Utilisation de plantes invasives par des insectes aquatiques : les libellules à ponte endophytique (Odonata)

Par Bastien LOUBOUTIN[1] & Thomas CHERPITEL[2]

[1] Office pour les insectes et leur environnement, antenne Languedoc-Roussillon, CBGP - 755, avenue du campus Agropolis - CS 30 016, F-34988 Montferrier-sur-Lez Cedex ; bastien.louboutin@insectes.org
[2] Groupe d'ÉTude des Invertébrés Armoricains, antenne Pays de la Loire, 5, rue du Général Leclerc, F-44390 Nort-sur-Erdre ; t.cherpitel@gretia.org

Reçu le 1er décembre 2018 / Revu et accepté le 24 septembre 2019

Mots-clés : COMPORTEMENT, EUROPE, *LUDWIGIA* SP., PONTE, ESPÈCES EXOTIQUES ENVAHISSANTES.
Keywords: ALIEN PLANTS, EUROPE, *LUDWIGIA* SP., OVIPOSITION BEHAVIOUR.

Résumé – Des plantes exotiques, dont certaines très invasives, sont de plus en plus observées en milieu aquatique naturel. Étroitement liées à ces habitats et aux végétations associées, les libellules (Insecta : Odonata) y sont donc aujourd'hui fréquemment confrontées. Cet article compile des observations en France métropolitaine et synthétise les mentions bibliographiques de comportements de ponte endophytique dans des plantes exotiques en Europe. Neuf espèces de plantes sont ainsi utilisées, vraisemblablement avec succès, par au moins 15 espèces de demoiselles (Zygoptera) et trois d'Aeshnidés (Anisoptera). Des coupes de tiges de *Ludwigia peploides* ont permis de vérifier que des œufs y avaient été insérés avec succès et deux élevages en aquarium ont montré que l'éclosion des œufs et le développement larvaire d'*Erythromma lindenii* et *Platycnemis* sp. (Zygoptera : Coenagrionidae et Platycnemididae) étaient possibles à partir de pontes déposées dans *L. grandiflora* et *L. peploides*. Ces observations montrent que les Odonates utilisent des plantes exotiques qui sont parfois les seuls supports de ponte à disposition. Ceci montre également que ces Odonates sont capables de pondre dans une variété de plantes aquatiques plus importante que le suggère la littérature. Des études plus larges sur l'effet de l'envahissement des habitats par des plantes aquatiques exotiques sur les communautés d'Odonates sont à entreprendre.

Invasive plants used by some aquatic insects: the dragonflies with endophytic oviposition (Odonata)
Abstract – Alien plants, some of which are highly invasive, are increasingly found in natural aquatic habitats. Dragonflies (Insecta: Odonata) are closely related to these habitats and their associated vegetation, and therefore frequently face these exotic species. Our study reviews some observations made in metropolitan France together with literature references to endophytic egg laying behaviours in alien plant species in Europe. Nine non-native plant species in Europe are used, likely successfully, by at least 15 species of damselflies (Zygoptera) and three species of Darners (Anisoptera:

Aeshnidae). We dissected stem sections of *Ludwigia peploides* to check whether some eggs had been successfully inserted. We also checked with two different rearing experiments in aquarium that larval hatching and development of *Erythromma lindenii* and *Platycnemis* sp. (Zygoptera: Coenagrionidae and Platycnemididae) were possible from eggs laid in *L. grandiflora* and *L. peploides*. These observations show that endophytic dragonflies can use alien plants, which are sometimes the sole egg laying material at their disposal. This also shows that endophytic dragonflies are able to lay eggs in a wider diversity of aquatic plants than the literature suggested. We encourage launching more general studies on the effect of alien aquatic plant invasion on the dragonfly communities.

Introduction

Une espèce exotique envahissante (ou invasive) est une espèce allochtone dont l'introduction volontaire ou fortuite par l'Homme, l'implantation et la propagation menacent les espèces autochtones avec des conséquences négatives sur le fonctionnement des écosystèmes mais aussi parfois sur les services écosystémiques, socio-économiques ou sanitaires (SARAT *et al*., 2015a ; DAISIE, 2018). Ces espèces sont souvent citées (UICN, 2018 ; DAISIE, 2018) comme l'une des principales causes d'érosion de la biodiversité (SARAT *et al*., 2015a). Cette pression s'ajoute bien souvent à d'autres menaces majeures telles que la destruction d'habitats, la pollution et la surexploitation des ressources. Les plantes invasives sont généralement citées comme faisant décliner la richesse en plantes locales, augmenter la productivité des écosystèmes ou altérer les cycles de nutriments (VILÀ *et al*. 2011). Les milieux aquatiques, en particulier d'eaux douces, sont particulièrement concernés (KELLER *et al*., 2011 ; SARAT *et al.,* 2015a). En France, 38 % des espèces végétales d'eau douce introduites l'ont été pour des raisons ornementales et 29 % sont utilisées en aquariophilie (MULLER, 2004). Les nuisances causées par les plantes invasives aquatiques concernent principalement : gêne aux écoulements, accélération de l'envasement et comblement, altération de la qualité de l'eau, diminution voire disparition des espèces floristiques autochtones par compétition pour la lumière et l'espace, gêne pour les pratiques de pêche et les activités nautiques (SARAT *et al*., 2015a, 2015b).

Les Odonates, étroitement liés aux zones humides en raison de leur phase larvaire aquatique, sont également sensibles aux plantes présentes (hélophytes, hydrophytes et même ligneuses rivulaires), en particulier en tant que support de ponte ou habitat larvaire (BUSKIRK & SHERMAN, 1985 ; CORBET, 2004). Il existe trois modes de ponte chez les Odonates (CORBET, 2004) : (i) les Zygoptères et les Anisoptères Aeshnidés insèrent leurs œufs dans des végétaux vivants ou morts à l'aide de leur ovipositeur (ponte endophytique) ; les autres Anisoptères (ii) déposent leurs œufs librement dans l'eau, la vase ou même le sol (ponte exophytique), ou plus rarement (iii) fixent leurs œufs sur la végétation immergée ou émergée (ponte épiphytique ; non observée en Europe). Chez les espèces à ponte endophytique, les supports de ponte sont variables : hydrophytes, macrophytes ou fragments de végétaux morts flottants, hélophytes voire arbustes rivulaires. Certaines espèces peuvent pondre en étant totalement ou partiellement immergées (*e.g.* SIVA-JOTHY *et al.*, 1995 ; HELEBRANDOVÁ *et al.*, 2019). Chaque espèce de

ces libellules sélectionne certains types de matières végétales voire certaines espèces végétales (*e.g.* MARTENS, 1992 ; GRUNERT, 1995 ; MATUSHKINA & GORB, 2002). Par exemple : *Chalcolestes viridis* pond majoritairement dans des espèces ligneuses, réparties dans plus de 34 genres de diverses familles botaniques (MATUSHKINA & GORB, 2002) ; *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) pond préférentiellement dans le Scirpe maritime *Bolboschoenus maritimus* bien que quelques autres espèces de plantes soient également utilisées (LAMBRET *et al*., 2018).

Dans la littérature, rares sont les ouvrages et les articles traitant de manière précise du choix des plantes utilisées lors de la ponte endophytique, et encore moins lorsqu'il s'agit de plantes exotiques. Il nous a ainsi semblé utile de compiler les comportements de ponte d'Odonates indigènes dans des plantes exotiques. Notre objectif était de faire un état des connaissances (revue bibliographique et compilation d'observations) sur les espèces de plantes exotiques utilisées pour la ponte et les espèces d'Odonates concernées. Nous avons aussi souhaité vérifier expérimentalement que ces pontes pouvaient aboutir à une insertion réelle d'œufs puis à une éclosion réussie des larves.

Matériel & méthodes

Compilation bibliographique

Sans prétendre à une liste exhaustive, nous avons compilé des mentions d'utilisation de plantes exotiques par des Odonates à ponte endophytique dans des publications ne traitant pas spécifiquement du sujet. De nombreux ouvrages ont été également consultés : atlas locaux ou départementaux (GRAND, 2004 ; JOURDE, 2005 ; LADET *et al.*, 2012 ; LIVORY *et al*., 2012 ; CHARRIER, 2013 ; GRAND, 2013 ; LE DÛ & LESPARRE, 2014), atlas régionaux (PROT, 2001 ; DELIRY, 2008 ; POITOU-CHARENTES NATURE, 2009 ; PAPAZIAN *et al.,* 2017), ouvrages de références relatifs à la faune odonatologique française (ROBERT, 1958 ; AGUESSE, 1968 ; D'AGUILAR & DOMMANGET, 1985 ; DOMMANGET, 1987 ; HEIDEMANN & SEIDENBUSCH, 2002 ; GRAND & BOUDOT, 2006 ; BOUDOT *et al*., 2017), atlas et guides de références d'autres pays européens (CONCI & NIELSEN, 1956 ; MERRIT *et al*., 1996 ; DIJKSTRA *et al.*, 2002 ; BROOKS & LEWINGTON, 2004 ; NELSON & THOMPSON, 2004 ; SMALLSHIRE & SWASH, 2004 ; WILDERMUTH *et al.*, 2005 ; GOFFART *et al*., 2006 ; CORBET & BROOKS, 2008), ouvrages européens (ASKEW, 2004 ; DIJKSTRA, 2007 ; BOUDOT *et al.*, 2009 ; BOUDOT & KALKMAN, 2015). Divers articles, plus spécifiques au sujet, ont également été consultés (*e.g.* STARK, 1977 ; MARTENS, 1992 ; GRUNERT, 1995 ; MARTENS & WIMMER, 1997 ; MATUSHKINA & GORB, 2002) et parfois des pages sur le Web (*e.g.* COTREL, 2013). Quelques éléments de présentation des différentes plantes exotiques ont également été apportés d'après LAMAND (2015) et SARAT *et al*. (2015a, 2015b).

