



**HAL**  
open science

# Mouvement des insectes aquatiques émergents dans les environnements terrestres : influence de la morphologie, des réserves énergétiques et du paysage

Rémi Gerber

## ► To cite this version:

Rémi Gerber. Mouvement des insectes aquatiques émergents dans les environnements terrestres : influence de la morphologie, des réserves énergétiques et du paysage. Biodiversité et Ecologie. Université de Rennes, 2022. Français. NNT : 2022REN1B068 . tel-04339286

**HAL Id: tel-04339286**

**<https://theses.hal.science/tel-04339286>**

Submitted on 13 Dec 2023

**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.

# THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE DE RENNES 1

ÉCOLE DOCTORALE N° 600

*École doctorale Écologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation*

Spécialité : Ecologie et évolution

Par

**Rémi GERBER**

## **Mouvement des insectes aquatiques émergents dans les environnements terrestres : influence de la morphologie, des réserves énergétiques et du paysage**

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 12/12/2022

Unité de recherche : UMR CNRS 6553 ECOBIO

### **Rapporteurs avant soutenance :**

Philippe Usseglio-Polatera Professeur, Université de Lorraine, Metz

Annie Ouin Professeure, INP de Toulouse, INRAE, Auzeville-Tolosane

### **Composition du Jury :**

Présidente : Annie Ouin Professeure, INP de Toulouse, INRAE, Auzeville-Tolosane

Examineurs : Fanny Colas Maître de conférences, Université Lyon 1, Lyon

Maria Alp Ingénieur de recherche INRAE, Villeurbanne

Rapporteur : Philippe Usseglio-Polatera Professeur, Université de Lorraine, Metz

Directeur de thèse : Christophe Piscart Directeur de recherche CNRS, ECOBIO, Rennes

Co-directeur de thèse : Benjamin Bergerot Maître de conférences, Université de Rennes 1, Rennes

Membre : Jean-Marc Roussel Directeur de recherche INRAE, DECOD, Rennes

# Table des matières

---

<b>REMERCIEMENTS.....</b>	<b>5</b>
<b>LISTE DES ARTICLES .....</b>	<b>7</b>
<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE .....</b>	<b>8</b>
<b>A. LES MÉTA-ÉCOSYSTÈMES.....</b>	<b>8</b>
A.1. Présentation des méta-écosystèmes.....	8
A.2. Interactions entre écosystèmes aquatiques et terrestres .....	11
<b>B. LES INSECTES AQUATIQUES EMERGENTS.....</b>	<b>18</b>
B.1. Diversité et écologie .....	18
B.2. Rôles dans les écosystèmes terrestres .....	20
<b>C. MOUVEMENTS DES INSECTES AQUATIQUES EMERGENTS .....</b>	<b>21</b>
C.1. Mouvements longitudinaux et latéraux .....	21
C.2. Méthodes pour étudier les insectes aquatiques adultes dans les écosystèmes terrestres.....	22
C.3. Étudier le mouvement par le vol .....	23
C.4. Influence du paysage sur le vol .....	25
<b>D. STRUCTURATION ET OBJECTIFS DE LA THESE.....</b>	<b>27</b>
<b>CHAPITRE 1 MATÉRIELS ET MÉTHODES.....</b>	<b>28</b>
<b>1.1. LE CONTEXTE BRETON .....</b>	<b>28</b>
<b>1.2. ÉCHANTILLONNAGE DES INSECTES AQUATIQUES EMERGENTS .....</b>	<b>30</b>
1.2.1. Méthodes d'échantillonnage.....	30
1.2.2. Programme de science participative .....	32
1.2.3. Sites échantillonnés .....	33
<b>1.3. RESERVES ENERGETIQUES : DOSAGES ET ANALYSES .....</b>	<b>34</b>
1.3.1. Dosage des substrats énergétiques .....	34
1.3.2. Analyses statistiques.....	36
<b>1.4. MORPHOLOGIE : MESURES ET ANALYSES .....</b>	<b>37</b>
1.4.1. Identification et photographies .....	37
1.4.2. Mesures des paramètres morphologiques .....	39
1.4.3. Analyses statistiques.....	41

<b>1.5.</b>	<b>PRISE EN COMPTE DE L'ALLOMETRIE.....</b>	<b>43</b>
<b>1.6.</b>	<b>ANALYSES PAYSAGERES .....</b>	<b>45</b>
1.6.1.	Sélection du site d'étude .....	45
1.6.2.	Échantillonnage des insectes.....	46
1.6.3.	Décollage des insectes aquatiques .....	48
1.6.4.	Données environnementales.....	48
1.6.5.	Prédiction avec <i>Random Forest</i> .....	51
<b>CHAPITRE 2 TRAITS BIOLOGIQUES LIES AU VOL.....</b>		<b>52</b>
<b>2.1.</b>	<b>INTRODUCTION .....</b>	<b>52</b>
<b>2.2.</b>	<b>LES SUBSTRATS ENERGETIQUES DES INSECTES AQUATIQUES EMERGENTS SONT DETERMINES PAR LA TAILLE, LE SEXE, LA FORMATION D'ESSAIMS, ET LES STRATEGIES DE DISPERSION (ARTICLE 1) .....</b>	<b>55</b>
2.2.1.	Résumé .....	56
2.2.2.	Introduction .....	57
2.2.3.	Materials and Methods.....	59
2.2.4.	Results.....	63
2.2.5.	Discussion .....	74
2.2.6.	Conclusion .....	77
2.2.7.	References .....	77
2.2.8.	Supplementary information: the site effects methods .....	81
<b>2.3.</b>	<b>CLASSIFICATION DES CAPACITES DE VOL DES INSECTES AQUATIQUES BASEE SUR LA MORPHOLOGIE : UN PREMIER ESSAI (ARTICLE 2).....</b>	<b>82</b>
2.3.1.	Résumé .....	82
2.3.2.	Introduction .....	83
2.3.3.	Materials and Methods.....	85
2.3.4.	Results.....	89
2.3.5.	Discussion .....	98
2.3.6.	Conclusion .....	101
2.3.7.	References .....	102
2.3.8.	Supplementary information: sexual dimorphism .....	105
<b>2.4.</b>	<b>CORRELATIONS ENTRE TRAITS MORPHOLOGIQUES ET RESERVES ENERGETIQUES ....</b>	<b>107</b>
2.4.1.	Méthodes .....	107
2.4.2.	Résultats et discussions.....	108
2.4.3.	Perspectives .....	111
<b>2.5.</b>	<b>DISCUSSION .....</b>	<b>111</b>



<b>CHAPITRE 3 INFLUENCE DU PAYSAGE SUR LA DISTRIBUTION DES INSECTES AQUATIQUES .....</b>	<b>114</b>
<b>3.1. INTRODUCTION .....</b>	<b>114</b>
<b>3.2. LE ROLE DU RESEAU HYDROGRAPHIQUE POUR L'ETUDE DES INSECTES AQUATIQUES EMERGENTS A L'ECHELLE DU PAYSAGE (ARTICLE 3).....</b>	<b>118</b>
3.2.1. Résumé .....	118
3.2.2. Introduction .....	119
3.2.3. Materials and Methods.....	120
3.2.4. Results and Discussion.....	123
3.2.5. Conclusion .....	125
3.2.6. References .....	126
<b>3.3. COMPARAISONS AVEC LES MODELES DE DECROISSANCE PUBLIES .....</b>	<b>129</b>
3.3.1. Méthodes .....	129
3.3.2. Résultats et discussion .....	130
<b>3.4. PREDICTION DE LA DISTRIBUTION DES INSECTES AQUATIQUES DANS LES ENVIRONNEMENTS TERRESTRES (ARTICLE 4).....</b>	<b>134</b>
3.4.1. Résumé .....	134
3.4.2. Introduction .....	136
3.4.3. Methods .....	140
3.4.4. Results.....	145
3.4.5. Discussion .....	147
3.4.6. References .....	150
3.4.7. Supplementary information .....	154
<b>3.5. DISCUSSION .....</b>	<b>157</b>
<b>DISCUSSION GENERALE.....</b>	<b>161</b>
<b>4.1. LE MOUVEMENT DES INSECTES AQUATIQUES ADULTES : LIEN ENTRE TRAITS BIOLOGIQUES ET PAYSAGE .....</b>	<b>162</b>
4.1.1. La morphologie influence-t-elle la qualité des prédictions de distribution ?...162	
4.1.2. Relation entre la distance à l'eau et le type de mouvement.....163	
<b>4.2. INTEGRATION DES INSECTES AQUATIQUES DANS LES ECOSYSTEMES TERRESTRES : « AQUATICSCAPE » .....</b>	<b>164</b>
4.2.1. Abondance des insectes aquatiques dans les écosystèmes terrestres .....	165
4.2.2. Distribution dans les écosystèmes terrestres .....	165
4.2.3. Qualité nutritionnelle .....	166

<b>CONCLUSION.....</b>	<b>168</b>
<b>LIMITES ET PERSPECTIVES.....</b>	<b>169</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>172</b>
<b>ANNEXES.....</b>	<b>193</b>
<b>ANNEXE 1 PROTOCOLES POUR LES SCIENCES PARTICIPATIVES.....</b>	<b>194</b>
<b>ANNEXE 2 REFERENCES UTILISEES POUR L'IDENTIFICATION DES INSECTES AQUATIQUES</b>	
<b>ADULTES.....</b>	<b>203</b>
<b>ANNEXE 3 CATALOGUES DES AILES D'INSECTES AQUATIQUES.....</b>	<b>205</b>
<b>ANNEXE 4 STICKY TRAPS : CONSTRUCTION, TERRAIN ET LABORATOIRE .....</b>	<b>212</b>
<b>ANNEXE 5 PROJET EUROPONDS .....</b>	<b>220</b>

# REMERCIEMENTS

---

Même si la thèse est une aventure assez solitaire, de nombreuses personnes sont impliquées, de près ou de loin, du début à la fin, ou bien juste de façon passagère. Je tiens à dire merci toutes ces personnes.

Merci d'abord à mes trois encadrants, Benjamin Bergerot, Christophe Piscart et Jean-Marc Roussel, qui chacun à leur façon m'ont permis d'avancer depuis le concours doctoral, jusqu'aux nombreuses relectures des manuscrits.

Merci à mes rapporteurs et examinatrices, Annie Ouin et Philippe Usseglio-Polatera, Fanny Colas et Maria Alp pour leur lecture attentive et tous les conseils et discussions qui ont suivis ma soutenance.

