were delimited (i.e. one transect on each bank per site on the two river systems and two continuous transects on the lake system). Transects were divided into 10 plots of 10 metres each to obtain spatial replicates. Eleven successive visits were conducted per site from early May to late July 2016 to cover the entire expected emergence period of *M. splendens*, *G. graslinii* and *O. curtisii* (inferred from previous sampling throughout the region, especially in 2015) (see Appendices, Table 3.2). As far as possible, all sites were sampled the same day and 8 days on average separated each sampling (from 2 up to 16 days). Searches for anisopteran exuviae were conducted by two experienced observers (i.e. AD and LP) using kayaks, following the banks of the 100-metre transects upstream. All exuviae detected within reach from the kayaks were collected. The exuviae collected were isolated by site, transect and plot, and later counted at the laboratory. They were identified using a binocular microscope according to the identification key for dragonfly exuviae of France (Doucet, 2011).

### **Morphological data**

*G. graslinii* was chosen for morphometric analysis because, out of the 19 anisopteran species found in our study area (see results and supplementary material), only *M. splendens*, *O. curtisii*, *G. graslinii* and *Gomphus vulgatissimus* were present at the five sites. *G. graslinii* was the second most abundant after *O. curtisii* and its exuviae are less fragile than those of *O. curtisii*. We selected 30 exuviae suitable for morphological analysis (i.e. no broken head, thorax or abdomen and with at least one leg per pair) per system. Sex of exuviae was determined. The sex ratio was equilibrated and non-significantly different between systems (Fisher's exact test :  $P = 0.9$ ). Exuviae were then positioned on scaled paper. Legs were separated from the body to be positioned flat and avoid photographic distortions. Photographs were taken using a body Canon EOS 1D mark II, a lens Canon EF 100 mm f2.8 IS USM Macro and an electronic flash Canon Speedlite 580 EX II equipped with a reflector LumiQuest Pocket Bouncer. The camera was fixed on a Manfrotto tripod to standardise the distance between the lens and the exuviae and make sure the lens was upright on the exuviae. Both ventral and dorsal views of the body were photographed.

Using ImageJ Software (Schneider, Rasband, & Eliceiri, 2012), we measured 16 morphological



traits (see Appendices, Figure 3.6) : body length, abdomen length and width, head width, mentum length and width, wing case length (right and left), femur length (right and left of the mid and hind pairs of legs) and tibia length (right and left of the mid and hind pairs of legs). These traits were chosen to reflect the overall body size and for their link to life-history traits such as fitness, reproductive success, dispersion or predation (Honěk, 1993; S. McCauley, 2013; Mikolajewski et al., 2010).

### ***Water temperature data***

Each water system was equipped with two temperature recorders (Tinytag Aquatic 2 - TG-4100) placed between 1 and 1.5 m deep close to the bank and set to record one measure of water temperature every hour of day and night. Recorders were left from early April to early August 2016, i.e. a month before and two weeks after the dragonfly sampling period. Temperature data were then uploaded using the inductive pad ACS-3030 and Tinytag Explorer Software.

### ***Statistical analyses***

Emergence was described by means of two traditionally used phenological indicators : the date (in Julian days) on which the first 5 % (EM5) and 50 % (EM50) of individuals had emerged (Corbet, 1962; Dufour, Arrizabalaga, Irigoien, & Santiago, 2010; Kuczynski, Chevalier, Laffaille, Legrand, & Grenouillet, 2017). These indicators were calculated for each 10-metre plot and compared between systems using a Kruskal-Wallis rank sum test, followed by a non-parametric pairwise Wilcoxon test with Bonferroni adjustment to find post-hoc statistical differences between systems. Exuviae densities were compared between systems using the same method. Analyses of phenological indicators were performed both for all species combined and for each individual species, so as to ensure that results were not influenced by one particular species. The test with all species combined was kept as no influence of a particular species was detected.

As regards morphological traits, the eight abdomen, head and wing traits were condensed into a single component using a principal component analysis (PCA). Leg metrics were not included because there were too many missing data (i.e. 20 % of missing values). The two first axes were then analysed with a two-way analysis of variance (ANOVA) and a post-hoc pairwise comparison test with Bonferroni adjustment to compare differences between systems and sexes. The structures of ANOVA residuals were graphically verified (i.e. normally distributed and ho-



mogeneously centred on zero).

All analyses were performed with R 3.4.1 (R Core Team, 2017).

## Results

### *Thermal profile of the study sites*

The three systems have three different thermal profiles but the differences between sites within each system were very slight (Figure 3.2). The lake system was on average 3.5°C warmer than the Aveyron and 6°C warmer than the Vère throughout the study period, probably owing to its standing waters and level of exposure to solar radiation. The temporal trend in water temperature was similar for the three systems, which was not surprising as the lake is fed by water from the river Vère which is itself a tributary of the river Aveyron. During summer, the temperature of the river Aveyron warmed up closer to that of the lake (Figure 3.2) because its waters are slower-flowing and less shaded than those of the river Vère.

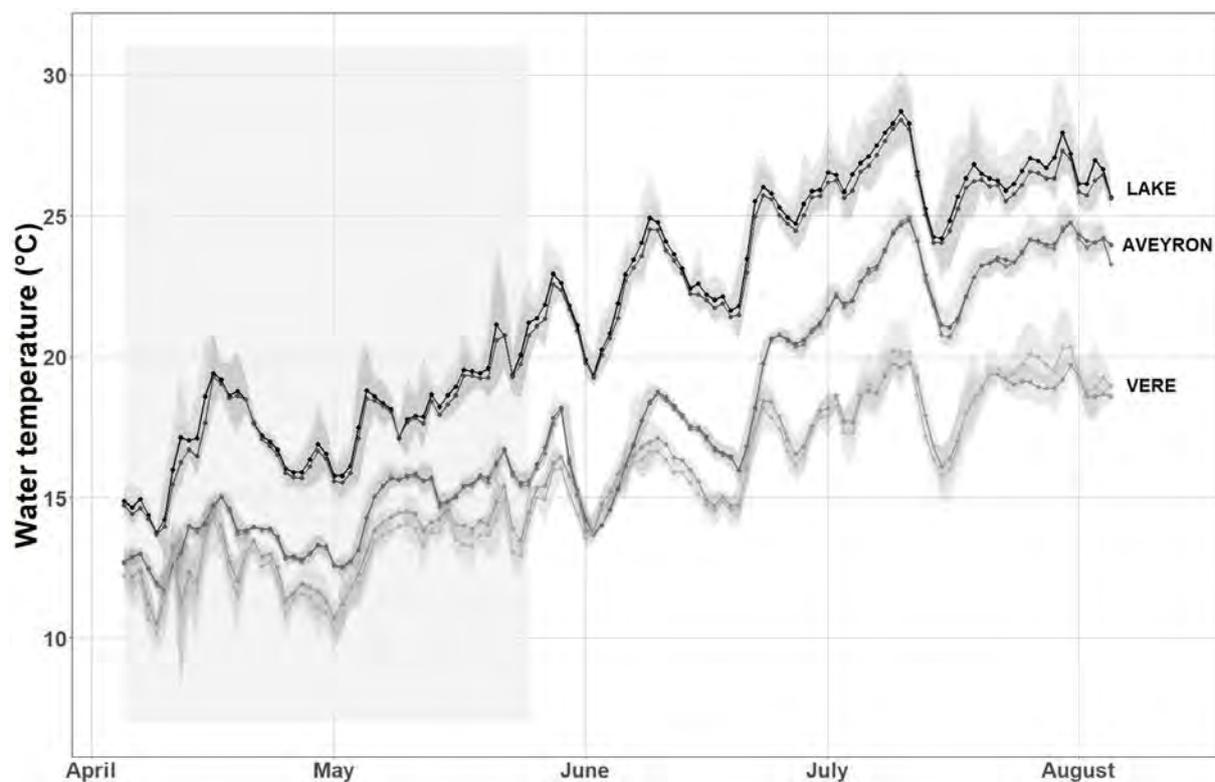


FIGURE 3.2 – Water temperature recorded in the three systems (two recorders per system). Lines represent daily average temperature and shaded area display the daily minimum and maximum temperature. The shaded rectangle shows the temperature recorded before the first emergence (all sites and species combined).



### Phenological results

2,507 exuviae of 19 species of dragonflies were collected (see Appendices, Table 3.4). 14 species were detected on the lake, and respectively 9 and 10 on the rivers Aveyron and Vère. Among the total, only four species reproduced on the three systems and were present in sufficient numbers to establish their phenology and for statistical analyses : *O. curtisii* (n = 387, 15.4 % of the total number of exuviae), *G. graslinii* (n = 290, 11.6 %), *M. splendens* (n = 50, 2 %) and *G. vulgatissimus* (n = 198, 8 %). However *G. vulgatissimus* was not included in the analyses because its emergence on the lake probably started before the sampling period. The most dominant species *Onychogomphus forcipatus* (n = 554, 22 %), *O. uncatus* (n = 448, 18 %) and *Boyeria irene* (n = 463, 18 %) were also dismissed because they were only detected on the river systems.

Emergence for *O. curtisii* and *M. splendens* began on 18<sup>th</sup> May, and on 26<sup>th</sup> May for *G. graslinii*. Last exuviae were collected on 28<sup>th</sup> July for the three species. For *O. curtisii*, *M. splendens* and *G. graslinii* the emergence period was on average respectively 55, 56 and 52 days and did not vary markedly between systems (see appendices, table 3.3). The onset of emergence, however, shifted over time between systems. Individuals found in the lake emerged earlier than the individuals found in the two rivers (Figure 3.3). This difference between the lake and the two rivers was significant for the three species, both in terms of starting (Pairwise Wilcox test,  $P < 0.001$ ) and median (Pairwise Wilcox test,  $P < 0.001$ ) dates (Figure 3.4). For instance, when 50 % of individuals had already emerged on the lake, only 5 % of individuals had emerged on the two rivers (Figure 3.3). EM5 and EM50 were not significantly different between the rivers Aveyron and Vère (Pairwise Wilcox test,  $P_{EM5} = 0.26$ ,  $P_{EM50} = 1$ ).



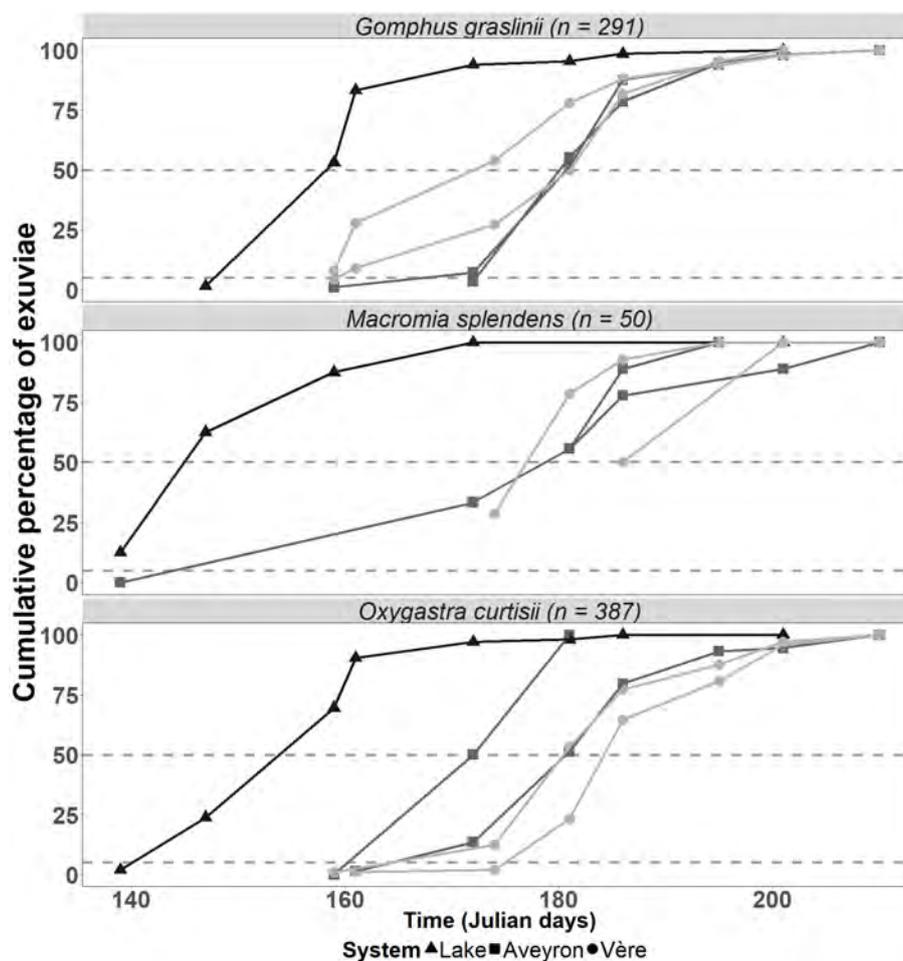


FIGURE 3.3 – Cumulative percentage of exuviae collected over time in relation to the three systems for the three target species (triangles, squares and circles indicate respectively the lake, the Aveyron and the Vère and curves indicate each study site). The dashed lines designate the two phenological indicators, i.e. the first 5 % and 50 % of emerged individuals (EM5 & EM50).

### Exuviae densities

Exuviae densities of the three protected species are reported in Table 3.1. Those of *G. graslinii* were significantly higher on the lake (Kruskal-Wallis test,  $P < 0.01$ ; Pairwise Wilcoxon test,  $P = 0.018$ ) and on the river Aveyron (Kruskal-Wallis test,  $P < 0.01$ ; Pairwise Wilcoxon test,  $P = 0.028$ ) than on the river Vère. *O. curtisii* had significantly higher exuviae densities on the lake than on the river Aveyron (Kruskal-Wallis test,  $P = 0.01$ ; Pairwise Wilcoxon test,  $P = 0.017$ ). As regards *M. splendens*, there was no significant difference between systems in terms of exuviae densities. This may be partly due to the lower figures for the latter species.



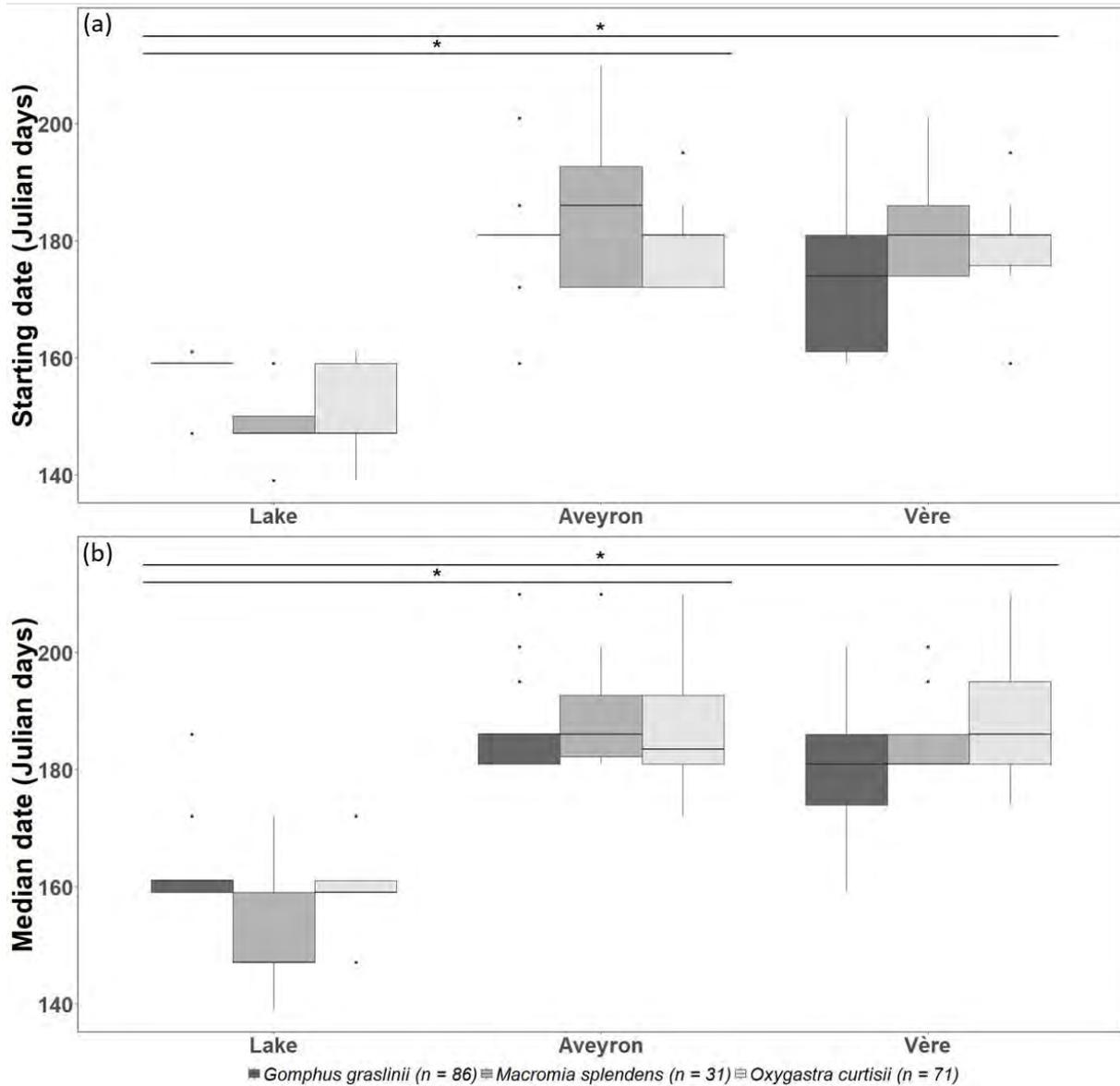


FIGURE 3.4 – Intraspecific variability of phenological indicators. (a) Starting (EM5) and (b) median (EM50) dates of emergence per species in each system, calculated by plot (20 plots on the lake and 40 plots on each river). Single dots are outliers.

TABLEAU 3.1 – Densities of exuviae collected on each site for the three protected species and all species pooled (i.e. number of exuviae collected along 2 transects of 100 metres).

	Total	Lake	AVE-1	AVE-2	VER-1	VER-2
<i>G. graslinii</i>	290	67	96	53	52	22
<i>M. splendens</i>	50	16	9	9	14	2
<i>O. curtisii</i>	387	105	4	73	108	97
All species	2507	318	447	350	1038	354

### Morphological results

The first two axes of the PCA represent respectively 41.7 % and 17.2 % of the total variance contained in the 8 body, head and wing traits analysed (Figure 5). Body length, head width,



abdomen length and width and mentum length and width are correlated amongst themselves and with the first axis, which thus represents the overall size of individuals. In the same way, left and right wing case lengths are correlated with each other and with the second axis (Figure 5a). There was no significant difference in abdomen width : body length ratio (Anova,  $P = 0.3$ ) nor in wing case length : body length ratio when comparing individuals from the lake and the rivers (Anova,  $P = 0.3$ ).

The two-way analysis of variance shows that there is a significant effect of system ( $P < 0,001$ ) and sex ( $P < 0,001$ ) on the overall body size of exuviae (i.e. axis 1). The pairwise comparison reveals that individuals of *G. graslinii* are smaller on the lake than on the two rivers (Figure 5b). There is no significant difference between individuals from the river Aveyron and the river Vère (i.e. axis 2). It also reveals that females are bigger than males (Figure 5c).

## Discussion

The phenological monitoring of the three protected riverine dragonflies highlighted significant differences in emergence patterns and an intraspecific morphological variability between the three aquatic systems with contrasting water temperature profiles, despite the fact that they are only 4 to 24 km apart. Such a contrasting phenological pattern is quite unexpected at such a small scale. On average for the three studied species, there is about three weeks difference in emergence patterns between the lake and the nearby rivers, within less than 5 km distance in the case of the Vère river (see Appendices, Table 3.3). We do not know of any similar documented cases for dragonflies or other taxa.

We found that the three species studied reproduced successfully on the lake and that densities of exuviae were no lower than on the river systems. This result indicates that these three systems are suitable for the dragonflies studied, despite marked differences in their environmental conditions (i.e. a sunny lake, a partially shaded medium-slow river and a shaded small, flowing river). Our sightings suggest that these three species are not as specialised as commonly thought and that they are either able to adapt to a range of diverse macrohabitats or to find the same microhabitats in different macrohabitats. It also shows that these species might not be considered strict indicators of preserved habitats. *M. splendens*, *O. curtisii* and *G. graslinii* can thus be considered slow running water (to almost standing water) species, whereas the two *Onychogomphus* and *B. irene* that are absent from the lake can be regarded as spe-



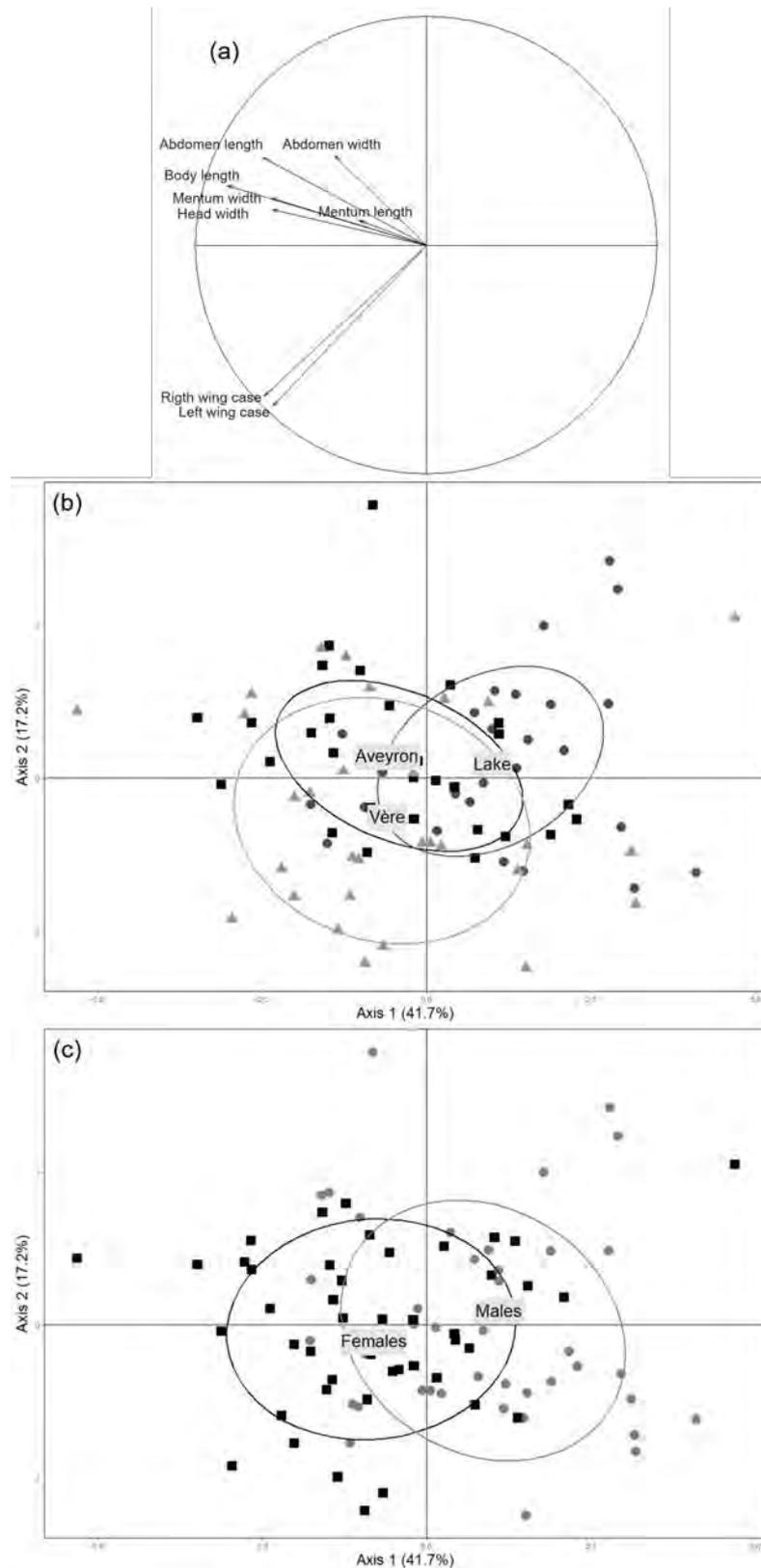


FIGURE 3.5 – Results from the principal components analysis performed on the individuals using the eight morphological traits. Each shape represents an individual : circles, squares and triangles represent respectively individuals from the lake, the river Aveyron and the river Vère. The first two axes represent 41.7 % and 17.2 % of the total variance respectively. (a) Arrows represent the projection in the eight morphological traits on the two-dimensional space defined by the correlation circle. (b) Ellipses represent the three system classes. (c) Ellipses represent the sex classes.



cific to running waters. This should not, however, undermine the decline faced by the species studied, and the results presented here show that the use of the artificial lake habitat could involve costs.

Our study reports an asynchrony of emergence between the three aquatic systems. Dragonflies from the lake emerge significantly earlier (on average 22 days earlier) than individuals from the two rivers. This pattern was observed for the three species. Moreover, the morphological analysis of the exuviae collected indicates that individuals emerge at a smaller size in the lake than in the two rivers. The lake being the warmest system, our results suggest that individuals which have experienced warmer temperatures speed up their development. In several laboratory studies, rising temperatures accelerate the developmental rate and lead to smaller body size and earlier emergence (Callier & Nijhout, 2013; Forster, Hirst, & Atkinson, 2011; S. J. McCauley et al., 2014; Richter et al., 2008; Suhling et al., 2015). Warming increases both growth rates and development rates, but the increase in development tends to outpace that of growth, leading to smaller adults (Stoks, Johansson, & De Block, 2008). A reduction in the number of moults could also explain the decrease in body size at emergence too (Corbet (1962); Pincebourde, pers. comm.), but such a response has never been studied in those species. The thermal stress induced by higher temperatures can directly or indirectly alter survival (Chavez et al., 2015; Frances et al., 2017), but as exuviae densities are the same over the three systems, we think this was not the case. Higher water temperatures also elevate oxygen demand and reduce dissolved oxygen rate, which are essential parameters for larval life (W. Verberk, Durance, Vaughan, & Ormerod, 2016; W. C. Verberk & Calosi, 2012). As well as abiotic factors, biotic factors such as prey, predator and parasite densities may also play a role in these mechanisms (Rall, Vucic-Pestic, Ehnes, Emmerson, & Brose, 2010; M. B. Thomas & Blanford, 2003; Visser, v. Noordwijk, Tinbergen, & Lessells, 1998). Finally, all these factors can lead to smaller size and earlier emergence, but, according to previous studies with damselflies and dragonflies, temperature is probably the main driver of the changes observed.

Whatever the driver involved, local earlier emergence can have double-edged effects. On the one hand, on the landscape scale and metapopulation level, it could be interpreted as lucky : it makes the flight period longer and would enable at least part of the population to avoid unpredictable disturbances. On the other hand, it could be considered a cost at both individual and population levels. Individuals emerging too early risk facing non-optimal ecological conditions for achieving adult life steps (e.g. bad weather or low food availability) (Inouye, 2008;



Miller-Rushing et al., 2010) and thus suffer reduced fitness or even higher mortality rates. Furthermore, as the lake sub-population emerges about 3 weeks sooner than the one from the two rivers, a temporal mismatch may occur and induce temporal segregation. Adult maximum lifespan is about 3 to 4 weeks in *O. curtisii* (Ott, Schorr, Trockur, & Lingenfelder, 2007) and Gomphids (Zebsa, Khelifa, & Kahalerras, 2015), including almost one week of maturing. This could have consequences in terms of reproductive isolation and may even lead to genetic differentiation.

Both males and females from the lake were smaller than those from the rivers, but did not show any allometric differences when abdomen width :body length ratio (indicator of fecundity) and wing-case length :body length ratio (indicator of dispersal ability) were compared in the different habitats. Conditions experienced by larvae often lead to carry-over effects in adult life (Tüzün & Stoks, 2017). Therefore larval size can have consequences on female fecundity, male reproductive success or dispersal abilities (Banks & Thompson, 1985; Conrad, 1992). Indeed, smaller females have a shorter lifespan, so they may have less mating opportunities than bigger ones, which, moreover, produce bigger egg clutches (Banks & Thompson, 1987; Cordero Rivera, 1991). For males, there is a trade-off between size and lifespan since smaller males have a shorter lifespan, so less mating opportunities, but more agility in flight to grab females, in contrast to larger males, which could be favoured in terms of lifespan and territoriality (Banks & Thompson, 1985; Harvey & Corbet, 1985). Finally, smaller individuals may have lower dispersal abilities (Chaput-Bardy, Pays, Lodé, & Secondi, 2007; S. McCauley, 2013).

This study has been useful for improving knowledge of these species, which are still insufficiently studied despite their high conservation value. However, as it remains mainly descriptive and restricted to few sites and one year, further work would be required to investigate the precise mechanisms involved in early emergence and smaller size at emergence. Repeating such a survey in similar habitat settings, in other contexts where thermal differences may be even more pronounced (e.g. in a Mediterranean context) would be informative. Exploring the larval size structure during autumn would also help in identifying the number of cohorts present at a given time. *G. graslinii* is expected to be semi-voltine in this area (i.e. requiring two years to emerge), but to our knowledge there are no published data showing this. The fate of smaller early-emerged individuals should be investigated to precisely quantify the putative cost of living in the artificial lake and to decide whether it should be regarded as an efficient alternative habitat or an ecological trap.