Observations de terrain en France

Les observations consignées dans cet article sont essentiellement des observations opportunistes au cours de nos prospections personnelles ou professionnelles, entre 2010 et 2018 (« BL » et « TC », se référant à nos initiales respectives). Certaines observations ont été compilées dans le cadre d'un suivi spécifique de *Coenagrion mercuriale* (Charpentier, 1840), sur trois ans, sur des contre-canaux du Rhône localement envahis par la jussie (LOUBOUTIN *et al*., 2017). Nous avons également rapporté ici des communications personnelles et photographies d'odonatologues que nous avons

sollicités. Ces observations sont réparties dans 12 départements de France métropolitaine (Ain, Ardèche, Côtes-d'Armor, Drôme, Finistère, Hérault, Ille-et-Vilaine, Loire-Atlantique, Maine-et-Loire, Morbihan, Pyrénées-Orientales, Deux-Sèvres).

Recherche expérimentale des œufs et élevage des larves en aquarium

Nous avons voulu vérifier si les œufs étaient réellement insérés dans les tissus végétaux, en particulier dans les jussies qui regroupent la majorité de nos observations. Pour cela des tiges de *Ludwigia peploides* présentant des cicatrices de pontes fraîches ont été prélevées sur un contre-canal à Donzère en 2017 (BL). La dissection des tiges à la recherche d'œufs a ensuite été réalisée sous loupe binoculaire à l'aide d'un scalpel. Les œufs ont été comparés aux illustrations de ROBERT (1958).

De plus, les jussies ayant un effet allélopathique négatif sur la germination et la survie des plantes telles que le Cresson de fontaine *Nasturtium officinale* (DANDELOT *et al*., 2008), il était possible que les pontes d'Odonates qui y étaient insérées n'aboutissent pas à une libération des prolarves et à un développement complet de la ponte à l'émergence (Jean-Pierre Boudot, com. pers.). Nous avons donc prélevé et mis en aquarium durant l'été 2018 des œufs insérés dans des tiges de jussie (*L. peploides* et *L. grandiflora*) présentant des cicatrices de pontes de Zygoptères. Nous avons réalisé deux réplicats : (1 – BL) Le 10 juin 2018, deux tiges de *L. peploides* présentant des dizaines de cicatrices de pontes ont été prélevées sur le Salaison, un petit cours d'eau au Crès (Hérault). Afin de ne pas introduire de petites larves déjà écloses, les tiges ont été rincées et déposées dans un aquarium avec environ 20 L d'eau du cours d'eau (puis du robinet afin de compenser l'évaporation) sans ajouter de sédiments. (2 – TC) Le 31 juillet 2018, une dizaine de femelles d'*I. elegans* pondaient dans des tiges de *L. grandiflora* dans une mare temporaire en bord de Loire, à Montjean-sur-Loire (Maine-et-Loire). Deux tiges ont été prélevées, qui présentaient chacune entre 150 et 200 cicatrices de pontes. Celles-ci ont été rincées et disposées dans un petit aquarium avec un peu de sédiment prélevé sur la grève sèche et environ 2 L d'eau de la mare (puis du robinet) ; quelques gastéropodes Physidae, prélevés sur place, ont été ajoutés afin « d'épurer » l'aquarium. Pour les deux réplicats, aucun nourrissage systématique des larves n'a été mis en place.

Résultats

Synthèse de la bibliographie et des observations de terrain

Observations sur *Baccharis halimifolia* (Asteraceae)

Originaire d'Amérique du Nord, le Séneçon en arbre a été introduit en France en tant que plante ornementale en 1653 et observé en milieu naturel en Bretagne dès 1915. Il tolère la sècheresse, le sel et le froid et un pied produit jusqu'à un million de graines dispersables par le vent. Il est signalé très envahissant en divers milieux humides littoraux (SARAT *et al*., 2015b). Une dizaine de tandems de *C. viridis*, affairés à pondre dans un Baccharis rivulaire (Fig. 1d), a été observée alors qu'il s'agissait d'un des rares pieds d'espèce ligneuse ; de nombreuses cicatrices de pontes ont été notées sur l'arbuste.

Observations sur *Catalpa bignonioides* (Bignoniaceae)

L'Arbre aux haricots est une plante ornementale souvent utilisée en ville. Originaire du sud-est des États-Unis et introduit en Europe en 1726, il n'est pas signalé envahissant. Deux tandems de *C. viridis* ont été vus pondre dans une branche et une gousse (Tab. 1).

Observations sur *Elodea canadensis* (Hydrocharitaceae)

L'Élodée du Canada, originaire d'Amérique du Nord et observée en France depuis 1845 (LAMAND, 2015), est une hydrophyte pour laquelle les témoignages bibliographiques sont assez nombreux (Tab. 2). Paradoxalement, aucune nouvelle observation n'a été consignée (Tab. 1). Elle est citée comme support de ponte pour neuf espèces de Zygoptères, en Autriche, en Allemagne et dans les îles britanniques.

Observations sur *Elodea nuttallii* (Hydrocharitaceae)

Originaire d'Amérique du Nord, l'Élodée de Nuttall a été observée pour la première fois en 1939 en Europe et en 1973 en France. Elle peut coloniser des milieux très variés (vaste amplitude trophique) et est plus compétitive que l'Élodée du Canada (LAMAND, 2015). Nos recherches bibliographiques n'ont pas permis de trouver de mentions de pontes dans cette espèce. Cependant le genre *Elodea* (espèce non précisée ou *E. canadensis*) est cité pour 11 espèces de Zygoptères et un Anisoptère (Tab. 2). De nombreux tandems d'*Erythromma viridulum*, et plus rarement de *Platycnemis pennipes*, d'*E. lindenii* et d'*E. najas* ont été observés en train de pondre au niveau des tiges de ces élodées qui est localement l'hydrophyte dominante (Tab. 1).

Observations sur *Egeria densa* (Hydrocharitaceae)

Originaire d'Amérique du Sud, l'Egérie dense a été introduite en Europe pour l'aquariophilie. Elle est observée en milieu naturel depuis 1960 (LAMAND, 2015). Aucune mention bibliographique de ponte ne semble rapportée pour cette espèce (Tab. 2). Cependant il n'est pas impossible que lorsque seul le genre *Elodea* est cité, il s'agisse parfois de cette espèce car elle faisait autrefois partie de ce genre.

Des observations réalisées en Bretagne rapportent six espèces de Zygoptères qui pondent dans cette espèce (Tab. 1). Sur un petit étang, des tandems de *Coenagrion puella*, *E. cyathigerum* et *E. lindenii* ont été observés en ponte surtout sur les pédoncules floraux d'*E. densa*, seule hydrophyte disponible. Quatre tandems de *P. pennipes* (Fig. 1c) et un tandem d'*E. lindenii* ont été notés en ponte dans les tiges immergées d'un herbier d'*E. densa* qui était également la seule hydrophyte observée dans un étang artificiel. Dans des contextes relativement similaires, des pontes de *C. puella*, *E. lindenii* et *E. viridulum* ont été notées sur les tiges immergées d'*E. densa* mais également de *C. scitulum* sur les pédicelles floraux ; selon les sites, *E. densa* était la seule plante disponible ou en mélange avec d'autres hydrophytes.

Observations sur *Myriophyllum aquaticum* (Haloragaceae)

Originaire d'Amérique du Sud, la Myriophylle du Brésil a été introduite en France près de Bordeaux en 1880. Signalée envahissante dès 1913, elle s'est répandue du fait de son utilisation comme plante ornementale et en étangs de pêche, surtout sur la façade atlantique. Il existe des espèces de myriophylles indigènes mais qui n'ont pas de tiges émergées (LAMAND, 2015 ; SARAT *et al*., 2015b).