Grand merci à Romain Georges, qui a été là pour les toutes les sessions de terrains, les mains dans la colle. Merci à Jean-Pierre Caudal pour l'aide dans l'élaboration, le design et la construction des fameux « *sticky traps* ». Merci à Guillaume Bouger pour l'installation de la super bino Leica dont j'ai bien profité. Merci à Maxime Gerber pour la formation sur les insectes aquatiques et à Laura Pellan pour les aides/échanges dans l'identification. Merci à tous ceux présents dans le centre optique (notamment Aurélien Ridet et Olivier Jambon), même si les taxons identifiés n'étaient pas les mêmes, nous partagions le même combat.

Énormes merci à toutes les personnes impliquées dans le programme de science participative. Mention spéciale à Lionel Picard, ex-GRETIA qui m'a mis en lien avec de nombreuses organisations, et qui a assuré un suivi de ce programme. Merci au GRETIA qui a fourni une bonne partie des échantillons utilisés dans cette thèse. Merci à Jean-Pierre Pichard et Romain Bazire de la RNR des étangs du Petit et du Grand Loc'h, à Anthony Le Gall et son équipe, de la maison de la rivière à Sizun, à Sébastien Gautier de l'OFB et Matthieu et Pauline qui ont assurés les prélèvements, à Aurélien Fritot, du syndicat mixte du bassin versant du Linon, à Annegret Nicolai de la station biologique de Paimpont, à Anne-Laure Caudal de la fédération de pêche 56, à Clément Gouraud et le lycée agricole de Saint Aubin du Cormier et à Hugues Lefranc du Marais noir de Saint-Coulban.s

## *Remerciements*

Merci également à Lilian Cabon, stagiaire de M2, pour son super travail (dosage, analyses, terrain, rédaction etc). Merci aux autres stagiaires, qui ont donné des coups de main ponctuels, Séréna, Marie, Iris... Merci à Justine Royer, qui a décollé à elle seule la moitié des insectes et écrit le protocole.

Merci à Hugues Boussard pour les échanges sur les analyses paysagères. Merci à Thomas Houet pour les vols drones, et le « service après-vente ».

Merci à l'équipe de l'administration pour leur efficacité, gentillesse et conseils, Patricia, Isabelle, Bertrand et Valérie à ECOBIO, et Gervaise à l'INRAE.

Merci aux collègues de bureau, qui s'est bien renouvelé durant les 3 ans. Merci à Mathieu Toutain, à Camila Léandro pour les discussions et conseils statistiques et d'analyses. Merci à Benjamin Andrieux et Sarah coffinet. Merci à Gbenga, toujours positif et à Benjamin, qui m'a supporté pendant 3 ans.

Merci aux collègues doctorants, anciens et nouveaux, et également aux non doctorants avec qui j'ai pu échanger et/ou boire des coups.

Merci merci à la fine équipe des copains de boisson, de raclette, de mojito, de repas du midi etc.

Merci à ma famille, même si j'étais un peu loin pendant trois ans, je savais que je pouvais compter sur eux, et les relectures !

Et merci à Juliette, pour tout.

# LISTE DES ARTICLES

---

## **Article 1 : Accepté dans *Freshwater Biology***

Gerber R, Cabon L, Roussel JM, Bergerot B. Body stores of emergent aquatic insects are associated with body size, sex, swarming behaviour, and dispersal strategies. *Freshwater biology*. 2022. <https://doi.org/10.1111/fwb.14003>

## **Article 2 : Soumis dans *Organisms Diversity & Evolution***

Gerber R, Piscart C, Roussel JM, Bergerot B. Morphology-based classification of the flying capacities of aquatic insects: a first attempt.

## **Article 3 : Publié dans *Water***

Gerber R, Bergerot B, Georges R, Roussel JM, Piscart C. The Role of Hydrographic Mapping in the Study of Emerging Aquatic Insects on the Landscape Scale. *Water*. 2022 ;14(19):3019. <https://doi.org/10.3390/w14193019>

## **Article 4 : rédigé pour soumission dans *Landscape Ecology***

Gerber R, Piscart C, Roussel JM, Georges R, Houet T, Bergerot B. Prediction of the inland distribution of aquatic insect insects.

# INTRODUCTION GÉNÉRALE

---

## A. LES MÉTA-ÉCOSYSTÈMES

### A.1. Présentation des méta-écosystèmes

L'écologie des écosystèmes s'intéresse aux interactions entre les communautés d'organismes et leur environnement physique dans un espace délimité (Loreau 2010). La théorie des écosystèmes considère la circulation de matière et d'énergie au sein des réseaux trophiques, allant des producteurs primaires aux prédateurs et décomposeurs (Drouin et Serres 1993). Cette approche peut s'appliquer à tous les milieux et à l'échelle de la terre entière, d'un bassin versant ou bien d'un champ (Chapin et al. 2011). Les écosystèmes, loin d'être des entités isolées les unes des autres, sont connectés spatialement et temporellement (Polis et al. 1997). L'interconnexion des écosystèmes a été conceptualisée par Loreau et al. (2003) dans le cadre des méta-écosystèmes. Ce cadre peut être considéré comme une extension des méta-populations et des méta-communautés (Loreau et al. 2003). Une méta-population est un ensemble de populations d'une même espèce séparées spatialement mais interconnectées *via* la dispersion d'individus (Hanski 1998). Par extension, le cadre des méta-communautés considère les flux de populations d'espèces entre communautés (Guichard 2017). Il prend également en compte l'effet de l'environnement afin de comprendre les facteurs déterminant la coexistence d'espèces et la biodiversité entre les habitats (Holyoak et al. 2005). Le cadre des méta-écosystèmes intègre les principes des méta-communautés et ceux de l'écologie du paysage (Guichard 2017; Little et al. 2022). Le méta-écosystème est défini comme un ensemble d'écosystèmes reliés par des flux d'énergie, de matière et d'organismes traversant les écotones (Loreau et al. 2003). Ces flux connectent les écosystèmes les uns aux autres par des processus physiques (par exemple le lessivage de nutriments ou la gravité qui fait tomber les feuilles de la ripisylve dans l'eau) ou par des mouvements d'organismes (Encadré 1) (Gounand et al. 2018). Les premiers modèles de méta-écosystème ne considéraient que la dispersion (Encadré 1) comme mouvement des organismes, mais d'autres types de mouvements sont maintenant intégrés dans ce cadre tels que ceux liés à la migration, à la recherche de nourriture et aux cycles de vie (Gounand et al. 2018).

### Encadré 1. Définitions

**Ecotones** : zone de transition entre deux écosystèmes, comme la lisière d'une forêt ou la ripisylve.

**Mouvement d'un organisme** : correspond à tous les comportements entraînant le déplacement de l'organisme d'un point A à un point B. Cela inclut la dispersion, les mouvements liés au cycle de vie, à la migration et à la recherche de nourriture (Gounand et al. 2018). Nous reconnaissons que la séparation en quatre grands types de mouvements peut être sujette à discussion car la motivation initiale d'un organisme, par exemple la recherche de nourriture peut entraîner une dispersion effective.

**Dispersion** : mouvement d'individus d'une population à une autre conduisant à une reproduction réussie au sein de la nouvelle population et entraînant potentiellement un flux de gènes (Raffard et al. 2021). Le terme « dispersion » est parfois utilisé dans la littérature sur les insectes aquatiques pour parler des distances d'éloignements à la source d'émergence (dispersion latérale ou longitudinale) et ne renvoie pas à une reproduction réussie au sein d'une nouvelle population. Dans ce cas, nous parlerons de mouvements latéraux ou mouvements longitudinaux.

**Mouvement du cycle de vie** : mouvements entre écosystèmes se produisant dans la vie d'un organisme pour compléter son développement ontogénique et accomplir son cycle de vie. Cela comprend la reproduction, l'oviposition et le décès ultérieur (Gounand et al. 2018).

**Mouvement de recherche de nourriture** : tout mouvement consistant à chercher et à se déplacer jusqu'à une source de nourriture (Gounand et al. 2018).

**Transfert** : Une des étapes de la dispersion, c'est-à-dire le passage à travers une matrice entre le lieu d'immigration et le lieu d'émigration (Baguette et al. 2013).

**Trajectoire** : le chemin emprunté par les individus lors d'un mouvement, en référence à la théorie de l'écologie du mouvement (Baguette et al. 2014).

**Subsidies** : Ce terme n'a pas d'équivalent français. Littéralement, il se traduit par subvention ou aide financière. Ce mot désigne le flux d'énergie ou de matière organique provenant d'un écosystème et allant vers un autre (Polis et al. 1997). Les *subsidies* peuvent être induits par des processus physiques (vent, gravité) ou des mouvements d'organismes.

Les écosystèmes peuvent être connectés de deux façons différentes en fonction de leurs caractéristiques : soit par la dispersion, soit par des « *subsidies* » (Encadré 1) (Leroux et Loreau 2012). La dispersion connecte deux écosystèmes aux propriétés biotiques et abiotiques similaires permettant la survie de l'organisme disperseur, tandis que les *subsidies* connectent des écosystèmes différents (Polis et al. 2004). Les *subsidies* sont surtout liés aux interfaces des écosystèmes (Schindler et Smits 2017) et peuvent être dus à des processus physiques ou des mouvements d'organismes liés aux cycles de vie et à la recherche de nourriture (Figure 1). Selon Gounand et al. (2018), il est possible de conceptualiser un gradient de connexion des méta-écosystèmes, avec d'un côté les écosystèmes similaires connectés par la dispersion (par exemple deux mares éloignées), et de l'autre côté les

## Introduction Générale

écosystèmes contrastés connectés par des *subsidies*. Les organismes dispersants peuvent être considérés comme des *subsidies* lors de leurs transferts (Encadré 1) à travers la matrice paysagère s'ils interagissent avec l'écosystème dans lequel ils passent (par exemple s'ils servent de proies ; Massol et al. 2017). Les insectes aquatiques représentent des flux de dispersion, par exemple lorsqu'ils connectent deux mares éloignées. Ils représentent des *subsidies*, lorsqu'ils interagissent avec les écosystèmes terrestres pendant leurs différents mouvements (cycle de vie, recherche de nourriture ou étape du transfert).