Improving knowledge about the local phenological variation of sub-populations is helpful for improving conservation management. Wildlife conservationists should take water temperature into account when setting up emergence monitoring or surveying programmes. Finally, in a context of global warming, it would be especially relevant to limit higher temperature differentiation between the lake and the two rivers to maintain good metapopulation functioning, e.g. by favouring substantial riverbank vegetation on the lake to keep the water in the shade or by modifying hydrological functioning.

## **Aknowledgments**

We thank the following people for their respective contributions to this work : Baptiste Charlot and Laetitia Pêcheur for their great help in identifying the exuviae, Frédéric Azémar for his help in the setting of the photographic device and for the loan of his equipment, the Communauté de communes Vère Grésigne - Pays Salvagnacois and Véronique Coccolo for allowing us access to the Base de loisirs de Vère-Grésigne. We warmly thank Sylvain Pincebourde and Frederick Jacob for discussions during this work and helpful comments on the manuscript, and Katherine Danflous for English rereading. Finally, we thank Wilco Verberk and one anonymous reviewer for the latest improvements.

This study is funded by ANRT (Cifre PhD grant n° 2015/0051), EDF (Electricité de France), European Union (FEDER) and Agence de l'Eau Adour-Garonne. It is part of the Regional conservation Action Plan in favour of Dragonflies (2014 - 2018) supervised by the DREAL Occitanie (Direction Régionale pour l'Environnement, l'Aménagement et le Logement d'Occitanie) and coordinated by the CEN MP (Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées).

Contribution of authors

Project design : AD, LP, SD

Data collection : AD, LP, OP

Analysis : AD, LB

Paper writing - original draft : AD

Paper writing - review & editing : AD, LP, SD, LB, NG, FS



## Appendices

TABLEAU 3.2 – Date (Julian day) of exuviae collection at the study sites.

No. of visit	Date (Julian day)	Site
1	02/05/2016 (123)	Lake, AVE-1, AVE-2, VER-1
	03/05/2016 (124)	VER-2
2	18/05/2016 (139)	All sites
3	26/05/2016 (147)	All sites
4	07/06/2016 (159)	All sites except AVE-2
5	09/06/2016 (161)	All sites
6	20/06/2016 (172)	Lake, AVE-1, AVE-2
	22/06/2016 (174)	VER-1, VER-2
7	29/06/2016 (181)	All sites
8	04/07/2016 (186)	All sites
9	13/07/2016 (195)	All sites
10	19/07/2016 (201)	All sites
11	28/07/2016 (210)	All sites

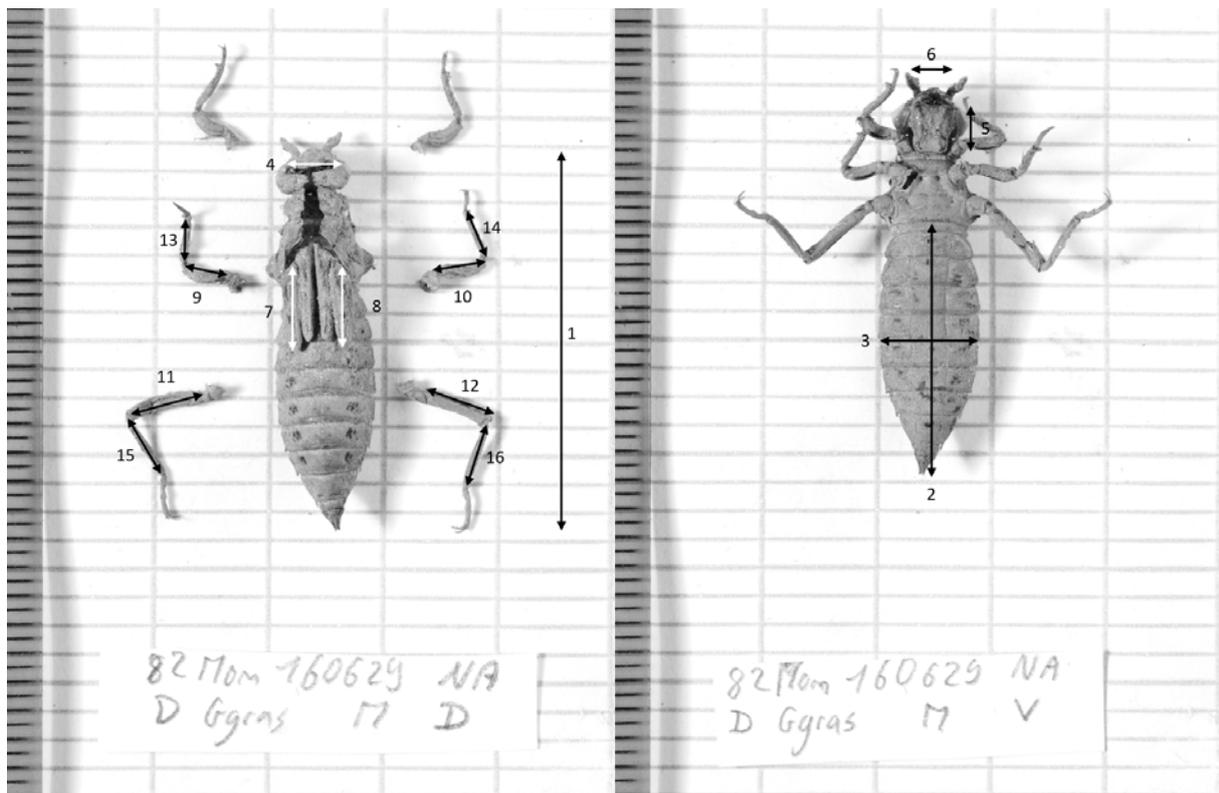


FIGURE 3.6 – Morphological traits measured on exuviae of *Gomphus graslinii* : (1) Body length, (2) abdomen length, (3) abdomen width, (4) head width, (5) mentum length, (6) mentum width, (7, 8) wing case length, (9, 10, 11, 12) femora length, (13, 14, 15, 16) tibia length.



TABLEAU 3.3 – Time in date and days (Julian day) after the onset of emergence by which 5 % (EM5) and 50 % (EM50) of the annual population of studied species had occurred at the collection sites and water temperature associated (measured at 7am, in °C).

	<i>Gomphus graslinii</i>			<i>Macromia splendens</i>			<i>Oxygastra curtisii</i>		
	Lake	Aveyron	Vère	Lake	Aveyron	Vère	Lake	Aveyron	Vère
<b>Onset</b> (Julian day)	26 <sup>th</sup> May (147)	7 <sup>th</sup> June (159)	7 <sup>th</sup> June (159)	18 <sup>th</sup> May (139)	18 <sup>th</sup> May (139)	22 <sup>th</sup> June (174)	18 <sup>th</sup> May (139)	7 <sup>th</sup> June (159)	7 <sup>th</sup> June (159)
<b>End</b> (Julian day)	19 <sup>th</sup> June (201)	28 <sup>th</sup> July (210)	28 <sup>th</sup> July (210)	19 <sup>th</sup> July (201)	28 <sup>th</sup> July (210)	28 <sup>th</sup> July (210)	19 <sup>th</sup> July (201)	28 <sup>th</sup> July (210)	28 <sup>th</sup> July (210)
<b>Duration</b>	54	51	51	62	71	36	62	51	51
<b>EM5</b>									
Days after	12	22	14	12	42	7	12	22	22
Date	7 <sup>th</sup> June (159)	29 <sup>th</sup> June (181)	21 <sup>th</sup> June (173)	30 <sup>th</sup> May (151)	29 <sup>th</sup> June (181)	29 <sup>th</sup> June (181)	3 <sup>th</sup> May (151)	29 <sup>th</sup> June (181)	29 <sup>th</sup> June (181)
Water temperature	23	20.6	15.3	21.4	20.6	17.2	21.4	20.6	17.2
<b>EM50</b>									
Days after onset	16	28	22	22	47	14	22	27	29
Date	11 <sup>th</sup> June (163)	5 <sup>th</sup> July (187)	29 <sup>th</sup> June (181)	9 <sup>th</sup> June (161)	4 <sup>th</sup> July (186)	6 <sup>th</sup> July (188)	9 <sup>th</sup> June (161)	4 <sup>th</sup> July (186)	6 <sup>th</sup> July (188)
Water temperature	23.6	22.4	17.2	23.6	21.4	18.3	23.6	21.4	18.3



TABLEAU 3.4 – Anisopteran species recorded on the three systems (number, percentage of the total collected exuviae and relative percentage on each system). Species are listed in alphabetical order and grey colour highlights those present on all three systems. Percentages have been rounded off, their sums are thus not necessary equal to 100.

	Number (%)	Lake	Aveyron	Vère
<i>Anax imperator</i>	49 (1.95)	95.9	4.1	-
<i>Anax parthenope</i>	9 (0.36)	100	-	-
<i>Boyeria irene</i>	461 (18.39)	-	23.3	76.7
<i>Cordulegaster boltonii</i>	2 (0.08)	-	-	100
<i>Cordulia aenea</i>	1 (0.04)	100	-	-
<i>Crocothemis erythraea</i>	13 (0.52)	100	-	-
* <i>Gomphus graslinii</i>	290 (11.57)	23.1	51.4	25.5
<i>Gomphus pulchellus</i>	14 (0.56)	57.1	-	42.9
* <i>Gomphus vulgatissimus</i>	196 (7.82)	1	29.8	69.2
* <i>Macromia splendens</i>	50 (1.99)	32	36	32
<i>Onychogomphus forcipatus</i>	551 (21.98)	-	67.9	32.1
<i>Onychogomphus uncatius</i>	448 (17.87)	-	1.6	98.4
<i>Orthetrum albistylum</i>	2 (0.08)	100	-	-
<i>Orthetrum cancellatum</i>	6 (0.24)	100	-	-
* <i>Oxygastra curtisii</i>	387 (15.44)	27.1	19.9	53
<i>Somatochlora metallica</i>	11 (0.44)	-	90.9	9.1
<i>Sympetrum fonscolombii</i>	4 (0.16)	100	-	-
<i>Sympetrum sp.</i>	8 (0.32)	100	-	-
<i>Trithemis annulata</i>	5 (0.2)	100	-	-





# Chapitres 3 & 4

---

Les ouvrages hydrauliques : un habitat de substitution favorable aux communautés d'Odonates de rivière ?



Barrage de la Jourdanie sur le Tarn, département de l'Aveyron, 2015. © Alice DENIS



## Résumé des chapitres 3 & 4

Le second chapitre de cette thèse a montré que des variations phénologiques et morphologiques peuvent s'opérer à une échelle très locale et ce, très probablement du fait du réchauffement de l'eau provoqué par l'artificialisation du milieu. Ce milieu artificiel, bien que permettant l'accomplissement du cycle de développement des espèces d'intérêt communautaire, semble ne pas totalement pouvoir être qualifié d'habitat de substitution. En effet, les conséquences potentielles sur le maintien de la population et sur le succès reproducteur de ces espèces semblent ne pas être anodines (i.e. mise en péril de la métapopulation via une fragmentation temporelle de la population, diminution de la fécondité et de la capacité de dispersion). Les habitats d'origine anthropique ne constituent donc pas nécessairement de bons habitats de substitution pour ces espèces.

Au sein des cours d'eau, une des premières causes d'artificialisation, est la fragmentation par la construction d'ouvrages. Les conséquences de cette artificialisation sur les Odonates n'ont cependant que rarement été étudiées. Ces deux derniers chapitres s'attachent donc à caractériser et évaluer l'impact des ouvrages hydrauliques présents sur les cours d'eau sur lesquels le trio d'espèces cible se reproduit. Ces espèces ont en effet souvent été considérées comme favorisées par ces ouvrages qui génèrent des zones calmes le long des cours d'eau, habitats préférentiels du trio. Cette hypothèse n'a cependant jamais été vérifiée par la mise en place d'un protocole standardisé.

Nous avons ainsi échantillonné 24 ouvrages répartis en deux grands groupes : 10 petits ouvrages, souvent liés à d'anciens moulins, étudiés dans le chapitre 3, et 14 grands ouvrages hydroélectriques étudiés dans le chapitre 4. Pour chacun des ouvrages, différentes zones d'influence (i.e. "retenue", "aval" et "témoin" pour les petits ouvrages ainsi que "queue de retenue" et "tronçon court-circuité" pour les grands ouvrages) ont été échantillonnées par la collecte d'exuvies le long de transects de 100 mètres et lors de deux passages.

Comme supposé, les petits et grands ouvrages n'ont pas le même impact sur les communautés d'Odonates de rivière.

Pour ce qui est des petits ouvrages, cette étude montre que les zones les plus favorables sont les zones « témoin » et « retenue » sur lesquelles la richesse spécifique, l'abondance totale d'exuvies et l'abondance d'exuvies des espèces d'intérêt communautaire sont plus élevées

que dans les zones « aval ».

En ce qui concerne les grands ouvrages hydroélectriques, deux groupes d'ouvrages se distinguent, les seuils en rivières et les barrages. Ces derniers apparaissent comme moins favorables que les premiers, voire défavorables. Pour ces deux groupes, les zones accueillant la plus grande richesse spécifique ainsi que les abondances d'exuvies les plus élevées sont les zones « témoin » et « tronçon court-circuité ». Le trio d'espèces protégées est ici peu présent et dans des densités faibles, ne permettant pas de mettre en évidence un effet significatif de la zone mais indiquant néanmoins que ces ouvrages ne sont probablement pas des habitats favorables à ces espèces.

Indépendamment des effets positifs ou négatifs de ces ouvrages sur les populations d'Odonates d'intérêt communautaire, nous recommandons de mettre en place le suivi nécessaire à l'évaluation des impacts sur ces espèces, de tous travaux ou aménagements sur les cours d'eau où elles sont potentiellement présentes. Cela constitue en effet une obligation légale, ces espèces étant protégées par la Directive Habitats Faune Flore imposant d'éviter, de réduire et de compenser les impacts de l'Homme sur la biodiversité.

**MOTS CLÉS :** Odonates, Barrages, Seuils en rivière, Etude d'impact, Conservation

# **Les ouvrages hydrauliques : des habitats de substitution favorables aux communautés d'Odonates de cours d'eau ?**

## **Introduction**

La destruction et la fragmentation des habitats naturels font partie des causes majeures d'extinction d'espèces (Fahrig, 2003). Pour les cours d'eau, cela se traduit essentiellement par des aménagements hydrauliques tels que l'endiguement, la chenalisation ou la construction d'ouvrages. Ces derniers, construits pour de multiples raisons (par ex. rehaussement du niveau de l'eau pour la navigation ou les loisirs, écrêtement des crues, irrigation, production d'énergie), entraînent de profondes modifications du milieu aquatique et de la faune associée (Avakyan & Podol'skii, 2002; Dudgeon et al., 2006). Il a été estimé qu'environ deux tiers de l'eau des rivières sont bloqués en amont des océans par des ouvrages (Nilsson & Berggren, 2000). Ce chiffre alarmant pose question sur la destruction ou l'altération des milieux riverains et sur le devenir des espèces qui leur sont associées. L'impact des ouvrages sur la faune aquatique a ainsi fait l'objet de nombreuses études, notamment dédiées à la faune piscicole du fait des forts enjeux économiques qu'elle représente (Baxter, 1977; Blanchet, Rey, Etienne, Lek, & Loot, 2010; Marmulla & FAO, 2001).

Concernant les Odonates, peu d'études traitant spécifiquement de l'impact des ouvrages sur leurs populations ont été publiées, et celles qui l'ont été concernent généralement un seul ou un petit nombre d'ouvrages (Boudot, 1989; Brasil et al., 2014; Clausnitzer et al., 2012; Fulan, Raimundo, Figueiredo, & Correia, 2010; Voshell & Simmons, 1978). Ces études mettent rarement en place des protocoles standardisés. Elles font état d'une modification de la composition des communautés sans forcément constater de perte de richesse spécifique, cette dernière augmentant même parfois suite à la construction de l'ouvrage. Ces ouvrages sont même parfois identifiés comme favorables dans des contextes arides où ils représentent alors de véritables « réservoirs » de diversité pour l'odonatofaune (Samways, 1989). Cependant les auteurs de ces études font le même constat, les espèces associées aux milieux lotiques sont souvent remplacées par des espèces de milieux lentiques suite à la construction de l'ouvrage. En effet, le premier impact, et le plus flagrant, de la construction d'un ouvrage est sans doute

la perte directe d'habitats lotiques en amont de celui-ci via l'enneigement causé par la retenue. L'écoulement de l'eau y est ralenti, voire stoppé, et des habitats comparables à des lacs ou des étangs s'y forment. Même si à première vue cela diversifie les habitats présents le long du cours d'eau, ces modifications peuvent également entraîner la disparition d'espèces spécialistes au profit d'espèces plus généralistes et plus communes (Samways & Steytler, 1996). Il n'existe cependant pas souvent d'état initial permettant de comparer ces habitats et les espèces présentes avant et après la construction de l'ouvrage et ainsi d'attester de son impact.

Dans les deux chapitres suivants, nous avons souhaité décrire et caractériser la cohabitation entre les communautés d'Odonates inféodées aux rivières, et notamment le groupe d'espèces d'intérêt communautaire constitué par *O. curtisii*, *M. splendens* et *G. graslinii*, et les ouvrages présents sur les cours d'eau où elles se reproduisent. Ces trois espèces, sont en effet souvent mentionnées comme présentes, voire même favorisées, par les retenues créées en amont des ouvrages (Cordero Rivera, 2000; Dommanget, 2001; Dommanget & Grand, 1996; Dupont, 2010; Grand & Boudot, 2006). Même si les retenues créent des zones théoriquement favorables à ces espèces, certains de ces auteurs émettent l'hypothèse d'un effet néfaste des ouvrages hydroélectriques du fait de l'exploitation de ceux-ci (Boudot & Kalkman, 2015; Danflous, 2015). Certains ouvrages n'altérant pas totalement les conditions hydrologiques du cours d'eau, pourraient alors être favorables en créant des micro-habitats à courant lent. Ces derniers se sont en effet raréfiés le long des cours d'eau suite à leur chenalisation et l'entretien systématique des berges (i.e. retrait des arbres morts ou penchés), entraînant une diminution des occlusions naturelles des cours d'eau et du nombre d'embâcles, et une homogénéisation des habitats.

Le contexte socio-politique actuel recentre l'attention sur les ouvrages le long des cours d'eau. D'une part l'objectif de rétablir la continuité écologique au sein des cours d'eau promeut l'effacement des petits ouvrages souvent liés à d'anciennes activités de minoterie, notamment pour permettre leur franchissement par les communautés piscicoles et la remise en circulation des sédiments (Vial, 2010). D'autre part, la volonté de réduire la part du nucléaire dans notre mode de production d'énergie met l'accent sur les énergies renouvelables et notamment sur l'hydroélectricité. Ces deux problématiques vont ainsi entraîner d'un côté la destruction de certains petits ouvrages et donc des zones calmes en amont, potentiellement favorables à un certain cortège d'espèces, et de l'autre la création d'ouvrages dédiés à la production d'énergie, dont les conséquences sur les communautés d'Odonates ne sont pas encore bien évaluées et



comprises. Afin de respecter l'objectif de "no net loss of biodiversity" (i.e. zéro perte nette de biodiversité) imposé par l'Union européenne, il apparaît nécessaire d'évaluer les impacts potentiels des ouvrages sur les populations d'espèces d'Odonates d'intérêt communautaire.

Dans les deux études présentées ci-après, nous nous sommes donc attachés à décrire et à caractériser tout d'abord l'impact des petits ouvrages, souvent liés à d'anciennes minoteries (chapitre 3), puis l'impact des grands ouvrages hydroélectriques (chapitre 4). Nous avons ainsi, grâce à la mise en place d'un protocole standardisé, étudié 10 petits ouvrages et 14 grands ouvrages et comparé la composition des communautés d'Odonates et l'abondance des exuvies des espèces présentes à proximité.

Deux hypothèses distinctes ont été formulées : nous nous attendions à ce que les petits ouvrages ne soient pas défavorables aux Odonates et qu'ils puissent même constituer des habitats de substitution favorables aux espèces d'intérêt communautaire, tandis que les grands ouvrages étaient attendus comme défavorables. Au-delà de l'analyse à l'échelle des communautés, nous avons également tenté de comprendre l'impact de ces ouvrages sur les trois espèces protégées ciblées par ce travail doctoral, à savoir *Oxygastra curtisii*, *Gomphus graslinii* et *Macromia splendens*, afin de confirmer ou d'infirmer nos hypothèses et celles proposées dans la bibliographie et ainsi mieux prendre en compte ces espèces dans la gestion et l'aménagement des cours d'eau dans lesquels elles se reproduisent.





# Odonates et petits ouvrages : quelle cohabitation ?

## Matériel et méthode

### *Sites étudiés*

Dix ouvrages d'une hauteur de chute inférieure à 10 mètres ont été étudiés durant cette étude. Ceux-ci sont situés dans les départements de l'Aveyron, du Tarn, du Lot et du Gers dans le sud-ouest de la France (Figure 5.1). 3 ouvrages ont été échantillonnés sur la rivière Viaur (Moulins de la Calquière, de Bor-et-Bar et de Lagarde-Viaur), 2 sur la rivière Aveyron (Moulins de Monteils et de Najac), 3 sur la rivière Célé (Moulins d'Espagnac-Sainte-Eulalie, de Marcihac-sur-Célé et de Cabrerets) et 2 sur la rivière Baïse (Moulins du Brouilh et de Camarade). Au niveau de chacun de ces ouvrages, les 4 rivières sont similaires : leurs largeurs varient entre 20 et 35 mètres, leur régime hydrologique est de type pluvial et alterne entre des faciès d'écoulement de type radiers ou plats et des faciès plus calmes et plus profonds notamment à l'amont des chaussées. Leurs berges sont le plus souvent recouvertes par une ripisylve arborée plus ou moins dense selon les portions en raison de la présence de parcelles agricoles le long de ces rivières.

### *Méthode d'échantillonnage*

Afin d'évaluer le caractère favorable ou non de ces ouvrages, nous nous sommes focalisés sur la collection des exuvies d'Anisoptères. La détection des exuvies est une preuve de la reproduction et du développement des espèces sur le site. Cela permet également, dans le cas d'échantillonnages standardisés et répétés dans le temps, d'obtenir une estimation fiable de la densité des populations présentes. Ce stade présente également l'avantage d'être non invasif et sans impact sur les populations ce qui est essentiel lorsqu'il s'agit d'espèces protégées et à forts enjeux de conservation. La récolte des exuvies de ces espèces a par ailleurs été autorisée par les arrêtés préfectoraux n°12-2014-09, n°81-2014-05, n°46-2014-05 et n°32-2014-06 suite à une demande de dérogation de capture d'espèces protégées.

Pour chacun des 10 ouvrages, 3 zones distinctes ont été échantillonnées afin de comparer les

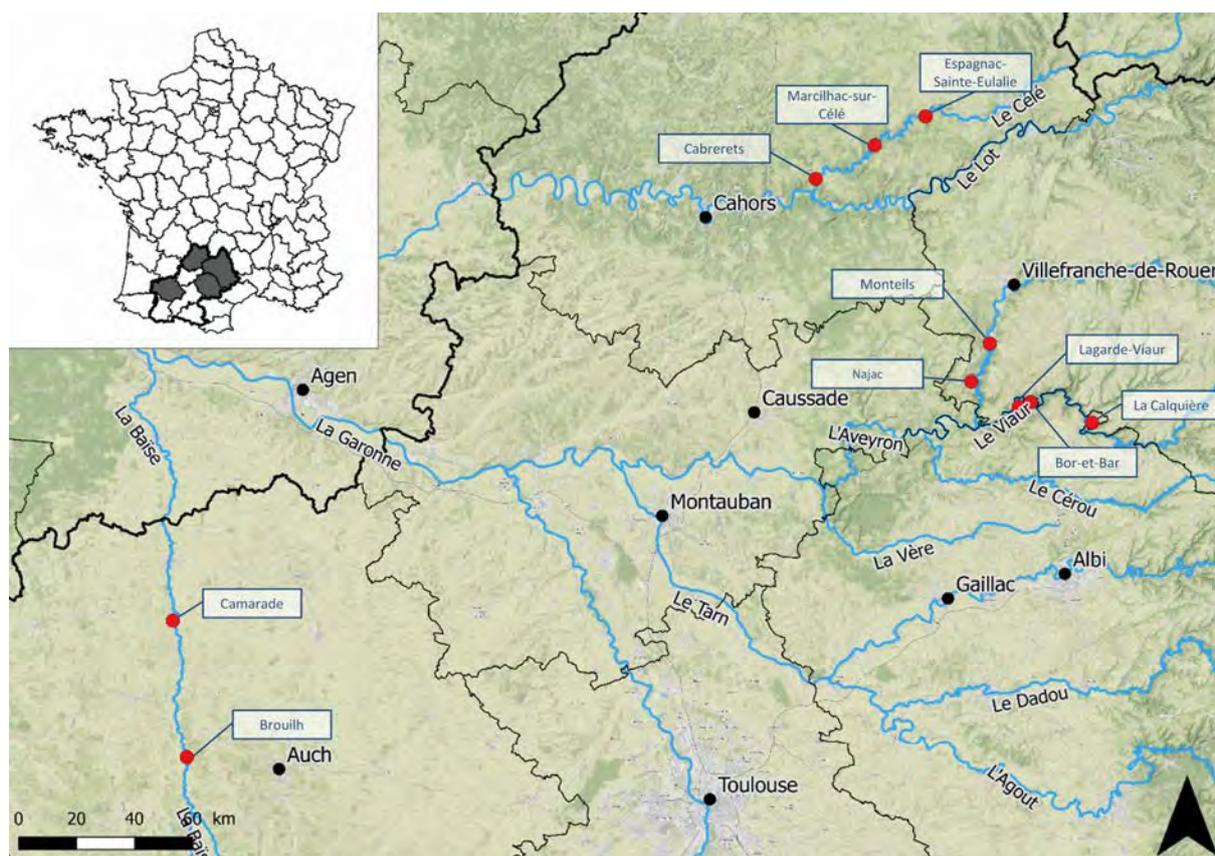


FIGURE 5.1 – Carte de localisation des petits ouvrages échantillonnés.

différentes zones d'influence : la zone « retenue » située à l'amont direct de l'ouvrage, la zone « aval » située à l'aval direct de l'ouvrage et la zone « témoin » située en amont de l'ouvrage mais à une distance de celui-ci permettant d'être en dehors de la zone de retenue (Figure 5.2). Pour certains ouvrages les zones « témoins » ne sont pas toujours très éloignées de la retenue puisque, sur les cours d'eau étudiés, de nombreux ouvrages se succèdent et il est difficile de s'éloigner d'un ouvrage sans trop s'approcher d'un autre. Ces zones ne sont ainsi pas des témoins au sens strict puisqu'elles se situent sur le cours d'eau fragmenté et subissent donc les effets d'autres ouvrages situés en amont.

Au sein de chaque zone, deux transects de 100 mètres de linéaire de berges ont été échantillonnés sur chacune des berges, soit un total de 60 transects (10 ouvrages x 3 zones x 2 rives). Les transects ont été divisés en 10 placettes de 10 mètres afin d'obtenir des répliques spatiaux (Figure 5.2). Sur chaque transect, une collecte exhaustive des exuvies de l'ensemble des Anisoptères présents a été menée au cours de deux passages entre le 07 juillet 2016 et le 19 août 2016. Lors de chacun de ces passages, les 3 zones d'un même ouvrage ont été, dans la mesure du possible, échantillonnées au cours d'une même journée. La collecte des exuvies a été réalisée par binôme de deux observateurs disposant des mêmes informations préalables



quant aux comportements d'émergence des espèces ciblées. La récolte des exuvies a été réalisée à l'aide de kayaks et en remontant le cours d'eau le long des berges. L'ensemble des exuvies ont été récoltées (i.e. toutes les exuvies visibles depuis le kayak) et stockées dans des piluliers. Elles ont ensuite été identifiées, triées et comptées de retour au laboratoire, à l'aide d'une loupe binoculaire et de la clé d'identification des exuvies des Odonates de France (Doucet, 2011).