Plusieurs auteurs (Tab. 2) citent 13 espèces de Zygoptères ainsi qu'*Anax imperator* qui utilisent des myriophylles, sans préciser l'espèce. Il pourrait donc dans ces cas s'agir de myriophylles autochtones ou invasives. Une dizaine de tandems de *C. puella* et *Pyrrhosoma nymphula* ont été notés à la surface en ponte dans *M. aquaticum* (Fig. 1b), seule hydrophyte présente – au-delà des lentilles d'eau – dans un petit étang d'un vallon



Figure 1. Zygoptères pondant dans des espèces de plantes exotiques : (a) *Erythromma viridulum* dans *Elodea nuttallii* ; (b) *Pyrrhosoma nymphula* dans *Myriophyllum aquaticum* ; (c) *Platycnemis pennipes* dans *Egeria densa* ; (d) *Chalcolestes viridis* dans *Baccharis halimifolia* (© T. Cherpitel : a, c, d ; B. Louboutin : b). *Zygoptera laying eggs in alien plant species.*

forestier (Tab. 1). Des adultes émergents de *C. puella* y ont également été notés, attestant de la reproduction réussie pour cette espèce sur l'étang. *Ischnura elegans* a été observé à plusieurs reprises en ponte dans cette plante dans une mare ornementale alors qu'il utilise plus classiquement des prêles sur une autre mare proche (G. Riou, com. pers.).

Observations sur *Ludwigia grandiflora* et *L. peploides* (Onagraceae)

Comportements de ponte et insertion des œufs

Originaires d'Amérique du Sud, les jussies (à grandes fleurs et rampante) ont été introduites accidentellement en France à Montpellier vers 1830. Elles ont d'importantes capacités d'adaptation (longues tiges en surface, ramifications) et de colonisation (occupation de tout l'espace disponible, élévation hors de l'eau), ainsi qu'une grande résistance (système racinaire puissant, forme prostrée en cas d'assec) (LAMAND, 2015 ; SARAT *et al*., 2015b).

Tableau 1. Compilation d'observations sur le terrain d'Odonates pondant dans des plantes exotiques en France de 2004 à 2018 (à suivre). ***Compilation of field observations of Odonata laying eggs in alien plant species in France between 2004 and 2018 (to be continued).***

Plantes	Odonates concernés	Détails des observations
Ludwigia grandiflora et *L. peploides*	*Calopteryx splendens* (Harris, 1780)	contre-canal à Donzère (26), *L. peploides*, 20/06/2017 (BL)
	Platycnemis acutipennis Selys, 1841	rivière Thouet à Saint-Martin-de-Sanzay (79), *Ludwigia sp*., 16/07/2013 (TC)
	Platycnemis pennipes (Pallas, 1771)	rivière Thouet à Saint-Martin-de-Sanzay (79), 16/07/2013 (TC) ; bord de Loire à Bouchemaine (49), *L. peploides*, 27/06/2014 (TC) ; fossé large à Saint-Perreux (56), *L. grandiflora*, 27/06/2018 (TC)
	Ceriagrion tenellum (Villers, 1789)	contre-fossé en béton à Saint-Féliu-d'Avall (66), *L. peploides*, 30/06/2017 (Lionel Courmont, com. pers.)
	Coenagrion mercuriale (Charpentier, 1840)	cours d'eau recalibré à Saint-Féliu-d'Avall (66), *L. peploides*, 15/06/2017 (Lionel Courmont, com. pers.)
	Coenagrion puella (Linnaeus, 1758)	rivière Goulaine à Basse-Goulaine (44), *L. peploides*, 22/07/2010 (TC)
	Erythromma lindenii (Selys, 1840)	rivière Thouet à Saint-Martin-de-Sanzay (79) et à Montreuil-Bellay (49), 15/07/2013 et bord de Loire à Bouchemaine (49), *L. peploides*, 26/06/2014 (TC) ; rivière Verdouble à Tautavel (66), *L. peploides*, 11/06/2012 (Lionel Courmont, com. pers.) ; ruisseau au Crès (34), *L. peploides* en mai 2018 (BL)
	Erythromma najas (Hansemann, 1823)	bras mort de la Loire à Basse-Goulaine (44), 17/08/2013 et étang aménagé à Bouchemaine (49), *L. peploides*, 26/06/2014 (TC)
	Erythromma viridulum (Charpentier, 1840)	rivière Thouet à Montreuil-Bellay (49), *L. peploides*, 15/07/2013 et étang aménagé à Bouchemaine (49), *L. peploides*, 26/06/2014 (TC)
	Ischnura elegans (Vander Linden, 1820)	étang artificiel à Haute-Goulaine (44), 17/07/2010 et bord de Loire à Bouchemaine (49), *L. peploides*, 26/06/2014 (TC) ; contre-canal à Donzère (26), *L. peploides* en juillet 2016 (BL) ; mare en bord de Loire à Montjean-sur-Loire (49) ~10 ♀, *L. grandiflora*, 31/07/2018 (TC)
	Aeshna mixta Latreille, 1805	bord de Loire à Saint-Pierre-des-Corps (37), 12/10/2004 (Fig. 2d) (Guillaume Doucet, com. pers.)
	Anax imperator Leach, 1815	étang aménagé à Montescot (66), *L. peploides*, 29/06/2015 (Lionel Courmont, com. pers.)
	Anax parthenope (Selys, 1839)	étang aménagé à Montescot (66), *L. peploides*, 29/06/2015 (Lionel Courmont, com. pers.) ; étang de loisir à Millas (66), *L. peploides*, 17/08/2015 (Fig. 2e) (Yves Aleman, com. pers.)

Tableau 1. Suite. ***Continued.***

Plantes	Odonates concernés	Détails des observations
Baccharis halimifolia	*Chalcolestes viridis* (Vander Linden, 1825)	saline exondée à Guérande (44), 19/08/2010 (Fig. 1d) (TC)
Catalpa bignonioides	*Chalcolestes viridis*	parc urbain à Rennes (35), 01/09/2018 (Mathieu Lagarde, com. pers.)
Egeria densa	*Platycnemis pennipes*	étang artificiel à Redon (35), 26/06/2018 (Fig. 1c) (TC)
	Coenagrion puella	douves dans les prés-marais de la vallée de l'Isac à Fégréac (44), 12/07/2013 (Jean David, com. pers.) ; étang artificiel à Lanrivoaré (29), 26/05/2017 (BL)
	Coenagrion scitulum (Rambur, 1842)	fleuve Blavet canalisé à Mûr-de-Bretagne (22), 16/07/2016 (Jean David, com. pers.)
	Enallagma cyathigerum (Charpentier, 1840)	étang artificiel à Lanrivoaré (29), 26/05/2017 (BL)
	Erythromma lindenii	étang artificiel à Lanrivoaré (29), 26/05/2017 (BL) ; le Blavet canalisé à Languidic (56), 07/08/2017 (Jean David, com. pers.) ; étang artificiel à Redon (35), 26/06/2018 (TC).
	Erythromma viridulum	fleuve Blavet canalisé à Languidic (56), 07/08/2017 (Jean David, com. pers.)
Elodea nuttallii	*Platycnemis pennipes*	étang artificiel à Rieux (56), 27/06/2018 (TC)
	Enallagma cyathigerum	lac de barrage sur la rivière Ain à Corveissiat (01), 26/08/2016 et 05/10/2018 (Régis Krieg-Jacquier, com. pers.)
	Erythromma lindenii	lac de barrage sur la rivière Ain à Corveissiat (01), 26/08/2016 (Régis Krieg-Jacquier, com. pers.)
	Erythromma najas	étang aménagé à Bouchemaine (49), 26/06/2014 et 04/07/2014 (TC)
	Erythromma viridulum	étang aménagé à Bouchemaine (49), 26/06/2014 et 04/07/2014 (TC) ; lac de barrage de Cize à Corveissiat (01), 26/08/2016 (Régis Krieg-Jacquier, com. pers.) ; étang artificiel à Rieux (56), 27/06/2018 (Fig. 1a) (TC)
Myriophyllum aquaticum	*Coenagrion puella*	étang artificiel à Plouvien (29), 16/05/2018 (BL)
	Ischnura elegans	mare de jardin à Plévin (22), 2013 (Ghislain Riou, com. pers.)
	Pyrrhosoma nymphula (Sulzer, 1776)	étang artificiel à Plouvien (29), 16/05/2018 (BL) (Fig. 1b)

Tableau 2. Compilation bibliographique d'observations de ponte par des Odonates dans des plantes exotiques en Europe. ***Literature review of Odonata laying eggs in alien plant species in Europe*.**