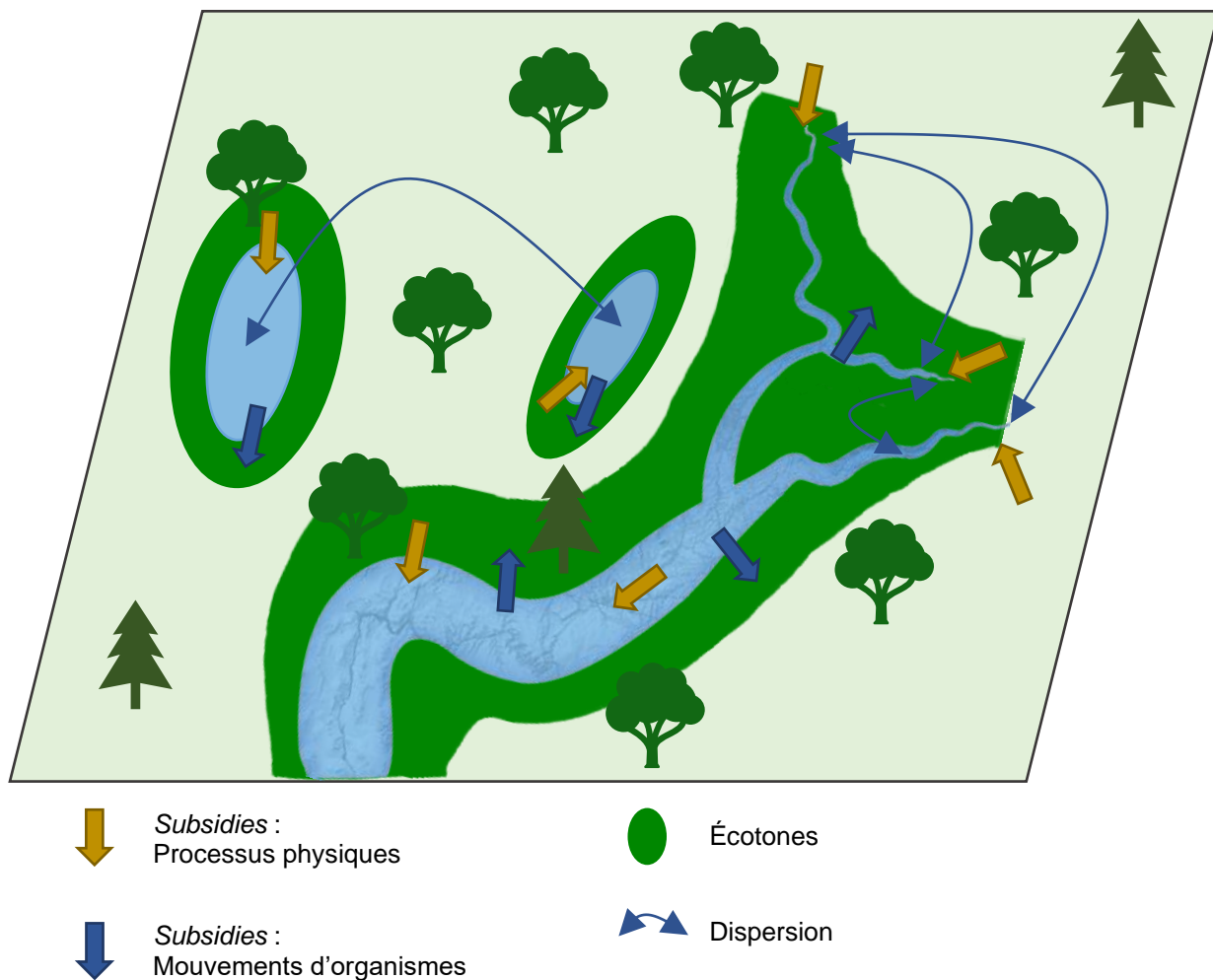


Figure 1 **Connexions entre écosystèmes.** Exemple des écosystèmes aquatiques et terrestres, figure modifiée à partir de Gounand et al. (2018). Les écosystèmes aux conditions biotiques et abiotiques similaires sont connectés par la dispersion (par exemple les étangs et les têtes de bassin versant), les écosystèmes différents sont connectés *via* les écotones par des *subsidies* dirigés par des processus physiques (gravité, vent ou courant) ou biologiques (mouvement des insectes aquatiques).



Bien que le concept de méta-écosystème soit basé sur des modèles très conceptuels (Massol et al. 2011; Marleau et Guichard 2019), de nombreuses recherches ont choisi de s'ancrer de ce cadre théorique. Par exemple, des études se sont concentrées sur les flux d'éléments entre différents écosystèmes comme le carbone (Jenerette et Lal 2007; Battin et al. 2008; Fenner et Freeman 2013) ou le phosphore (Wetzel et al. 2009). Certains articles essaient de définir les propriétés émergentes des méta-écosystèmes, en étudiant les dynamiques sources et puits (Gravel et al. 2010a), et le lien entre les échelles locale-globale (Gravel et al. 2010b). D'autres articles s'intéressent aux mouvements de mammifères comme le renard polaire (Carscallen et Romanuk 2012), les rennes (Hansen et al. 2019) et les élans (MacSween et al. 2019), et à leur impact au travers de plusieurs écosystèmes. Le cadre des méta-écosystèmes est en particulier adapté aux études sur les *subsidies* entre écosystèmes très contrastés. Notamment, de nombreuses études se sont portées sur les connexions terrestres-aquatiques, soit sur les milieux intertidaux, et les flux entre océans et continents (Varpe et al. 2005; Tortajada et al. 2011; Menge et al. 2015; Littles et al. 2018; Hayduk et al. 2019) ; soit sur les milieux d'eau douce et les flux réciproques entre écosystèmes aquatiques et terrestres (Baxter et al. 2005; Bartels et al. 2012; Little et Altermatt 2018; Ryo et al. 2018; Klemmer et al. 2020).

### **A.2. Interactions entre écosystèmes aquatiques et terrestres**

Les interactions entre écosystèmes aquatiques et terrestres ne sont pas toujours explicitement reliées au cadre théorique des méta-écosystèmes. En effet, les études sur le couplage entre écosystèmes sont généralement issues du domaine de l'écologie des écosystèmes (comme Naiman et al. 2002; Sitters et al. 2015) alors que le concept de méta-écosystème vient historiquement de l'écologie des populations et des communautés (Loreau et al. 2003). Les interactions aquatiques-terrestres représentent cependant un cas d'étude des dynamiques entre écosystèmes (Massol et al. 2017).

#### **Historique**

Même si les écosystèmes terrestres et aquatiques partagent de nombreuses caractéristiques en termes de structure et de fonction (Hairston et al. 1960), ils ont été traditionnellement étudiés séparément car faisant partie de disciplines et d'institutions différentes (Soininen et al. 2015). Néanmoins, certaines recherches se sont intéressées très tôt aux interactions entre ces deux écosystèmes. On peut noter l'existence de programmes d'étude (programme biologique international,

## *Introduction Générale*

PBI) sur la productivité des écosystèmes aquatiques et terrestres via l'étude des flux de matière et d'énergie dès 1960 (Lévêque 2013). En 1970, un article souligne que les insectes aquatiques peuvent se déplacer latéralement aux cours d'eau (Hynes 1970). Svensson (1974) s'intéresse déjà à la distance d'éloignement aux cours d'eau des trichoptères, même si aucune notion de flux n'est évoquée. Dès les années 1980, plusieurs articles suspectent les insectes aquatiques de transférer des contaminants des écosystèmes aquatiques aux écosystèmes terrestres comme les radionucléides (Burkhardt et al. 1983) et les PCBs (polychlorobiphényles) (Larsson 1984). L'intégration des insectes aquatiques dans les réseaux trophiques terrestres a également été étudiée. Deux études successives quantifient la quantité d'insectes émergents d'une rivière à  $23,1 \text{ g.m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  (Jackson et Fisher 1986) puis le ratio d'insectes aquatiques par rapport aux insectes terrestres, 25,3 % à 5 m et 10,7 % à 150 m (Jackson et Resh 1989). Delettre et al. (1992) ont commencé à inclure l'écologie du paysage dans les échanges entre milieux aquatiques à terrestres avec comme objet d'étude les chironomes (Diptère : Chironomidae). En plus des insectes aquatiques émergents, d'autres animaux ont été étudiés à travers le prisme des interactions aquatiques-terrestres. En effet, Johnston et Naiman (1987) soulignent l'influence du castor sur la dynamique des interfaces aquatiques-terrestres. Les saumons sont reconnus comme modifiant les réseaux trophiques terrestres et d'eau douce, et même les cycles géochimiques (Gende et al. 2002; Naiman et al. 2002). Les interfaces entre écosystèmes aquatiques et terrestres ont également suscité de l'intérêt. Gregory et al. (1991) proposent un modèle d'écosystème basé sur les zones riveraines et qui met en lumière les liens entre écosystèmes terrestres et aquatiques, tout en prenant en compte le relief fluvial et les processus géomorphologiques. Bien que les exemples ci-dessus montrent que les interactions entre écosystèmes aquatiques et terrestres suscitaient déjà de l'intérêt avant les années 2000 (Figure 2), il n'y avait pas de cadre théorique permettant de relier toutes ces recherches. L'article de Polis et al. (1997) a permis de donner un cadre d'étude à ces interactions, et il a également synthétisé les types de flux existant entre écosystèmes terrestres et aquatiques. La nature des flux est très variée. Les flux sont souvent séparés, entre ceux émis par les écosystèmes terrestres et reçus par les écosystèmes aquatiques (flux terrestres-aquatiques), et ceux émis par les écosystèmes aquatiques et reçus par les écosystèmes terrestres (flux aquatiques-terrestres).