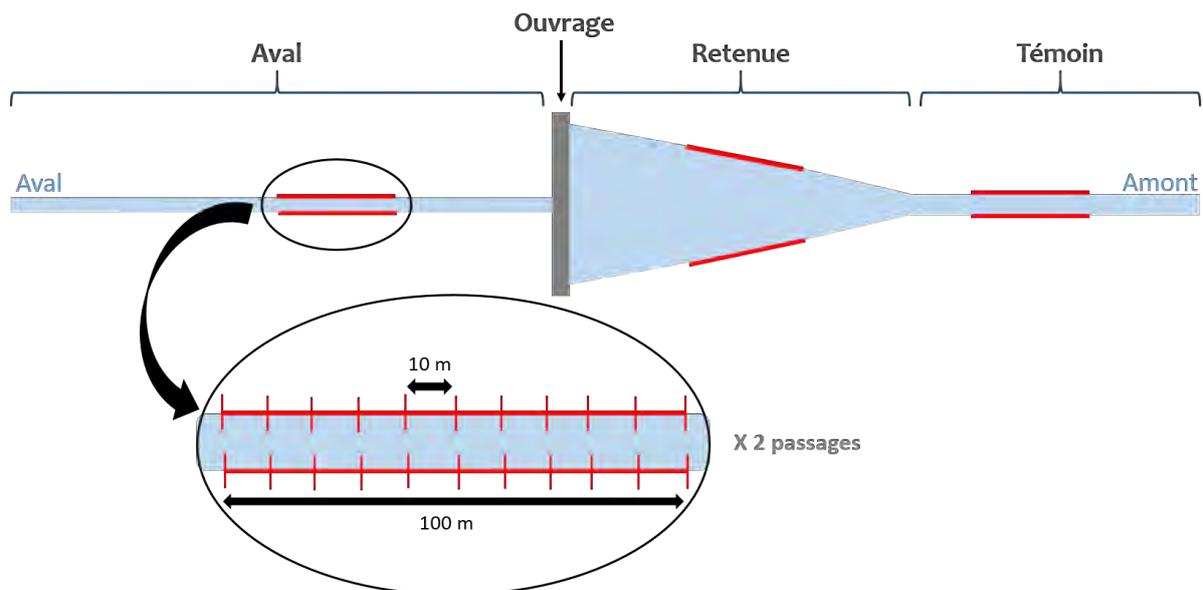


FIGURE 5.2 – Schéma du plan d'échantillonnage appliqué à chaque petit ouvrage.

### Analyses statistiques

Une analyse des communautés basée sur les abondances par transect a été réalisée à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances (AFC) afin d'identifier des patrons généraux d'abondance en lien avec les différents facteurs (i.e. cours d'eau, ouvrage, zone). Une transformation de Hellinger a été préalablement appliquée aux abondances. Des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis ont ensuite été utilisés pour tester les différences d'abondance des communautés (i.e. deux premiers axes de l'AFC) en fonction du cours d'eau, de l'ouvrage ou de la zone échantillonnées.

Pour chaque placette de 10 mètres, la richesse spécifique détectée ainsi que l'abondance totale d'exuvies ont ensuite été calculées. Elles ont été comparées entre les différents cours d'eau à l'aide d'un test non paramétrique de Kruskal-Wallis puis à l'aide d'un test de comparaison deux à deux de Wilcoxon avec correction de Bonferroni.



Afin de mettre en évidence un effet de la zone sur ces deux métriques, des modèles à effets mixtes ont été construits. La zone a été utilisée comme variable fixe tandis que l'ouvrage et le cours d'eau ont été inclus en tant que variables aléatoires afin de prendre en compte respectivement, l'appariement des transects associés à un ouvrage et les variations entre cours d'eau et entre ouvrages. Les résidus des modèles ont été graphiquement vérifiés (i.e. normalement distribués et centrés sur zéro). La significativité de l'effet zone a été vérifiée *via* une analyse de variance et des comparaisons deux à deux ont ensuite été réalisées pour identifier les différences entre zones.

Afin d'étudier plus finement l'impact des ouvrages sur les espèces d'intérêt communautaire ciblées par ce travail, des modèles linéaires mixtes ont également été construits. Pour cela, les abondances de ces espèces ont été sommées à l'échelle du transect pour éviter un trop grand nombre de zéros puis transformées grâce à la fonction logarithme. Là encore, la zone a été incluse en tant que variable fixe et l'ouvrage et le cours d'eau comme variables aléatoires. La vérification des résidus et les analyses *post-hoc* ont été menées comme précédemment.

L'ensemble des analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R 3.4.1 (R Core Team, 2017) et des packages *car* (Fox & Weisberg, 2011), *lme4* (Bates, Maechler, Bolker, & Walker, 2015) et *multcomp* (Hothorn, Bretz, & Westfall, 2008).

## Résultats

Cette étude nous a permis de récolter 9927 exuvies appartenant à 13 espèces d'Anisoptères (Tableau 5.1). Parmi ces 13 espèces, 2 dominent largement le cortège et représentent plus de 70 % des exuvies récoltées : *Onychogomphus forcipatus* (51.7 %) et *Boyeria irene* (20.5 %). Les autres espèces fréquemment observées sont : *Gomphus graslinii* (12.8 %), *Oxygastra curtisii* (5.6 %) et *Gomphus simillimus* (4.1 %), qui, ajoutées aux deux précédentes représentent plus de 94 % des exuvies récoltées.

Les deux premiers axes de l'AFC représentent respectivement 23.6 % et 19.6 % de la variance totale. Les analyses préliminaires réalisées à l'échelle des communautés révèlent que celles-ci sont plus homogènes quant à l'abondance d'exuvies, au sein de chaque cours d'eau (Kruskal-Wallis,  $P_{\text{axe1}} < 0.001$ ,  $P_{\text{axe2}} < 0.001$ ) et également au sein de chaque ouvrage (Kruskal-Wallis,  $P_{\text{axe1}} < 0.01$ ,  $P_{\text{axe2}} < 0.001$ ). Ces analyses indiquent également que la zone a une influence significative sur les abondances des communautés (Kruskal-Wallis,  $P_{\text{axe1}} = 0.035$ ,  $P_{\text{axe2}} = 0.08$ ).



TABLEAU 5.1 – Liste des espèces détectées en 2016 sur les petits ouvrages, nombre d'exuvies collectées et pourcentage de l'effectif total (les pourcentages ayant été arrondis, leur somme n'est pas égale à 100 %).

	Effectif d'exuvies récolté	Pourcentage de l'effectif total
<i>Anax imperator</i>	3	0.03
<i>Anax parthenope</i>	1	0.01
<i>Boyeria irene</i>	2031	20.5
<i>Cordulegaster boltonii</i>	1	0.01
<i>Gomphus graslinii</i>	1275	12.8
<i>Gomphus pulchellus</i>	65	0.7
<i>Gomphus simillimus</i>	403	4.1
<i>Gomphus vulgatissimus</i>	102	1.03
<i>Macromia splendens</i>	41	0.4
<i>Onychogomphus forcipatus</i>	5136	51.7
<i>Onychogomphus uncatus</i>	159	1.6
<i>Oxygastra curtisii</i>	559	5.6
<i>Somatochlora metallica</i>	151	1.5

La richesse spécifique et l'abondance totale d'exuvies ne sont pas équitablement réparties entre les 4 rivières échantillonnées (Figure 5.3). En effet, les portions des rivières Viaur et Célé étudiées accueillent une richesse spécifique significativement plus élevée (Kruskal-Wallis,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon,  $P_{\text{Viaur-Célé}} = 1$ ) que celles des rivières Baïse et Aveyron (Kruskal-Wallis,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon,  $P_{\text{Aveyron-Baïse}} = 1$ ). L'abondance totale d'exuvies est significativement plus élevée sur le Viaur que sur les trois autres rivières (Kruskal-Wallis,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon,  $P_{\text{Viaur-Autres rivières}} < 0.001$ ). Nous avons également récolté significativement plus d'exuvies sur le Célé (Kruskal-Wallis,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon,  $P_{\text{Célé-Aveyron/Baïse}} < 0.001$ ) que sur l'Aveyron et la Baïse entre lesquelles il n'y a pas de différence significative (Kruskal-Wallis,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon,  $P_{\text{Aveyron-Baïse}} = 0.94$ ).

En ce qui concerne les espèces d'intérêt communautaire, *G. graslinii* et *O. curtisii* ont été détectées sur les 4 rivières tandis que *M. splendens* n'a pu être détectée que sur le Viaur et le Célé. *G. graslinii* a été détecté sur l'ensemble des zones de 9 des 10 ouvrages échantillonnés. *O. curtisii* a été détectée sur l'ensemble des ouvrages mais au sein de ces ouvrages, cette espèce n'a pas été détectée sur 3 zones « aval » (Moulins de Bor-et-Bar, du Brouilh et de Najac) et sur 2 zones « témoin » (Moulins de Camarade et d'Espagnac-Sainte-Eulalie). Sur les 2 cours d'eau sur lesquels *M. splendens* a été détectée (i.e. Viaur et Célé), elle l'a été sur l'ensemble des ouvrages mais pas sur l'ensemble des zones. Elle n'a en effet pas été détectée sur les



zones « aval » de 3 ouvrages (Moulins de Bor-et-Bar, de Cabrerets et de Marcilhac-sur-Célé), ni sur les zones « témoin » et « retenue » du moulin d'Espagnac-Sainte-Eulalie sur le Célé.

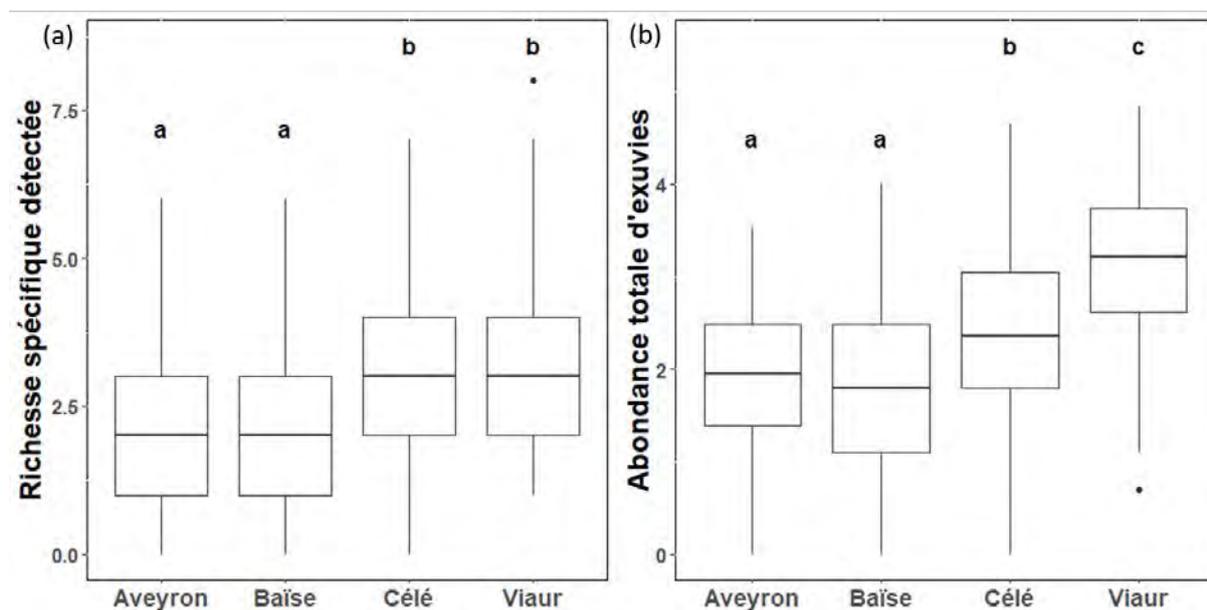


FIGURE 5.3 – Richesse spécifique détectée (a) et abondance totale d'exuvies d'Anisoptères (b) collectées (transformées avec la fonction logarithme) par placette de 10 mètres sur chacun des cours d'eau échantillonnés : l'Aveyron (n = 120), la Baïse (n = 120), le Célé (n = 180) et le Viaur (n = 180). Des lettres différentes indiquent des différences significatives.

### *Influence de la zone sur la richesse spécifique et l'abondance*

Les modèles mixtes ont permis de mettre en évidence un gradient de richesse spécifique entre les différentes zones des ouvrages. En effet la richesse spécifique détectée est significativement plus élevée sur les placettes des zones « témoin » que sur les placettes des zones « retenue » elles-mêmes abritant une richesse spécifique plus élevée que sur les placettes des zones « aval » (Figure 5.4a, Tableau 5.2). La différence entre les zones « témoin » et « retenue » semble cependant moins marquée qu'avec les zones « aval ».

En ce qui concerne l'abondance d'exuvies récoltées, celle-ci est significativement plus importante sur les zones « témoin » que sur les zones « retenue » et « aval » (Figure 5.4, Tableau 5.2). Il n'y a pas de différence significative entre les zones « retenue » et « aval ».

Les zones « témoin » sont donc plus favorables aux communautés d'Odonates de rivières, abritant plus d'espèces et en densités plus élevées que dans les zones « aval » qui semblent être les moins favorables. Les zones « retenue » ont, quant à elles, une position intermédiaire



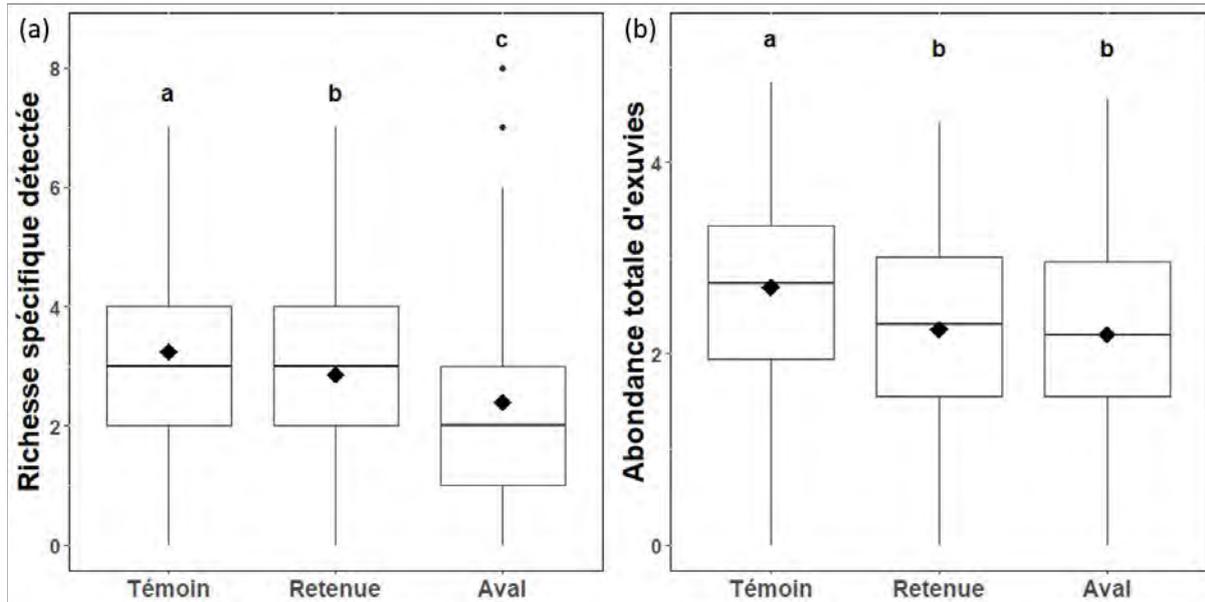


FIGURE 5.4 – Richesse spécifique détectée (a) et abondance totale d'exuvies d'Anisoptères (b) calculées par placettes de 10 mètres ( $n = 200$  par zone) selon la zone échantillonnée. Les abondances ont été transformées avec la fonction logarithme. Les moyennes par groupe sont indiquées par les losanges noirs. Des lettres différentes indiquent des différences significatives.

puisqu'elles semblent plus favorables en termes de richesse spécifique que les zones « aval » mais moins favorables en termes d'abondance totale que les zones « témoin ».

#### *Influence de la zone sur l'abondance des espèces d'intérêt communautaire*

*M. splendens* ayant été trop peu détectée et toujours en faibles densités n'a pas fait l'objet de cette analyse et nous nous sommes uniquement focalisés sur *G. graslinii* et *O. curtisii*.

Les résultats des modèles mixtes indiquent que les exuvies du Gomphe de Graslin sont récoltées en plus grand nombre sur les zones « témoin » et « retenue », entre lesquelles il n'y a pas de différence significative. Ces deux dernières ont en effet des valeurs d'abondances d'exuvies significativement plus grandes que celles des zones « aval » qui semblent ainsi moins favorables à cette espèce (Figure 5.5, Tableau 5.2).

Malgré une tendance similaire (i.e. abondance moindre sur les zones « aval »), les modèles mixtes n'ont pas permis de mettre en évidence de différences significatives entre les zones en ce qui concerne l'abondance d'exuvies d'*O. curtisii* (Figure 5.5, Tableau 5.2).



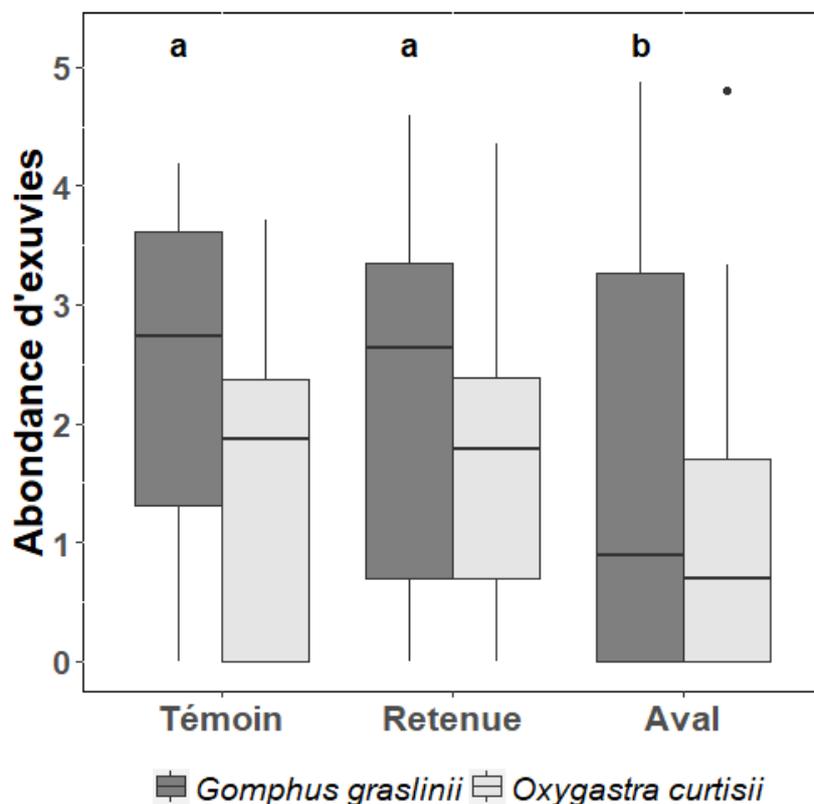


FIGURE 5.5 – Abondances d’exuvies (transformées avec la fonction logarithme) de deux espèces d’intérêt communautaire *Gomphus graslinii* et *Oxygastra curtisii* calculées par transects de 100 mètres (n = 20 par zone) selon la zone échantillonnée. Des lettres différentes indiquent des différences significatives. Aucune différence significative n’a été mise en évidence concernant *O. curtisii*.

TABLEAU 5.2 – Résultats des modèles mixtes sur la richesse spécifique détectée (RS), l’abondance totale d’exuvies collectées (Ab.) et l’abondance d’exuvies des espèces d’intérêt communautaire, *Gomphus graslinii* et *Oxygastra curtisii* : valeurs de P pour l’effet fixe « zone » et valeurs des coefficients obtenus suite, respectivement, à l’analyse de variance et aux comparaisons multiples entre les zones. Les valeurs significatives sont indiquées en gras.

	P (effet zone)	Retenue - Témoin	Aval - Témoin	Aval - Retenue
RS	<b>&lt;0.001</b>	<b>-0.38</b>	<b>-0.84</b>	<b>-0.46</b>
Ab.	<b>&lt;0.001</b>	<b>-0.45</b>	<b>-0.43</b>	0.014
<i>G. graslinii</i>	<b>0.01</b>	-0.16	<b>-0.70</b>	<b>-0.55</b>
<i>O. curtisii</i>	0.40	0.13	-0.39	-0.52

## Discussion

L’objectif de cette étude était d’évaluer le caractère favorable ou non des habitats créés par la présence de petits ouvrages de type chaussées de moulins pour les communautés d’Odonates de cours d’eau et notamment pour 3 espèces d’intérêt communautaire. En effet, dans le cadre du rétablissement de la continuité écologique au sein des cours d’eau, ces ouvrages sont de



plus en plus soumis à des travaux pour, soit les équiper de passes à poissons, soit les effacer. En parallèle, le contexte socio-politique actuel ayant pour but de diminuer la part de nucléaire dans nos méthodes de production d'énergie, la mise en fonctionnement de microcentrales hydroélectriques pourrait se multiplier et ainsi accroître le nombre de ces ouvrages le long des petits et moyens cours d'eau. Certains de ces ouvrages abritant des espèces protégées et à forts enjeux de conservation, il apparaît primordial d'évaluer à quel point ces habitats artificiels sont favorables à ces espèces afin de mieux comprendre quelles pourraient être les conséquences de la perte ou de la multiplication de ces habitats. Nous avons dans ce cadre échantillonné les zones « retenue », « aval » et « témoin » de 10 de ces ouvrages sur 4 cours d'eau Midi-Pyrénéens dans lesquels se reproduisent 2 à 3 espèces d'Odonates protégées. Pour chacune de ces zones nous avons estimé la richesse spécifique ainsi que l'abondance d'exuvies d'Anisoptères présents.

Cette étude montre que de manière générale, les petits ouvrages constituent des habitats permettant la reproduction des Anisoptères et notamment des trois espèces d'intérêt communautaire ciblées. Ces dernières ont effectivement été détectées à proximité de la majorité des ouvrages. D'après les analyses préliminaires, les zones « témoin » et « retenue » semblent cependant plus favorables que les zones « aval » puisque de plus grandes richesses spécifiques et abondances d'exuvies ont été mises en évidence sur ces zones. Cela semble également être le cas pour les trois espèces protégées car lorsqu'elles sont absentes des relevés, elles le sont souvent sur des zones « aval ». Les résultats obtenus grâce à l'utilisation des modèles mixtes confirment ces premières analyses. Certaines zones sont plus propices que d'autres en termes de richesse spécifique et d'abondance d'exuvies. Un « gradient de favorabilité » ressort en effet de ces analyses puisque les zones « témoin » (i.e. zones pas ou peu sous influence de l'ouvrage) sont plus favorables que les zones « retenue », elles-mêmes plus favorables que les zones « aval ». Ces dernières apparaissent comme les moins diversifiées et celles accueillant le moins d'individus.

Il n'est pas tout à fait surprenant de constater que les zones « retenue » soient propices à la reproduction du trio d'intérêt communautaire. En effet, ces espèces sont décrites comme affectionnant les rivières à courants lents à faibles ou portions de rivières où le courant est ralenti par le relief ou les embâcles naturels (Grand & Boudot, 2006 ; Leipelt & Suhling, 2005). La reproduction de ce trio est même parfois constatée en milieu lentique (Cordero Rivera, 2000 ; Delpon, 2012 ; Doucet, 2009 ; Jourde & Laluque, 2006). Cependant, la chenalisation des



rivières de plaine ainsi que le retrait quasi-systématique des arbres couchés à l'origine des embâcles, dans un objectif de contrôle des crues ou pour faciliter certains usages (par ex. navigation, loisirs), ont entraîné une diminution de la naturalité des rivières *via* notamment une raréfaction des micro-habitats à courant lent. Les ouvrages étudiés ici, en ralentissant le courant en amont, créent des portions d'eaux calmes et favorisent ainsi la mosaïque d'habitats disponibles le long des cours d'eau. Le fait que les espèces étudiées ici semblent délaisser les zones « aval » des ouvrages vient renforcer cette hypothèse. Ces zones sont effectivement généralement moins profondes et le courant y est souvent plus rapide, car accéléré par la chute d'eau au niveau du seuil, que sur les zones « retenue » et « témoin ». Le faciès présent dans les zones « aval » est donc *a priori* moins adéquat pour la reproduction des Anisoptères de cours d'eau et notamment pour celle des espèces d'intérêt communautaire.

Bien que nous n'ayons pas, dans le cadre de cette étude, tenté de caractériser les micro-habitats associés aux différentes zones des ouvrages, certains arguments viennent étayer cette hypothèse. Le substrat du lit mineur des zones « aval » était en effet majoritairement composé de substrat grossier comme des cailloux ou des roches, tandis que celui des zones « retenue » et « témoin » était souvent plus fin (par ex. sable ou limon). Malgré un manque de connaissances sur les exigences fines de ces trois espèces en matière de substrat, il semblerait qu'elles se développent préférentiellement sur des substrats fins (voir introduction de ce manuscrit). De plus, les variations de courant et de profondeur provoquent notamment d'importantes variations thermiques de part et d'autre des ouvrages avec généralement un réchauffement des eaux à l'amont et un refroidissement à l'aval (Carluer et al., 2016). Les trois espèces d'intérêt communautaire étudiées ici étant réputées thermophiles, cela pourrait également expliquer en partie qu'elles soient plus présentes à l'amont qu'à l'aval des ouvrages. Enfin, de tels ouvrages ont souvent un impact non négligeable sur d'autres caractéristiques environnementales tels que le taux d'oxygène dissous, la turbidité, la qualité et la quantité des micro-habitats larvaires ou encore celles des proies disponibles (Baxter, 1977). Ces caractéristiques font partie des facteurs les plus structurants la composition des communautés d'Odonates (McPeck, 2008) et seraient ainsi susceptibles d'expliquer en partie nos résultats.

Notre étude met donc en évidence un impact positif en zone « retenue » des ouvrages sur les espèces de la Directive Habitats et un impact négatif en zone « aval ». Ces résultats sont en accord avec ceux de Klein et al. (2018) qui met en avant une augmentation de la richesse spécifique d'Anisoptères à proximité des petits ouvrages. Nous n'avons cependant pas eu la



possibilité matérielle d'estimer avec précision sur quelles distances se manifestaient ces impacts et d'évaluer si l'impact positif des zones « retenue » compensait l'impact négatif des zones « aval ».

Enfin, notre approche nous permet une première évaluation des impacts mais ne fournit pas d'éléments explicatifs quant à la genèse de ces impacts. Une étude dédiée aux modifications des caractéristiques biotiques et abiotiques des cours d'eau par les ouvrages serait utile pour mieux appréhender les mécanismes qui différencient les zones et ainsi espérer comprendre les variations de composition et d'abondance des communautés d'Odonates à proximité des ouvrages.

En l'état actuel des connaissances, les retenues des chaussées liées à d'anciennes minoteries constituent un habitat de substitution favorable à la reproduction des Odonates inféodés aux cours d'eau et notamment aux espèces protégées et à forts enjeux de conservation. Dans le cadre du rétablissement de la continuité écologique le long des cours d'eau, l'effacement de certains ouvrages ne doit donc pas être préconisé sans une prise en compte préalable de ces espèces. Il s'avère en effet indispensable d'évaluer le risque de destruction d'habitats d'espèces protégées et ainsi de veiller à l'application de la doctrine « éviter, réduire, compenser ». Cependant, ces retenues apparaissent tout de même moins favorables que des zones plus éloignées des ouvrages et en partie en dehors de la zone d'influence de ces derniers (i.e. zones « témoin »). L'argument d'un habitat de substitution adéquat ne doit donc par conséquent pas être invoqué systématiquement et une analyse au cas par cas est nécessaire. A l'instar des effacements, la préservation des habitats des Odonates d'intérêt communautaire doit systématiquement être considérée lors de l'implantation de nouveaux ouvrages. Enfin, les espèces associées à des faciès d'écoulement plus rapides telles que *Boyeria irene* ou les deux espèces du genre *Onychogomphus* ne doivent pas non plus être négligées même si leurs statuts de conservation ne sont pas préoccupants et qu'elles ne sont pas protégées. Ces dernières pourraient en effet pâtir du ralentissement de l'écoulement et donc de l'augmentation du nombre d'ouvrages.

Les portions de cours d'eau incluses dans l'emprise d'un projet d'aménagement (i.e. effacement ou implantation d'ouvrage) doivent donc faire l'objet d'inventaires standardisés ciblés sur les Odonates protégés par la Directive Habitat Faune Flore avant travaux, pour établir un état initial mais aussi après travaux, avec la mise en place d'un suivi dans le temps de l'état de



conservation de ces espèces (voir chapitre 1 de ce manuscrit).



# Odonates et grands ouvrages hydroélectriques : quelle cohabitation ?

Si les petits ouvrages de type chaussée de moulins constituent de potentiels habitats de substitution pour les communautés d'Odonates de cours d'eau, qu'en est-il des grands ouvrages hydroélectriques ? Des données historiques font état d'effectifs particulièrement importants à proximité de certains de ces ouvrages à la fin du 20<sup>ème</sup> siècle (Dommanget, 2001), ce qui laisse penser que les populations pourraient trouver en ces habitats artificiels les éléments nécessaires à leur développement, voire qu'elles seraient favorisées par ces ouvrages. Or, de tels effectifs n'ont plus jamais été observés au cours de ces dernières années malgré un important effort de prospection ciblé sur les Odonates engagé par les naturalistes de Midi-Pyrénées.

En effet, les recherches effectuées plusieurs années consécutives sur les mêmes sites sur lesquels avaient été récoltés les effectifs historiques (notamment le barrage de Pinet sur le Tarn au niveau de Saint-Rome-de-Tarn), n'ont pas permis de mettre en évidence la présence du trio d'espèces protégées. Ces espèces ayant par ailleurs été trouvées sur des cours d'eau non soumis à l'influence de grands ouvrages hydroélectriques comme l'Aveyron, le Célé ou la Vère, l'hypothèse d'un effet négatif de ces ouvrages a été émise. Dans ce second chapitre dédié aux ouvrages, nous nous intéressons donc spécifiquement aux grands ouvrages hydroélectriques. En Midi-Pyrénées, plusieurs de ces ouvrages sont effectivement implantés sur des cours d'eau correspondant à l'habitat originel du trio d'espèces d'intérêt communautaire tel qu'il est décrit dans la bibliographie (i.e. secteurs calmes des moyens et grands cours d'eau de plaine).