Plantes	Odonates concernés	Références
Elodea canadensis	*Platycnemis pennipes*	STARK, 1977 ; MARTENS, 1996*
	Coenagrion mercuriale	GRAND, 1996
	Coenagrion puella	STARK, 1977
	Coenagrion pulchellum (Vander Linden, 1825)	PARR, 2004
	Enallagma cyathigerum	STARK, 1977 ; MILLER, 2004
	Erythromma najas	GRUNERT, 1995
	Erythromma viridulum	STARK, 1977 ; SCHORR, 1990*
	Ischnura elegans	STARK, 1977
	Ischnura pumilio (Charpentier, 1825)	STARK, 1977
Elodea spp.	*Platycnemis acutipennis* et *P. pennipes*	D'AGUILAR & DOMMANGET, 1985
	Coenagrion mercuriale	GRETIA, 2010
	Coenagrion puella	D'AGUILAR & DOMMANGET, 1985
	Erythromma lindenii	D'AGUILAR & DOMMANGET, 1985 ; HOSTETTLER & WILDERMUTH, 2005
	Erythromma najas	WESENBERG-LUND, 1913*
	Erythromma viridulum	DIJKSTRA *et al.*, 2002
	Ischnura elegans	SCHIEMENZ, 1953*
	Anax imperator	D'AGUILAR & DOMMANGET, 1985 ; PIERALLINI, 2005
Ludwigia spp.	*Platycnemis acutipennis*	COTREL, 2013
	Platycnemis pennipes	LOUBOUTIN *et al.*, 2017 (Fig. 2c)
	Coenagrion mercuriale	LOUBOUTIN *et al.*, 2017 (Fig. 2a)
	Coenagrion puella	LOUBOUTIN *et al.*, 2017 (Fig. 2b)
	Erythromma lindenii	JOURDE, 2005 ; COTREL, 2013
	Anax imperator	COTREL, 2013
Myriophyllum spp.	*Calopteryx splendens*	DIJKSTRA *et al.*, 2002 ; SIVA-JOTHY, 2004
	Calopteryx virgo (Linnaeus, 1758)	POPOVA, 1953*
	Platycnemis acutipennis	D'AGUILAR & DOMMANGET, 1985
	Platycnemis pennipes	ROBERT, 1958 ; D'AGUILAR & DOMMANGET, 1985 ; KNAUS, 2005
	Ceriagrion tenellum	PARR & PARR, 1972*
	Coenagrion puella	WESENBERG-LUND, 1913* ; D'AGUILAR & DOMMANGET, 1985 ; OERTLI, 2005
	Coenagrion scitulum	SCHIEMENZ, 1953*
	Ischnura elegans	WESENBERG-LUND, 1913*
	Enallagma cyathigerum	MILLER, 2004
	Erythromma lindenii	D'AGUILAR & DOMMANGET, 1985 ; MARTENS & WIMMER, 1997 (pour *Myriophylum heterophyllum*) ; SCHORR, 1990* ; HOSTETTLER & WILDERMUTH, 2005 ; JOURDE, 2005
	Erythromma najas	WESENBERG-LUND, 1913* ; DIJKSTRA *et al.*, 2002
	Erythromma viridulum	SCHORR, 1990* ; DIJKSTRA *et al.*, 2002
	Pyrrhosoma nymphula	POPOVA, 1953*
	Anax imperator	D'AGUILAR & DOMMANGET, 1985 ; PIERALLINI, 2005

* *In* MATUSHKINA & GORB, 2002



Figure 2. Comportement de ponte d'Odonates dans des jussies : (a) *Coenagrion mercuriale*, (b) *Coenagrion puella* et (c) *Platycnemis pennipes* dans *Ludwigia peploides* (© B. Louboutin) ; (d) *Aeshna mixta* dans *Ludwigia* sp. (© G. Doucet) ; (e) *Anax parthenope* dans *L. peploides* (© Y. Aleman). *Odonata laying eggs in the exotic* Ludwigia *spp.*

Mentionnée récemment dans la bibliographie (Tab. 2), l'utilisation de jussies exotiques comme supports de ponte (Fig. 2) constitue la majorité des observations de terrain compilées en France (Tab. 1). En effet, 13 espèces réparties dans les familles des Calopterygidae, Platycnemididae, Coenagrionidae et Aeshnidae ont été observées dans neuf départements (Tab. 1). Lors d'un suivi de *C. mercuriale* sur des contre-canaux du Rhône, LOUBOUTIN *et al*. (2017) ont pu constater que ce Zygoptère pond fréquemment dans la jussie, parfois seule plante disponible, parfois même en présence d'autres plantes aquatiques favorables.

D'après nos observations, les pontes des Coenagrionidae (femelles seules d'*I. elegans*, tandems de *C. puella* et d'*Erythromma* spp.) et des Platycnemididae (tandems de *Platycnemis acutipennis* et de *P. pennipes*) se localisent principalement sur les tiges (Fig. 3a, 3c) et secondairement sur les pétioles et la nervure principale des feuilles, sur leur face inférieure (Fig. 3d). Bien que nous n'ayons pas noté de préférence notable en termes de fréquence de ponte entre ces trois organes, les tiges – qui sont plus épaisses – semblent plus favorables : les cicatrices de pontes y sont généralement beaucoup plus nombreuses. Jusqu'à présent, nous n'avons pas observé de trace de ponte sur le limbe des feuilles. Par ailleurs, les œufs semblent insérés de la même façon que dans d'autres plantes aquatiques telles que *Berula erecta* (Fig. 3b et b').

Les tandems (ou les femelles seules d'*I. elegans*) se posent sur les feuilles affleurantes à la surface de l'eau ou émergentes, avant d'adopter un comportement de ponte. Lorsque les femelles sont posées sur les feuilles affleurantes, les premiers essais de ponte se localisent bien souvent sur leur face inférieure. Les femelles examinent le limbe avec l'extrémité de l'abdomen jusqu'à trouver un organe plus approprié pour y insérer des œufs (tige, pétiole ou nervure principale d'une feuille).

Expériences d'éclosion des œufs et élevage des larves

Concernant le premier réplicat, quelques prolarves avaient éclos six jours après prélèvement des tiges avec pontes et après huit jours encore, plus de 60 larves étaient visibles dans l'aquarium. Le fait que certaines étaient déjà deux fois plus grosses que les autres suggèrent qu'elles avaient pu se développer grâce au cannibalisme et que le nombre total d'éclosions était donc supérieur. Quelques gammares et petits vers ont été ajoutés par la suite. Le 11 puis le 13 aout, soit deux mois après le début de l'élevage, deux émergences d'*E. lindenii* (femelles) ont été observées. Concernant le second réplicat, une semaine après prélèvement des tiges avec pontes, plus de 50 larves étaient visibles. La population a ensuite fortement décliné du fait du manque de proies fournies, jusqu'à ce que la dernière larve finisse par mourir mi-octobre, avant de pouvoir émerger. Il s'agissait d'une larve de *Platycnemis* sp., un genre non déterminable jusqu'à l'espèce (DOUCET, 2011 ; Christophe Brochard, com. pers.).

Observations sur *Myriophyllum heterophyllum* (Haloragaceae)

Originaire d'Amérique du Nord, la Myriophylle à feuilles variées a été introduite en Europe comme plante ornementale. Elle est signalée depuis les années 1940 et considérée comme envahissante depuis les années 2000. Sa présence est relativement récente en France où elle est (encore) localisée (LAMAND, 2015). Son utilisation est seulement citée pour *E. lindenii* en Allemagne (Tab. 2).

Discussion

Exigences pour la ponte endophytique

Les Odonates sélectionnent leurs habitats de ponte à l'aide de repères visuels tels que la réflexion de la lumière sur l'eau (lumière polarisée horizontale) ou la structuration de la végétation (WILDERMUTH, 1994 ; CORBET, 2004). Une fois l'habitat sélectionné, les libellules à ponte endophytique choisissent un substrat de ponte : végétal vivant ou mort,