### **Flux terrestres aquatiques**

Les flux allant des environnements terrestres aux milieux aquatiques ont été très étudiés (Polis et al. 1997). De manière générale, les sujets de recherche sur les flux terrestres-aquatiques portent sur les flux de matière et de nutriments entraînés par la gravité vers les milieux aquatiques (Leroux et

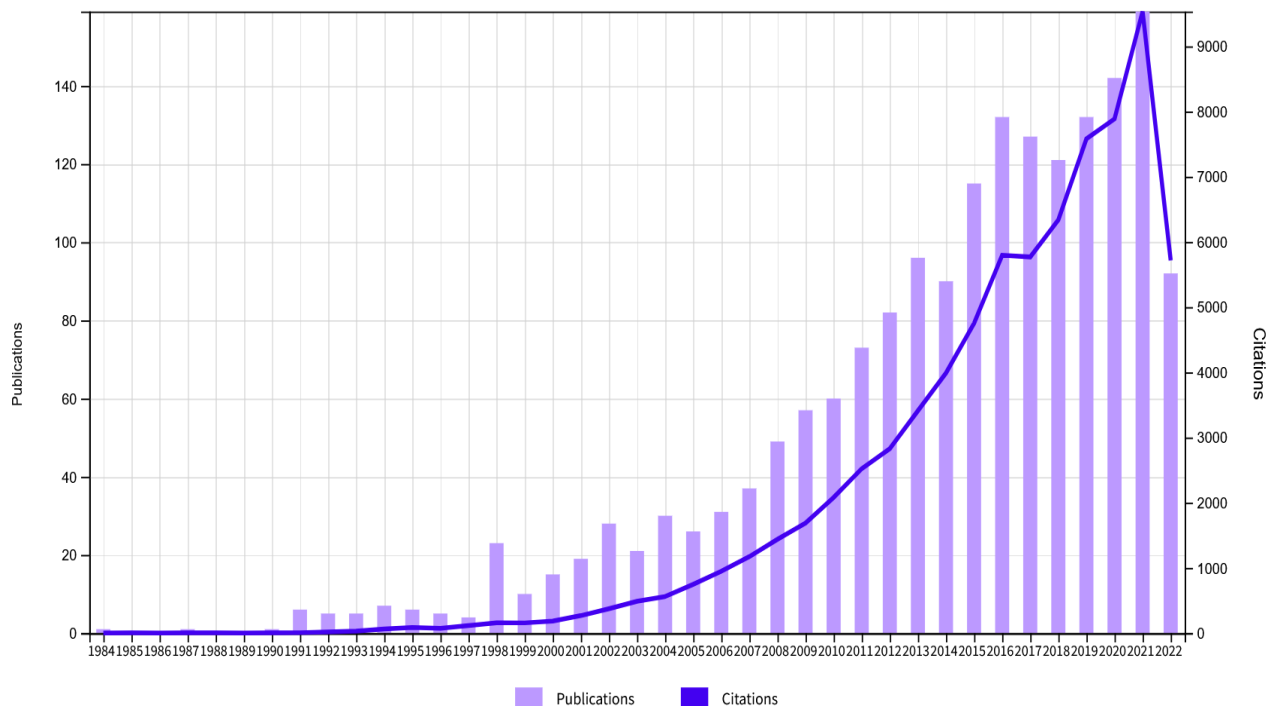


Figure 2 **Nombre de citations et publications d'articles sur le thème des flux terrestres-aquatiques depuis 1984.** Recherche à partir de la base de données de « *Web of science* » ; requête : “terrest\* AND aquat\*” AND “subsid\* OR flux\*”, le 12/09/2022.

Loreau 2012). Les débris végétaux d'origine terrestre (par exemple les feuilles des arbres) constituent une source d'énergie essentielle pour les consommateurs aquatiques (Larsen et al. 2016; Abelho et Descals 2019). Il a été démontré que l'apport en carbone organique terrestre aux cours d'eau est un élément essentiel du métabolisme des cours d'eau (Marecchelli et al. 2011). Les flux terrestres-aquatiques sont aussi contrôlés par le ruissellement de nutriments dissous (phosphore, azote). Ces derniers sont utilisés par les producteurs aquatiques primaires qui nourrissent par la suite les populations d'herbivores et de détritivores (Rosemond et al. 1993). Les nutriments anthropogènes, issus par exemple des fertilisants ou des eaux usées, ont également un fort impact sur les écosystèmes aquatiques (Piscart et al. 2009, 2011). Ils augmentent la productivité de l'écosystème, entraînent une eutrophisation (Roussel et al. 2014) et modifient considérablement l'ensemble des communautés aquatiques (Kitchell et Carpenter 1993).

Les crues enrichissent également les milieux aquatiques. En effet, la matière organique produite sur les terres adjacentes aux cours d'eau pendant les phases sèches augmente la productivité des plantes aquatiques et constitue une riche source de nourriture pour les détritivores qui se déplacent sur les zones inondées en milieu tropical (Winemiller 1990). En plus des flux dus à la gravité et aux crues, il existe également des interactions liées aux mouvements des organismes. Certaines proies

## *Introduction Générale*

terrestres (essentiellement des invertébrés) sont consommées par des prédateurs aquatiques, comme les saumons (Gende et al. 2002).

### **Flux aquatique-terrestre**

Les milieux aquatiques ne sont pas uniquement récepteurs des flux terrestres, mais également émetteurs. On parle de *subsidies* réciproques (Bartels et al. 2012). Les flux aquatiques-terrestres sont souvent considérés comme étant quantitativement moins importants, mais d'une qualité nutritionnelle et énergétique supérieure aux flux terrestres-aquatiques (Schindler et Smits 2017). Il existe deux grandes catégories de flux aquatiques terrestres : les crues et l'export d'animaux. Les crues annuelles sont connues pour enrichir en limon et fertiliser les terres adjacentes (Polis et al. 1997). Pour les grandes rivières, les crues sont vraisemblablement le phénomène physique qui exporte le plus de nutriments du milieu aquatique au milieu terrestre (Schindler et Smits 2017). L'export d'animaux des écosystèmes aquatiques aux écosystèmes terrestres peut être dû à des prédateurs terrestres, aux insectes aquatiques émergents et à d'autres organismes comme les amphibiens (Earl et Semlitsch 2012). Un exemple particulièrement intéressant est celui des saumons. En raison de leur position trophique très élevée et de leur vie marine, les saumons sont naturellement enrichis en  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  par rapport aux écosystèmes terrestres et d'eau douce (Gende et al. 2002). Ces caractéristiques isotopiques ont permis de quantifier l'apport des *subsidies* dérivés des migrations annuelles de saumons (Naiman et al. 2002). Les EPTs (Éphéméroptères, Plécoptères, Trichoptères) représentent 0.03 % de l'export de l'azote total (Francis et al. 2006), l'essentiel de l'export étant dû aux carcasses laissées par les prédateurs terrestres et par les crues (Schindler et Smits 2017).



Figure 3 **Planche d'insectes aquatiques adultes.** De gauche à droite et de haut en bas :

*Leuctra* sp. (Plécoptère : Leuctridae), *Dinocras cephalotes* (Plécoptère : Perlidae), Leptophlebiidae (Ephéméroptère) et *Cloeon dipterum* (Ephéméroptère : Baetidae) et *Ephemera danica* (Ephéméroptère : Ephemeridae).





Figure 4 **Planche d'insectes aquatiques adultes.** De gauche à droite et de haut en bas :

*Calopteryx virgo* (Odonate : Calopterygidae), *Osmylus fulvicephalus* (Neuroptère : Osmylidae), *Sialis lutaria* (Mégaloptère : Sialidae), *Hydropsyche* sp. (Trichoptère : Hydropsychidae), *Odontocerum albicorne* (Trichoptère : Odontoceridae), *Athripsodes* sp. (Trichoptère : Leptoceridae).



Figure 5 **Planche de Diptères adultes.** De gauche à droite et de haut en bas :  
Syrphidae, Dolichopodidae, Psychodidae, Chironomidae, et Tipulidae.

## **B. LES INSECTES AQUATIQUES EMERGENTS**

### **B.1. Diversité et écologie**

Les insectes aquatiques sont présents dans tous les écosystèmes d'eau douce, des rivières aux lacs, en passant par les mares temporaires et les cours d'eau intermittents. Ils représentent près de 100 000 espèces, réparties dans treize ordres différents (Tableau 1) (Morse 2009). Les insectes aquatiques passent au moins un stade de leur cycle de vie dans l'eau (Nilsson 1996). Le cycle de vie peut être entièrement aquatique chez certains Coléoptères (par exemple les Dytiscidae) et certains Hémiptères (par exemple les Notonectidae). Pour un groupe restreint de Coléoptères, les adultes sont aquatiques et les larves terrestres (par exemple les Hydraenidae). Toutefois, la grande majorité des espèces ont une larve aquatique qui émerge de l'eau sous la forme d'un adulte ailé (Lancaster et Downes 2013). Dans certains ordres, toutes les espèces (ou presque) sont aquatiques tels que les Epheméroptères, les Plécoptères (voir Figure 3), les Trichoptères, les Mégaloptères (voir Figure 4), – symbolisés par l'acronyme EPTMs – et les Odonates (Lancaster et Downes 2013). En revanche, chez les Hyménoptères, les Lépidoptères et les Neuroptères (voir Figure 4), seul un petit nombre d'espèces ont un stade de vie aquatique (Tableau 1). Les Diptères constituent l'ordre le plus diversifié dans les milieux d'eau douce avec près de 46 000 espèces aquatiques (Adler et Courtney 2019) (Figure 5). Les chironomes sont particulièrement bien représentés dans les écosystèmes aquatiques, avec plus de 4 000 espèces connues (Ferrington 2007). On observe chez les diptères un gradient d'affinité à l'eau, avec des espèces dont les larves sont aquatiques, d'autres où les larves se trouvent sur les berges des milieux aquatiques ou dans les zones humides (espèces dites semi-aquatiques) et enfin des espèces strictement terrestres (Adler et Courtney 2019). Dans cette thèse, nous nous concentrons sur les ordres d'insectes aquatiques émergents les plus communs en France : les EPTMs et les Diptères.



<b>Ordre</b>	<b>Nombre d'espèces</b>	<b>Référence</b>
<i>Éphéméroptères</i>	~3 700	Jacobus et al. (2019)
<i>Plécoptères</i>	~3 700	DeWalt et Ower (2019)
<i>Trichoptères</i>	~16 250	Morse et al. (2019)
<i>Mégaloptères</i>	397	Rivera-Gasperín et al. (2019)
<i>Odonates</i>	~6 300	May (2019b)
<i>Hémiptères</i>	~4 400 (~82 000)	Dijkstra et al. (2014) ; Panfilio et Angelini (2018)
<i>Diptères</i>	~ 46 000 (~160 000)	Courtney et al. (2017) ; Adler et Courtney (2019)
<i>Coléoptères</i>	~12 000 (~350 000)	Sharma et al. (2019)
<i>Hyménoptères</i>	150 (~115 000)	Bennett (2008)
<i>Lépidoptères</i>	740 (~156 000)	De Freitas et al. (2019)
<i>Neuroptères</i>	73 (~6000)	Aspöck et al. (2001) ; Cover et Resh (2008)
<i>Orthoptères</i>	77 (~25 000)	Amédégnato et Devriese (2008)
<i>Mécoptères</i>	8 (~400)	Machado (2018)

Tableau 1 **Nombre d'espèces d'insectes par ordre ayant au moins un stade aquatique dans leur cycle de vie.** Pour les ordres d'insectes avec des représentants terrestres, la valeur entre parenthèses indique le nombre total d'espèces décrites pour l'ordre. Les données concernent les espèces du monde entier.