## Matériel et méthode

### *Sites étudiés*

Quatorze ouvrages ont été étudiés durant cette étude. Ceux-ci sont situés dans les départements du Tarn, de l'Aveyron, du Lot et du Lot-et-Garonne dans le sud-ouest de la France (Figure 6.1). Un ouvrage a été échantillonné sur la rivière Viaur (Thuriès), 8 sur la rivière Tarn (Rabas-

tens, Lisle-sur-Tarn, Les Avalats, Ambialet, La Croix, Brousse-le-Château, La Jourdanie et Pinet) et 5 sur la rivière Lot (Villeneuve-sur-Lot, Luzech, Cajarc, Golin hac et Castelnaud-Lassouts).

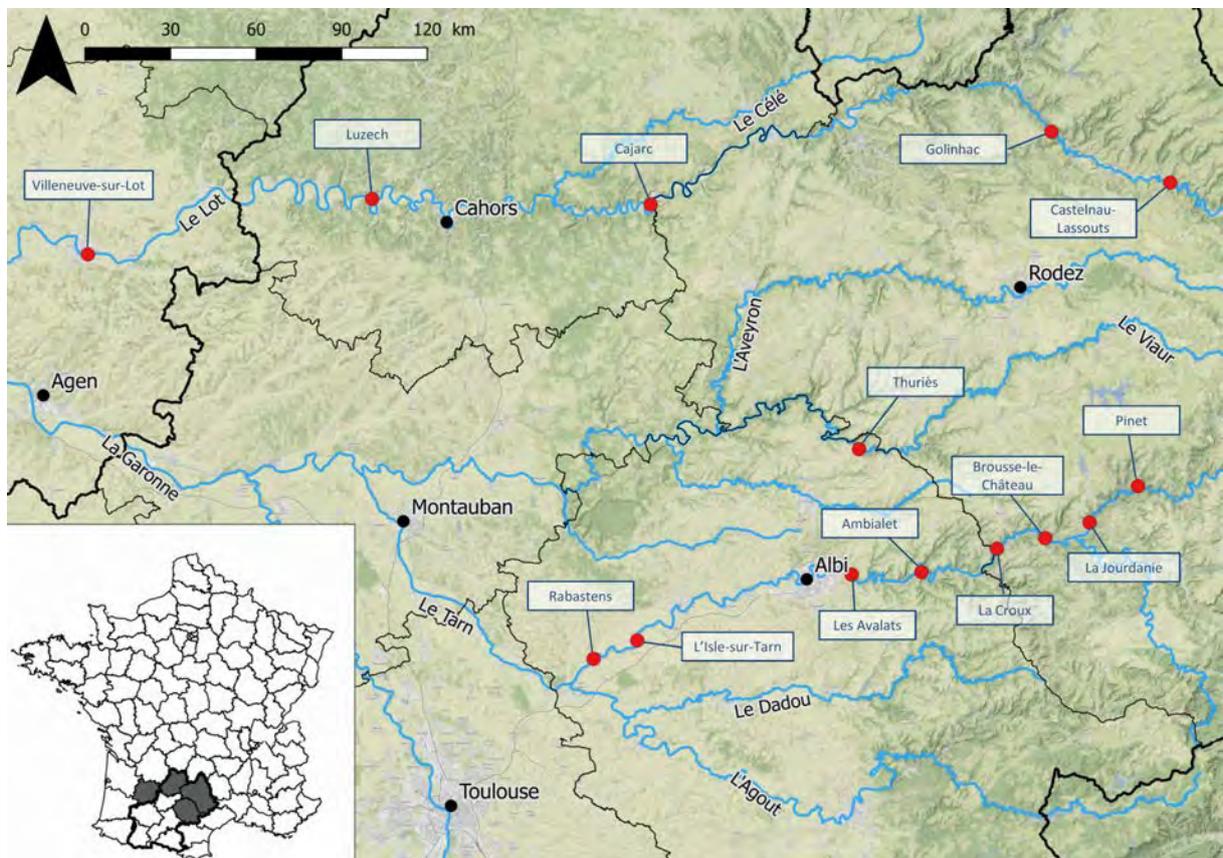


FIGURE 6.1 – Carte de localisation des grands ouvrages hydroélectriques échantillonnés.

Au niveau de chacun de ces sites, les rivières Lot et Tarn sont similaires puisque leurs largeurs sont en moyenne, respectivement, de 110 et 100 mètres, elles drainent des bassins versants de surfaces équivalentes et leur régime est de type pluvio-nival. Le secteur étudié de la rivière Viour est, quant à lui, plus petit, sa largeur étant d'environ 60 mètres, le bassin versant drainé dix fois inférieur à ceux du Lot et du Tarn et son régime de type pluvial. Les portions étudiées de ces trois rivières sont cependant dominées par des faciès lents et profonds et leurs berges sont le plus souvent recouvertes par une ripisylve arborée plus ou moins dense selon les secteurs en raison de la présence de parcelles agricoles qui jalonnent ces rivières.

Deux grands types d'ouvrages tels que définis par le référentiel des obstacles à l'écoulement (ROE) ont été distingués : les seuils en rivière et les barrages *sensu stricto*. Un seuil en rivière est un ouvrage barrant tout ou partie du lit mineur du cours d'eau tandis qu'un barrage est un ouvrage qui barre plus que le lit mineur du cours d'eau (Système d'Information sur l'Eau / Sandre, 2014). L'écoulement des eaux est ainsi entièrement artificialisé et maîtrisé dans le cas



des barrages puisque les eaux s'accumulent et sont stockées dans la retenue, puis restituées selon les besoins (par ex. pic de consommation d'électricité, soutien d'étiage). Le débit restitué à l'aval est cependant contraint par la réglementation et un débit minimal dit d'étiage est maintenu dans l'objectif de ne pas interrompre le bon fonctionnement écologique du cours d'eau. Dans le cas des seuils en rivière, le débit d'eau entrant ne peut être stocké et la production d'énergie se fait donc au gré des débits entrants. Ces ouvrages, également appelés « barrages au fil de l'eau » (Système d'Information sur l'Eau / Sandre, 2014), artificialisent ainsi moins l'écoulement des eaux que les barrages *sensu stricto*.

### **Méthode d'échantillonnage**

Afin d'évaluer le caractère favorable ou non des grands ouvrages hydroélectriques, nous nous sommes focalisés, comme pour les petits ouvrages précédemment étudiés, sur la collection des exuvies d'Anisoptères. La détection des exuvies est une preuve de la reproduction et du développement des espèces sur le site. Cela permet également, dans le cas d'échantillonnages standardisés et répétés dans le temps, d'obtenir une estimation fiable de la densité des populations présentes. Ce stade présente également l'avantage d'être non invasif et sans impact sur les populations ce qui est essentiel lorsqu'il s'agit d'espèces protégées et à forts enjeux de conservation. La récolte des exuvies de ces espèces a été autorisée par les arrêtés préfectoraux n°81-2014-05, n°12-2014-09, n°46-2014-05 suite à une demande de dérogation de capture d'espèces protégées.

Pour chacun des 14 ouvrages, plusieurs zones d'influence ont été définies (Figure 6.2) :

- la zone « retenue », située à l'amont direct de l'ouvrage (en respectant les limites des zones de sécurité imposées par l'exploitant), souvent très profonde, elle s'apparente plus à un plan d'eau qu'à une zone lotique;
- la zone « queue de retenue » (QDR), située à l'amont de l'ouvrage mais plus éloignée que la zone « retenue », à l'extrémité du plan d'eau créé par l'ouvrage. Cette zone ne concerne que les barrages car ces derniers génèrent en effet de très longs plans d'eau. L'influence de l'ouvrage peut donc y être différente de celle de la zone « retenue » notamment du fait d'un faciès d'écoulement et d'un dépôt sédimentaire différents;
- la zone « tronçon court-circuité » (TCC), correspondant à la portion de cours d'eau située entre l'ouvrage et l'usine de turbinage des eaux lorsque celle-ci est délocalisée. Une partie de l'eau arrivant dans l'ouvrage est alors acheminée jusqu'à l'usine via des



conduites forcées et ne passe donc plus dans le cours d'eau. La portion de cours d'eau court-circuitée continue d'être alimentée par un débit minimal qui maintient le fonctionnement du cours d'eau (i.e. débit réservé);

- la zone « aval », située après la restitution des eaux turbinées, soit directement à l'aval de l'ouvrage ou bien à l'aval du tronçon court-circuité lorsqu'il est présent, souvent peu profonde avec une vitesse de courant rapide (i.e. faciès d'écoulement de type plat ou radier);
- la zone « témoin », située en amont de l'ouvrage mais à une distance de celui-ci permettant d'être, dans la mesure du possible en dehors de la zone d'influence (i.e. hors de la zone de variation du niveau d'eau).

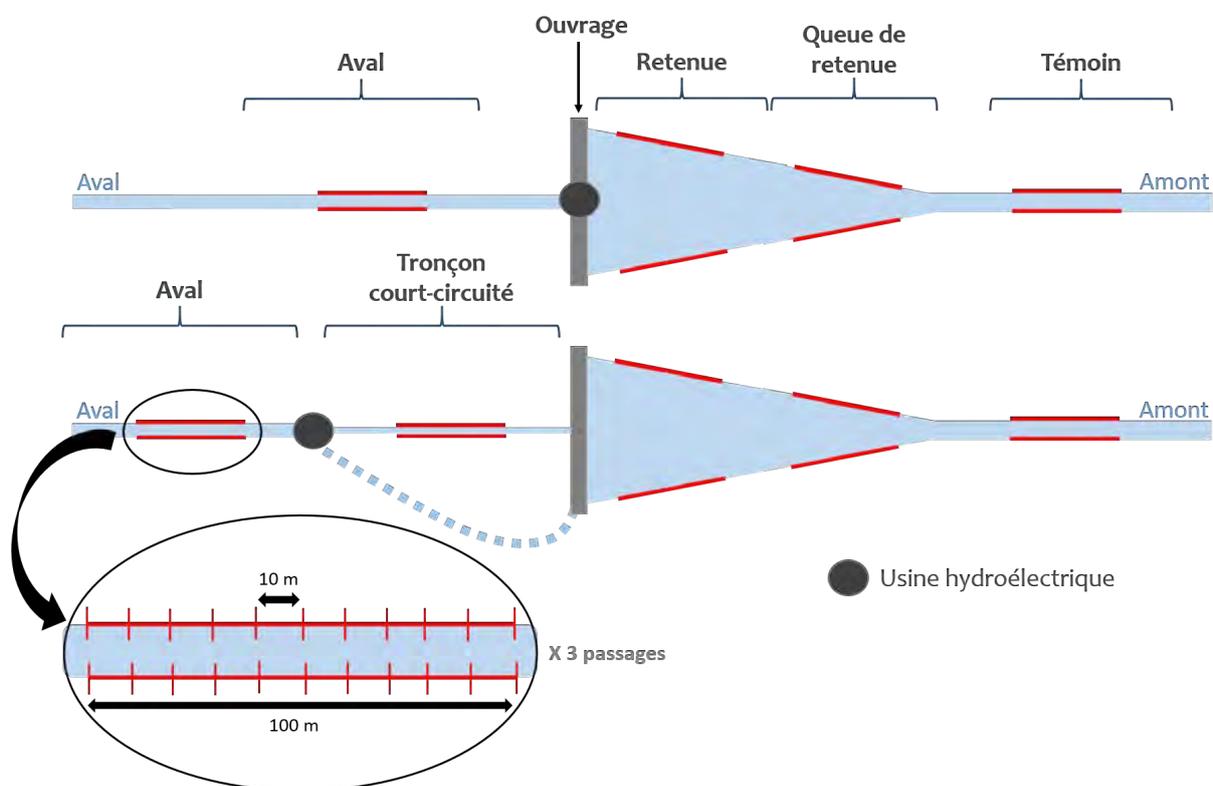


FIGURE 6.2 – Schéma du plan d'échantillonnage appliqué à chaque ouvrage. En haut, ouvrages dont l'usine hydroélectrique se situe au niveau de l'ouvrage et pour lesquels il n'y a pas de tronçon court-circuité. En bas, ouvrages dont l'usine hydroélectrique est délocalisée par rapport à l'ouvrage, le tronçon court-circuité correspondant ainsi à la portion de cours d'eau entre l'ouvrage et l'usine à partir de laquelle l'eau turbinée est restituée au cours d'eau.

Les ouvrages ayant des fonctionnements et configurations différents (i.e. position de l'usine où sont turbinées les eaux par rapport à l'ouvrage), certaines des zones définies précédemment n'étaient pas présentes pour chaque ouvrage et n'ont donc pas été échantillonnées (Tableau 6.1). Ainsi, les zones « queue de retenue » n'ont été échantillonnées que pour les barrages



*sensu stricto* (i.e. 8 ouvrages) et les zones « tronçon court-circuité » uniquement pour les 5 ouvrages dont l'usine de turbinage des eaux est délocalisée (i.e. 2 seuils en rivière et 3 barrages). Pour certains ouvrages les zones « témoin » n'ont pas toujours pu être placées hors de l'influence de la retenue puisque sur les cours d'eau étudiés de nombreux ouvrages se succèdent et il est donc difficile de s'éloigner d'un ouvrage sans trop s'approcher d'un autre. Ces zones ne sont ainsi pas des témoins au sens strict puisqu'elles se situent sur le cours d'eau fragmenté et subissent donc les effets des ouvrages situés en amont. Aucune zone « témoin » n'a pu être définie pour le barrage de la Jourdanie et la zone « aval » du barrage de Pinet n'a pas pu être échantillonnée car interdite à la navigation pour des raisons de sécurité liées à l'exploitation de l'ouvrage.

TABLEAU 6.1 – Liste des ouvrages et des zones échantillonnées en 2015. Les ouvrages sont classés du plus en aval vers le plus en amont de chaque rivière.

Cours d'eau	Ouvrage	Type	Retenue	QDR	TCC	Aval	Témoin
Viaur	Thuriès	Barrage	X	X	X	X	X
Tarn	Rabastens	Seuil	X			X	X
Tarn	Lisle-sur-Tarn	Seuil	X			X	X
Tarn	Les Avalats	Seuil	X			X	X
Tarn	Ambialet	Seuil	X		X	X	X
Tarn	La Croux	Barrage	X	X		X	X
Tarn	Brousse-le-Château	Seuil	X			X	X
Tarn	La Jourdanie	Barrage	X	X		X	
Tarn	Pinet	Barrage	X	X			X
Lot	Villeneuve-sur-Lot	Barrage	X	X		X	X
Lot	Luzech	Barrage	X	X	X	X	X
Lot	Cajarc	Seuil	X		X	X	X
Lot	Golinhac	Barrage	X	X	X	X	X
Lot	Castelnau-Lassouts	Barrage	X	X		X	X

Au sein de chaque zone, deux transects de 100 mètres de linéaire de berges ont été échantillonnés (i.e. un sur chaque rive), soit un total de 106 transects. Les transects ont été divisés en 10 placettes de 10 mètres afin d'obtenir des répliques spatiaux (Figure 6.2). Sur chaque transect une collecte exhaustive des exuvies de l'ensemble des anisoptères présents a été menée entre le 09 juin et le 26 août 2015. Trois passages ont été réalisés sur chaque transect sauf pour le barrage de Thuriès sur le Viaur où seuls deux passages ont pu être effectués. Les zones d'un même ouvrage ont été, dans la mesure du possible, échantillonnées au cours d'une même journée lors de chaque passage. La collecte des exuvies a été réalisée par un binôme d'observateurs à l'aide de kayaks et en remontant le cours d'eau le long des transects. L'ensemble des exuvies ont été récoltées et stockées dans des piluliers. Elles ont ensuite été



identifiées, triées et comptées de retour au laboratoire à l'aide d'une loupe binoculaire et de la clé d'identification des exuvies des Odonates de France (Doucet, 2011). La présence de ces ouvrages hydroélectriques pouvant parfois entraîner de d'importantes variations du niveau d'eau, nous avons également observé les adultes en vol au cours des prospections. En effet, les montées et descentes du niveau d'eau lessivent les berges et peuvent ainsi emporter les exuvies. Bien que les Odonates de rivières soient discrets à l'état adulte et difficilement observables, leur observation en vol avait pour objectif de limiter ce biais de détection et ainsi éviter de possibles fausses absences. L'ensemble des adultes qui ont pu être observés et identifiés au cours des relevés d'exuvies ont donc été notés et, après chaque placette de 10 mètres, une pause de 2 minutes a été dédiée à l'observation des adultes en vol.

### ***Analyses statistiques***

Le troisième passage n'ayant pas pu être fait sur l'ouvrage du Viaur et ceux effectués sur le Lot et le Tarn ne représentant que respectivement 3 % et 8 % des exuvies récoltées (toutes espèces confondues) et moins de 5 % des exuvies des espèces d'intérêt communautaire sur l'ensemble des cours d'eau, seuls les deux premiers passages ont été pris en compte dans les analyses statistiques. De plus, aucune nouvelle espèce n'a été détectée au cours du troisième passage.

Une analyse des communautés basée sur les abondances par transect a été réalisée à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances (AFC) afin d'identifier des patrons généraux d'abondance en lien avec les différents facteurs (i.e. cours d'eau, ouvrage, zone et type d'ouvrage). Une transformation de Hellinger a été préalablement appliquée aux abondances. Des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis ont ensuite été utilisés pour tester les différences d'abondance des communautés (i.e. deux premiers axes de l'AFC) en fonction du cours d'eau, de l'ouvrage, du type d'ouvrage (i.e. seuils en rivière et barrages) et de la zone échantillonnés.

Pour chaque placette de 10 mètres, la richesse spécifique détectée ainsi que l'abondance totale d'exuvies ont ensuite été calculées. Elles ont été comparées entre les différents cours d'eau à l'aide d'un test non paramétrique de Kruskal-Wallis puis à l'aide d'un test de comparaisons deux à deux de Wilcoxon avec correction de Bonferroni. Ces indices ont également été comparés entre les deux types d'ouvrages à l'aide d'un test non paramétrique de Wilcoxon.

Afin de mettre en évidence un effet de la zone sur ces deux métriques, des modèles à effets



mixtes ont été construits. La zone a été utilisée comme variable fixe tandis que l'ouvrage et le cours d'eau ont été inclus en tant que variables aléatoires afin de prendre en compte, respectivement, l'appariement des transects associés à un ouvrage, et les variations entre cours d'eau et entre ouvrages. Les seuils en rivière et les barrages ayant des fonctionnements différents, nous nous attendions à ce que l'influence de la zone ne soit pas la même selon le type d'ouvrage. Cette variable a donc été prise en compte dans les modèles comme variable fixe en interaction avec la zone. Les résidus des modèles ont été graphiquement vérifiés (i.e. normalement distribués et centrés sur zéro). La significativité de l'interaction entre l'effet zone et l'effet type d'ouvrage a été vérifiée par une analyse de variance et des comparaisons deux à deux ont ensuite été réalisées pour identifier les différences entre zones.

Afin d'étudier plus finement l'impact des ouvrages sur les espèces d'intérêt communautaire ciblées par ce travail, des modèles linéaires mixtes ont également été construits. Pour cela, les abondances de ces espèces ont été synthétisées à l'échelle du transect pour éviter un trop grand nombre de zéros puis transformées grâce à la fonction logarithme. Là encore, la zone et le type d'ouvrage ont été inclus en tant que variables fixes, et l'ouvrage et le cours d'eau comme variables aléatoires. La vérification des résidus et les analyses *post-hoc* ont été menées comme précédemment.

L'ensemble des analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R 3.4.1 (R Core Team, 2017) et des packages *car* (Fox & Weisberg, 2011), *lme4* (Bates et al., 2015) et *multcomp* (Hothorn et al., 2008).

## Résultats

Cette étude nous a permis de récolter 6140 exuvies appartenant à 17 espèces d'Anisoptères (Tableau 6.2). Parmi ces 17 espèces, 2 dominent largement le cortège et représentent plus de 60 % des exuvies récoltées : *Oxygastra curtisii* (31.4 %) et *Onychogomphus forcipatus* (28.9 %). *O. curtisii* est ici particulièrement abondante notamment du fait d'un unique transect (i.e. zone « témoin » du seuil en rivière de Cajarc sur le Lot) sur lequel ont été récoltées plus de 500 exuvies, soit quasiment 30 % des exuvies de cette espèce et 8 % du total. Les autres espèces fréquemment observées sont : *Gomphus graslinii* (16.5 %), *Gomphus vulgatissimus* (12.8 %) et *Boyeria irene* (6.7 %), qui ajoutées aux deux précédentes représentent plus de 96 % des exuvies récoltées.



Nous avons également noté la présence d'exuvies d'espèces plus inféodées aux milieux lenticulaires que lotiques tels que des espèces des genres *Anax*, *Orthetrum* et *Sympetrum*. Même si ces espèces représentent moins de 2 % des exuvies récoltées, plus de 80 % d'entre elles ont été trouvées dans les zones « retenue » et « queue de retenue », zones où le courant est le plus lent, ce qui confirme la profonde modification de l'hydromorphologie de ces zones induite par l'ouvrage.

En moyenne, seuls deux individus adultes ont été observés par transect lors de chaque passage. Les espèces les plus observées étaient *B. irene*, *O. curtisii* et des individus non identifiées du genre *Gomphus*.

TABLEAU 6.2 – Liste des espèces détectées en 2015 sur les grands ouvrages hydroélectriques, nombre total d'exuvies collectées et pourcentage de l'effectif total (les pourcentages ayant été arrondis, leur somme n'est pas égale à 100 %).

	Effectif d'exuvies récoltées	Pourcentage de l'effectif total
<i>Aeshna mixta</i>	2	0.03
<i>Anax imperator</i>	15	0.2
<i>Anax parthenope</i>	5	0.08
<i>Boyeria irene</i>	412	6.7
<i>Cordulegaster boltonii</i>	3	0.05
<i>Gomphus graslinii</i>	1005	16.4
<i>Gomphus pulchellus</i>	24	0.4
<i>Gomphus vulgatissimus</i>	788	12.8
<i>Macromia splendens</i>	5	0.08
<i>Onychogomphus forcipatus</i>	1776	28.9
<i>Orthetrum albistylum</i>	1	0.02
<i>Orthetrum brunneum</i>	1	0.02
<i>Orthetrum cancellatum</i>	81	1.3
<i>Oxygastra curtisii</i>	1931	31.4
<i>Somatochlora metallica</i>	76	1.2
<i>Trithemis annulata</i>	2	0.03
<i>Sympetrum sp.</i>	13	0.2

Les deux premiers axes de l'AFC représentent respectivement 32.2 % et 22.8 % de la variance totale. Les analyses préliminaires réalisées à l'échelle des communautés révèlent que celles-ci sont plus homogènes en matière d'abondance, au sein de chaque cours d'eau (Kruskal-Wallis,  $P_{\text{axe1}} < 0.001$ ,  $P_{\text{axe2}} < 0.001$ ) et également au sein de chaque ouvrage (Kruskal-Wallis,  $P_{\text{axe1}} < 0.001$ ,  $P_{\text{axe2}} < 0.001$ ). Ces analyses ne permettent pas de mettre en évidence que le type



d'ouvrage (Kruskal-Wallis,  $P_{\text{axe1}} = 0.62$ ,  $P_{\text{axe2}} = 0.14$ ) ou la zone (Kruskal-Wallis,  $P_{\text{axe1}} = 0.48$ ,  $P_{\text{axe2}} = 0.57$ ) ont une influence significative sur les abondances des communautés.

La richesse spécifique et l'abondance totale d'exuvies ne sont pas équitablement réparties entre les 3 rivières échantillonnées (Figure 6.3). En effet, si les portions des rivières Lot et Tarn étudiées accueillent une richesse spécifique et une abondance d'exuvies similaires (Kruskal-Wallis,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon,  $P_{\text{Lot-Tarn}} = 1$ ), celles-ci sont significativement plus élevées sur la rivière Viaur (Kruskal-Wallis,  $P < 0.001$ ; Wilcoxon,  $P_{\text{Viaur-Lot}} = 0.001$ ,  $P_{\text{Viaur-Tarn}} = 0.001$ ). Les transects associés aux seuils en rivières semblent par ailleurs plus favorables en termes de richesse spécifique et d'abondance d'exuvies que ceux associés aux barrages (Wilcoxon,  $P < 0.001$ ) (Figure 6.4a et b).

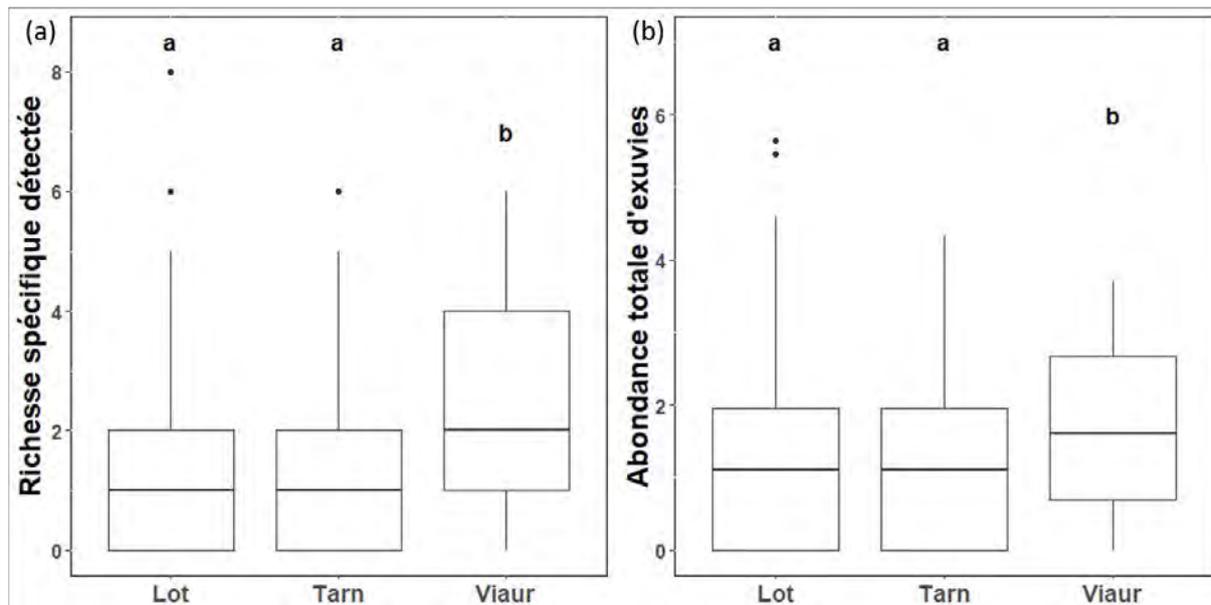


FIGURE 6.3 – Richesse spécifique détectée (a) et abondance totale d'exuvies d'Anisoptères (b) collectées (transformées avec la fonction logarithme) par placette de 10 mètres sur chacun des cours d'eau échantillonnés : le Lot ( $n = 440$ ), le Tarn ( $n = 520$ ) et le Viaur ( $n = 100$ ). Des lettres différentes indiquent des différences significatives.

En ce qui concerne les espèces d'intérêt communautaire, *G. graslinii*, *O. curtisii* et *M. splendens* ont chacune été détectées sur les 3 rivières. *G. graslinii* n'a pas été détecté sur 4 des 14 ouvrages échantillonnés dont les 3 ouvrages les plus en amont du Tarn (i.e. 1 seuil en rivière et 2 barrages) et le barrage de Castelnau-Lassouts sur le Lot, également le plus en amont. *O. curtisii* n'a également pas été détectée sur les 3 ouvrages les plus en amont ainsi que sur le seuil en rivière d'Ambialet du Tarn, ni sur les 2 barrages les plus en amont du Lot. Ces deux espèces ont été détectées dans les 5 types de zones échantillonnées. *M. splendens* n'a quant



à elle pu être détectée qu'à 5 reprises : 2 exuvies ont été récoltées dans la zone « témoin » du seuil d'Ambialet (Tarn) et 1 exuvie a été trouvée sur les zones « queue de retenue » du barrage de Pinet (Tarn), « retenue » du barrage de Golinac (Lot) et « tronçon court-circuité » du barrage de Thuriès (Viaur).

Les comparaisons des deux types d'ouvrages ont mis en évidence des abondances d'exuvies de *G. graslinii* et d'*O. curtisii* significativement plus élevées sur les zones liées aux seuils en rivières que sur celles liées aux barrages (Wilcoxon,  $P < 0.001$ ) (Figure 6.4c et d).