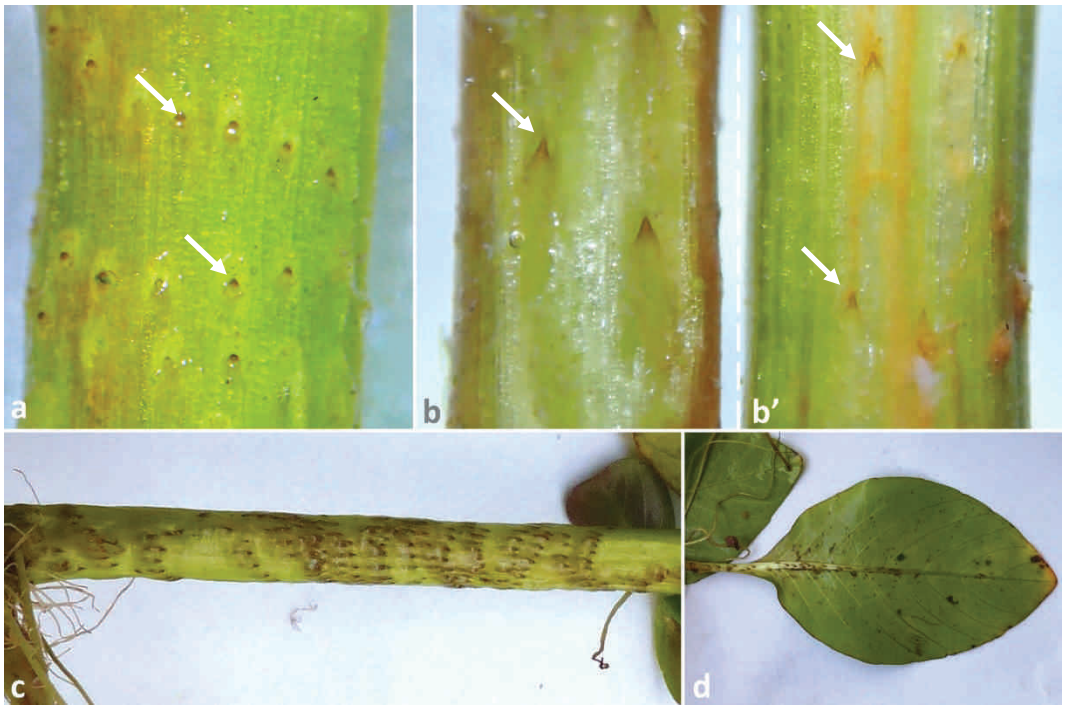


Figure 3. Pontes de Zygoptère(s) dans des plantes exotiques (les flèches indiquent l'apex de quelques-uns des œufs visibles) : pattern « en zigzag » (a) dans une tige de *Ludwigia peploides* (Ø = 3 mm) et (c) de *L. grandiflora* (Ø = 3,5 mm) ; œufs (b) dans une tige de *L. peploides* (Ø = 2 mm) et, pour comparaison, (b') dans une tige de l'autochtone *Berula erecta* (œufs de Coenagrionidae) ; (d) cicatrices de ponte dans un pétiole (Ø = 1,5 mm) de *L. grandiflora* (© B. Louboutin : a, b ; T. Cherpitel : c, d). *Egg clutches in alien plant species (white arrows indicate the apex of few of the visible eggs): zig-zag pattern in shoots of* Ludwigia peploides *(a) and* L. grandiflora *(c); eggs laid in* L. peploides *(b) and, to compare, in the native* Berula erecta *(b'); oviposition marks in a petiole of* L. grandiflora *(d).*

espèces préférentielles (*e.g.* MARTENS, 2001 ; SUHONEN *et al*., 2013 ; LAMBRET *et al*., 2015a). Vient finalement le choix du site d'insertion de l'ovipositeur pour déposer des œufs, étape au cours de laquelle une exploration physique du substrat (pattes, extrémité de l'abdomen [styli et ovipositeur]) est requise (*e.g.* WILDERMUTH, 1994 ; MATUSHKINA & LAMBRET, 2011).

Comme les hydrophytes natives, les élodées, jussies et myriophylles exotiques présentent des parties affleurantes ou émergées permettant aux tandems de se poser avant de commencer à pondre. Les tiges semblent également favorables à l'insertion des œufs. Ainsi, les propriétés physico-chimiques des plantes sont sans doute plus déterminantes que l'espèce en elle-même, native ou non. En effet, il existe tout d'abord une corrélation entre la dureté de l'ovipositeur des espèces à ponte endophytique et la résistance des substrats préférentiels de ponte (MATUSHKINA & GORB, 2007). Ensuite, les femelles utilisent l'anatomie interne des plantes afin d'évaluer la qualité du site de ponte (MATUSHKINA *et al*., 2016). Enfin, REBORA *et al*., (2013) ont montré que des sensilles gustatives sont situées au niveau des valves de coupe de l'oviscapte ; elles jouent probablement un rôle dans le choix du substrat de ponte et du site d'insertion de l'ovipositeur.

À noter que les premières étapes du comportement de ponte (examen du substrat, voire la perforation avec l'ovipositeur) n'entrainent pas nécessairement l'insertion des œufs (MARTENS, 1992, 1994). À distance, il n'est donc pas possible d'attester du succès d'une ponte. Pour attester d'une ponte réussie, il est important de vérifier aux jumelles si l'insertion de l'ovipositeur dans les tissus végétaux est complète et, mieux, si l'insertion des œufs est réelle par dissection des tissus végétaux au niveau des cicatrices de pontes.

Diversité et détection des plantes supports de ponte

Les plantes les plus fréquemment citées comme support de sa ponte pour *C. mercuriale* sont les Apiaceae *B. erecta* et *Helosciadium nodiflorum* (*e.g*. ROUQUETTE, 2005 ; MERLET & HOUARD, 2012). Cela peut témoigner d'une adaptation de ce Zygoptère à des plantes qui ont les mêmes exigences écologiques que leurs larves (LAMBRET *et al.*, 2018), ici des eaux courantes, claires, peu profondes et ensoleillées. Cependant, près de 16 familles (et 25 genres) de plantes sont citées comme supports de ponte : Apiaceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Cyperaceae, Hydrocharitaceae, Hypericaceae, Iridaceae, Juncaceae, Lamiaceae, Myricaceae, Onagraceae, Plantaginaceae, Poaceae, Potamogetonaceae, Scrophulariaceae et Typhaceae (PURSE, 2002 ; MATUSHKINA & GORB, 2002 ; THOMPSON *et al*., 2003 ; COUVREUR *et al*. 2008 ; GRETIA, 2010 ; MERLET & HOUARD, 2012 ; LOUBOUTIN *et al*. 2017 ; notre étude). Les observations répétées de ponte sur *L. peploides* et cette compilation bibliographique suggèrent que l'espèce est, malgré ses préférences, plus opportuniste dans son choix que ce qui est parfois présenté, comme cela a été montré pour *L. macrostigma* (LAMBRET *et al*., 2015b).

La diversité de plantes natives utilisées par les autres Odonates observés en ponte sur des plantes exotiques pourrait être moins documentée et connue que pour *C. mercuriale* du fait que ce dernier est une espèce des plus suivies en raison de ses statuts de protection européen et national. MATUSHKINA & GORB (2002) ont cependant inventorié les supports végétaux connus pour 41 espèces d'Odonates à ponte endophytique : plus de 130 taxons. D'après cette source, les espèces adoptant la plus grande diversité de supports végétaux sont *C. viridis* (53 taxons) et *P. pennipes* (35 taxons). Alors qu'*E. canadensis* est cité pour trois espèces d'Odonates, les jussies n'apparaissent pas dans cette synthèse de 2002. Plusieurs plantes exotiques sont donc aujourd'hui à ajouter à la liste des plantes citées pour la ponte des Odonates européens.

Nous n'avons trouvé aucune mention d'observations de ponte d'Odonates dans trois autres plantes invasives assez répandues (SARAT *et al.* 2015b) qui sont susceptibles d'être utilisées : *Crassula helmsii* (Crassulaceae) *Hydrocotyle ranunculoides* (Araliaceae) et *Lagarosiphon major* (Hydrocharitaceae). La détection des tandems en ponte par les odonatologues peut être plus facile chez les Zygoptères qui ont un comportement agrégatif lors de la ponte, les tandems à la recherche d'un substrat étant attirés par d'autres tandems déjà en ponte (MARTENS, 1994 ; CORBET, 2004). Parmi ces espèces on peut citer notamment : *Platycnemis* spp., *C. puella, C. mercuriale, Erythromma* spp. et *P. nymphula*. La détection de ponte dans des plantes exotiques doit être également facilitée pour les espèces d'Odonates communes et répandues. Par exemple, nous n'avons pas observé de tel comportement chez une espèce plus rare, *C. pulchellum*, qui est pourtant capable d'utiliser *E. canadensis* (Tab. 1).

Impacts potentiels des plantes invasives sur les Odonates et les autres insectes

Les observations compilées ici ne constituent pas les premières interactions connues entre entomofaune et plantes exotiques envahissantes. Par exemple, les jussies peuvent être consommées par des phytophages indigènes, notamment certains Coléoptères Chrysomelidae (DAUPHIN, 1996a, 1996b ; CHABROL, 2005 ; PETELCZYC *et al*., 2006). Les fleurs de jussies sont également fréquentées par plusieurs insectes pollinisateurs (DANDELOT, 2004 ; TC/BL, obs. pers.). Parmi l'abondante bibliographie aujourd'hui disponible sur les Odonates en France, il est rarement fait référence à des plantes exotiques. Ceci s'explique peut-être par un intérêt plus faible des naturalistes pour les sites envahis et les milieux ayant une faible naturalité, ou plus simplement par une faible attention portée aux comportements et supports de ponte. On peut cependant mentionner HEIDEMANN & SEIDENBUSCH (2002) qui citent *E. canadensis* parmi les plantes qui caractérisent les habitats à *Coenagrion ornatum* (Selys, 1850) et *C. mercuriale*, sans pour autant indiquer son utilisation pour la ponte par ces deux espèces de Zygoptères. COTREL (2013) écrit que « *des espèces invasives telles que les Elodées (*E. nuttallii, E. densa*) ne semblent pas poser de problèmes aux libellules qui les utilisent également comme supports de pontes, de développement larvaire et de zones de chasse, en remplacement des herbiers originaux de Myriophylle, de Callitriche* ». JOURDE (2005) explique pour *E. viridulum* que « *l'espèce s'accommode bien de l'expansion des plantes exotiques et envahissantes que sont les jussies* Ludwigia urugayensis [= L. grandiflora] *et* L. peploides*, le Myriophylle du Brésil* M. brasiliense [= M. aquaticum] *ou l'*Azolla filiculoides ».