La durée de vie des adultes aquatiques ailés et leurs habitudes alimentaires varient selon les espèces et les ordres. Les éphémères adultes vivent souvent moins d'une semaine, ne se nourrissent pas et ne boivent pas (Bauernfeind et Soldán 2013). La durée de vie des plécoptères adultes varie de quelques jours à plusieurs semaines (Hynes 1976). Les espèces longévives tendent à se nourrir au stade imago, de lichens, pollens, algues ou feuilles, alors que la majorité des adultes des espèces qui ne vivent que quelques jours ne se nourrissent pas (Figuerola et López-Rodríguez 2019). Pour les trichoptères, la durée de vie des adultes varie de quelques jours à plusieurs mois (Holzenthal et al. 2015). Les adultes ont des mandibules rudimentaires et sont incapables d'ingérer des aliments solides, mais certaines espèces de trichoptères peuvent aspirer des liquides, comme de l'eau ou du nectar (Petersson et Hasselrot 1994; Morse et al. 2019). Chez les diptères, il existe une forte variabilité du régime alimentaire : à l'état adulte, certaines espèces sont prédatrices (comme les Empididae), suceuses de

sang (Simuliidae, Tabanidae), buveuses de nectar (certains Tipulidae), buveuses de miellat, mangeuses de pollen ou bien ne se nourrissent pas (par exemple certaines espèces de Chironomidae ; Burt et al. 1986; Oosterbroek 2006).

### B.2. Rôles dans les écosystèmes terrestres

Les insectes aquatiques émergents représentent un lien entre les écosystèmes aquatiques et terrestres et constituent donc un flux selon le cadre conceptuel des méta-écosystèmes (Gounand et al. 2018). Les insectes aquatiques adultes sont reconnus en tant que *subsides* des milieux terrestres et sont partie intégrante des réseaux trophiques terrestres (Lafage et al. 2019). La biomasse des insectes aquatiques émergents peut être importante (Figure 6). Leurs rôles dans les écosystèmes terrestres adjacents ont été revus par Raitif et al. (2019). S'ils sont souvent étudiés en tant que proies (Wesner 2010; Greenwood 2014), les insectes aquatiques émergents pollinisent certaines plantes sauvages et cultivées (Kato et al. 1990; De Figueroa et al. 2000) et fertilisent le sol en exportant de l'azote (Jackson et Resh 1989; Henschel et al. 2001). Les insectes aquatiques émergent toute l'année avec des pics

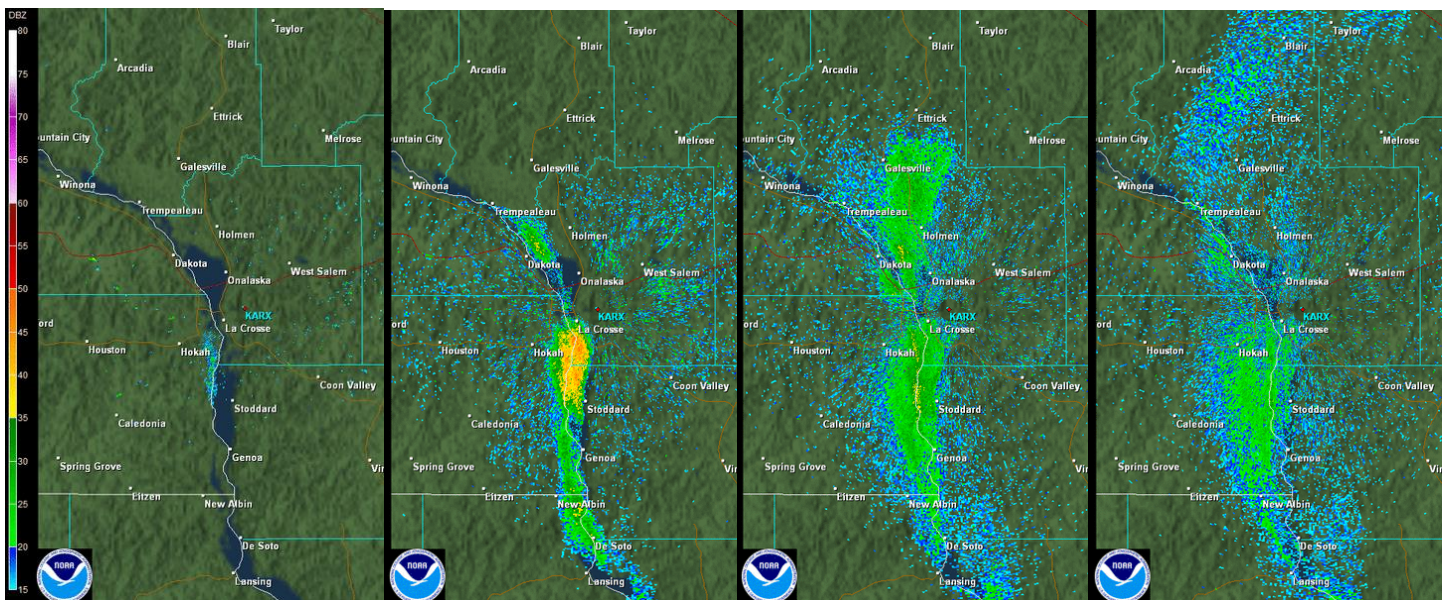


Figure 6 **Emergence massive d'éphémères (*Hexagenia bilineata*) sur le fleuve Mississippi à La Crosse Wisconsin (USA)**. Images capturées par radar météo le 20 Juillet 2014, de 20h35 (à gauche) à 00h00 (à droite). La concentration d'éphémères adultes en vol est représentée par du jaune (forte concentration) au bleu (faible concentration). Les éphémères ont été détectés jusqu'à 60 km de distance et 750 m d'altitude.

© 2014 NOAA/National Weather Service. Tous droits réservés.

saisonniers, généralement au début du printemps et en fin d'été dans les régions tempérées (Raitif et al. 2018) ; ils participent au maintien des ennemis naturels des ravageurs des cultures lorsque ceux-ci sont rares, souvent tôt dans la saison (Wissinger 1997). Récemment, la qualité nutritionnelle des insectes aquatiques a été mise en évidence. Ils contiennent une concentration très élevée d'acides gras polyinsaturés (ou « PUFA »), essentiels pour certains prédateurs terrestres (Martin-Creuzburg et al. 2017; Popova et al. 2017; Moyo 2020; Twining et al. 2021). Certains de ces acides gras (acide eicosapentaénoïque  $20:5n-3$ , et acide docosahexaénoïque  $22:6n-3$ ) sont synthétisés principalement dans les milieux aquatiques (Gladyshev et al. 2019). Les insectes émergents sont donc vecteurs de ces acides gras, ce qui souligne leur importance pour les consommateurs terrestres. De plus, leur émergence est souvent précoce dans la saison ; ces insectes représentent une ressource primaire importante pour les réseaux trophiques terrestres (Raitif et al. 2018).

## C. MOUVEMENTS DES INSECTES AQUATIQUES EMERGENTS

Les insectes aquatiques émergents sont reconnus en tant que flux connectant les écosystèmes aquatiques aux écosystèmes terrestres. Dans la section précédente, nous avons vu que la qualité et la quantité de ces flux sont des éléments qui déterminent les rôles des insectes aquatiques dans les écosystèmes terrestres. Il est donc nécessaire de comprendre et de caractériser les conditions permettant le mouvement des insectes afin de mieux comprendre l'étendue et l'importance des flux aquatiques-terrestres.

### C.1. Mouvements longitudinaux et latéraux

Jusqu'à quelle distance de leur zone d'émergence les insectes aquatiques peuvent-ils voler ? Pour répondre à cette question, de nombreuses études ont déterminé les distances de mouvement latéral et longitudinal (Briers et al. 2002; Collier et Smith 1998; Petersen et al. 2004; Didham et al. 2012; Rahman et al. 2021). Müller (1982) théorise que les insectes adultes ont tendance à voler vers l'amont pour compenser la dérive des larves vers l'aval (cycle de colonisation des insectes d'eau douce). De nombreuses études ont essayé de démontrer ou de réfuter cette hypothèse (Winterbourn et al. 2007). Macneale et al. (2005) montrent avec des marqueurs isotopiques que la majorité des plécoptères adultes

volent vers l'amont des rivières. Plus récemment, il a été montré que les mâles de *Alloperla ishikariana* (Plecoptère : Chloroperlidae) pouvaient voler vers l'amont jusqu'à une distance de 7 km. D'autres études sont plus contrastées et montrent que les directions dans lesquelles volent les insectes aquatiques varient suivant les espèces (Svensson 1974; Winterbourn et Crowe 2001). Même si cette tendance de contrebalancer la dérive des larves par le vol longitudinal ne s'applique pas dans tous les contextes (May 2019a), ces études ont permis de souligner les variations de capacité de vol des insectes aquatiques adultes ainsi que leur distribution dans les bassins versants (Winterbourn et al. 2007; Didham et al. 2012; Graham et al. 2017). Le mouvement latéral des insectes aquatiques a permis de définir la largeur biologique des rivières, « *biological stream width* » (Muehlbauer et al. 2014). Lorsqu'ils se déplacent dans les environnements terrestres, les insectes aquatiques ailés constituent une sorte « d'extension » des écosystèmes aquatiques. Même si la majorité des individus reste près des berges (Griffith et al. 1998), on peut retrouver jusqu'à 10 % de l'abondance des insectes aquatiques à 550 m de la rive (Muehlbauer et al. 2014).

### **C.2. Méthodes pour étudier les insectes aquatiques adultes dans les écosystèmes terrestres**

Suivre directement le déplacement des insectes volants est particulièrement difficile pour les espèces de petite taille comme les chironomes (May 2019a). La majorité des études sur les mouvements latéraux des insectes aquatiques a utilisé deux grands types de méthodes indirectes : les analyses isotopiques ou les analyses par abondance (Muehlbauer et al. 2014; Schindler et Smits 2017).