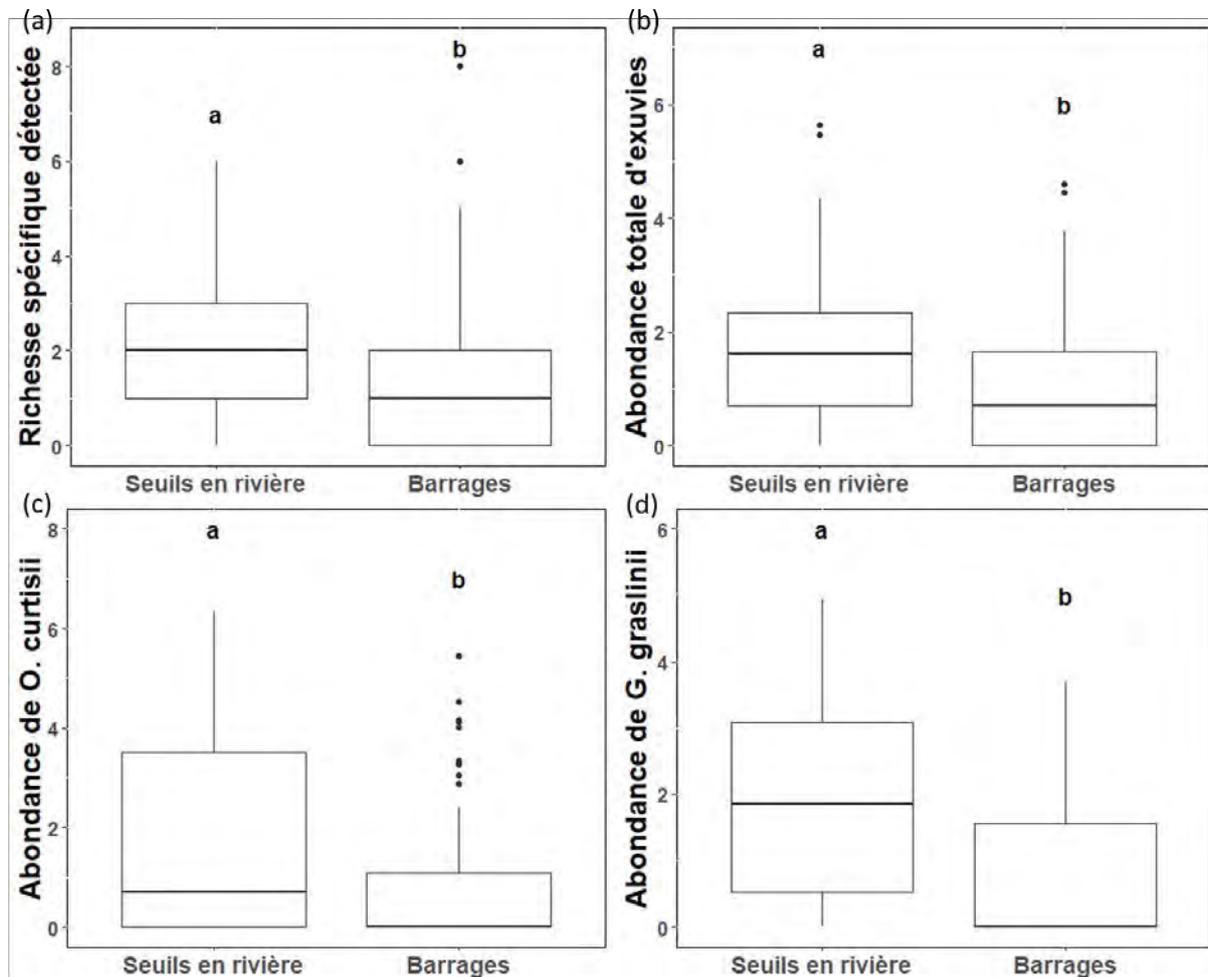


FIGURE 6.4 – Comparaison de la richesse spécifique (a) et de l'abondance totale d'exuvies récoltées (b) entre les placettes des seuils en rivière et des barrages ( $n = 1060$ ) et des abondances des espèces d'intérêt communautaire *G. graslinii* (c) et *O. curtisii* (d) calculées par transect de 100 mètres ( $n = 106$ ). Les abondances ont été transformées avec la fonction logarithme. Des lettres différentes indiquent des différences significatives.



### ***Influence de la zone et du type d'ouvrage sur la richesse spécifique et l'abondance***

Les modèles mixtes permettent de valider l'hypothèse d'un effet de la zone en interaction avec le type d'ouvrage sur la richesse spécifique (Anova,  $P < 0.0001$ ) et l'abondance totale d'exuvies (Anova,  $P < 0.0001$ ).

En ce qui concerne la richesse spécifique (Figure 6.5a, Tableau 6.3), celle-ci est significativement plus faible sur les placettes des zones « aval » des seuils en rivière que sur celles des zones « témoin » et « tronçon court-circuité » de ces mêmes seuils entre lesquelles il n'y a pas de différence significative. Bien que la valeur de  $P$  soit égale au risque de première espèce alpha pour la différence entre les zones « retenue » et « aval » des seuils (i.e.  $\alpha = 0.05$ ), les zones « aval » semblent moins favorables (Figure 6.5a).

Au niveau des barrages il n'y a pas de différence significative, en matière de richesse spécifique, entre les zones « témoin », « aval » et « tronçon court-circuité » bien que les zones « tronçon court-circuité » semblent plus favorables que les deux autres. Ces trois zones sont plus favorables que les zones « queue de retenue », elles-mêmes plus favorables que les zones « retenue ».

Enfin, les zones « témoin », « tronçon court-circuité » et « retenue » des seuils en rivière sont plus favorables à la diversité que les zones « retenue » et « queue de retenue » des barrages. Les zones « aval » des seuils en rivière sont également plus favorables que les zones « retenue » des barrages.

Concernant l'abondance totale d'exuvies récoltées (Figure 6.5b, Tableau 6.4), les placettes situées dans les zones « témoin » des seuils en rivière sont plus favorables que celles situées dans les zones « tronçon court-circuité », « retenue » et « aval ». Il n'y a pas de différence significative entre les zones « tronçon court-circuité » et « retenue » mais ces deux zones sont plus favorables en termes d'abondance que les zones « aval » des seuils en rivière.

Au niveau des barrages, les placettes des zones « tronçon court-circuité » sont plus favorables que les placettes des 4 autres types de zones en matière d'abondance. Les zones « témoin » sont également plus favorables que les zones « queue de retenue », elles-mêmes plus favorables que les zones « retenue ». Bien qu'elles semblent moins favorables, les zones « aval » ne sont pas significativement différentes des zones « témoin », c'est également le cas avec



les zones « queue de retenue ». Les zones « aval » sont cependant significativement plus favorables que les zones « retenue ».

Enfin, les zones « témoin » des seuils en rivière accueillent une abondance significativement plus grande que les zones « retenue » des barrages.

TABLEAU 6.3 – Résultats des modèles mixtes sur la richesse spécifique détectée : valeurs des coefficients obtenus suite, respectivement, à l’analyse de variance et aux comparaisons multiples et valeurs de P pour ces coefficients. Seuls les contrastes significativement différents sont présentés ici. Abréviations utilisées : TEM (zone « témoin »), TCC (zone « tronçon court-circuité »), AVA (zone « aval »), QDR (zone « queue de retenue »), RET (zone « retenue »).

	Type d'ouvrage	Contraste	Coefficient	P
<b>Richesse spécifique</b>	Seuils - Seuils	TEM -AVA	0.31	0.03
	Seuils - Seuils	TCC - AVA	0.58	<0.001
	Seuils - Seuils	RET - AVA	0.29	0.05
	Barrages - Barrages	TEM - QDR	0.38	0.01
	Barrages - Barrages	TEM - RET	0.90	<0.0001
	Barrages - Barrages	TCC - QDR	0.58	0.0001
	Barrages - Barrages	TCC - RET	1.11	<0.0001
	Barrages - Barrages	QDR - RET	0.52	<0.001
	Barrages - Barrages	QDR - AVA	-0.34	0.05
	Barrages - Barrages	RET - AVA	-0.86	<0.0001
	Seuils - Barrages	TEM - QDR	0.96	0.03
	Seuils - Barrages	TEM - RET	1.48	<0.0001
	Seuils - Barrages	TCC - QDR	1.23	<0.01
	Seuils - Barrages	TCC - RET	1.75	<0.0001
	Seuils - Barrages	RET - QDR	0.94	0.04
	Seuils - Barrages	RET - RET	1.47	<0.0001
	Seuils - Barrages	AVA - RET	1.17	<0.01

Pour résumer, les zones « témoin » et « tronçon court-circuité » sont donc plus favorables aux communautés d’Odonates de rivière du point de vue de la richesse spécifique et de l’abondance d’exuvies, et ce tant pour les seuils en rivière que pour les barrages. Les zones « aval » et « retenue » des deux types d’ouvrages et les « queue de retenue » des barrages sont quant à elles, les moins favorables. Dans le cas des seuils en rivière, les zones « retenue » semblent plus favorables en termes de richesse et d’abondance que les zones « aval », tandis que c’est le patron inverse qui se dessine lorsqu’il s’agit des barrages. Au sein des barrages, les zones « queue de retenue » semblent également plus favorables que les zones « retenue ». De manière générale, les seuils en rivière accueillent une diversité et une abondance d’espèces plus importantes que les barrages. Enfin, il n’y a pas de différence significative, pour ce qui est de



la richesse spécifique et de l'abondance, entre les zones « témoin » à proximité des seuils en rivière et des barrages.

TABLEAU 6.4 – Résultats des modèles mixtes sur l'abondance totale d'exuvies collectées (Ab.) : valeurs des coefficients obtenus suite, respectivement, à l'analyse de variance et aux comparaisons multiples et valeurs de P pour ces coefficients. Seuls les contrastes significativement différents sont présentés ici. Abréviations utilisées : TEM (zone « témoin »), TCC (zone « tronçon court-circuité »), AVA (zone « aval »), QDR (zone « queue de retenue »), RET (zone « retenue »).

	Type d'ouvrage	Contraste	Coefficient	P
<b>Abondance totale</b>	Seuils - Seuils	TEM - TCC	0.67	<0.0001
	Seuils - Seuils	TEM - RET	0.58	<0.0001
	Seuils - Seuils	TEM - AVA	0.98	<0.0001
	Seuils - Seuils	TCC - AVA	0.29	<0.01
	Seuils - Seuils	RET - AVA	0.39	<0.0001
	Barrages - Barrages	TEM - TCC	-0.45	<0.0001
	Barrages - Barrages	TEM - QDR	0.23	<0.01
	Barrages - Barrages	TEM - RET	1.02	<0.0001
	Barrages - Barrages	TCC - QDR	0.68	<0.0001
	Barrages - Barrages	TCC - RET	1.47	<0.0001
	Barrages - Barrages	TCC - AVA	0.61	<0.0001
	Barrages - Barrages	QDR - RET	0.79	<0.0001
	Barrages - Barrages	RET - AVA	-0.86	<0.0001
	Seuils - Barrages	TEM - RET	2.34	<0.01

#### *Influence de la zone et du type d'ouvrage sur l'abondance des espèces d'intérêt communautaire*

Les très faibles effectifs de *M. splendens* n'ont pas permis de l'inclure dans les analyses mono-spécifiques. Nous nous sommes uniquement focalisés ici sur *G. graslinii* et *O. curtisii*.

Les analyses préliminaires ont montré que les effectifs de ces deux espèces sont moindres à proximité des barrages qu'à proximité des seuils en rivière (Figure 6.4). De plus, *G. graslinii* semble être plus abondant sur les zones « tronçon court-circuité » (Figure 6.6a). Concernant *O. curtisii*, aucun patron clair ne se dessine quant aux variations de son abondance entre les différentes zones, mais les zones « retenue » des seuils en rivière et les zones « tronçon court-circuité » des barrages semblent être plus favorables. Les modèles mixtes ne permettent de confirmer aucune de ces tendances pour les deux espèces. En effet, l'interaction entre l'effet zone et l'effet type d'ouvrage n'est pas significative, et, lorsque ces deux effets sont pris en compte sans interaction dans les modèles, ils ne ressortent pas non plus comme ayant une influence significative. Le plus petit nombre de données disponibles pour ces analyses explique



probablement en partie l'absence de résultats marqués.

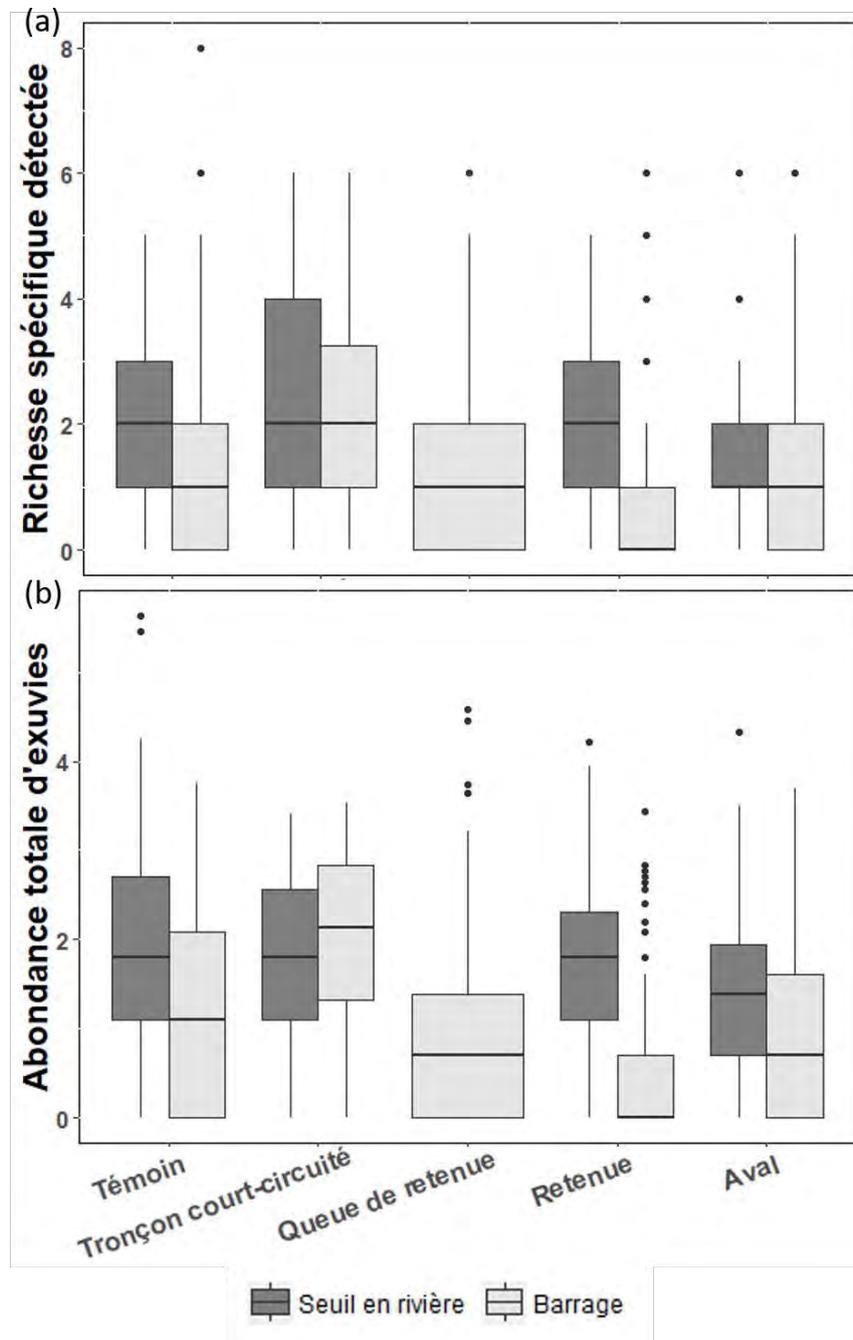


FIGURE 6.5 – Richesse spécifique détectée (a) et abondance totale d'exuvies d'Anisoptères (b) calculées par placettes de 10 mètres (n = 1060) selon la zone et le type d'ouvrage échantillonnés. Les abondances ont été transformées avec la fonction logarithme.



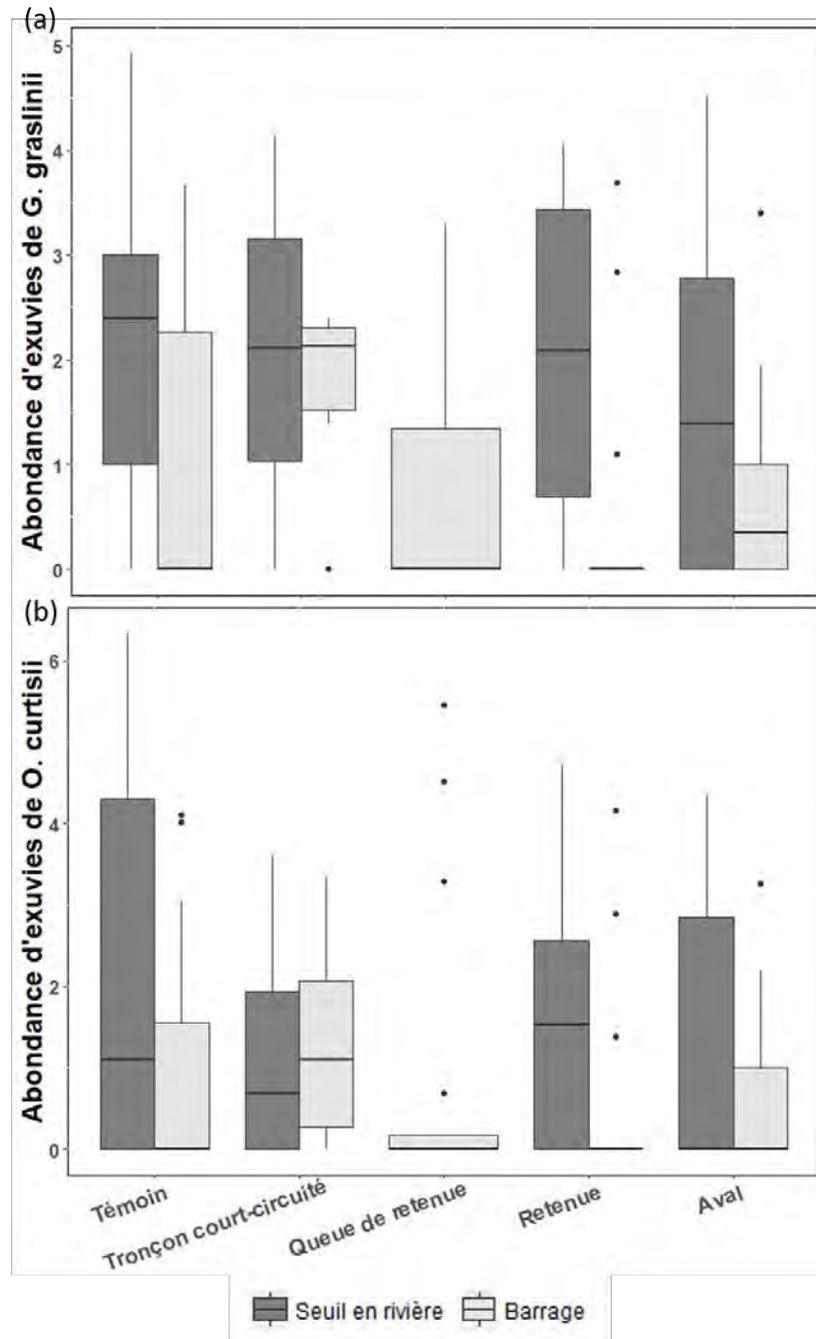


FIGURE 6.6 – Abondance d'exuvies (transformées avec la fonction logarithme) de deux espèces d'intérêt communautaire *Gomphus graslinii* (a) et *Oxygastra curtisii* (b) calculées par transect de 100 mètres (n = 106) selon la zone et le type d'ouvrage échantillonnés.

## Discussion

Ce second chapitre consacré aux ouvrages avait pour objectif de caractériser la cohabitation entre les grands ouvrages hydroélectriques et les communautés d'Odonates de cours d'eau en ciblant prioritairement le trio d'espèces d'intérêt communautaire. Ces ouvrages sont



en effet parfois considérés comme favorables pour ces espèces, plusieurs auteurs ayant fait état d'effectifs importants d'exuvies à proximité (Cordero Rivera, 2000; Dommanget, 2001; Dommanget & Grand, 1996). L'ouvrage de référence concernant l'écologie des Odonates de France mentionne même ces habitats artificiels comme favorables dans les monographies des espèces concernées (Grand & Boudot, 2006). Cependant, aucune étude quantitative standardisée n'a été mise en œuvre jusqu'à présent pour confirmer ou infirmer cette hypothèse et les cours d'eau concernés n'ont été que très récemment prospectés à nouveau par les naturalistes (Delpon, 2012). S'agissant d'espèces protégées et à forts enjeux de conservation, il est apparu primordial d'actualiser la répartition de ces espèces le long de ces cours d'eau et d'évaluer le caractère favorable ou non de ces grands ouvrages. Nous avons pour cela échantillonné 14 ouvrages hydroélectriques répartis sur 3 cours d'eau de la région Midi-Pyrénées, le Lot, le Tarn et le Viaur. Deux grands types d'ouvrages ont été distingués d'après le référentiel des obstacles à l'écoulement : les seuils en rivière et les barrages. Différentes zones d'influence de ces ouvrages ont été échantillonnées (i.e. les zones « retenue », « queue de retenue », « tronçon court-circuité », « aval » et « témoin ») lors de 2 passages durant lesquels une récolte la plus exhaustive possible des exuvies a été effectuée.

Les résultats obtenus grâce à cette étude mettent en évidence des variations de la richesse spécifique et de l'abondance totale d'exuvies en lien avec le type d'ouvrage (i.e. seuil en rivière ou barrage) et la zone échantillonnées. Une synthèse des résultats est présentée dans le Tableau 6.5.

Sur 10 des 106 transects échantillonnés, aucune exuvie n'a été trouvée au cours des trois passages. Pour 2 de ces transects, des exuvies ont été récoltées sur les transects positionnés sur la berge opposée. On peut donc supposer que ce résultat n'est pas le fait de variations du niveau d'eau qui auraient lessivé les berges et les exuvies et que ces transects sont réellement pauvres en espèces. Les 8 autres transects correspondent à chaque fois aux deux berges de zones « retenue » et « queue de retenue » de barrages. Les variations des niveaux d'eau au sein de ces zones, peu fréquentes en été et de moindre importance par rapport aux zones « aval » où sont restituées les eaux turbinées, ne permettent *a priori* pas d'expliquer ces absences. Très peu d'adultes ayant été observés de manière générale au cours de cette étude, cela ne nous a pas permis d'arbitrer entre biais lié à la variation du niveau d'eau et absence réelle d'individus. Cependant, les habitats présents le long de ces transects semblent particulièrement inhospitaliers pour les Odonates (i.e. berges minérales dépourvues de végétation),



l'hypothèse de réelles absences ou en tous cas d'abondances très faibles semble donc pertinente.

#### *Les seuils en rivière*

Au sein des seuils en rivière, les zones les plus favorables quant à la richesse spécifique sont, de manière équivalente, les zones « témoin », « tronçon court-circuité » et « retenue », les zones « aval » étant les moins favorables. En matière d'abondance d'exuvies (toutes espèces confondues), un gradient plus net a été mis en évidence. En effet, les zones « témoin » sont significativement plus favorables que les zones « tronçon court-circuité » et « retenue » entre lesquelles il n'y a pas de différence significative. Ces trois zones accueillent également significativement plus d'individus que les zones « aval ».

Ces résultats sont similaires à ceux mis en évidence dans le chapitre précédent sur les petits ouvrages. L'hypothèse d'un effet lié à l'hydromorphologie semble ici pertinente. En effet les faciès d'écoulement retrouvés dans les zones « aval » (i.e. faible profondeur et courant rapide) ne sont pas les plus favorables aux espèces étudiées qui sont présentes en plus grandes densités sur des faciès plus calmes et plus profonds retrouvés dans les autres zones. Les seuils en rivières étudiés, bien que sur des cours d'eau différents, sont également similaires aux petits ouvrages par leur fonctionnement « au fil de l'eau ». L'écoulement de l'eau n'y est donc pas entièrement artificiel et les variations de niveau d'eau dans les zones « retenue » sont moins importantes que dans les zones « retenue » associées aux barrages. Les communautés d'Odonates semblent donc pouvoir s'adapter à ce type d'ouvrage.

#### *Les barrages*

Au sein des barrages, la richesse spécifique observée est plus élevée dans les zones « témoin », « tronçon court-circuité » et « aval », toutes trois non significativement différentes. Ces zones sont en effet plus favorables que les zones « queue de retenue », elles-mêmes plus favorables que les zones « retenue ». Pour ce qui est de l'abondance d'exuvies un gradient se dessine, avec, des plus favorables aux moins favorables : les zones « tronçon court-circuité », les zones « témoin », les zones « queue de retenue », les zones « aval » et les zones « retenue ».

Ces résultats sont très contrastés avec ceux obtenus pour les seuils en rivière et dans le chapitre précédent. Les densités d'exuvies sont globalement plus faibles à proximité des barrages que des seuils en rivières et les zones « aval » apparaissent ici comme plus favorables que les



zones « retenue » et, pour ce qui est de l'abondance, que les zones « queue de retenue » également. L'hydromorphologie artificialisée à proximité de ces ouvrages pourrait en partie expliquer ces résultats. Les zones « retenue » et « queue de retenue » subissent en effet de fortes perturbations liées à l'exploitation de l'ouvrage puisqu'elles servent notamment aux activités nautiques estivales (par ex. baignade, navigation, ski nautique). Ces activités nécessitent un « remplissage » de la retenue au printemps qui sera ensuite progressivement vidée au gré des besoins (par ex. énergie, irrigation). Les zones d'émergence estivales se retrouvent ainsi exondées une bonne partie de l'année ce qui interroge quant à l'exondation des habitats larvaires. Le niveau de l'eau à l'amont des ouvrages varie en effet selon les usages et les périodes de l'année et les zones « retenue » et « queue de retenue » sont soumises à ces variations. De plus, les retenues des barrages étant souvent très profondes, une stratification thermique s'y met en place durant l'été (Elçi, 2008). Si les eaux de surfaces sont alors suffisamment chaudes pour permettre le développement des larves, les eaux en profondeur, plus froides, ainsi que l'évolution saisonnière de la stratification pourraient être des facteurs limitants.

#### *Comparaison des deux types d'ouvrages*

Pour les deux indices de diversité (i.e. richesse et abondance), même si les modèles mixtes ont montré une interaction significative de la zone avec le type d'ouvrage, des patrons similaires sont constatés. En effet, les zones « témoin » et « tronçons court-circuité » apparaissent dans les deux cas comme étant les plus favorables. Les seuils en rivière semblent cependant plus favorables car leurs zones « témoin », « tronçons court-circuité », « retenue » et « aval » accueillent une diversité spécifique plus élevée que les zones « queue de retenue » et « retenue » des barrages. Pour ce qui est de l'abondance, les zones « témoin » des seuils sont plus favorables que les zones « retenue » des barrages. De manière globale, la richesse spécifique et l'abondance sont donc plus élevées à proximité des ouvrages de type seuil en rivière que de ceux de type barrage. Il n'y a néanmoins pas de différence significative entre les zones « témoin » associées aux seuils en rivière et celles associées aux barrages. Ce résultat était attendu puisque les zones « témoin » sont censées être en dehors de la zone d'influence des ouvrages et donc ne pas être différentes selon le type d'ouvrage auquel elles sont associées. Ces arguments viennent renforcer l'hypothèse d'un effet lié au fonctionnement de l'ouvrage sur la richesse et l'abondance des communautés d'Odonates.

#### *Les espèces d'intérêt communautaire*

En ce qui concerne les espèces d'intérêt communautaire, la situation de *Macromia splendens*



sur les cours d'eau étudiés semble critique puisque seules 5 exuvies y ont été trouvées. Ces dernières étaient pourtant récoltées par centaines sur le Tarn, notamment aux abords des barrages de Pinet et de la Croux, dans les années 80 et 90 (Dommanget, 2001). Les quelques mentions historiques sur le Lot semblent suggérer la même tendance sur cette rivière (Bilek, 1969). Si ces auteurs ont ainsi pu conclure à un effet favorable des ouvrages sur cette espèce à l'époque, il s'avère que ce n'est plus le cas aujourd'hui. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer ce déclin. Tout d'abord, il est possible que le mode d'exploitation de ces ouvrages ait évolué depuis les années 80 modifiant ainsi la perturbation subit par les larves. La chute des effectifs pourrait également être la conséquence d'évènements exceptionnels au cours de ces dernières années tels que des opérations de vidange (i.e. abaissement décennal du niveau de l'eau en deçà du minimum d'exploitation afin de réaliser des vérifications ou des travaux sur l'ouvrage), de chasse ou de transparence (i.e. évacuation régulière des sédiments fin stockés lors d'une augmentation du débit ou lors d'une crue). Le barrage de Pinet, dont la zone « queue de retenue » sur laquelle des centaines d'exuvies de *M. splendens* ont été trouvées par Dommanget (2001) a en effet subit une vidange en 2010. Nous n'avons pas connaissance de l'ensemble des évènements de ce type ayant eu lieu au cours de ces dernières décennies sur les ouvrages étudiés mais leur impact n'est sans doute pas nul.

Concernant *Oxygastra curtisii* et *Gomphus graslinii*, la répartition de leurs abondances semble suivre les mêmes patrons que la richesse spécifique et l'abondance totale. Elles ont en effet été trouvées en plus grand nombre à proximité des seuils en rivière que des barrages et également dans les zones « témoin » et « tronçon court-circuité ».

TABLEAU 6.5 – Synthèse des résultats obtenus dans le chapitre 4, comparaison des types d'ouvrages et des zones en matière de richesse spécifique et d'abondance d'exuvies (toutes espèces confondues). RS = Richesse spécifique, QDR = Queue de retenue, TCC = Tronçon court-circuité, NA = Non applicable.