Même ailleurs dans le monde, alors que les espèces exotiques envahissantes constituent un domaine de recherche très actif, il y a étonnamment assez peu d'études sur l'impact de plantes exotiques envahissantes sur les communautés d'Odonates (mais voir LITT *et al*., 2014). SAMWAYS & TAYLOR (2004) reportent que l'une des principales menaces sur les Odonates endémiques d'Afrique du Sud est l'ombre causée par des arbres exotiques et en particulier l'Acacia. En France, on peut imaginer que des espèces ligneuses invasives telles que *Amorpha fructicosa* ou *B. halimifolia*, ou herbacées de grande taille comme la Renouée du Japon *Reynoutria japonica*, sont également susceptibles de réduire l'ensoleillement et concurrencer les communautés natives d'herbacées rivulaires et d'hélophytes (*e.g.* SIEMENS & BLOSSEY, 2007) et donc de causer des nuisances à certaines espèces d'Odonates quant à leur site de ponte ou leur habitat larvaire.

BURKLE *et al.*, (2012) ont montré en conditions expérimentales que la Salicaire *Lythrum salicaria* (invasive dans les zones humides des États-Unis), à haute densité, attire plus d'insectes pollinisateurs et d'Odonates adultes qui viennent les prédater puis pondre dans les milieux aquatiques adjacents. L'augmentation du nombre de larves d'Odonates dans les communautés aquatiques a eu pour conséquence des changements dans les communautés de zooplancton par effet direct de la prédation. Il serait intéressant d'étudier ce type d'interactions trophiques en Europe, notamment avec les herbiers fleuris de jussies. On sait cependant que les herbiers de jussie ont un effet globalement négatif sur la richesse taxonomique de la faune aquatique, et qu'ils entrainent la diminution de l'abondance des insectes alors que celle des mollusques et des annélides augmente (POULIN *et al*., 2015). LOUBOUTIN *et al*. (2017) ont également montré, malgré

l'utilisation régulière de la jussie comme support de ponte, un antagonisme entre la densité de jussie et l'abondance de l'Agrion de Mercure. Mais la jussie est surtout envahissante là où le courant est très lent à nul, ce qui n'est pas le faciès sélectionné par *C. mercuriale*, d'où la possibilité d'y voir des facteurs confondants. Toutefois, sachant que les herbiers denses de jussies ou d'Hydrocharitacées immergées peuvent entre autres ralentir l'écoulement de l'eau, accélérer la sédimentation et l'envasement, créer des hypoxies et variations journalières de pH (*e.g*. DANDELOT, 2004 ; RUAUX, 2008 ; SARAT *et al*., 2015a, 2015b), on peut supposer des effets néfastes sur les Odonates et les niveaux trophiques inférieurs. En effet, les arthropodes prédateurs peuvent être impactés négativement du fait de la réduction de la disponibilité en proies dans les biotopes envahis par des plantes invasives (LITT *et al*., 2014). Par ailleurs, les plantes exotiques ayant tendance à éliminer une grande diversité de plantes natives par concurrence, les macrophytes servant de supports de ponte et d'habitats larvaires sont d'autant moins diversifiés dans les milieux envahis.

Conclusion et perspectives

Notre étude montre que plusieurs espèces d'Odonates à ponte endophytique semblent utiliser des plantes exotiques envahissantes pour la ponte. En outre, dans le cas des jussies, nous attestons qu'il ne s'agit pas uniquement de tentatives mais que des œufs sont insérés avec succès et que l'éclosion et le développement jusqu'à l'émergence sont possibles. Les Odonates à ponte endophytique sont vraisemblablement plus opportunistes que la littérature ne le suggère. Cependant, nous manquons de références sur l'évolution des communautés d'Odonates suite à l'envahissement par une plante exotique et les modifications que cela induit (lumière, envasement, disponibilité en proies, *etc*.). Plusieurs questions peuvent donc être soulevées concernant les réponses des Odonates aux conditions biotiques et physico-chimiques des milieux envahis par des plantes exotiques :

– L'uniformisation des supports de ponte et des habitats larvaires a-t-elle des conséquences sur la diversité et l'abondance en Odonates ? Les espèces généralistes s'adaptent-elles mieux que des espèces plus spécialisées ?
– Si l'insertion des œufs et l'éclosion peuvent se dérouler avec succès, qu'en est-il de la qualité de l'habitat larvaire et de la disponibilité en proies dans ces herbiers denses et souvent monospécifiques ?
– Quels enseignements tirer de ces observations quant à la gestion des espèces exotiques envahissantes ? L'extraction massive d'herbiers, concentrant les œufs et larves, peut-elle constituer parfois un « piège » pour les populations d'Odonates concernées ?
– Si l'impact des plantes exotiques envahissantes sur les Odonates parait limité sur la phase de ponte, quels sont les effets des modifications des conditions physico-chimiques du milieu, en particulier lors d'envahissements massifs ? En cas de conditions défavorables au développement larvaire, ces milieux envahis deviennent-ils alors des pièges écologiques ?

Les plantes exotiques envahissantes sont désormais largement disséminées, notamment dans les habitats créés ou perturbés par l'Homme, et le nombre d'espèces envahissantes continue d'augmenter (*e.g.* SEEBENS *et al*., 2017). Ainsi, les Odonates,

comme les autres espèces natives, sont et seront plus encore confrontés à de nouvelles espèces exotiques et à des changements rapides et parfois profonds de leurs habitats. Au regard des enjeux de conservation, l'adaptation de la faune indigène, dont les Odonates, aux espèces exotiques envahissantes demande à être mieux étudiée.

Remerciements

Nous tenons à remercier Philippe Lambret pour ses relectures, conseils et références bibliographiques relatives à la ponte chez les Odonates. Merci à Andreas Martens pour ses suggestions et références bibliographiques ; à Jean-Pierre Boudot notamment pour avoir recommandé la mise en élevage et à Cédric Vanappelghem pour nous avoir transmis des contacts. Pour nous avoir communiqué leurs observations personnelles ou photographies, nous remercions vivement : Yves Aleman, Lionel Courmont, Jean David, Guillaume Doucet, Régis Krieg-Jacquier, Mathieu Lagarde et Ghislain Riou. Merci à tous les autres odonatologues consultés pour leur retour sur le sujet, mais dont la liste serait trop longue pour être présentée ici. Merci à Flavie Barreda et Mikaël Buord pour l'aide à la détermination de certaines des plantes exotiques. Nous adressons enfin nos plus vifs remerciements à Marie Filipe, Franck Herbrecht, Stéphane Jaulin pour la relecture du manuscrit, ainsi qu'à Manon Hess et Martin Jeanmougin du comité de lecture de *Martinia*.

Travaux cités

AGUESSE P., 1968. *Les Odonates de l'Europe Occidentale, du Nord de l'Afrique et des Îles Atlantiques*. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen, 4. Masson, Paris, 258 pp.

D'AGUILAR J. & DOMMANGET J.-L., 1985. *Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du Nord*. Delachaux et Niestlé, Paris, 341 pp.

ASKEW R.R., 2004. *The dragonflies of Europe (second edition)*. Harley Books, Colchester, 308 pp.

BOUDOT J.-P. & KALKMAN V. J. (eds.), 2015. *Atlas of the Dragonflies and Damselflies of Europe*. KNNV publishing, Utrecht, 381 pp.

BOUDOT J.-P., KALKMAN V.J., AZOPILICUETA AMORIN M., BOGDANOVIĆ T., CORDERO RIVERA A., DEGABRIELE G., DOMMANGET J.-L., FERREIRA S., GARRIGÓS B., JOVIĆ M., KOTARAC M., LOPAU W., MARINOV M., MIHOKOVIĆ N., RISERVATO E., SAMRAOUI B. & SCHNEIDER W., 2009. Atlas of the Odonata of the Mediterranean and North Africa. *Libellula*, supplement 9 : 1-256.

BOUDOT J.-P., GRAND D., WILDERMUTH H. & MONNERAT C., 2017. *Les Libellules de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. 2e édition. Biotope (Collection Parthénope), Mèze, 456 pp.

BROOKS S. & LEWINGTON R., 2004. *Field Guide to the Dragonflies and Damselflies of Great Britain and Ireland – 4th edition*. British Wildlife Publishing, Hampshire, 160 pp.

BURKLE L.A., MIHALJEVIC J.R. & SMITH K.G., 2012. Effects of an invasive plant transcend ecosystem boundaries through a dragonfly-mediated trophic pathway. *Oecologia*, 170 (4) : 1045-1052.

BUSKIRK R. E., & SHERMAN K. J., 1985. The influence of larval ecology on oviposition and mating strategies in dragonflies. *Florida Entomologist,* 68 (1) : 39-51.

CHABROL L., 2005. Observation d'*Altica lythri* sur *Ludwigia grandiflora* en Dordogne. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 33 (1) : 19-20.

CHARRIER M. (coord.), 2013. Les Libellules de Maine-et-Loire. Inventaire et cartographie. *Anjou Nature*, 4 : 1-91.

CONCI C. & NIELSEN C., 1956. *Fauna d'Italia, vol. 1 : Odonata*. Edizioni Calderini, Bologna, 298 pp.

CORBET P.S., 2004. *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata (Revised Edition)*. Harley books, Colchester, 829 pp.