Les analyses isotopiques s'appuient sur le lien entre la composition en isotope d'un consommateur et celle de sa nourriture (Post 2002), sous réserve que les relations trophiques s'établissent sur des périodes suffisamment longues (Tieszen et al. 1983). Les larves d'insectes aquatiques intègrent une signature isotopique caractéristique de leur écosystème aquatique natal. Après l'émergence, les adultes ailés emportent théoriquement cette signature avec eux lors de leur mouvement dans l'écosystème terrestre. S'ils servent de proies, le signal isotopique aquatique peut s'intégrer dans les réseaux trophiques terrestres (Bartels et al. 2012). Pour cette raison notamment, aux abords des écosystèmes aquatiques, les araignées tisseuses de toile ont une signature isotopique qui trahit leur consommation d'imagos aquatiques (Akamatsu et al. 2004). Les principaux isotopes stables utilisés sont les  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  dans les tissus des organismes (Caudill 2003; Macneale et al. 2005;

Wieczorek et al. 2015), mais il est nécessaire d'avoir un contraste isotopique initial suffisant entre les deux écosystèmes connectés pour mettre en œuvre cette approche. Avec des isotopes de l'hydrogène, d'autres auteurs ont mis en évidence un fort contraste aquatique – terrestre (Doucett et al. 2007), mais les applications restent toujours très limitées dans la littérature. Une méta-analyse prenant en compte les isotopes stables a permis de souligner l'étendue importante des *subsidies* aquatiques dans les écosystèmes terrestres (Muehlbauer et al. 2014). Une autre méta-analyse de 2019 sur les isotopes (Lafage et al. 2019) montre une quantité des *subsidies* aquatiques 50% plus élevée que la quantité estimée par Bartels et al. (2012), et un effet de l'occupation du sol et des boisements sur l'ampleur de ces *subsidies*. Néanmoins, pour certaines espèces, les signatures isotopiques des adultes sont similaires à celles des prédateurs terrestres, ce qui rend le signal aquatique indétectable (Alp et al. 2013).

Le mouvement des insectes aquatiques adultes peut également être étudié à l'aide de pièges comme des tentes malaises, des pièges lumineux, des pièges à interception (Svensson 1974), des collecteurs pour les chironomes (gobelet en plastique transparent rempli d'éthylène glycol) (Gratton et al. 2008) et même des filets fauchoirs (Jonsson et Wardle 2009). Dans cette thèse, nous avons mis en place des pièges à interception couramment utilisés : les « *sticky traps* ». Ils comportent plusieurs avantages. D'abord, cette méthode est non-attractive, contrairement aux pièges lumineux (Jackson et Resh 1989). De plus les pièges à interception sont plus légers et peu chers ; il est donc possible d'en poser plus que des tentes malaises (Smith et al. 2014). Enfin, il est possible de laisser ces pièges sans surveillance pendant plusieurs semaines et ainsi prendre en compte l'effet temporel du piégeage (Smith et al. 2014). Leur principe est simple : une feuille transparente recouverte d'une colle qui ne sèche pas sur laquelle viennent se coller les insectes (Jackson et Resh 1989; Collier et Smith 1998). Elle permet par exemple de faire des transects latéraux aux cours d'eau afin d'estimer la décroissance de l'abondance des insectes aquatiques (Greenwood 2014; Raitif et al. 2022). Smith et al. (2014) proposent même une méthode afin de construire facilement un piège à interception à l'aide de boîtes de pétri. Contrairement aux analyses isotopiques qui donnent un signal global, cette méthode permet d'estimer localement l'abondance des insectes aquatiques.

### C.3. Étudier le mouvement par le vol

Le vol est une caractéristique centrale des insectes, qui expliquerait en partie leur succès évolutif (Alexander 2018b). Chez les insectes aquatiques émergents, le vol est crucial pour



## Introduction Générale

l'accomplissement du cycle de vie, pour la reproduction et pour la dispersion (Dudley 2002). Il permet de coloniser de nouveaux habitats (Kovats et al. 1996; Petersen et al. 2004), de maintenir la diversité génétique des populations (Didham et al. 2012; Phillipsen et al. 2015), d'échapper aux prédateurs et de chercher de la nourriture (Amat et al. 2012). Par exemple, la majorité des éphémères et chironomes mâles volent en grands groupes pour attirer le sexe opposé (ils forment un essaim<sup>1</sup>) (Sullivan 1981) ; chez certaines espèces de trichoptères ce comportement est observé chez certains mâles et plus rarement chez les femelles. Étudier les mécanismes du vol des insectes permet de mieux comprendre les traits d'histoire de vie associés et l'ensemble des fonctions liées aux mouvements des insectes (Goldsworthy et Wheeler 1989).

Si les odonates ont été très étudiés en raison de leur capacité de vol exceptionnelles (Córdoba-Aguilar 2008; Nakata et al. 2013; Bomphrey et al. 2016; Wootton 2020), peu d'études se sont intéressées au vol des autres insectes aquatiques (mais voir Sartori et al. 1992; Yuval et al. 1994; Usherwood 2009; Müller-Peddinghaus 2011; Lancaster et Downes 2017). Pourtant, des recherches intensives ont été menées sur la façon dont les insectes volent, notamment dans le but d'en appliquer les résultats aux micro-véhicules aériens (Ellington 1999; Dudley 2002; Sane 2003; Harbig 2017). La littérature sur l'aérodynamique du vol nous renseigne sur les proxies<sup>2</sup> morphologiques (par exemple Ellington 1984; Wootton 1992; Bhat et al. 2019), traduisant diverses caractéristiques du vol, telles que la vitesse de vol, l'agilité, la manœuvrabilité, l'endurance et l'efficacité (Hedrick et al. 2015). Le vol peut être également étudié sans l'angle de la physiologie, en s'intéressant aux réserves énergétiques des insectes. Le vol des insectes est en effet très coûteux en énergie (Amat et al. 2012) et les réserves énergétiques des insectes, stockées sous différents substrats en fonction des espèces (triglycérides, carbohydrates et protéines) peuvent être des facteurs limitant la durée et l'intensité du vol (Du et al. 2022).

---

<sup>1</sup> Essaim : « *swarm* » en anglais. En anglais, ce terme désigne un groupe dense d'insectes qui volent et est souvent associé à la reproduction. En français, essaim concerne souvent les insectes sociaux, comme les abeilles ou les fourmis mais peut inclure également tous les rassemblements d'insectes de la même espèce en nombre important. Dans la suite de cette thèse, nous utiliserons l'expression « formation d'essaims », pour évoquer un vol agrégatif lié à la reproduction.

<sup>2</sup> Proxy : un indicateur utilisé pour déduire une variable non mesurée ou non observable.

## C.4. Influence du paysage sur le vol

La structure des paysages permet d'expliquer la persistance d'espèces ou de communautés en fonction de la surface et des positions relatives de différents éléments paysagers (Hamman et al. 2018). La théorie des méta-écosystèmes a mis en lumière l'importance de la connectivité de ces différents éléments paysagers *via* des flux de matière, d'énergie et d'organismes (Gravel et al. 2010b). Ces flux spatiaux sont influencés par la structure du paysage (Gounand et al. 2018). Pour les insectes aquatiques volants, cela signifie que les éléments paysagers modulent la distance d'éloignements à l'eau en influençant le « coût » de leurs mouvements (Figure 7) (Baguette et al. 2014). L'occupation du sol aux alentours des milieux aquatiques peut impacter les habitats aquatiques (Little et Altermatt 2018). Par exemple en milieu agricole, la quantité de litière et les concentrations de nutriments sont plus élevées qu'en milieu forestier (Stenroth et al. 2015). Or, certains taxons aquatiques ont une préférence écologique pour les substrats fins et les milieux riches en nutriments, tandis que d'autres n'y sont pas adaptés (Tachet et al. 2000). Ces modifications d'habitat influencent la composition taxonomique des insectes aquatiques (Gomes et al. 2022) ; ces insectes peuvent différer en termes de capacité de mouvement (Stenroth et al. 2015). Ainsi, l'occupation du sol influence indirectement la distance d'éloignement à l'eau des insectes aquatiques (Carlson et al. 2016).

Cependant, peu d'études se sont concentrées sur l'influence directe de la structure du paysage sur le mouvement des insectes aquatiques. Pour les insectes volants terrestres, une étude récente a mis en évidence que la composition du paysage détermine la diversité et l'abondance des groupes fonctionnels à plusieurs échelles spatiales (Arnott et al. 2021). Certains facteurs paysagers, comme les haies, ont tendance à éloigner certaines espèces d'insectes volants (Sweaney et al. 2021), mais à en attirer d'autres (Lewis 1969; Bowden et Dean 1977). Ces études suggèrent que le paysage est un facteur essentiel à prendre en compte pour mieux comprendre la distribution et le mouvement des insectes aquatiques émergents dans les environnements terrestres.

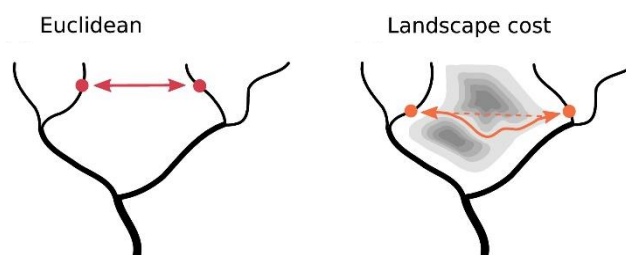


Figure 7 **Distances de dispersion entre deux sites.** Distance euclidienne, sans influence du paysage (gauche). Coût du paysage, calculé suivant une résistance d'intérêt, comme la topographie, le boisement ou l'occupation du sol (droite). Issu de Tonkin et al. (2018).

## Introduction Générale

Les études sur la connectivité des populations peuvent aiguiller sur les facteurs paysagers qui influencent les trajectoires (Encadré 1) des insectes volants, notamment celles portant sur la génétique du paysage (Holderegger et Wagner 2006). Par exemple, Alp et al. (2012) montrent que la différenciation génétique entre des populations de *Baetis rhodani* (Éphéméroptère : Baetidae) est peu corrélée à la topographie du cours d'eau. Cela suggère que la topographie gêne peu les déplacements de cette espèce. Ce résultat diffère de celui de Tonkin et al. (2017) qui ont mis en évidence que l'altitude et l'agencement spatial des sites structurent les méta-communautés des insectes aquatiques. L'influence du paysage sur la dispersion effective semble donc varier en fonction des espèces et du paysage (Figure 7) (Tonkin et al. 2018). Pour cette thèse, ces études intégrant génétique et paysage permettent de mettre en avant les facteurs paysagers qui modulent, les trajectoires des insectes aquatiques volants.