		Retenue	QDR	Aval	TCC	Témoin
<b>Seuil en rivière</b>	RS	+++	NA	--	+++	+++
	Abondance	++	NA	--	++	+++
<b>Barrage</b>	RS	---	--	--	+++	++
	Abondance	---	--	--	+++	++

L'ensemble de ces résultats confirment l'hypothèse initiale d'un impact négatif des grands ouvrages sur les communautés d'Odonates et sur les trois espèces d'intérêt communautaire. En effet, les zones « témoin », plus éloignées des ouvrages, sont plus favorables que les zones sous influence des ouvrages ce qui vient étayer l'hypothèse d'un effet « ouvrage ». De plus, les



zones « tronçon court-circuité », également favorables, sont, parmi les différentes zones des ouvrages, les moins perturbées car non soumises aux conséquences de la production d'hydroélectricité. Ces zones ne subissent en effet pas les variations journalières de débit et de niveau d'eau qui pourraient même y être plus stables que dans les zones « témoin ».

L'effet « ouvrage » est cependant contrasté entre les ouvrages de type seuil en rivière, plus favorables, et ceux de type barrage, moins favorables. Cette différence entre types d'ouvrages peut notamment s'expliquer par la perturbation que ces ouvrages provoquent sur le cours d'eau. Les barrages, barrant le cours d'eau sur toute sa largeur (i.e. lit mineur et une partie du lit majeur), induisent une artificialisation plus importante des flux hydrauliques et sédimentaires que les seuils qui, eux, ne barrant que le lit mineur, permettent un écoulement de l'eau moins artificiel.

Pour compléter et approfondir les résultats obtenus, il apparaît nécessaire d'analyser plus finement les facteurs qui pourraient être à l'origine de la différenciation entre zones et entre types d'ouvrages. L'étude des effets cumulés de l'ensemble de ces facteurs le long des cours d'eau soumis à l'influence d'ouvrages devrait en effet permettre de mieux comprendre les différences observées. C'est notamment le cas de facteurs abiotiques (Baxter, 1977; Carlier et al., 2016) tels que l'hydrologie (marnage, réduction du débit moyen, des débits d'étiage, de crue et de la variabilité annuelle des débits), le transport sédimentaire (piégeage des sédiments, modification de la morphologie du cours d'eau) et les caractéristiques physico-chimiques de l'eau (fragmentation et stratification thermique, sédimentation des particules solides, minérales ou organiques, développement de la production primaire). L'ensemble de ces facteurs vont à leur tour avoir un impact sur le compartiment biologique (Havel, Lee, Zanden, & M, 2005; Johnson, Olden, & Vander Zanden, 2008; Ogbeibu & Oribhabor, 2002; Power, Dietrich, & Finlay, 1996; Van Looy, Tormos, & Souchon, 2014) en induisant une modification profonde des communautés animales et végétales présentes dans le cours d'eau (i.e. perte d'espèces sensibles, diversité et abondance réduites, augmentation de la présence d'espèces exotiques à caractère envahissant).

D'autres facteurs, propres à l'exploitation des ouvrages, peuvent également jouer un rôle, notamment les opérations de chasse et de transparence visant à évacuer les sédiments accumulés dans la retenue, ou de vidange permettant la vérification et l'entretien de l'ouvrage (Crosa, Castelli, Gentili, & Espa, 2010; Doeg & Koehn, 1994; Gray & Ward, 1982). Cependant



ces facteurs ne doivent pas uniquement être pris en compte à l'échelle spatiale (i.e. impacts sur les différentes zones) mais également à l'échelle temporelle. En effet, les larves des espèces considérées se développant en 2 à 3 années, les variations et évènements ayant eu lieu au cours de cette période sont à prendre en compte. Il est fortement suspecté que de telles opérations aient eu un impact sur les peuplements de certains ouvrages du Tarn. De plus, la raréfaction globale du cortège étudié rend la recolonisation *a minima* plus lente après ces évènements. La connaissance fine des exigences écologiques de ces espèces et notamment de leurs micro-habitats larvaires étant encore très lacunaire (voir introduction de ce manuscrit), leur mise en relation avec les facteurs caractérisant les ouvrages et leurs différentes zones d'influence ne sera donc pas chose facile.

Les enjeux socio-économiques associés à ces ouvrages étant importants, les possibilités de gestion et de restauration de ces cours d'eau semblent limitées. Cependant, même s'il apparaît actuellement peu réaliste d'envisager une amélioration de l'état de conservation des populations d'Odonates d'intérêt communautaire au sein de ces cours d'eau, ces dernières ne doivent pour autant pas être négligées de par leur statut légal de protection. Certaines portions des cours d'eau étudiés constituent encore des habitats occupés par ces espèces (i.e. zones « témoin » et « tronçon court-circuité »). Leur prise en compte doit donc être effective et doit notamment passer par la mise en place d'un suivi à long terme de l'évolution de leurs populations voire de mesures de compensations en cas d'impacts ne pouvant être évités ou réduits lors de travaux ou d'aménagements (voir chapitre 1 de ce manuscrit). Ces mesures de compensations ne sont pas seulement à envisager *in situ*, mais également *ex situ*, sur des rivières proches au sein desquelles les espèces d'intérêt communautaire sont présentes.





# Conclusion

---



Le Viaur, département de l'Aveyron, 2016. © Alice DENIS



# Conclusion générale et perspectives

Ce travail doctoral est né du constat que les espèces d'intérêt communautaire de cours d'eau sont aujourd'hui peu étudiées et rarement prises en compte dans la gestion de ces milieux, malgré le cumul des statuts de protection et de conservation. C'est dans le cadre du Plan national et du Plan régional d'actions en faveur des Odonates de Midi-Pyrénées que le Conservatoire d'espaces naturels et le laboratoire EcoLab ont mis en place un partenariat permettant d'allier compétences techniques et scientifiques. Les connaissances apportées par ce projet ont directement contribué à la réalisation de certaines actions prioritaires du PNA achevé en 2015 et du PRA en cours (2014-2018), notamment les actions d'amélioration des connaissances (A) et de conservation (B) suivantes :

- A2 : Amélioration des connaissances sur l'écologie larvaire de *M. splendens*, *O. curtisii* et *G. graslinii*,
- A3b : Suivi de populations représentatives de *M. splendens*, *O. curtisii*, *G. graslinii* et *G. simillimus* (exuvies),
- A7 : Evaluer l'impact potentiel des écrevisses introduites sur les larves d'Odonates de rivière,
- B2 : Renforcer la prise en compte des Odonates dans le réseau Natura 2000,
- B3 : Renforcer la prise en compte des Odonates sur les espaces naturels gérés,
- B4 : Renforcer la prise en compte des Odonates dans les politiques publiques de protection de la biodiversité,
- B5 : Evaluer l'impact des aménagements hydrauliques sur *M. splendens*, *O. curtisii* et *G. graslinii*,
- B6a et B6b : Gestion conservatoire des grandes rivières et des petits cours d'eau.

La réalisation de ce projet a également été rendue possible par la mise en place d'une Convention industrielle de formation par la recherche (CIFRE), qui favorise le transfert direct des connaissances scientifiques et techniques acquises vers les gestionnaires, les aménageurs et les services de l'état en charge de la préservation de la biodiversité.

Un des premiers objectifs fixés était l'amélioration de la prise en compte de ces espèces par les acteurs de la biodiversité. Cet objectif découle directement des exigences réglementaires européennes et françaises. Dans le premier chapitre de cette thèse, nous nous sommes donc attachés à proposer un protocole standardisé de suivi des communautés inféodées aux cours d'eau, basé sur la récolte des exuvies le long des berges. Les gestionnaires manquaient en effet d'outils méthodologiques robustes (i.e. protocole validé et proposé « clé en main »), ce qui, en plus des contraintes d'ordre budgétaire, freinait la mise en place d'actions dédiées à ces espèces. Ce protocole est un des apports importants de cette thèse. Les contacts engagés dans le cadre de ces travaux ont d'ores et déjà conduits à l'application de ce protocole en 2017 sur le site Natura 2000 « Vallée de l'Aveyron » et en 2018 sur le site Natura 2000 « Gorges de l'Aveyron, causses proches et vallée de la Vère ». Il permettra dorénavant d'améliorer la prise en compte de ces espèces dans la gestion des sites Natura 2000 ainsi que dans les études d'incidence afin d'évaluer et de suivre l'état de conservation des espèces d'intérêt communautaire au sein des sites qui leurs sont dédiés. Il est également souhaitable qu'il soit systématiquement utilisé dans les études d'impacts d'aménagements ou de travaux sur les cours d'eau, afin que les impacts soient évités, réduits ou compensés et permette ainsi de mieux respecter la législation sur la biodiversité. Il faudra probablement pour cela rédiger un guide pratique en français à destination des gestionnaires de cours d'eau, des bureaux d'études et des animateurs de sites Natura 2000 et inciter les DREAL à exiger l'application de ce protocole. De manière plus générale, l'application de ce protocole permettrait de générer, à large échelle, des données d'abondance standardisées offrant alors de nouvelles possibilités d'études robustes sur le devenir de ces espèces. Il serait notamment envisageable d'évaluer et de suivre l'impact des changements globaux (par ex. réchauffement climatique, artificialisation des milieux, pollution, invasions biologiques) sur ces espèces et leurs populations. Ces données permettraient également une meilleure appréhension des statuts de conservation des espèces et donneraient une base quantitative fiable pour l'évaluation et la révision de ces statuts dans le cadre des Listes rouges dédiées aux Odonates.

Les changements globaux sont susceptibles d'avoir des conséquences majeures sur les Odonates. Le second chapitre de cette thèse a permis une première investigation des impacts de ces changements à une échelle locale. Le suivi phénologique des émergences et les mesures morphologiques effectuées sur les exuvies ont ainsi mis en évidence une forte variabilité entre deux rivières et un lac dont les profils thermiques constituaient la principale différence. Les résultats obtenus suggèrent que l'artificialisation des habitats et le réchauffement des eaux ont



des conséquences néfastes sur les populations d'Odonates en fragmentant temporellement, et ainsi potentiellement génétiquement, les sous-populations. Le devenir des individus de la sous-population du lac (i.e. milieu artificiel et chaud) est incertain, puisque les modifications morphologiques peuvent entraîner une réduction du succès reproducteur ou encore des capacités de dispersion. Ces différents impacts sont ainsi susceptibles de fragiliser le bon fonctionnement de la métapopulation avec pour conséquence une remise en cause de sa capacité à se maintenir face à des événements exceptionnels. Cela pourrait également entraîner des extinctions locales. Ces premières investigations pourraient être complétées par une étude à long terme incluant également une étude de la dynamique de la métapopulation (par ex. génétique des populations, capacités de dispersion). Enfin, le chapitre 2 pose la question d'une part, du rôle des habitats créés par l'Homme dans la crise de la biodiversité et, d'autre part, de leurs potentialités en tant qu'habitats de substitution.

Le long des cours d'eau, les retenues d'ouvrages hydrauliques ont souvent été considérées comme des habitats de substitution favorables aux Odonates d'intérêt communautaire car générant des zones de courant calme, habitats préférentiels de ces espèces. Ces hypothèses, découlant d'observation naturalistes ponctuelles, n'ont jamais été testées par la mise en œuvre d'un protocole standardisé. Les chapitres trois et quatre ont ainsi été consacrés à la caractérisation de l'impact des ouvrages sur les communautés d'Odonates de rivière. Ces chapitres, étudiant d'un côté les petits ouvrages souvent liés à l'ancienne activité de minoterie et de l'autre les grands ouvrages hydroélectriques, ont mis en évidence des résultats contrastés. Les impacts ne sont en effet pas les mêmes selon le type d'ouvrage (petit ou grand et seuil en rivière ou barrage) ou selon la zone de l'ouvrage (retenue, queue de retenue, tronçon court-circuité, aval, témoin) considérés. De manière générale, les petits ouvrages semblent favorables au cortège odonatologique associé aux cours d'eau dont *O. curtisii* et *G. graslinii* tandis que les grands ouvrages leur semblent défavorables. Ces impacts n'ont pas pu être étudiés dans le cas de *M. splendens* car cette espèce était trop rare ou en très faible densité, mais ils sont potentiellement du même ordre. Même si ces travaux n'ont pas permis d'identifier les facteurs déterminant ces différences, ils démontrent que les habitats générés par les ouvrages ne constituent pas systématiquement des habitats de substitution pour les communautés d'Odonates inféodés aux cours d'eau et qu'ils représentent parfois même une menace pour leurs populations. Ces éléments viennent confirmer le besoin de mettre en place les mesures nécessaires à une plus juste évaluation des impacts des ouvrages sur les populations d'Odonates, et ce particulièrement sur les espèces protégées et menacées. Cela devra



se concrétiser en amont de tout projet, que ce soit dans le cadre de travaux, d'effacement ou d'implantation, par la prise en compte de ces espèces dans les études d'impact et, sur le terrain, par la mise en place d'un protocole de suivi à long terme.

L'ensemble de ces travaux ont permis de mettre en évidence et de décrire plusieurs impacts de l'artificialisation des milieux aquatiques sur les populations d'espèces d'Odonates d'intérêt communautaire (i.e. réchauffement de l'eau, ouvrages). Cependant, des compléments d'étude restent nécessaires, notamment pour identifier les facteurs sous-jacents impliqués dans ces mécanismes et ainsi comprendre dans leur globalité les impacts décrits (i.e. origines et conséquences). Il apparaît ainsi indispensable d'affiner les connaissances sur l'écologie larvaire, notamment par la description des exigences des espèces en termes de micro-habitats larvaires.

Au cours de ce projet, nous avons expérimenté une première approche de l'étude des micro-habitats des larves en effectuant des tentatives de prospections subaquatiques en plongée. Le laboratoire EcoLab bénéficiant d'une plateforme de plongée scientifique, nous avons ainsi pu effectuer des plongées (équipés de bouteilles ou simplement de masques et tuba) afin de rechercher les larves des espèces d'intérêt communautaire et observer le type de substrat sur lesquels elles se trouvent. Les résultats de cette étude sont présentés en annexe 1 de ce manuscrit. Cette étude exploratoire a révélé une grande difficulté de mise en œuvre technique des prospections subaquatiques, associée à une faible détectabilité des larves. Cependant ces essais ont également permis de constater que les zones d'émergence où sont retrouvées les exuvies, se situent à proximité, voire à l'aplomb, de celles où se développent les larves. En effet, à plusieurs reprises, des larves de tous stades ont été observées juste en-dessous de zones d'émergence ce qui laisse penser qu'une grande partie du cycle de développement (*a minima* le développement des larves et l'émergence, probablement la ponte également) se déroulent dans les mêmes secteurs. Ce dernier point crédibilise l'hypothèse selon laquelle les habitats terrestres présents sur les berges où sont retrouvées les exuvies pourraient être représentatifs de l'habitat larvaire.

Une solution éventuelle serait la modélisation des habitats d'émergence (i.e. habitats constituant les berges) comme proxy des habitats de développement des larves (i.e. habitats aquatiques). On pourrait ainsi démontrer que les habitats terrestres favorables à une grande richesse spécifique ainsi qu'à une importante abondance d'exuvies, seraient également représentatifs des habitats aquatiques favorables aux larves des espèces d'intérêt communautaire.



Cela permettrait d'orienter et de cibler les prospections ainsi que les mesures de protection et de gestion des secteurs les plus favorables aux espèces protégées et menacées. Afin de tester cette hypothèse, nous avons décrit, le long de l'ensemble des transects échantillonnés durant ce projet, les habitats riverains présents. Cependant, l'important volume de données à traiter (i.e. une vingtaine de caractéristiques de l'habitat décrites sur plusieurs milliers de placettes), ainsi que la complexité des analyses à mettre en œuvre (notamment due à la complexité du plan d'échantillonnage), ont fait que cette étude n'est pas finalisée et n'est donc pas présentée dans ce manuscrit. Les premières explorations semblent néanmoins montrer qu'une partie de la distribution de la richesse spécifique et de l'abondance d'exuvies, peut être expliquée par les habitats présents le long des berges. Ce point doit toutefois être approfondi afin de valider le fait que les variables relevées sont bien pertinentes et suffisamment informatives pour servir de proxy.

La synthèse des connaissances effectuée au début de ce travail de recherche a également soulevé la question de la menace que représentent les invasions biologiques pour les communautés d'Odonates de rivières. Les écrevisses exotiques à caractère envahissant peuvent apparaître en effet comme une menace potentielle car elles sont présentes dans l'ensemble des rivières où se développent les larves des espèces étudiées. Au cours de ce projet, nous avons eu l'opportunité d'analyser par extraction d'ADN, les proies contenues dans les tubes digestifs de deux espèces d'écrevisses exotiques à caractère envahissant, l'Écrevisse signal *Pacifastacus leniusculus* et l'Écrevisse américaine *Orconectes limosus*. Les analyses génétiques effectuées n'ont pas permis de mettre en évidence la présence de restes d'Odonates (Zygoptères et Anisoptères confondus) dans les contenus stomacaux d'écrevisses. Bien que le nombre d'échantillons soit faible (i.e.  $n = 34$ ) et que les individus analysés aient été récoltés de manière opportuniste, ces premiers résultats tendent à montrer que la pression de prédation exercée par les écrevisses exotiques sur les Odonates est probablement assez faible. Une analyse plus large et plus approfondie mérite toutefois d'être mise en place afin de confirmer que la prédation par les écrevisses ne représente pas une menace significative pour les populations d'Odonates. L'hypothèse d'une cohabitation défavorable aux Odonates ne doit cependant pas être exclue, notamment du fait de mécanismes indirects (par ex. compétition pour les micro-habitats ou les proies).

Ces différentes perspectives de travail démontrent l'étendue du chemin restant à parcourir pour l'amélioration des connaissances sur les communautés associées aux cours d'eau, tout



particulièrement sur *M. splendens*, *O. curtisii* et *G. graslinii*, et de manière plus générale sur les Odonates. De nombreuses zones d'ombres restent en effet à éclaircir afin de développer les connaissances et les outils nécessaires à des actions de conservation efficaces. Ce travail doctoral a permis d'améliorer significativement la connaissance sur ces espèces à forts enjeux, une étape préalable indispensable pour proposer de réelles mesures de protection et de gestion qui leurs soient favorables et permette donc d'améliorer leur état de conservation. Ces travaux sont également en partie transposables à d'autres espèces d'Odonates inféodées aux cours d'eau telles que le Gomphe à pattes jaunes *Stylurus flavipes* (Charpentier, 1825) ou encore le Gomphe serpent *Ophiogomphus cecilia* (Geoffroy in Fourcroy, 1785). Les différents outils de communication et de valorisation utilisés au cours de ce projet (i.e. articles scientifiques ou de médiation, communications lors de congrès à destination des communautés scientifiques et naturalistes) ainsi que les partenariats mis en place (i.e. collaboration entre scientifiques et gestionnaires, assistance technique auprès des animateurs Natura 2000), ont permis d'initier une dynamique autour du trio d'espèces cibles. Ce travail doit maintenant se poursuivre afin de maintenir cette dynamique, notamment par l'information et l'appropriation de la problématique Odonates par l'ensemble des acteurs en lien avec les cours d'eau (par ex. services instructeurs, administration en charge de la surveillance des milieux naturels, gestionnaires de rivières, bureaux d'étude), seule garantie d'une prise en compte de ces espèces de manière pérenne.



TABLEAU 7.1 – Synthèse du travail doctoral

Action du PRAO	Objectif du projet doctoral	Publications associées	Perspectives et pistes de travail
		* Chapitre 1 de ce manuscrit	* Rédaction d'un guide pratique pour l'application du protocole de suivi
B2	Améliorer la prise en compte	* Article scientifique en préparation	* Information et sensibilisation
B3	des espèces de la Directive	"Exuviae collection as a detection and monitoring tool for the study of riverine dragonfly communities : proposal for a standardised method."	des acteurs sur la nécessité d'appliquer le protocole de suivi
B4	Habitats Faune Flore		* Assistance technique aux acteurs pour l'application du protocole de suivi



		* Chapitres 2, 3 & 4 de ce manuscrit	
		* Article scientifique en révision	
		"Intraspecific variability of the phenology and morphology of three protected dragonflies between natural and artificial habitats"	* Publication d'article scientifiques (chapitres consacrés aux ouvrages)
A2	Comprendre les impacts de l'artificialisation des milieux	* Communication orale lors des 5 <sup>èmes</sup> Rencontres naturalistes de Midi-Pyrénées + article de synthèse dans les actes	* Assistance technique aux gestionnaires d'ouvrages et aux aménageurs pour la gestion de leurs sites
A3b			
B5	sur les espèces de la Directive Habitats Faune Flore		
B6a et B6b		* Communication orale lors du Congrès international d'odonatologie	
		* Article de médiation scientifique publié "Menaces sur les libellules et demoiselles : une biodiversité fragiles et élégante."	



		* Manuscrit de thèse	* Réflexion à mener sur la mise en place d'un programme d'étude
A2	Améliorer les connaissances	* Communication orale lors du colloque	pour faire suite au travail doctoral
A7	sur les espèces de la Directive	"Les invertébrés dans la conservation et la gestion des espaces naturels"	et au PRAO (par ex. LIFE) et ayant pour objectif de combler les lacunes
B6a et B6b	Habitats Faune Flore	+ article de synthèse dans les actes	identifiées (impact des écrevisses exotiques, description des micro-habitats larvaires, génétique des populations, capacités de dispersion...)
		* Article scientifique en préparation	
		"Observations of <i>Macromia splendens</i> larvae in natura."	





# Bibliographie

- Adour, L. (2011). *Document d'objectifs Natura 2000 de la zone spéciale de conservation "Vallée de l'Adour", site FR7300889* (Document de Synthèse).
- Avakyan, A. B., & Podol'skii, S. A. (2002). Impact of Reservoirs on the Fauna. *Water resources*, 29(2), 123-132.
- Azpilicueta Amorin, M., Vila, M., & Cordero-Rivera, A. (2010). Population Genetic Structure of Two Threatened Dragonfly Species (Odonata : Anisoptera) as Revealed by RAPD Analysis. In J. C. Habel & T. Assmann (Eds.), *Relict Species : Phylogeography and conservation biology* (p. 295-308). Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg. doi: 10.1007/978-3-540-92160-8\_17
- Baeta, R. (2017). *Suivi diachronique des populations ligériennes de Gomphus flavipes et d'Ophiogomphus cecilia en région Centre Val-de-Loire (Saison 2016 - Deuxième année de suivi à l'échelle régionale)* (Rapport technique). Association Naturalise d'Etude et de Protection des Ecosystèmes Caudalis & Agence de l'Eau Loire Bretagne.
- Banks, M. J., & Thompson, D. J. (1985). Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour*, 33(4), 1175-1183.
- Banks, M. J., & Thompson, D. J. (1987). Lifetime reproductive success of females of the damselfly *Coenagrion puella*. *The Journal of Animal Ecology*, 56(3), 815-832. doi: 10.2307/4950
- Barneix, M., Bailleux, G., & Soulet, D. (2016). *Liste rouge des Odonates d'Aquitaine* (Rapport technique). Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage (coordination).
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., ... Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51-57. doi: 10.1038/nature09678
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using (lme4). *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Battin, J. (2004). When good animals love bad habitats : Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology*, 18(6), 1482-1491. doi: 10.1111/j.1523-1739.2004.00417.x
- Baxter, R. M. (1977). Environmental effects of dams and impoundments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 255-283.
- Belle, J. (1983). Some interesting Odonata Anisoptera from the Tarn, France. *Entomologische Berichten*, 43(6), 93-95.
- Bence, S., Delauge, J., Lambret, P., Meyer, D., & Hayot, C. (2016). *Liste rouge régionale des Odonates de Provence-Alpes-Côte d'Azur* (Rapport technique). Marais du Vigueirat & CEN PACA.

- Bilek, A. (1969). Ergänzende Beobachtungen zur Lebensweise von *Macromia splendens* (Pictet 1843) und einigen anderen in der Guyenne vorkommenden Odonata-Arten. *Entomologische Zeitschrift*, 79, 117-124.
- Blanchet, S., Rey, O., Etienne, R., Lek, S., & Loot, G. (2010). Species-specific responses to landscape fragmentation : Implications for management strategies. *Evolutionary Applications*, 3, 291-304. doi: 10.1111/j.1752-4571.2009.00110.x
- Boudot, J.-P. (1989). Modifications apportées à la faune odonatologique d'un cours d'eau par la construction du barrage de la Rouvière (Gard). *Martinia*, 5(4), 87-89.
- Boudot, J.-P., & Kalkman, V. J. (Eds.). (2015). *Atlas of the European dragonflies and damselflies*. Zeist, the Netherlands : KNNV Publishing. (OCLC : ocn930010396)
- Brasil, L. S., Giehl, N. F. d. S., Almeida, S. M., Valadão, M. B. X., dos Santos, J. O., Pinto, N. S., & Batista, J. D. (2014). Does the damming of streams in the southern Amazon basin affect dragonfly and damselfly assemblages (Odonata : Insecta)? A preliminary study. *International Journal of Odonatology*, 17(4), 187-197. doi: 10.1080/13887890.2014.963712
- Braune, E., Richter, O., Söndgerath, D., & Suhling, F. (2008). Voltinism flexibility of a riverine dragonfly along thermal gradients. *Global Change Biology*, 14(3), 470-482. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01525.x
- Bried, J. T., D'amico, F., & Samways, M. J. (2012). A critique of the dragonfly delusion hypothesis : Why sampling exuviae does not avoid bias. *Insect Conservation and Diversity*, 5(5), 398-402. doi: 10.1111/j.1752-4598.2011.00171.x
- Bried, J. T., & Samways, M. J. (2015). A review of odonatology in freshwater applied ecology and conservation science. *Freshwater Science*, 34(3), 1023-1031. doi: 10.1086/682174
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., da Fonseca, G. A., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., ... Rodrigues, A. S. (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313(5783), 58-61.
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Yeong Ryu, H., ... Wiens, J. J. (2013). How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 280(1750), 20121890-20121890. doi: 10.1098/rspb.2012.1890
- Callier, V., & Nijhout, H. F. (2013). Body size determination in insects : A review and synthesis of size- and brain-dependent and independent mechanisms. *Biological Reviews*, 88(4), 944-954. doi: 10.1111/brv.12033
- Carluer, N., Babut, M., Belliard, J., Bernez, I., Leblanc, B., Burger-Leenhardt, D., ... Usseglio-Polatera, P. (2016). *Expertise scientifique collective sur l'impact cumulé des retenues d'eau sur le milieu aquatique* (Rapport technique). AFB, IRSTEA, INRA.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., Garcia, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses : Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5), e1400253-e1400253. doi: 10.1126/sciadv.1400253
- Céréghino, R., Ruggiero, A., Marty, P., & Angélibert, S. (2008). Biodiversity and distribution patterns of freshwater invertebrates in farm ponds of a south-western French agricultural landscape. *Hydrobiologia*, 597(1), 43-51. doi: 10.1007/s10750-007-9219-6



- Cham, S., Nelson, B., Parr, A., Prentice, S., Smallshire, D., & Taylor, P. (Eds.). (2014). *Atlas of dragonflies in Britain and Ireland* (Biological Records Centre, British Dragonfly Society, Field Studies Council éd.). Telford. (OCLC : 986505856)
- Chaput-Bardy, A., Pays, O., Lodé, T., & Secondi, J. (2007). Morphological clines in dendritic landscapes. *Freshwater Biology*, 52, 1677-1688.
- Charlot, B., Danflous, S., Louboutin, B., & Jaulin, S. (2018). *Liste Rouge des Odonates menacés d'Occitanie* (Rapport technique). Toulouse : CEN Midi-Pyrénées & OPIE.
- Chavez, M., Mabry, K., McCauley, S., & Hammond, J. (2015). Differential larval responses of two ecologically similar insects (Odonata) to temperature and resource variation. *International Journal of Odonatology*, 18(4), 297-304. doi: 10.1080/13887890.2015.1082946
- Chelmick, D. (2004). *Macromia Splendens* in Iberia. *Agrion*, 8(1), 4-5.
- Chelmick, D. (2015a). Observations of *Macromia splendens* in the Guadiaro river basin, Andalusia, Spain. *Boletín Rola*, 6, 5-36.
- Chelmick, D. (2015b). Species Review 9 : *Macromia splendens* (Pictet 1843) (The Splendid Cruiser). *Journal of the British Dragonfly Society*, 31(2), 89-118.
- Chelmick, D. (2015c). *Trip Reports*. <http://www.macromiascientific.com/trip-reports.html>.
- Chown, S. L., & Gaston, K. J. (2010). Body size variation in insects : A macroecological perspective. *Biological Reviews*, 85(1), 139-169. doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00097.x
- Clark, J. A., & May, R. M. (2002). Taxonomic bias in conservation research. *Science*, 297(5579), 191-192.
- Clausnitzer, V., Dijkstra, K.-D. B., Koch, R., Boudot, J.-P., Darwall, W. R., Kipping, J., ... Suhling, F. (2012). Focus on African freshwaters : Hotspots of dragonfly diversity and conservation concern. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(3), 129-134.
- Clausnitzer, V., Kalkman, V. J., Ram, M., Collen, B., Baillie, J. E., Bedjanič, M., ... Wilson, K. (2009). Odonata enter the biodiversity crisis debate : The first global assessment of an insect group. *Biological Conservation*, 142(8), 1864-1869. doi: 10.1016/j.biocon.2009.03.028
- Commission, E. (2011). *Our life insurance, our natural capital : An EU biodiversity strategy to 2020* (Rapport technique). Luxembourg.
- Conrad, K. F. (1992). Relationships of larval phenology and imaginal size to male pairing success in *Argia vivida* Hagen (Zygoptera : Coenagrionidae). *Odonatologica*, 21(3), 335-342.
- Conrad, K. F., Warren, M. S., Fox, R., Parsons, M. S., & Woiwod, I. P. (2006). Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. *Biological Conservation*, 132(3), 279-291. doi: 10.1016/j.biocon.2006.04.020
- Corbet, P. S. (1962). *A biology of dragonflies* (H. F. & G. Witherby LTD. éd.). London.
- Corbet, P. S. (1980). Biology of Odonata. *Annual review of entomology*, 25(1), 189-217.
- Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies : Behaviour and ecology of Odonata*. Colchester : Harley Books. (OCLC : 611828609)
- Cordero Rivera, A. (1991). Fecundity of *Ischnura graellsii* (Rambur) in the laboratory (Zygoptera : Coenagrionidae). *Odonatologica*, 20(1), 37-44.