CORBET P. & BROOKS S., 2008. *Dragonflies.* Collins New Naturalist Library, Book 106. HarperCollins, London, 454 pp.

[COTREL N., 2013. *L'impact croissant des espèces exogènes*. Poitou-Charentes Nature <http://www.poitou-charentes-nature.asso.fr/L-impact-croissant-des-especes/> ; consulté le 28/10/2018.]

COUVREUR J.-M., DUFRÊNE M., GOFFART P., VANDEVYRE X., ETIENNE F. & TESTART D., 2008. Nouvelles estimations des effectifs de l'Agrion de Mercure (*Coenagrion mercuriale*) dans la plaine du Biran (Commune de Beauraing, Belgique) avec une analyse des principaux facteurs écologiques expliquant son abondance. *Bulletin de la Société Royale Belge d'Entomologie*, 144 : 101-115.

[DAISIE, 2018. *Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe*. http://www.europe-aliens.org ; consulté le 01/12/2018.]

[DANDELOT S., 2004. *Les* Ludwigia *spp. invasives du sud de la France : historique, biosystématique, biologie et écologie*. Thèse de doctorat, Écologie – Hydrobiologie, Université Paul Cézanne, Aix Marseille III, 207 pp.]

DANDELOT S., ROBLES C., PECH N., CAZAUBON A. & VERLAQUE R., 2008. Allelopathic potential of two invasive alien *Ludwigia* spp. *Aquatic Botany*, 88 (4) : 311-316.

DAUPHIN P., 1996a. Les *Ludwigia* (Oenotheracées), plantes-hôtes des *Galerucella* du groupe *nymphaea* (Col. Chrysomelidae). *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 24 (1) : 49-50.

DAUPHIN P., 1996b. Une pullulation d'*Altica palustris* (Weise) sur *Ludwigia grandiflora* (Michaux). *Bulletin de liaison de l'Association des coléoptéristes de la Région parisienne*, 28 : 38.

DELIRY C. (coord.), 2008. *Atlas illustré des libellules de la région Rhône-Alpes*. Biotope (Collection Parthénope), Mèze, 408 pp.

DIJKSTRA K.-D. B., 2007. *Guide des libellules de France et d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Paris, 320 pp.

DIJKSTRA K.-D. B., KALKMAN V. J., KETELAAR R. & VAN DER WEIDE M. J. T. (coords), 2002. *De Nederlandse libellen (Odonata) – Nederlandse Fauna 4*. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden, 440 pp.

DOMMANGET J.-L., 1987. *Étude faunistique et bibliographique des Odonates de France*. Collection Inventaires de Faune et Flore, fasc. 36. Secrétariat Faune/Flore, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 283 pp.

DOUCET G., 2011. *Clé de détermination des exuvies des Odonates de France – Seconde édition*. Société française d'Odonatologie, Bois d'Arcy, 68 pp.

GOFFART P., DE KNIJF G., ANSELIN A. & TAILLY M. (eds.), 2006. *Les Libellules (Odonata) de Belgique – Répartition, tendance et habitats.* Publication du Groupe de Travail Libellules Gomphus et du Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois (MRW-DGRNE), Série Faune-Flore-Habitats, 1, Gembloux, 398 pp.

GRAND D., 1996. *Coenagrion mercuriale* (Charpentier, 1840). *In* : van Helsdingen P. J., Willemse L. & Speight M. C. D. (eds). *Background information on invertebrates of the Habitats Directive and the Bern Convention – Part II: Mantodea, Odonata, Orthoptera and Arachnida.* Nature and environment, 80, Conseil de l'Europe, Strasbourg, 529 pp..

GRAND D., 2004. *Les Libellules du Rhône.* Muséum, Lyon, 256 pp.

GRAND D., 2013. *Les Libellules de Lyon et de son agglomération.* Grand Lyon – Société Linnéenne de Lyon, 185 pp.

GRAND D. & BOUDOT J.-P., 2006. *Les Libellules de France, Belgique et Luxembourg*. Biotope (Collection Parthénope), Mèze, 480 pp.

[GRETIA, 2010. *Synthèse des connaissances préalable à la déclinaison régionale du Plan national d'actions Odonates en Basse-Normandie*. Rapport, DREAL Basse-Normandie, 148 pp.]

GRUNERT H. 1995. Eiablageverhalten und Substratnutzung von *Erythromma najas* (Odonata: Coenagrionidae). *Braunschweiger Naturkundliche Schriften*, 4 (4) : 769-794.

HEIDEMANN H. & SEIDENBUSCH R. 2002. *Larves et exuvies des libellules de France et d'Allemagne (sauf de Corse)*. Société française d'odonatologie, Bois-d'Arcy, 416 pp.

HELEBRANDOVÁ J. B., PYSZKO P. & DOLNÝ A., 2019. Behavioural phenotypic plasticity of submerged oviposition in damselflies (Insecta: Odonata). *Insects*, 10 : 124 ; doi:10.3390/insects10050124

HOSTETTLER K. & WILDERMUTH H., 2005. *Erythromma lindenii* (Selys, 1840). *In* : Wildermuth H., Gonseth Y. & Maibach A. *Odonata. Les Libellules de Suisse*. Fauna Helvetica 11, CSCF/SES : 140-143.

JOURDE P., 2005. Les libellules de Charente-Maritime – Bilan de sept années de prospection et d'étude des Odonates : 1999-2005. *Annales de la Société des Sciences Naturelles de la Charente-Maritime, supplément* : 1-144.

KELLER R.P., GEIST J., JESCHKE J.M. & KÜHN I., 2011. Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. *Environmental Sciences Europe*, 23 : 17 pp <https://doi.org/10 .1186/2190-4715-23-23>.

KNAUS P., 2005. *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771). *In* : Wildermuth H., Gonseth Y. & Maibach A. *Odonata. Les Libellules de Suisse*. Fauna Helvetica 11, CSCF/SES : 108-111.

LADET A., JULIAND P. & DELIRY C., 2012. *Libellules d'Ardèche – Atlas des libellules du Parc naturel régional des Monts d'Ardèche et du département de l'Ardèche*. FRAPNA 07 / GRPLS / PNR des Monts d'Ardèche, 236 pp.

LAMAND F. (coord.), 2015. *Espèces exotiques envahissantes des milieux aquatiques et associés en France métropolitaine : recueil de fiches d'identification*. Onema, délégation Nord-Est, 173 pp.

LAMBRET P., BESNARD A. & MATUSHKINA N., 2015a. Initial preference for plant species and state during oviposition site selection by an odonate. *Entomological Science*, 18 : 377-382.

LAMBRET P., BESNARD A. & MATUSHKINA N., 2015b. Plant preference during oviposition in the endangered dragonfly *Lestes macrostigma* (Odonata: Zygoptera) and consequences for its conservation. *Journal of Insect Conservation*, 19 : 741-752.

LAMBRET P., RUTTER I., GRILLAS P. & STOKS, R., 2018. Oviposition plant choice maximizes offspring fitness in an aquatic predatory insect. *Hydrobiologia*, 823 (1) : 1-12.

LE DÛ P. & LESPARRE D. (coord.), 2014. *Les libellules des Côtes-d'Armor – Guide atlas des Odonates*. VivArmor Nature – Ginkgo, Paris, 95 pp.

LITT A. R., CORD E. E., FULBRIGHT T. E. & SCHUSTER G. L., 2014. Effects of invasive plants on arthropods. *Conservation Biology*, 28 (6) : 1532-1549.

LIVORY A., SAGOT P., SCOLAN P. & LACOLLEY E. (coord.), 2012. Atlas des Libellules de la Manche. *Les Dossiers de Manche-Nature*, 9 : 1-192.

[LOUBOUTIN B., JAULIN S. & HOUARD X., 2017. *Étude des populations d'Agrion de Mercure et de la gestion de ses habitats rhodaniens sur le secteur de Donzère (26) et Viviers (07) – Troisième année d'étude et synthèse*. Office pour les insectes et leur environnement, Rapport, 52 pp.]

MARTENS A., 1992. Egg deposition rates and duration of oviposition in *Platycnemis pennipes* (Pallas) (Insects: Odonata). *Hydrobiologia*, 230 (1) : 63-70.

MARTENS A., 1994. Field experiments on aggregation behaviour and oviposition in *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Advances in Odonatology*, 6 : 49-58.

MARTENS A., 1996. *Die Federlibellen Europas: Platycnemididae*. Westarp-Wiss, Magdeburg / Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 149 pp.

MARTENS A., 2001. Initial preference of oviposition sites: discrimination between living and dead plant material in *Sympecma fusca* and *Coenagrion caerulescens* (Odonata: Lestidae, Coenagrionidae). *European Journal of Entomology*, 98 (1) : 121-123.

MARTENS A. & WIMMER W., 1997. Die Pokaljungfer *Cercion lindenii* (Selys) im nördlichen Vorharz (Odonata: Coenagrionidae). *Braunschweiger Naturkundliche Schriften*, 5 (2) : 343-352.