## **D. STRUCTURATION ET OBJECTIFS DE LA THESE**

L'objectif de cette thèse est d'apporter de nouvelles connaissances sur la compréhension du mouvement des insectes aquatiques afin de caractériser plus finement les flux des écosystèmes d'eau douce vers les écosystèmes terrestres. Nous avons donc étudié au travers de plusieurs approches complémentaires les facteurs qui déterminent leurs mouvements dans les écosystèmes terrestres. Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés aux traits biologiques liés au vol des insectes aquatiques, en particulier la morphologie et les réserves énergétiques. Dans un deuxième temps, nous avons étudié l'influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques.

Cette thèse est structurée en trois chapitres. Le chapitre 1 est un résumé des différentes méthodes d'échantillonnage, des sites étudiés, des données obtenues et des analyses statistiques réalisées. Le chapitre 2 se focalise sur les traits biologiques liés au vol au plus faible niveau taxonomique possible (espèce ou genre pour les EPTMs et les chironomes et famille pour les autres diptères). La diversité des réserves énergétiques et de la morphologie des insectes aquatiques est décrite, puis comparée avec les traits d'histoire de vie liés à la capacité de dispersion. Les réserves énergétiques à l'émergence (article 1) et la morphologie (article 2) sont d'abord étudiées séparément, puis une analyse conjointe est réalisée. Le chapitre 3 a pour objectif de déterminer les facteurs paysagers qui influencent la distribution des insectes aquatiques (au niveau de l'ordre) dans les environnements terrestres. Pour cela, nous avons d'abord souligné l'importance de la définition du réseau hydrographique lors de l'étude de la distribution de l'abondance des insectes aquatiques dans le paysage (article 3). Puis en hiérarchisant l'influence de différents facteurs paysagers (distance à l'eau la plus proche, topographie, ensoleillement potentiel et boisement), nous avons prédit la distribution des insectes aquatiques dans l'environnement terrestre (article 4). Finalement, la discussion générale met en commun les résultats obtenus par chacune des approches afin de les confronter à la littérature existante, avant de proposer de nouvelles perspectives d'études.

# Chapitre 1 MATÉRIELS ET MÉTHODES

## 1.1. LE CONTEXTE BRETON

Pour cette thèse, l'échantillonnage des insectes aquatiques a été effectuée en grande majorité en Bretagne, avec quelques prélèvements en Normandie, dans le département de la Manche. La Bretagne est l'une des premières régions françaises en termes de linéaire de cours d'eau par km<sup>2</sup> (0,913 km de cours d'eau par km<sup>2</sup>, <https://www.ign.fr> BD TOPO@ 2019 ; Figure 8). La Bretagne est une région très peu boisée, seulement 14 % de sa surface (640 000 ha) contre 31 % (17 000 000 ha) en France métropolitaine (<https://inventaire-forestier.ign.fr>). En revanche, la superficie agricole utilisée est très élevée car elle atteint 62 % (1 687 000 ha) contre 52 % (28 284 880 ha) en France métropolitaine (L'Insee et la statistique publique 2021). Cette pression agricole pèse sur la qualité des

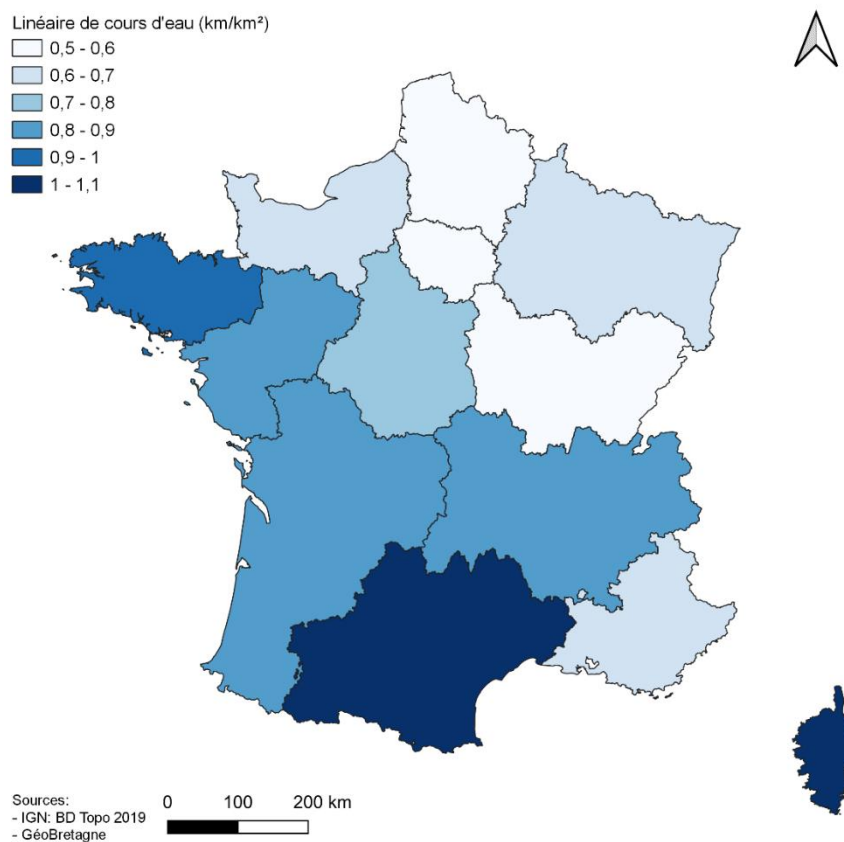


Figure 8 Densité moyenne du linéaire de cours d'eau par région.

## Chapitre 1 Matériels et Méthodes

cours d'eau bretons dont 32 % étaient en « bon état écologique » en 2019 (selon la définition de la directive cadre européenne sur l'eau ; <https://bretagne-environnement.fr>).

Si seulement 32 % des cours d'eau bretons sont en bon état écologique, les EPTMs y sont relativement bien représentés (Tableau 2). Les sept familles de plécoptères présentes en France métropolitaine sont représentées dans les eaux douces bretonnes, mais seulement 21 % des espèces se rencontrent en Bretagne (Le Doaré et al. 2021). Les éphémères sont bien représentés, avec 26 % des espèces françaises présentes en Bretagne (Thomas 2021). Pour les trichoptères, presque toutes les familles françaises se retrouvent en Bretagne, soit 19 familles sur 23, mais seulement 20 % des espèces sont représentées (Coppa et Tachet 2022). Deux espèces de mégaloptères sur trois sont également présentes en Bretagne, dont *Sialis lutaria* (Tillier 2018). Cette espèce est très commune et potentiellement très abondante en France ; elle se trouve dans presque tous les milieux aquatiques stagnants ou lents, des étangs urbains pollués (Job 1976) aux lacs d'altitude (Giani et Laville 1973). Aucun document synthétisant le nombre d'espèces de diptères aquatiques présents en Bretagne n'a été réalisé. Cependant, parmi les 24 familles de Diptères présentes en France métropolitaine incluant des espèces aquatiques (Tachet et al. 2000), nous avons pu identifier au cours de cette thèse des représentants aquatiques bretons d'au moins 11 familles : les Chironomidae, les Simuliidae, les Ceratopogonidae, les Dixidae, les Empididae, les Psychodidae, les Chaoboridae, les Tipulidae, les Dolichopodidae, les Culicidae et les Ephydridae. Les Chironomidae sont les diptères aquatiques les plus communément étudiés. En Bretagne, on recense 16 % des espèces françaises (Delettre 1988; Serra-Tosio et Laville 1991).

<b>Ordre</b>	<b>Bretagne</b>	<b>France métropolitaine</b>
<i>Éphéméroptères</i>	50	196
<i>Plécoptères</i>	30	145
<i>Trichoptères</i>	115	521
<i>Mégaloptères</i>	2	3
<i>Chironomidae</i>	94	598

Tableau 2 **Nombre d'espèces présentes d'EPTMs (Éphéméroptères, Plécoptères, Trichoptères, Mégaloptères) et Diptères Chironomidae en Bretagne et en France métropolitaine.** Données issues de l'inventaire Opie benthos pour les EPTMs (<https://www.opie-benthos.fr/>) et de Delettre (1988) pour les chironomes.

## 1.2. ECHANTILLONNAGE DES INSECTES AQUATIQUES EMERGENTS

### 1.2.1. Méthodes d'échantillonnage

Les échantillonnages pour les études morphologiques et physiologiques ont été conduits conjointement afin de maximiser la couverture géographique, la diversité des milieux échantillonnés et ainsi le nombre de taxons récoltés. Néanmoins, ces deux études ont chacune leur spécificité et plusieurs méthodes d'échantillonnage ont été mises en place.

#### *Réserves énergétiques : tentes à émergence*

Les tentes à émergence (commercialisées par la société BugDorm) consistent en un dôme en nylon à base carrée sans fond. Elles couvrent une surface de 1 m<sup>2</sup>. Une « jupe » en nylon à la base de la tente évite la pénétration d'insectes par l'extérieur de la toile (Figure 9). Un collecteur en plastique disposé en haut de la tente piège les insectes qui émergent de l'eau et qui remontent vers le sommet. Les tentes à émergence sont disposées directement sur le fond de l'eau lorsque la profondeur est faible (inférieure à 30 cm environ), ou en partie sur la berge pour capturer les espèces qui émergent en rampant hors de l'eau comme les plécoptères ou les mégaloptères (Figure 9, gauche) (Hynes 1976; Elliott 1996). Lorsque la profondeur de l'eau est importante (supérieure à 30 cm environ), quatre bouteilles en plastique remplies d'eau aux deux tiers sont fixées à chaque coin de la base pour permettre la flottaison de la tente (Figure 9, droite). Les tentes sont ancrées au fond de l'eau à l'aide de fers à



Figure 9 **Tentes à émergence**. Posée partiellement sur la berge (gauche) ou flottant sur l'eau (droite).



béton ou attachées sur les berges avec des cordes afin de prévenir la dérive provoquée par le courant et/ou le vent.

L'échantillonnage pour l'étude des réserves énergétiques à l'émergence des insectes aquatiques a nécessité un protocole précis. Les tentes à émergence devaient être relevées toutes les 24 heures afin de minimiser la dépense énergétique des insectes émergents. Pendant le voyage de retour au laboratoire, les insectes ont été refroidis sur de la glace pour limiter leur dépense énergétique avant d'être congelés.

Les échantillons ont été collectés au cours de deux grandes périodes d'échantillonnage : période 1 (4 avril 2018 - 25 avril 2018) et période 2 (12 mars 2020 - 30 septembre 2020). La période 1 concernait une étude antérieure à la présente thèse ; seuls certains spécimens de Leuctridae (Plécoptère) provenaient de cette période.