- Cordero Rivera, A. (2000). Distribution, habitat requirements and conservation of *Macromia splendens* Pictet (Odonata : Corduliidae) in Galicia (NW Spain). *International Journal of Odonatology*, 3(1), 73–83.
- Cordero Rivera, A., Torralba-Burrial, A., Ocharan, F., Cano, F., Outomuro, D., & Azpilicueta Amorin, M. (2012). *Macromia Splendens*. In VV.AA., *Bases ecologicas preliminares para la conservacion de las especies de interés comunitario en Espana : Invertebrados*. (Vol. 92, p. 67). Madrid : Ministerio de Agricultura, Alimentacion y Medio Ambiente.
- Cordero Rivera, A., Utzeri, C., & Santolamazza Carbone, S. (1999). Emergence and adult behaviour of *Macromia splendens* (Pictet) in Galicia, northwestern Spain (Anisoptera : Corduliidae). *Odonatologica*, 28(4), 333–342.
- Costes, A., Danflous, S., Bourgouin, L., & Delpon, G. (2017). Premier retour d’expérience sur la prise en compte des Odonates dans les DOCOB des sites Natura 2000 de Midi-Pyrénées. In N. Gouix & D. Marc (Eds.), *Les invertébrés dans la conservation et la gestion des espaces naturels* (Vol. 76, p. 23-25). Toulouse : Muséum National d’Histoire Naturelle (MNHN).
- Council of the European Union. (1992). *Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora* (N° 92/43/CEE).
- Crosa, G., Castelli, E., Gentili, G., & Espa, P. (2010). Effects of suspended sediments from reservoir flushing on fish and macroinvertebrates in an alpine stream. *Aquatic Sciences*, 72(1), 85-95. doi: 10.1007/s00027-009-0117-z
- da Silva-Méndez, G., Lorenzo-Carballa, M. O., Cordero-Rivera, A., & Watts, P. C. (2013). Microsatellite loci for two threatened dragonfly (Odonata : Anisoptera) species : *Oxygastra curtisii* (Dale, 1834) and *Macromia splendens* (Pictet, 1843). *Conservation Genetics Resources*, 5(4), 1171-1174. doi: 10.1007/s12686-013-9994-5
- Danflous, S. (2015). *Déclinaison régionale du plan national d’actions en faveur des Odonates - Midi-Pyrénées - 2014-2018* (Rapport technique). Conservatoire d’espaces naturels de Midi-Pyrénées - DREAL Midi-Pyrénées.
- Daufresne, M., Lengfellner, K., & Sommer, U. (2009). Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(31), 12788-12793.
- De Block, M., & Stoks, R. (2003). Adaptive sex-specific life history plasticity to temperature and photoperiod in a damselfly. *Journal of evolutionary biology*, 16(5), 986–995.
- Delpon, G. (2012). *Contribution à l’inventaire des Odonates du Tarn* (Rapport de Stage). Toulouse : Office pour les insectes et leur environnement de Midi-Pyrénées.
- Denis, A. S., Danflous, S., & Pelozuelo, L. (2017). Etat des lieux des connaissances sur trois Odonates protégés de grands cours d’eau : La Cordulie à corps fin *Oxygastra curtisii* (Dale, 1834), le Gomphe de Graslin *Gomphus graslinii* Rambur, 1842 et la Cordulie splendide *Macromia splendens* (Pictet, 1843). In N. Gouix & D. Marc (Eds.), *Les invertébrés dans la conservation et la gestion des espaces naturels* (Vol. 76, p. 126-131). Toulouse : Muséum National d’Histoire Naturelle (MNHN).
- Denis, A. S., Payet, O., Danflous, S., Gouix, N., Santoul, F., Buisson, L., & Pelozuelo, L. (2018). Intraspecific variability of the phenology and morphology of three protected dragonflies between natural and



- artificial habitats. *Journal of Insect Conservation*. doi: 10.1007/s10841-018-0070-z
- Dijkstra, K.-D., & Lewington, R. (2015). *Guide des libellules de France et d'Europe* (P. Jourde, Trad.). Paris : Delachaux et Niestlé. (OCLC : 907222783)
- Dijkstra, K.-D. B., & Kalkman, V. J. (2012). Phylogeny, classification and taxonomy of European dragonflies and damselflies (Odonata) : A review. *Organisms Diversity & Evolution*, 12(3), 209-227. doi: 10.1007/s13127-012-0080-8
- Dijkstra, K.-D. B., Kipping, J., & Mézière, N. (2015). Sixty new dragonfly and damselfly species from Africa (Odonata). *Odonatologica*, 44(4), 447-678.
- Di Marco, M., Chapman, S., Althor, G., Kearney, S., Besancon, C., Butt, N., ... Watson, J. E. (2017). Changing trends and persisting biases in three decades of conservation science. *Global Ecology and Conservation*, 10, 32-42. doi: 10.1016/j.gecco.2017.01.008
- Dingemanse, N. J., & Kalkman, V. J. (2008). Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands. *Ecological Entomology*, 33(3), 394-402. doi: 10.1111/j.1365-2311.2007.00982.x
- Dirzo, R., & Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1), 137-167. doi: 10.1146/annurev.energy.28.050302.105532
- Doeg, T. J., & Koehn, J. D. (1994). Effects of draining and desilting a small weir on downstream fish and macroinvertebrates. *River Research and Applications*, 9(4), 263-277. doi: 10.1002/rrr.3450090407
- Doi, H. (2008). Delayed phenological timing of dragonfly emergence in Japan over five decades. *Biology Letters*, 4(4), 388-391. doi: 10.1098/rsbl.2008.0234
- Domisch, S., Araújo, M. B., Bonada, N., Pauls, S. U., Jähnig, S. C., & Haase, P. (2013). Modelling distribution in European stream macroinvertebrates under future climates. *Global Change Biology*, 19(3), 752-762. doi: 10.1111/gcb.12107
- Dommanget, J.-L. (2001). *Étude de Macromia splendens (Pictet, 1843) dans la vallée du Tarn (Tarn, Aveyron) et statut national de l'espèce (Odonata, Anisoptera, Macromiidae)* (Rapport technique). Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement.
- Dommanget, J.-L., & Grand, D. (1996). *Macromia Splendens* (Pictet, 1843). In *Background information on invertebrates on the habitats directive and the bern convention : Mantodea, odonata, orthoptera and arachnida* (p. 341-349). Strasbourg : Council of Europe.
- Donaldson, M. R., Burnett, N. J., Braun, D. C., Suski, C. D., Hinch, S. G., Cooke, S. J., & Kerr, J. T. (2016). Taxonomic bias and international biodiversity conservation research. *FACETS*, 1(1), 105-113. doi: 10.1139/facets-2016-0011
- Doucet, G. (2009). Suivi de l'émergence d'*Oxygastra curtisii* (Dale, 1834) et de *Gomphus graslinii* Rambur, 1842 sur un étang du centre de la Dordogne (Odonata : Anisoptera, Corduliidae, Gomphidae). *Martinia*, 25(4), 157-164.
- Doucet, G. (2011). *Clé de détermination des exuvies des Odonates de France - 2ème édition* (Rapport technique). Société Française d'Odonatologie.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D. J., Lévêque, C., ... Sullivan,



- C. A. (2006). Freshwater biodiversity : Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(02), 163-182. doi: 10.1017/S1464793105006950
- Dufour, F., Arrizabalaga, H., Irigoien, X., & Santiago, J. (2010). Climate impacts on albacore and bluefin tunas migrations phenology and spatial distribution. *Progress in Oceanography*, 86(1-2), 283-290. doi: 10.1016/j.pocean.2010.04.007
- Dunn, R. R. (2005). Modern insect extinctions, the neglected majority. *Conservation Biology*, 19(4), 1030-1036. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00078.x
- Dupont, P. (2010). *Plan national d'actions en faveur des Odonates - 2011-2015* (Rapport technique). Office pour les insectes et leur environnement / Société Française d'Odonatologie - Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de la Mer.
- Elçi, Ş. (2008). Effects of thermal stratification and mixing on reservoir water quality. *Limnology*, 9(2), 135-142. doi: 10.1007/s10201-008-0240-x
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487-515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- Farkas, A., Jakab, T., Tóth, A., Kalmár, A. F., & Dévai, G. (2012). Emergence patterns of riverine dragonflies (Odonata : Gomphidae) in Hungary : Variations between habitats and years. *Aquatic Insects*, 34(sup1), 77-89. doi: 10.1080/01650424.2012.643030
- Ferreras-Romero, M. (1988). New data on the ecological tolerance of some rheophilous odonata in mediterranean Europe (Sierra Morena, Southern Spain). *Odonatologica*, 17(2), 121-126.
- Ferreras-Romero, M., & Corbet, P. S. (1995). Seasonal patterns of emergence in Odonata of a permanent stream in southwestern Europe. *Aquatic insects*, 17(2), 123-127.
- Fincke, O. M., Santiago, D., Hickner, S., & Bienek, R. (2009). Susceptibility of larval dragonflies to zebra mussel colonization and its effect on larval movement and survivorship. *Hydrobiologia*, 624(1), 71-79. doi: 10.1007/s10750-008-9667-7
- Fonseca, C. R. (2009). The silent mass extinction of insect herbivores in biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, 23(6), 1507-1515. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01327.x
- Footitt, R. G., & Adler, P. H. (2009). *Insect biodiversity : Science and society*. John Wiley & Sons.
- Forrest, J., & Miller-Rushing, A. J. (2010). Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365(1555), 3101-3112. doi: 10.1098/rstb.2010.0145
- Forster, J., Hirst, A. G., & Atkinson, D. (2011). How do organisms change size with changing temperature? The importance of reproductive method and ontogenetic timing. *Functional Ecology*, 25(5), 1024-1031. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01852.x
- Foster, S., & Soluk, D. (2004). Evaluating exuviae collection as a management tool for the federally endangered Hine's emerald dragonfly, *Somatochlora hineana* Williamson (Odonata : Cordulidae). *Biological Conservation*, 118(1), 15-20. doi: 10.1016/j.biocon.2003.06.002
- Fox, J., & Weisberg, S. (2011). *An R companion to applied regression* (Second éd.). Thousand Oaks (CA) : Sage.
- Frances, D., Moon, J., & McCauley, S. (2017). Effects of environmental warming during early life history



- on libellulid odonates. *Canadian Journal of Zoology*, 95(6), 373-382. doi: 10.1139/cjz-2016-0233
- Fulan, J. a. A., Raimundo, R., Figueiredo, D., & Correia, M. (2010). Abundance and diversity of dragonflies four years after the construction of a reservoir. *Limnetica*, 29(2), 279-286.
- Gardner, J. L., Peters, A., Kearney, M. R., Joseph, L., & Heinsohn, R. (2011). Declining body size : A third universal response to warming? *Trends in Ecology and Evolution*, 26(6), 285-291. doi: 10.1016/j.tree.2011.03.005
- Gerlach, J., Samways, M., & Pryke, J. (2013). Terrestrial invertebrates as bioindicators : An overview of available taxonomic groups. *Journal of Insect Conservation*, 17(4), 831-850. doi: 10.1007/s10841-013-9565-9
- Giugliano, L., Hardersen, S., & Santini, G. (2012). Odonata communities in retrodunal ponds : A comparison of sampling methods. *International Journal of Odonatology*, 15(1), 13-23. doi: 10.1080/13887890.2012.660403
- Gleick, P. H. (1993). *Water in crisis : A guide to the world's fresh water resources*. New York : Oxford Univ. Press.
- Golfieri, B., Hardersen, S., Maiolini, B., & Surian, N. (2016). Odonates as indicators of the ecological integrity of the river corridor : Development and application of the Odonate River Index (ORI) in northern Italy. *Ecological Indicators*, 61, 234-247. doi: 10.1016/j.ecolind.2015.09.022
- Gordo, O., & Sanz, J. J. (2005). Phenology and climate change : A long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*, 146(3), 484-495. doi: 10.1007/s00442-005-0240-z
- Gourmand, A.-L., & Vanappelghem, C. (2012). *Bilan du suivi temporel des libellules (STELI)* (Rapport technique). SFO, OPIE, MNHN & CEN Nord-Pas-de-Calais.
- Grand, D., & Boudot, J.-P. (2006). *Les Libellules de France, Belgique et Luxembourg* (Biotope éditions éd.). Mèze.
- Grassé, P. (1930). La nymphe de *Macromia splendens*. *Annales de la Société entomologique de France*, 99, 9-15.
- Gray, L. J., & Ward, J. V. (1982). Effects of sediment releases from a reservoir on stream macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, 96(2), 177-184. doi: 10.1007/BF02185433
- Gribbin, S. D., & Thompson, D. J. (1991). Emergence of the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer)(Zygoptera : Coenagrionidae) from two adjacent ponds in northern England. *Hydrobiologia*, 209(2), 123-131.
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., ... Hörrén, T. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS one*, 12(10), e0185809.
- Hanski, I., & Simberloff, D. (1997). The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In *Metapopulation Biology* (p. 5-26). San Diego : Academic Press. doi: 10.1016/B978-012323445-2/50003-1
- Hardersen, S., Corezzola, S., Gheza, G., Dell'Otto, A., & La Porta, G. (2017). Sampling and comparing odonate assemblages by means of exuviae : Statistical and methodological aspects. *Journal of*



- Insect Conservation*, 21(2), 207-218. doi: 10.1007/s10841-017-9969-z
- Harvey, I. F., & Corbet, P. S. (1985). Territorial behaviour of larvae enhances mating success of male dragonflies. *Animal Behaviour*, 33(2), 561-565.
- Hassall, C. (2013). Time stress and temperature explain continental variation in damselfly body size. *Ecography*, 36(8), 894-903. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00018.x
- Hassall, C., & Thompson, D. J. (2008). The effects of environmental warming on Odonata : A review. *International Journal of Odonatology*, 11(2), 131-153. doi: 10.1080/13887890.2008.9748319
- Hassall, C., Thompson, D. J., French, G. C., & Harvey, I. F. (2007). Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Global Change Biology*, 13(5), 933-941. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01318.x
- Havel, J. E., Lee, C. E., Zanden, V., & M, J. (2005). Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? *BioScience*, 55(6), 518-525. doi: 10.1641/0006-3568(2005)055[0518:DRFIL]2.0.CO;2
- Herbrecht, F., & Dommaget, J.-L. (2006). Sur le développement larvaire d'*Oxygastra curtisii* (Dale, 1834) dans les eaux stagnantes (Odonata, Anisoptera, Corduliidae). *Martinia*, 22(2), 89-94.
- Hogue, J. N., & Hawkins, C. P. (1991). Morphological variation in adult aquatic insects : Associations with developmental temperature and seasonal growth patterns. *Journal of the North American Benthological Society*, 10(3), 309-321. doi: 10.2307/1467604
- Honěk, A. (1993). Intraspecific variation in body size and fecundity in insects : A general relationship. *Oikos*, 66(3), 483-492. doi: 10.2307/3544943
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346-363.
- Inouye, D. W. (2008). Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology*, 89(2), 353-362.
- IUCN. (2012). *Guidelines for application of IUCN Red List criteria at regional and national levels : Version 4.0* (Rapport technique). Gland, Switzerland & Cambridge, UK : IUCN.
- IUCN. (2017). *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3 : Table 3a.* [http://cmsdocs.s3.amazonaws.com/summarystats/2017-3\\_Summary\\_Stats\\_Page\\_Documents/2017\\_3\\_RL\\_Stats\\_Table\\_3a.pdf](http://cmsdocs.s3.amazonaws.com/summarystats/2017-3_Summary_Stats_Page_Documents/2017_3_RL_Stats_Table_3a.pdf).
- James, F. C. (1970). Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51(3), 365-390. doi: 10.2307/1935374
- Johansson, F., Śniegula, S., & Brodin, T. (2010). Emergence patterns and latitudinal adaptations in development time of Odonata in north Sweden and Poland. *Odonatologica*, 39(2), 97-106.
- Johnson, P. T., Olden, J. D., & Vander Zanden, M. J. (2008, septembre). Dam invaders : Impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(7), 357-363. doi: 10.1890/070156
- Jourde, P., & Lалуque, O. (2006). Comportement territorial et ponte en milieu lentique chez *Macromia splendens* (Pictet, 1843) dans le centre-ouest de la France (Odonata, Anisoptera, Macromiidae). *Martinia*, 22(4), 187-190.
- Kalkman, V. J., Boudot, J.-P., Bernard, R., Conze, K.-J., De Knijf, G., Dyatlova, E., ... Sahlén, G. (2010).



- European Red List of Dragonflies* (Rapport technique). Luxembourg : Publications Office of the European Union.
- Kalkman, V. J., Boudot, J.-P., Bernard, R., De Knijf, G., Suhling, F., & Termaat, T. (2018). Diversity and conservation of European dragonflies and damselflies (Odonata). *Hydrobiologia*. doi: 10.1007/s10750-017-3495-6
- Ketelaar, R., & Plate, C. (2001). *Handleiding landelijk meetnet libellen (Manual monitoring Scheme Dragonflies)* (Rapport technique N° VS2001.28). Voorburg, Netherlands : Butterfly Conservation & Statistics.
- Khelifa, R. (2017). Partial bivoltinism and emergence patterns in the North African endemic damselfly *Calopteryx exul* : Conservation implications. *African Journal of Ecology*, 55(2), 145-151.
- Klein, C., Pinto, N., Spigoloni, Z., Bergamini, F., de Melo, F., De Marco J., P., & Juen, L. (2018). The influence of small hydroelectric power plants on the richness and composition of Odonata species in the Brazilian Savanna. *International Journal of Odonatology*, 21(1), 33-44. doi: 10.1080/13887890.2017.1419884
- Kuczynski, L., Chevalier, M., Laffaille, P., Legrand, M., & Grenouillet, G. (2017). Indirect effect of temperature on fish population abundances through phenological changes. *PLOS ONE*, 12(4), e0175735. doi: 10.1371/journal.pone.0175735
- Kunin, W. E., & Gaston, K. J. (1993). The biology of rarity : Patterns, causes and consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(8), 298-301.
- Kutcher, T. E., & Bried, J. T. (2014). Adult Odonata conservatism as an indicator of freshwater wetland condition. *Ecological Indicators*, 38, 31-39. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.10.028
- Leakey, R. E. (1992). *The sixth extinction : Patterns of life and the future of humankind*. Doubleday.
- Leipelt, K. G., Jökel, I., Schrimpf, T., Schütte, C., & Suhling, F. (1999). Etudes sur le choix de l'habitat de *Macromia splendens* (Pictet) (Anisoptera : Macromiidae). *Libellula*, 18(1/2), 15-30.
- Leipelt, K. G., & Suhling, F. (2001). Habitat selection of larval *Gomphus graslinii* and *Oxygastra curtisii* (Odonata : Gomphidae, Corduliidae). *International Journal of Odonatology*, 4(1), 23-34. doi: 10.1080/13887890.2001.9748155
- Leipelt, K. G., & Suhling, F. (2005). Larval biology, life cycle and habitat requirements of *Macromia splendens*, revisited (Odonata : Macromiidae). *International Journal of Odonatology*, 8(1), 33-44. doi: 10.1080/13887890.2005.9748241
- Lévêque, C. (1994). Le concept de biodiversité : De nouveaux regards sur la nature. *Natures Sciences Sociétés*, 2(3), 243-254.
- Lieftinck, M. (1965). *Macromia Splendens* (Pictet, 1843) in Europe with notes on its habits, larva and distribution (Odonata). *Tijdschrift voor Entomologie*, 108(2), 41-59.
- Louboutin, B., & Jaulin, S. (2013). *Inventaire des Odonates sur les sites Natura 2000 « Vallée de l'Orbieu - FR9101489 » & « Vallée du Torgan - FR9101458 »* (Rapport d'étude). Montferrier-sur-Lez : OPIE.
- Lutz, P. E. (1974). Effects of temperature and photoperiod on larval development in *Tetragoneuria cynosura* (odonata : Libellulidae). *Ecology*, 55(2), 370-377. doi: 10.2307/1935224
- Maris, V. (2006). *La protection de la biodiversité : Entre science, éthique et politique* (Thèse de doctorat



- non publiée). Université de Montréal.
- Marmulla, G., & FAO (Eds.). (2001). *Dams, fish and fisheries : Opportunities , challenges and conflict resolution* (N° 419). Rome : FAO. (OCLC : 248223740)
- McCallum, M. L. (2015). Vertebrate biodiversity losses point to a sixth mass extinction. *Biodiversity and Conservation*, 24(10), 2497-2519. doi: 10.1007/s10531-015-0940-6
- McCauley, S. (2013). Relationship between morphology, dispersal and habitat distribution in three species of *Libellula* (Odonata : Anisoptera). *Aquatic Insects*, 34(3-4), 195-204. doi: 10.1080/01650424.2013.800557
- McCauley, S. J. (2010). Body size and social dominance influence breeding dispersal in male *Pachydiplax longipennis* (Odonata). *Ecological Entomology*, 35(3), 377-385. doi: 10.1111/j.1365-2311.2010.01191.x
- McCauley, S. J., Hammond, J. I., Frances, D. N., & Mabry, K. E. (2014). Effects of experimental warming on survival, phenology, and morphology of an aquatic insect (Odonata). *Ecological Entomology*, 40(3), 211-220. doi: 10.1111/een.12175
- McPeck, M. A. (2008). Ecological factors limiting the distributions and abundances of Odonata. In *Dragonflies and damselflies : Model organisms for ecological and evolutionary research* (p. 51-62). Oxford : Alex Cordoba-Aguilar.
- Mikolajewski, D. J., De Block, M., Rolff, J., Johansson, F., Beckerman, A. P., & Stoks, R. (2010). Predator-driven trait diversification in a dragonfly genus : Covariation in behavioral and morphological antipredator defense. *Evolution*, 64(11), 3327-3335. doi: 10.1111/j.1558-5646.2010.01078.x
- Milcent, J.-P., & Dommaget, J.-L. (1997). Etude odonatologique d'une section du Tarn et de l'un de ses tributaires (Département de l'Aveyron). *Martinia*, 13(3), 87-100.
- Miller-Rushing, A. J., Hoyer, T. T., Inouye, D. W., & Post, E. (2010). The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365(1555), 3177-3186. doi: 10.1098/rstb.2010.0148
- Morton, K. J. (1925). *Macromia Splendens* at last : An account of dragonfly hunting in France. *The Entomologist's Monthly Magazine*, 61, 11-15.
- Naiman, R. J., Prieur-Richard, A.-H., Arthington, A. H., Dudgeon, D., Gessner, M. O., Kawabata, Z., ... Sullivan, C. A. (2006). *Freshwater biodiversity : Challenges for freshwater biodiversity research*. Paris : DIVERSITAS.
- Nilsson, C., & Berggren, K. (2000). Alterations of riparian ecosystems caused by river regulation : Dam operations have caused global-scale ecological changes in riparian ecosystems. How to protect river environments and human needs of rivers remains one of the most important questions of our time. *BioScience*, 50(9), 783-792. doi: 10.1641/0006-3568(2000)050[0783:AORECB]2.0.CO;2
- Odonat'Auvergne, G. (2017). *Liste rouge des Odonates d'Auvergne* (Rapport technique). Groupe Odonat'Auvergne & DREAL Auvergne Rhône-Alpes.
- Oertli, B. (2008). The use of dragonflies in the assessment and monitoring of aquatic habitats. In *Dragonflies and damselflies : Model organisms for ecological and evolutionary research* (p. 79-95). Oxford : Alex Cordoba-Aguilar.



- Ogbeibu, A. E., & Oribhabor, B. J. (2002). Ecological impact of river impoundment using benthic macro-invertebrates as indicators. *Water Research*, 36(10), 2427-2436. doi: 10.1016/S0043-1354(01)00489-4
- Ott, J., Schorr, M., Trockur, B., & Lingenfelder, U. (2007). *Artenschutzprogramm für die Gekielte Smaragdlibelle (Oxygastra curtisii, Insecta : Odonata) in Deutschland : das Beispiel der Population an der Our (N° 3)*. Sofia : Pensoft. (OCLC : 699139276)
- Parc naturel régional des Causses du Quercy. (2012). *Document d'objectifs Natura 2000 de la zone spéciale de conservation "Basse Vallée du Célé", site FR7300913* (Document de Synthèse).
- Pictet, F. J., & De Sélys-Longchamps, E. ([1842] 1843). Cordulie splendide. *Cordulia splendens* Pictet. In *Insectes* (pp. 1-3 + pl. 117). Paris.
- Postel, S., & Richter, B. (2012). *Rivers for life : Managing water for people and nature*. Washington DC : Island Press.
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines : Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 345-353. doi: 10.1016/j.tree.2010.01.007
- Power, M. E., Dietrich, W. E., & Finlay, J. C. (1996). Dams and downstream aquatic biodiversity : Potential food web consequences of hydrologic and geomorphic change. *Environmental Management*, 20(6), 887-895. doi: 10.1007/BF01205969
- R Core Team. (2017). *R : A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rall, B. C., Vucic-Pestic, O., Ehnes, R. B., Emmerson, M., & Brose, U. (2010). Temperature, predator-prey interaction strength and population stability. *Global Change Biology*, 16(8), 2145-2157. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02124.x
- Régnier, C., Achaz, G., Lambert, A., Cowie, R. H., Bouchet, P., & Fontaine, B. (2015). Mass extinction in poorly known taxa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(25), 7761-7766. doi: 10.1073/pnas.1502350112
- Richter, O., Suhling, F., Müller, O., & Kern, D. (2008). A model for predicting the emergence of dragonflies in a changing climate. *Freshwater Biology*, 53(9), 1868-1880. doi: 10.1111/j.1365-2427.2008.02012.x
- Riservato, E., Boudot, J.-P., Ferreira, S., Jović, M., Kalkman, V. J., Schneider, W., ... Cuttelod, A. (2009). *Statut de conservation et répartition géographique des libellules du bassin méditerranéen* (Rapport technique). Gland, Suisse et Malaga, Espagne : UICN.
- Rouquette, J. R., & Thompson, D. J. (2005). Habitat associations of the endangered damselfly, *Coenagrion mercuriale*, in a water meadow ditch system in southern England. *Biological Conservation*, 123(2), 225-235. doi: 10.1016/j.biocon.2004.11.011
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Iii, Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., ... Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774. doi: 10.1126/science.287.5459.1770
- Samways, M. J. (1989). Farm dams as nature reserves for dragonflies (Odonata) at various altitudes in



- the Natal Drakensberg Mountains, South Africa. *Biological Conservation*, 48, 181-187.
- Samways, M. J. (2008). Dragonflies as focal organisms in contemporary conservation biology. In *Dragonflies and damselflies : Model organisms for ecological and evolutionary research* (p. 97-108). Oxford : Alex Cordoba-Aguilar.
- Samways, M. J. (2015). Future-proofing insect diversity. *Current Opinion in Insect Science*, 12, 71-78. doi: 10.1016/j.cois.2015.09.008
- Samways, M. J., & Steytler, N. S. (1996). Dragonfly (odonata) distribution patterns in urban and forest landscapes, and recommendations for riparian management. *Biological Conservation*, 78, 279-288.
- Schmidt-Kloiber, A., Graf, W., Lorenz, A., & Moog, O. (2006). The AQEM/STAR taxalist — a pan-European macro-invertebrate ecological database and taxa inventory. In *The Ecological Status of European Rivers : Evaluation and Intercalibration of Assessment Methods* (p. 325-342). Springer, Dordrecht. doi: 10.1007/978-1-4020-5493-8\_23
- Schneider, C., Rasband, W., & Eliceiri, K. (2012). NIH Image to ImageJ : 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9, 671-675.
- Schorr, M. (2018). *World Odonata List*. <https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/>.
- Sibly, R. M., & Atkinson, D. (1994). How rearing temperature affects optimal adult size in ectotherms. *Functional Ecology*, 8(4), 486-493. doi: 10.2307/2390073
- Siesa, M. E., Padoa-Schioppa, E., Ott, J., De Bernardi, F., & Ficetola, G. F. (2014). Assessing the consequences of biological invasions on species with complex life cycles : Impact of the alien crayfish *Procambarus clarkii* on Odonata. *Ecological Indicators*, 46, 70-77. doi: 10.1016/j.ecolind.2014.05.036
- Simberloff, D. (1998). Flagships, umbrellas, and keystones : Is single-species management passé in the landscape era? *Biological conservation*, 83(3), 247-257.
- Smallshire, D., & Beynon, T. (2010). *Dragonfly monitoring scheme manual* (Rapport technique). British Dragonfly Society.
- Śniegula, S., Gołąb, M. J., & Johansson, F. (2016). Time constraint effects on phenology and life history synchrony in a damselfly along a latitudinal gradient. *Oikos*, 125(3), 414-423. doi: 10.1111/oik.02265
- Śniegula, S., & Johansson, F. (2010). Photoperiod affects compensating developmental rate across latitudes in the damselfly *Lestes sponsa*. *Ecological Entomology*, 35(2), 149-157. doi: 10.1111/j.1365-2311.2009.01164.x
- Soulé, M. E. (1985). What is conservation biology? *BioScience*, 35(11), 727-734. doi: 10.2307/1310054
- Stoks, R., Johansson, F., & De Block, M. (2008). Life-history plasticity under time stress in damselfly larvae. In *Dragonflies and damselflies : Model organisms for ecological and evolutionary research* (Oxford University Press éd., p. 39-50). Oxford : Alex Cordoba-Aguilar.
- Stork, N. E., McBroom, J., Gely, C., & Hamilton, A. J. (2015). New approaches narrow global species



- estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(24), 7519-7523. doi: 10.1073/pnas.1502408112
- Suhling, F. (1995). Temporal patterns of emergence of the riverine dragonfly *Onychogomphus uncatus* (Odonata : Gomphidae). *Hydrobiologia*, 302(2), 113–118.
- Suhling, F., Suhling, I., & Richter, O. (2015). Temperature response of growth of larval dragonflies – an overview. *International Journal of Odonatology*, 18(1), 15-30. doi: 10.1080/13887890.2015.1009392
- Système d'Information sur l'Eau / Sandre. (2014). *Description des ouvrages faisant obstacle à l'écoulement* (Rapport technique). Ministère chargé de l'environnement.
- Tauber, M. J., & Tauber, C. A. (1976). Insect seasonality : Diapause maintenance, termination, and postdiapause development. *Annual Review of Entomology*, 21(1), 81-107. doi: 10.1146/annurev.en.21.010176.000501
- Tedesco, P. A., Bigorne R., Bogan a. E., Giam X., Jézéquel C., & Hugueny B. (2014). Estimating how many undescribed species have gone extinct. *Conservation Biology*, 28(5), 1360-1370. doi: 10.1111/cobi.12285
- Ternois, V., Lambert, J.-L., & Fradin, E. (2008). *Oxygastra Curtisi* (Dale, 1834) en Champagne-Ardenne : Premiers résultats du programme d'études 2007-2009 (Odonata, Anisoptera, Corduliidae). *Martina*, 24(3), 75-87.
- Thomas, J. A., Telfer, M. G., Roy, D. B., Preston, C. D., Greenwood, J. J. D., Asher, J., ... Lawton, J. H. (2004). Comparative losses of british butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, 303(5665), 1879-1881. doi: 10.1126/science.1095046
- Thomas, M. B., & Blanford, S. (2003). Thermal biology in insect-parasite interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(8), 344-350.
- Torralba-Burrial, A., Ocharan, F., Outomuro, D., Azpilicueta Amorin, M., & Cordero Rivera, A. (2012a). *Gomphus Graslinii*. In VV.AA., *Bases ecologicas preliminares para la conservacion de las especies de interés comunitario en Espana : Invertebrados*. (Vol. 92, p. 81). Madrid : Ministerio de Agricultura, Alimentacion y Medio Ambiente.
- Torralba-Burrial, A., Ocharan, F., Outomuro, D., Azpilicueta Amorin, M., & Cordero Rivera, A. (2012b). *Oxygastra Curtisi*. In VV.AA., *Bases ecologicas preliminares para la conservacion de las especies de interés comunitario en Espana : Invertebrados*. (p. 97). Madrid : Ministerio de Agricultura, Alimentacion y Medio Ambiente.
- Troutet, J., Grandcolas, P., Blin, A., Vignes-Lebbe, R., & Legendre, F. (2017). Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports*, 7(9132).
- Tüzün, N., & Stoks, R. (2017). Pathways to fitness : Carry-over effects of late hatching and urbanisation on lifetime mating success. *Oikos*, 00, 1-11. doi: 10.1111/oik.05033
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(12), 1351-1363. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x
- UICN France, MNHN, OPIE, & SFO. (2016). *La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre*



- Libellules de France métropolitaine* (Rapport technique). Paris, France.
- Van Looy, K., Tormos, T., & Souchon, Y. (2014, février). Disentangling dam impacts in river networks. *Ecological Indicators*, 37, 10-20. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.10.006
- Van Strien, A. J., Termaat, T., Groenendijk, D., Mensing, V., & Kéry, M. (2010). Site-occupancy models may offer new opportunities for dragonfly monitoring based on daily species lists. *Basic and Applied Ecology*, 11(6), 495-503. doi: 10.1016/j.baae.2010.05.003
- Van Strien, A. J., Termaat, T., Kalkman, V., Prins, M., De Knijf, G., Gourmand, A.-L., ... Vanreusel, W. (2013). Occupancy modelling as a new approach to assess supranational trends using opportunistic data : A pilot study for the damselfly *Calopteryx splendens*. *Biodiversity and Conservation*, 22(3), 673-686. doi: 10.1007/s10531-013-0436-1
- Van Strien, A. J., Van Swaay, C. A., & Termaat, T. (2013). Opportunistic citizen science data of animal species produce reliable estimates of distribution trends if analysed with occupancy models. *Journal of Applied Ecology*, 50(6), 1450-1458. doi: 10.1111/1365-2664.12158
- Verberk, W., Durance, I., Vaughan, I. P., & Ormerod, S. J. (2016). Field and laboratory studies reveal interacting effects of stream oxygenation and warming on aquatic ectotherms. *Global Change Biology*, 22(5), 1769-1778. doi: 10.1111/gcb.13240
- Verberk, W. C., & Calosi, P. (2012). Oxygen limits heat tolerance and drives heat hardening in the aquatic nymphs of the gill breathing damselfly *Calopteryx virgo* (Linnaeus, 1758). *Journal of Thermal Biology*, 37(3), 224-229. doi: 10.1016/j.jtherbio.2012.01.004
- Vial, J.-C. (2010, janvier). *Arrêté du 25 janvier 2010 relatif aux méthodes et critères d'évaluation de l'état écologique, de l'état chimique et du potentiel écologique des eaux de surface pris en application des articles R. 212-10, R. 212-11 et R. 212-18 du Code de l'environnement.*
- Visser, M. E., v. Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M., & Lessells, C. M. (1998). Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 265(1408), 1867-1870. doi: 10.1098/rspb.1998.0514
- Vörösmarty, C. J., McIntyre, P. B., Gessner, M. O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., ... Davies, P. M. (2010). Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467(7315), 555-561. doi: 10.1038/nature09440
- Vos, J. M. D., Joppa, L. N., Gittleman, J. L., Stephens, P. R., & Pimm, S. L. (2015). Estimating the normal background rate of species extinction. *Conservation Biology*, 29(2), 452-462. doi: 10.1111/cobi.12380
- Voshell, J. R., & Simmons, G. M. (1978). The odonata of a new reservoir in the southeastern United States. *Odonatologica*, 7(1), 67-76.
- Ware, J., May, M., & Kjer, K. (2007). Phylogeny of the higher Libelluloidea (Anisoptera : Odonata) : An exploration of the most speciose superfamily of dragonflies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(1), 289-310. doi: 10.1016/j.ympev.2007.05.027
- Weihrauch, F., & Borcharding, J. (2002). The zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas), as an epizoon of anisopteran larvae (Anisoptera : Gomphidae, Corduliidae, Libellulidae). *Odonatologica*, 31(1), 85-94.



- Wezel, A., Oertli, B., Rosset, V., Arthaud, F., Leroy, B., Smith, R., ... Robin, J. (2014). Biodiversity patterns of nutrient-rich fish ponds and implications for conservation. *Limnology*, 15(3), 213-223. doi: 10.1007/s10201-013-0419-7
- Wilson, K. A., Evans, M. C., Di Marco, M., Green, D. C., Boitani, L., Possingham, H. P., ... Rondinini, C. (2011). Prioritizing conservation investments for mammal species globally. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 366(1578), 2670-2680. doi: 10.1098/rstb.2011.0108
- Zebsa, R., Khelifa, R., & Kahalerras, A. (2014). Emergence pattern, microhabitat choice, and population structure of the Maghribian endemic *Gomphus lucasii* Selys, 1849 (Odonata : Gomphidae) in northeastern Algeria. *Aquatic Insects*, 36(3-4), 245-255. doi: <http://dx.doi.org/10.1080/01650424.2015.1083587>
- Zebsa, R., Khelifa, R., & Kahalerras, A. (2015). Adult movement pattern and habitat preferences of the maghribian endemic *Gomphus lucasii* (Odonata : Gomphidae). *Journal of Insect Science*, 15(1). doi: 10.1093/jisesa/iev128





# Observations of *Macromia splendens* larvae *in natura*

Alice S. DENIS<sup>1,2</sup>, Frédéric AZÉMAR<sup>2</sup>, Arthur COMPIN<sup>2</sup>, Samuel DANFLOUS<sup>1</sup>, and Laurent PELOZUELO<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Conservatoire d'Espaces Naturels de Midi-Pyrénées, Toulouse, France

<sup>2</sup> EcoLab, Université de Toulouse, CNRS, Toulouse, France

## Abstract

*Macromia splendens* is a rare species of dragonfly, endemic to southern France and the Iberian Peninsula, that has triggered odonatologists' interest for a long time. Knowledge about its distribution has recently increased but, despite first insights by Leipelt et al. (1999), Leipelt et Suhling (2001, 2005), information about its larval instars is still scarce. For the first time, we have obtained 30 observations of *M. splendens* larvae *in natura* from three small rivers in southern France and we are commenting here on this set of observations. Our opportunistic observations confirm that *M. splendens* larvae live in shady places and hide in a cover of brown detritus (leaves and sticks), as indicated by previous studies. However, they also show that larvae are present in "open" micro-habitats, exposing them to trampling. Our observations also highlight a morphological feature of those larvae as they bear a white mark on their mask, whose function, if any, remains to be described.

## Introduction

Since its description by Pictet et De Sélys-Longchamps ([1842] 1843) and past odonatological trips reported by Morton (1925), Lieftinck (1965) and Belle (1983), *Macromia splendens* has

become an emblematic species of South West Europe's odonatofauna and continues to trigger great interest from odonatologists (e.g. travel reports of Chelmick in the Iberian Peninsula Chelmick (2015c)). Various authors tracked *M. splendens* larvae in their macrohabitat in order to understand their ecology and describe their microhabitat. First, Grassé (1930) provided a precise description of the larva's morphology and indicated that the larva "*habite les eaux dormantes, enfoncée dans la vase qui souille ses téguments*" (i.e. "*lives in standing waters, immersed in the sludge, which soils its tegument*"). Later, Leipelt et al. (1999) investigated the microhabitat of *M. splendens* larvae in the Gardon du Mialet (Gard county, France). They searched for larvae by snorkeling at the foot of rocks but could find only one larva. Then, using net sweeping, they obtained four larvae, with some information about their microhabitat, reported to be composed of sand with some leaf detritus. Later, a behavioural choice test in sub-natural conditions (i.e. a four-area choice device), suggested that larvae prefer leaf detritus on sand rather than sand alone or sand plus stones. During a more intensive net sweeping search, Leipelt et Suhling (2005) found 53 larvae in "*sandy patches with a little leaf litter in shallow water (depth : < 0.35 m) near the river margin*", five "*in deposits of a mixture of twig, leaf and fine detritus in deep water (0.8-1.2 m)*" and nine "*on bedrock in deep water as well (0.8-1.2 m)*", a ratio later confirmed. Cordero Rivera et al. (1999) reported that larvae are very difficult to find and mentioned later (Cordero Rivera, 2000) that larvae inhabit tree roots, based on net sweeping capture and one direct observation. Chelmick (2015a), using the net sweeping technique in Andalusia (Spain), also obtained larvae and concluded that leaf detritus stands are the micro-habitat of the species. To our knowledge, Chelmick is also the first to have provided a picture of a *M. splendens* late instar larva observed *in natura* (Chelmick, 2015b).

Here, we report our successful attempt to observe *M. splendens* larvae *in natura*. We searched for *M. splendens* larvae by snorkeling (A.D., L.P.), diving (F.A., A.C.), or even walking (L.P.). We comment on a set of 30 observations obtained from 3 rivers in southern France.

## Material and method

### *Search sites*

Our sub-aquatic search for *M. splendens* mainly took place in the river Vère, which is a tributary of the river Aveyron in south-western France. The Vère is known to host a *M. splendens* population since recent findings of exuviae of the species in several stretches of the river (most data obtained by Laurent Pelozuelo, Alice Denis, and David Alquier. Two of us (A.D. and L.P.),



also searched for *M. splendens* larvae in the river Orbieu (Aude county), where the species is present (Louboutin & Jaulin, 2013), and one of us (L.P.) searched in the river Ganière (Ardèche county) (indication of *M. splendens* presence by Pierre Julliand, com. pers).

At our search sites, the Vère is a small river about 7-metre wide, bordered by a dense riparian forest shading most of the river course, with highly variable substrate (large stones, gravel, sand, vegetation detritus), mostly covered by "soft fluff of fine detritus" similar to that reported by Leipelt et Suhling (2005) for the river Gardon de Mialet. On our search stretches, the Orbieu is a wider river (around 15m wide) with a less variable substrate, dominated by sand. The Ganière is also around 15m wide, with sand, vegetation detritus stands and bare calcareous slabs. Both the Orbieu and the Ganière are well exposed to sunlight.

*M. splendens* being a protected species in France, this work was done under National Authorities Agreement n° 2016-s-02, 14 April 2016. Furthermore, we avoided disturbing the habitats as far as possible.

#### ***Search conditions and photography***

Larvae were searched for during the day, in natural sunlight, or using a waterproof hand torch when required, especially to prospect dark places sheltered under corbels formed by the riverbanks. In accordance with previous microhabitat use described (Chelmick, 2015b; Leipelt & Suhling, 2005), we focused mainly on sandy substrate at the river margins and on places with leaf detritus deposits. Even if we searched for larvae in an opportunistic way (i.e. with no protocol to quantify search effort dedicated to different micro-habitats), we also devoted some search effort to sand deposits accumulated in slow current stretches and pools. Only one of us (L.P.) was present in the river Ganière. Here, larvae were searched for by snorkeling and also by walking on the river bed.

In the rivers Vère and Orbieu, our search took place during the pre-emergence period (April / May), and 0.7 mm neoprene diving suits were thus necessary to endure water temperature (11°-13°). In the Ganière, the search took place in August and the water temperature allowed it to be carried out without a diving suit. Pictures and/or videos were taken with a digital camera (Canon PowerShot S120 in its waterproof case (WP-DC51) and a waterproof camera (GoPro HD Hero 1).



## Results

A total of 30 larvae were observed in their natural habitat : twenty-five in the Vère, two in the Orbieu, three in the Ganière. Finding them was time-consuming, but up to 16 larvae were observed in one search session of about 2 hours (2 observers) in the Vère at a site where 14 exuviae were found along 100-metre stretches of river during an emergence survey (?). The vast majority of the larvae observed were almost perfectly hidden, the body being either burrowed in the substrate (7 %) or lying upon the substrate (sand, gravel, rocks or leaf debris) but covered by fluff of flocculated materials (69 %) or even fluff and algae (17 %; Figure ?? A and B). Only a few (7 %) were found with almost clean tegument, one of them probably owing to a recent moult. Three size classes of larvae were observed (big : >5.5 mm head width; medium : from >2.5 mm to <5.5 mm, and small : <2.5 mm). Most of our observations (90 %) concerned medium and big instar larvae and only 3 small larvae (head width <2.5 mm) could be detected.

In the Ganière, out of the 3 larvae found, only one was found while snorkeling. The two others were found while walking on the river bed. Both of them were late instars and were lying among fluff of fine particles in side-pools of the river. Both were lying in sunlight in less than 50cm of water.

## Discussion

To our knowledge, we have provided the first consistent set of direct observations of *M. splendens* larvae in one of their macrohabitats, i.e. medium-sized rivers. Even though Leipelt et al. (1999) report from semi-natural conditions that larvae are active nocturnally and remain immobile and hidden during the day, we succeeded in detecting 32 of them in the daytime. To our knowledge, only four pictures showing *M. splendens* larvae on substrate have previously been published. Three of them were taken in subnatural conditions, larvae being observed on a substrate reconstitution introduced in a saucepan (Chelmick (2015a), page 14 and Chelmick (2015b), page 99). Only one picture is of a larva observed in its natural habitat (Chelmick (2015a), page 13). The spider-shaped silhouette of a *M. splendens* larva was the main stimulus (search image) favouring larva detection. However, some individuals that were almost entirely camouflaged could be detected thanks to the head, antennae and fore-legs silhouette. When the larvae were poorly covered with soft fluff and algae, a cryptic colour pattern enabled them to hide, with an alternation of dark marks on their legs and body contributing to disrupting their silhouette. Larvae usually did not respond to the observer's presence : even when they were



intentionally disturbed with a finger, they never escaped by water propulsion or by swimming such as some Aeshnidae larvae could do. If they moved, they just walked away very slowly in the same way as do terrestrial insects subject to cryptic ambush, such as the stick-insect, *Clonopsis gallica*, the praying mantis, *Mantis religiosa*, or the giant bush-cricket *Saga pedo*. In one case, the larva was not directly detected, but the observer first noted a spider-shaped body-print in the sediment and then found the larva just beside it. This suggests that larvae may remain ambushed in the same place for a long time.

Our observation set is clearly biased towards the late (bigger) instars. Although the young instars should be more abundant, very few of them could be found. We do not think this is due to the use of a different microhabitat, but rather that their small size made them even more difficult to find.

Even though our observations were acquired in an opportunistic way, with no protocol to qualify and quantify each microhabitat type and calculate larval density per microhabitat, we think our observations are interesting as a first insight into a new approach to riverine species larval ecology. They confirm previous results from Leipelt et al. (1999), Leipelt et Suhling (2001) and Chelmick (2015a) as most larvae were found among leaf detritus and sticks. However, they also provide new information. Firstly, if we mainly expected the larvae to live in shaded areas, even under corbels of the river bank, we found that almost one out of two was lying in an "open" place, on sand, on gravel or on the bedrock, but not benefiting from any protection by the river bank. As *M. splendens* larvae rely on a stay-and-wait strategy or a very slow-motion escape in case of danger, we fear that individuals living in such micro-habitats would be sensitive to trampling in river stretches subject to the presence of bathers in summer in river beds.

Secondly, we noticed that *M. splendens* larvae bear a white band on the upper part of their labial palps. Some other European dragonfly larvae bear a similar pattern, especially some Libellulids such as *Libellula depressa* (Christophe Brochard, com. pers) but to our knowledge this morphological detail has never been mentioned for *M. splendens*, even in the precise description by Grassé (1930). As this part of the body may be the only visible part when the larva is in burrowed mode, we guess it may be a visual cue used for intra- or inter-specific communication. This point would deserve further investigation.

This first attempt to described micro-habitats used by *M. splendens* larvae in natura confirms



that these kind of study are very difficult to set up because of the complexity of surveying (i.e. diving a long time in cold water) and the very low detectability of larvae. This should not however undermined that knowledge on *M. splendens* micro-habitat are lacking which limits our comprehension of its ecology and thus our efficiency to protect its populations. Further inquiries should be made to implement a relevant method to describe the subaquatic habitats of this species.

## Acknowledgments

We thank Romain Datcharry, Xavier Léal, Vincent Duprat, Baptiste Charlot and Antoine Pelozuelo for accompanying us to the various sites and Bastien Louboutin for giving us indications of sites location on the Orbieu river. We also thank Katherine Danflous for English rereading.

This study is funded by ANRT (Cifre PhD grant n° 2015/0051), EDF (Electricité de France), European Union (FEDER) and Agence de l'Eau Adour-Garonne. It is part of the Regional Conservation Action Plan for Dragonflies (2014 - 2018), supervised by the DREAL Occitanie (Direction Régionale pour l'Environnement, l'Aménagement et le Logement d'Occitanie) and coordinated by the CEN MP (Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées).

### *Contribution of authors*

Project design : AD, LP, SD

Data collection : AD, LP, AC, FA

Paper writing - original draft : AD, LP

Paper writing - review & editing : AD, LP, SD, AC, FA





(A) *Macromia splendens* late larval instar among brown detritus and covered by soft fluffs and filamentous algae providing an almost perfect camouflage. (B) Other late larval instar lying on substrate and covered by soft fluffs. Notice that eyes seems to be clean and the labial palp bears a visible white mark.



## References

Belle, J. (1983) Some interesting Odonata Anisoptera from the Tarn, France. *Entomologische Berichten*, 43, 93-95.

Chelmick, D. (2015a) Trip Reports [WWW Document]. *Macromia Scientific*.  
URL <http://www.macromiascientific.com/trip-reports.html> [accessed on 2015].

Chelmick, D. (2015b) Observations of *Macromia splendens* in the Guadiaro river basin, Andalusia, Spain. *Boetin Rola*, 6, 5-36.

Chelmick, D. (2015c) Species Review 9 : *Macromia splendens* (Pictet 1843) (The Splendid Cruiser). *Journal of the British Dragonfly Society*, 31, 89-118.

Cordero Rivera, A. (2000) Distribution, habitat requirements and conservation of *Macromia splendens* Pictet (Odonata : Corduliidae) in Galicia (NW Spain). *International Journal of Odonatology*, 3, 73-83.

Cordero Rivera, A., Utzeri, C. & Santolamazza Carbone, S. (1999) Emergence and adult behaviour of *Macromia splendens* (Pictet) in Galicia, northwestern Spain (Anisoptera : Corduliidae). *Odonatologica*, 28, 333-342.

Denis, A.S., Payet, O., Danflous, S., Gouix, N., Santoul, F., Buisson, L. & Pelozuelo, L. (2018) Intraspecific variability of phenology and morphology of three protected dragonflies between natural and artificial habitats. *Journal of Insect Conservation*. doi : 10.1007/s10841-018-0070-z

Grassé, P. (1930) La nymphe de *Macromia splendens*. *Annales de la Société entomologique de France*, 99, 9-15.

Leipelt, K.G., Jökel, I., Schrimpf, T., Schütte, C. & Suhling, F. (1999) Etudes sur le choix de l'habitat de *Macromia splendens* (Pictet) (Anisoptera : Macromiidae). *Libellula*, 18, 15-30.

Leipelt, K.G. & Suhling, F. (2001) Habitat selection of larval *Gomphus graslinii* and *Oxygastra curtisii* (Odonata : Gomphidae, Corduliidae). *International Journal of Odonatology*, 4, 23-34.



Leipelt, K.G. & Suhling, F. (2005) Larval biology, life cycle and habitat requirements of *Macromia splendens*, revisited (Odonata : Macromiidae). International Journal of Odonatology, 8, 33-44.

Lieftinck, M.A. (1965) *Macromia splendens* (Pictet, 1843) in Europe with notes on its habits, larva and distribution (Odonata). Tijdschrift voor Entomologie, 108, 41-59.

Louboutin, B. & Jaulin, S. (2013) Inventaire des Odonates sur les sites Natura 2000 "Vallée de l'Orbieu - FR9101489" & "Vallée du Torgan - FR9101458" (Rapport d'étude). OPIE, Montferrier-sur-Lez.

Morton, K.J. (1925) *Macromia splendens* at last : an account of dragonfly hunting in France. The Entomologist's Monthly Magazine, 61, 11-15.

Pictet, F.J. & De Sélys-Longchamps, E. (1842) Cordulie splendide. *Cordulia splendens*. Pictet. In Magasin de Zoologie, d'Anatomie comparée et de Paléontologie - Insectes. pl. 117.





AUTHOR : Alice S. DENIS

TITLE : Anthropisation impacts on dragonfly diversity within streams : towards better assessment of anthropogenic impacts upon riverine species of European Community interest

---

ABSTRACT : In a context of global biodiversity crisis, reconciling the development of wealth-generating industry and agriculture with nature conservation is a crucial issue. Economic stakeholders are legally obliged to apply the mitigation hierarchy doctrine and thus "avoid, mitigate, and compensate" for their project's impacts. However, for invertebrate protected species, and particularly dragonfly species, basic knowledge on their ecology and population dynamics is lacking. It is thus difficult to accurately anticipate the impacts and propose efficient avoidance and compensation measures. This is particularly true on rivers, which are ecosystems under high pressure owing to their utility for human beings (i.e. water and food resources, transport, energy production, leisure). The aim of this work is to improve knowledge of three protected riverine species of dragonflies : the Orange-spotted emerald *Oxygastra curtisii* (Dale, 1834), the Pronged clubtail *Gomphus graslinii* Rambur, 1842, and the Splendid cruiser *Macromia splendens* (Pictet, 1843), and to provide better assessment methods to evaluate the impacts of the anthropisation of streams on their populations. We sought in particular (1) to improve environmental impact assessments and management of these species within Natura 2000 sites by proposing a standardised survey protocol, (2) to assess the consequences of habitat change, especially water temperature warming, on their phenology and morphology, and (3) to describe and evaluate the impacts of weirs and hydroelectric dams on their populations. This work took place in the Midi-Pyrénées region in southern France, where populations of these three species are still present. It was carried out in close partnership with the Conservatoire d'Espaces Naturels de Midi-Pyrénées, which coordinates the Regional action plan for Odonata, and the Functional Ecology Laboratory EcoLab to ensure direct transfer of the scientific knowledge acquired to the ecosystems managers, economic stakeholders and public authorities responsible for biodiversity conservation.

KEY WORDS : Odonata, Streams, Survey protocole, Dams, Conservation, Habitats Directive

---

AUTEUR : Alice S. DENIS

TITRE : Impacts de l'anthropisation sur la diversité odonatologique au sein des cours d'eau : vers une meilleure prise en compte des espèces de la Directive Habitats Faune Flore

DIRECTEURS DE THÈSE : Frédéric SANTOUL & Laurent PELOZUELO

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE : Université Paul Sabatier - Toulouse III, le 26 Juin 2018

---

RÉSUMÉ : Dans un contexte d'effondrement global de la biodiversité, concilier le développement des activités industrielles et agricoles, génératrices de richesses, avec la préservation du patrimoine naturel constitue un enjeu majeur. Les acteurs économiques de nos sociétés sont ainsi légalement astreints à éviter, réduire et compenser leurs impacts sur les espèces protégées. Ils se trouvent cependant démunis lorsque les connaissances mobilisables sur ces espèces sont insuffisantes pour évaluer l'ampleur de ces impacts ou pour mettre en place des mesures d'évitement et de compensation réellement efficaces. C'est notamment le cas sur les cours d'eau, écosystèmes soumis à de nombreuses pressions du fait de leurs usages par les sociétés humaines (i.e. ressource en eau et nourriture, transport, production d'énergie, loisirs). L'objet de ce travail de thèse est donc d'améliorer la connaissance de trois espèces d'Odonates protégées par la Directive Habitats Faune Flore et inféodées aux cours d'eau : la Cordulie à corps fin *Oxygastra curtisii* (Dale, 1834), le Gomphe de Graslin *Gomphus graslinii* Rambur, 1842 et la Cordulie splendide *Macromia splendens* (Pictet, 1843), afin de mieux appréhender les impacts de l'anthropisation des cours d'eau sur leurs populations. Nous avons cherché en particulier à (1) améliorer la prise en compte de ces espèces dans les études d'impacts, la gestion des cours d'eau et au sein des sites Natura 2000 où elles sont présentes via la proposition d'un protocole standardisé de suivi, (2) évaluer les conséquences de l'artificialisation de leurs habitats, notamment le réchauffement de l'eau, sur leur phénologie et leur morphologie, et (3) caractériser et évaluer l'impact des ouvrages hydrauliques présents sur les cours d'eau, considérant d'une part les petits ouvrages que sont les chaussées liées à d'anciennes minoteries ou à d'autres usages et, d'autre part, les ouvrages hydroélectriques de plus grandes dimensions. Ce travail est centré sur la région Midi-Pyrénées, région qui héberge encore des populations de ces trois espèces. Il a été réalisé en partenariat étroit entre le Conservatoire d'Espaces Naturels de Midi-Pyrénées, structure animatrice du Plan régional d'actions en faveur des Odonates, et le laboratoire d'Écologie fonctionnelle EcoLab afin d'assurer un transfert direct des connaissances scientifiques acquises vers les gestionnaires, les aménageurs et les services de l'état en charge de la préservation de la biodiversité.

MOTS-CLEFS : Odonates, Cours d'eau, Protocole de suivi, Ouvrages, Conservation, Directive Habitats

---

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE : Écologie

NOM ET ADRESSE DU LABORATOIRE :

Laboratoire d'Écologie Fonctionnelle (EcoLab)

UMR 5254 (CNRS/UPS)

Université Paul Sabatier, Bâtiment 4R1, bureau 342

118 Route de Narbonne

31062 Toulouse CEDEX 9 - FRANCE