MATUSHKINA N. A. & GORB S. N., 2002. A check-list of substrates for endophytic oviposition of some European dragonflies (Insecta: Odonata). *The Kharkov Entomological Society Gazette*, 10 (1-2) (2003) : 108-118 [en russe].

MATUSHKINA N. & GORB S., 2007. Mechanical properties of the endophytic ovipositor in damselflies (Zygoptera, Odonata) and their oviposition substrates. *Zoology*, 110 : 167-175.

MATUSHKINA N. A. & LAMBRET P. H., 2011. Ovipositor morphology and egg laying behaviour in the dragonfly *Lestes macrostigma* (Zygoptera: Lestidae). *International Journal of Odonatology*, 14 (1) : 69–82.

MATUSHKINA N., LAMBRET P. & GORB S., 2016. Keeping the golden mean: plant stiffness and anatomy as proximal factors driving endophytic oviposition site selection in a dragonfly. *Zoology*, 119 (6) : 474-480.

[MERLET F. & HOUARD X., 2012. *Synthèse bibliographique sur les traits de vie de l'agrion de Mercure (*Coenagrion mercuriale *(Charpentier, 1840)) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques.* Office pour les insectes et leur environnement / Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle Paris. 5 pp.]

MERRIT R., MOORE N. W. & EVERSHAM, B.C., 1996. *Atlas of the dragonflies of Britain and Ireland*. ITE Research Publication, No. 9. HMSO, London, 147 pp.

MILLER P., 2004. Common Blue Damselfly – *Enallagma cyathigerum* (Charpentier). *In* : Brooks S. & Lewington R. *Field Guide to the Dragonflies and Damselflies of Great Britain and Ireland*. British Wildlife Publishing, Hampshire : 87-89.

MULLER S. (coord.), 2004. *Plantes invasives en France*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 168 pp.

NELSON B. & THOMPSON R., 2004. *The Natural History of Ireland's Dragonflies*. The National Museums and Galleries of Northern Ireland, Belfast, 454 pp.

OERTLI B., 2005. *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758). *In* : Wildermuth H., Gonseth Y. & Maibach A. *Odonata. Les Libellules de Suisse*. Fauna Helvetica 11, CSCF/SES : 130-133.

PAPAZIAN M., VIRICEL G., BLANCHON Y. & KABOUCHE B., 2017. *Les Libellules de Provence-Alpes-Côte d'Azur*. Biotope, Mèze, 368 pp.

PARR M., 2004. Variable Damselfly – *Coenagrion pulchellum* (Vander Linden). *In* : Brooks S. & Lewington R. *Field Guide to the Dragonflies and Damselflies of Great Britain and Ireland*. British Wildlife Publishing, Hampshire : 82-83.

PARR M. J. & PARR M., 1972. Survival rates, population density and predation in the damselfly *Ischnura elegans*. *Odonatologica*, 1 (3) : 137-141.

PETELCZYC M., DUTARTRE A. & DAUPHIN P., 2006. La jussie (*Ludwigia grandiflora*) plante-hôte d'*Altica lythri* Aubé (Coleoptera Chrysomelidae). Observations *in situ* dans la Réserve Naturelle du Marais d'Orx (Landes) et en laboratoire. *Bulletin de la société linnéenne de Bordeaux,* 141 (34) : 221-228.

PIERALLINI R., 2005. *Anax imperator* Leach 1815. *In* : Wildermuth H., Gonseth Y. & Maibach A. *Odonata. Les Libellules de Suisse*. Fauna Helvetica 11, CSCF/SES : 238-241.

POITOU-CHARENTES NATURE (ed.), 2009. *Libellules du Poitou-Charentes*. Poitou-Charentes Nature, Fontaine-le-Comte, 256 pp.

POPOVA, 1953. *Lichinki strekoz fauny SSSR (Odonata)* [*Larves de libellules dans la faune d'URSS*]. Nauka, Moscou / Leningrad, 235 pp (en russe).

[POULIN B., HILAIRE S., LEFEBVRE G., BECK N. & WILLM L., 2015. *Suivi scientifique des opérations de contrôle des jussies sur le Canal du Vigueirat – 2012-2015.* Tour du Valat, Arles, 25 pp.]

PROT J.-M., 2001. *Atlas commenté des Insectes de Franche-Comté. Tome 2 – Odonates, Demoiselles et Libellules*. OPIE-Franche-Comté, Besançon, 185 pp.

[PURSE B., 2002. *The Ecology and Conservation of the Southern Damselfly (Coenagrion Mercuriale-Charpentier) in Britain*. R&D Technical Report W1-021/TR. Environment Agency, Bristol, 122 pp.]

REBORA M., PIERSANTI S., DELL'OTTO A., & GAINO E., 2013. The gustatory sensilla on the endophytic ovipositor of Odonata. *Arthropod structure & development*, 42 (2) : 127-134.

ROBERT P.-A., 1958. *Les Libellules (Odonates)*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 366 pp.

[ROUQUETTE J. R., 2005. *The ecology and conservation requirements of the Southern Damselfly (*Coenagrion mercuriale*) in chalkstream and fen habitats*. R&D Technical report W1-066 (Thesis). University of Liverpool, UK, 159 pp.]

[RUAUX B., 2008. *Les plantes envahissantes des corridors fluviaux : traits biologiques, impacts de* Ludwigia peploides *et* Ludwigia grandiflora *en Loire moyenne et implications pour la gestion*. Thèse de doctorat, Sciences de la vie – Écologie, Université François Rabelais, Tours, 278 pp.]

SAMWAYS M. J. & TAYLOR S., 2004. Impacts of invasive alien plants on Red-Listed South African dragonflies (Odonata): working for water. *South African Journal of Science*, 100 (1-2) : 78-80.

SARAT E., MAZAUBERT E., DUTARTRE A., POULET N. & SOUBEYRAN Y., 2015a. *Les espèces exotiques envahissantes : connaissances pratiques et expériences de gestion – Volume 1 : Connaissances pratiques*. Onema (Collection Comprendre pour agir) : 252 pp.

SARAT E., MAZAUBERT E., DUTARTRE A., POULET N., & SOUBEYRAN Y., 2015b. *Les espèces exotiques envahissantes dans les milieux aquatiques : connaissances pratiques et expériences de gestion – Volume 2 : Expériences de gestion*. Onema (Collection Comprendre pour agir) : 240 pp.

SCHIEMENZ H., 1953. *Die Libellen unserer Heimat*. Urania-Verlag, Jena, 154 pp.

SCHORR M., 1990. *Grundlagen zu einem Artenhilfprogramm Libellen der Bundesrepublik Deutschland.* Ursus, Bilthoven, 512 pp.

SEEBENS H., BLACKBURN T. M., DYER E. E. *et al.*, 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications* 8 : 14435.

SIEMENS T. J. & BLOSSEY B., 2007. An evaluation of mechanisms preventing growth and survival of two native species in invasive bohemian knotweed (*Fallopia ×bohemica*, Polygonaceae). *American Journal of Botany*, 94 (5) : 776-783.

SIVA-JOTHY M., 2004. Banded Demoiselle – *Calopteryx splendens* (Harris). *In* : Brooks S. & Lewington R. *Field Guide to the Dragonflies and Damselflies of Great Britain and Ireland*. British Wildlife Publishing, Hampshire : 61-62.

SIVA-JOTHY, M. T., GIBBONS D. W. & D. PAIN, 1995. Female oviposition-site preference and egg hatching success in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37 : 39-44.

SMALLSHIRE D. & SWASH A., 2004. *Britain's Dragonflies. A guide to the identification of the damselflies and dragonflies of Great Britain and Ireland*. WILD Guides Ltd., Old Basing, Hampshire, 168 pp.

STARK W., 1977. Ein Teich in der Steiermark (Österreich) als Lebensraum für 40 mitteleuropäische Libellenarten. *Entomologische Zeitschrift*, 22 : 249-263.

SUHONEN J., SUUTARI E., KAUNISTO K. M. & KRAMS I., 2013. Patch area of macrophyte *Stratioites aloides* as a critical resource for declining dragonfly *Aeshna viridis*. *Journal of Insect Conservation*, 17 : 393-398.

THOMPSON D. J., ROUQUETTE J. R. & PURSE B. V., 2003. *Ecology of the Southern Damselfly*. Conserving Natura 2000 Rivers Ecology Series No. 8. English Nature, Peterborough, 26 pp.

[UICN, 2018. *Programme « espèces »*. https://uicn.fr/especes/ ; consulté le 01/12/2018.]

VILÀ M., ESPINAR J. L., HEJDA M., HULME P. E., JAROŠÍK V., MARON J. L., PERGL J., SCHAFFNER U., SUN Y. & PYŠEK P., 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, 14 (7) : 702-708.

WESENBERG-LUND C., 1913. Odonatenstudien. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 6 : 155-228.

WILDERMUTH H., 1994. Habitatselektion bei Libellen. *Advances in Odonatology*, 6 : 223-257.

WILDERMUTH H., GONSETH Y. & MAIBACH A., 2005. *Odonata. Les Libellules de Suisse*. Fauna Helvetica 11, CSCF/SES, 398 pp.