### **Morphologie**

L'échantillonnage pour l'étude morphologique a été réalisé à l'aide de plusieurs méthodes complémentaires. D'abord, l'ensemble des insectes capturés grâce aux tentes à émergence était utilisable pour l'étude sur la morphologie. En particulier, lorsqu'il n'était pas possible de relever les tentes à émergence au bout de 24 heures (insectes inutilisables pour l'analyse des réserves énergétiques), les individus ont pu être, si nécessaire, utilisés pour les mesures morphologiques. Les



Figure 10 **Collecte d'insectes au filet fauchoir.**

échantillons provenant des tentes à émergence ont été collectés sur les mêmes périodes que pour les réserves énergétiques (période 1 et 2), ainsi que sur une période 3 (29 mars 2021 - 9 juin 2021).

En parallèle de l'utilisation des tentes à émergence, des collectes opportunistes d'insectes aquatiques à l'aide d'un filet fauchoir ont été réalisées (Figure 10). L'objectif était de compléter la base de données obtenue grâce aux tentes à émergence. Suivant les espèces, l'émergence des adultes n'est pas forcément prévisible et

la collecte opportuniste permet de profiter de toutes les occasions de récolte. Elle est possible uniquement pour l'étude sur la morphologie du vol des insectes aquatiques car les paramètres morphologiques ne varient pas avec l'âge des adultes, à l'exception de la masse (Chown et Gaston 2010), qu'il convient donc de prendre en compte systématiquement. Les échantillons ont été collectés au cours de la thèse (Mars 2020 – Septembre 2021).

### **1.2.2. Programme de science participative**

L'émergence des insectes aquatiques peut être très limitée dans le temps et localisée dans l'espace (Cheney et al. 2019). Afin d'augmenter la diversité des milieux aquatiques échantillonnés et ainsi le nombre d'espèces récoltées, un programme de science participative a été mis en place. En Novembre 2019, un appel à participation a été lancé *via* différents réseaux bretons (réseau académique, réseaux associatifs avec le GRETIA — Groupement d'Etude des Invertébrés Armoricaains — et les fédérations de pêche, réseau professionnel avec le réseau des gestionnaires d'espaces naturels bretons). Une communication grand public (radio et presse locales) a été réalisée. Deux protocoles ont été diffusés. Le premier protocole était une collecte opportuniste, tout public et concernait l'étude sur la morphologie. Toutes les personnes motivées étaient invitées à capturer les insectes au bord de l'eau et à les identifier à l'aide d'une fiche (identification au niveau de l'ordre uniquement, voir Annexe 1 Protocoles pour les sciences participatives, protocole « morphologie »). Les spécimens capturés devaient être récupérés directement auprès des participants. Malheureusement, ce programme n'a pas pu aboutir à cause de la pandémie de covid 19 et du confinement au printemps 2020. Le deuxième protocole concernait principalement l'étude sur les réserves énergétiques, même si des échantillons ont également été utilisés pour les analyses morphologiques. Il ciblait des personnes ou organisations déjà sensibilisées aux méthodes d'échantillonnage en écologie. Neuf organisations<sup>3</sup> ont participé au programme ; six d'entre elles ont pu mettre en place le protocole et récolter des spécimens. Le matériel nécessaire (tente à émergence, flacons, fers à béton...) a été prêté aux participants et une première mise en place du protocole a été faite avec eux (Annexe 1 Protocoles pour les sciences participatives, protocole « énergie »).

---

<sup>3</sup> Le GRETIA, la Maison de la Rivière à Sizun, la Réserve naturelle des étangs du Petit et du Grand Loc'h, l'Office français de la biodiversité, le Syndicat mixte du bassin versant du Linon, la Station biologique de Paimpont, la Fédération de pêche du Morbihan, le Lycée agricole de Saint Aubin du Cormier et le Marais noir de Saint-Coulban

De plus, le GRETIA a fourni de nombreux spécimens d'insectes aquatiques capturés au cours d'une autre étude à large échelle sur les syrphes (Diptères) en Bretagne. Huit sites ont été suivis en 2018 et 2019 avec deux tentes malaises<sup>4</sup> par site (Figure 11). Les tentes malaises n'étaient pas installées spécifiquement près de milieux aquatiques. Certaines étaient adjacentes à un milieu aquatique, tandis que d'autres en étaient distantes, jusqu'à 300 m. Les échantillons ont pu enrichir la base de données pour l'étude sur la morphologie du vol.

En contrepartie, un premier retour a été fait aux participants en leur fournissant la liste d'espèces présentes sur les sites échantillonnés. Une synthèse vulgarisée des résultats sur la morphologie et l'énergie des insectes aquatiques est également prévue.

### **1.2.3. Sites échantillonnés**

Les sites d'échantillonnage ont été sélectionnés suivant des critères de proximité au laboratoire, d'accessibilité et/ou de composition taxonomique, connue ou supposée. Les sites d'échantillonnage changeaient lorsque suffisamment d'individus d'une espèce ou d'un genre avaient été capturés (de 10 à 100 selon les espèces pour les études sur la morphologie ou sur les réserves énergétiques) ou bien lorsqu'aucune des espèces ciblées n'était présente. L'objectif était de maximiser le nombre de sites prospectés et d'augmenter la représentativité de la diversité de la faune bretonne (Figure 11).

L'échantillonnage a été réalisé sur un large ensemble de milieux aquatiques, en majorité des cours d'eau de tête de bassin versant avec des ordres de Strahler (Strahler 1952) inférieur à 3 (Le Guyoult, le Petit Hermitage, la Chênélais, le Ruisseau de la Grève, le Ruisseau de Romoulin et le Livet, Le Ruisseau du Condat, la Gueuche, le Ruisseau de Fresnay et l'Arz) mais également sur des secteurs plus en aval avec des ordres de Strahler de 3 à 5 (l'Illet, L'Elorn et La Sélune). Des milieux lenticules ont également été échantillonnés, dont les étangs du Petit et du Grand Loch' à Guidel, les étangs d'Apigné et un étang du campus de Beaulieu à Rennes. En plus des prélèvements à proximité de zones aquatiques, certains individus ont été capturés en ville à Rennes et à Châteaugiron.

---

<sup>4</sup> Tente malaise : piège à interception en tissu, non-sélectif, couramment utilisé pour échantillonner les insectes volants

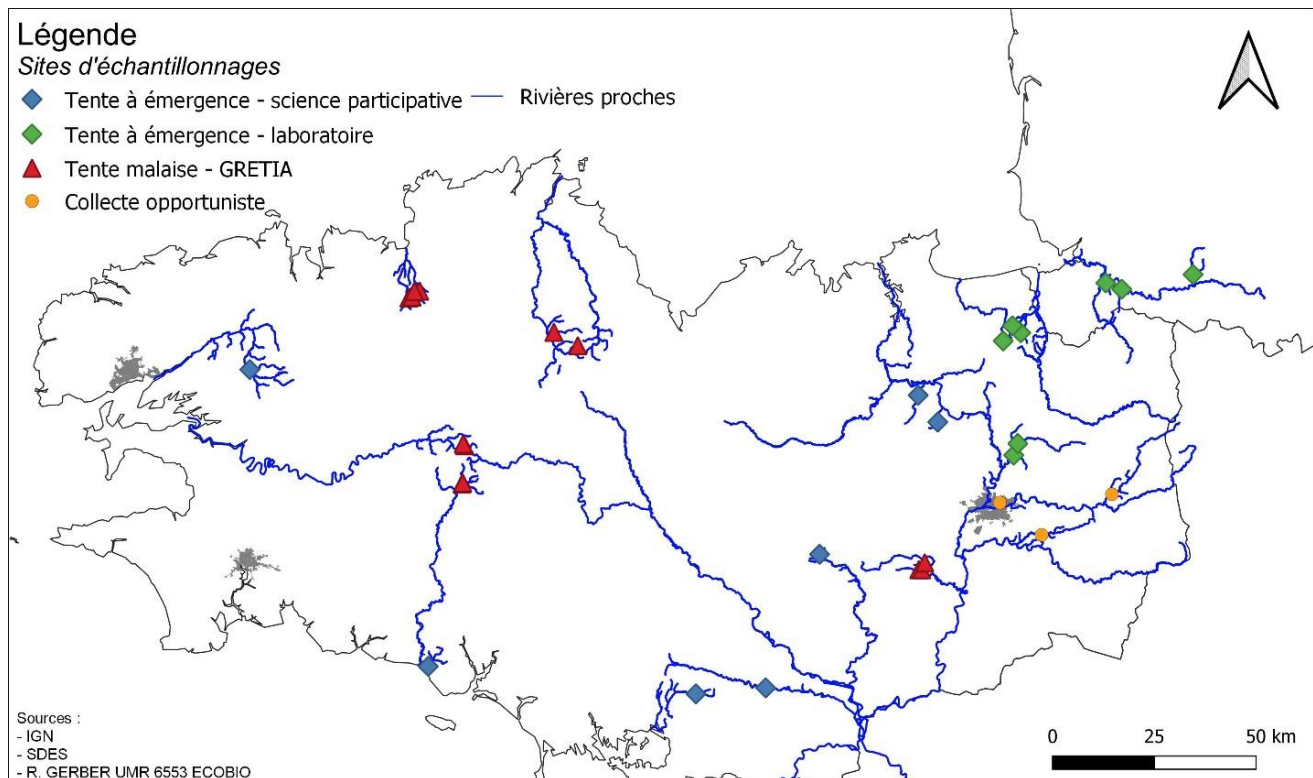


Figure 11 Carte des sites d'échantillonnage d'insecte aquatique.

### 1.3. RESERVES ENERGETIQUES : DOSAGES ET ANALYSES

#### 1.3.1. Dosage des substrats énergétiques

Les individus récoltés ont été triés, sexés et identifiés (Annexe 2 Références utilisées pour l'identification des insectes aquatiques adultes), à la famille, au genre ou à l'espèce lorsque cela était possible. Le dosage des substrats énergétiques nécessite une masse minimum d'insectes pour être fiable. Ainsi, pour les taxons de petites tailles (tous les diptères, les éphémères Baetidae et Leptophlebiidae), de 2 à 10 individus du même sexe ont été dosés ensemble. Pour chaque groupe taxonomique, au moins sept répliquats (c'est à dire un individu ou groupe d'individu pour les petites espèces) ont été pris en compte, avec un objectif de dix répliquats. Chaque répliquat a été lyophilisé pendant au moins 24 heures et pesé (ultra-microbalance XP2U Mettler Toledo  $\pm 0,0001$  mg ; microbalance XP2U Mettler Toledo, Columbus,  $\pm 0,01$  mg).



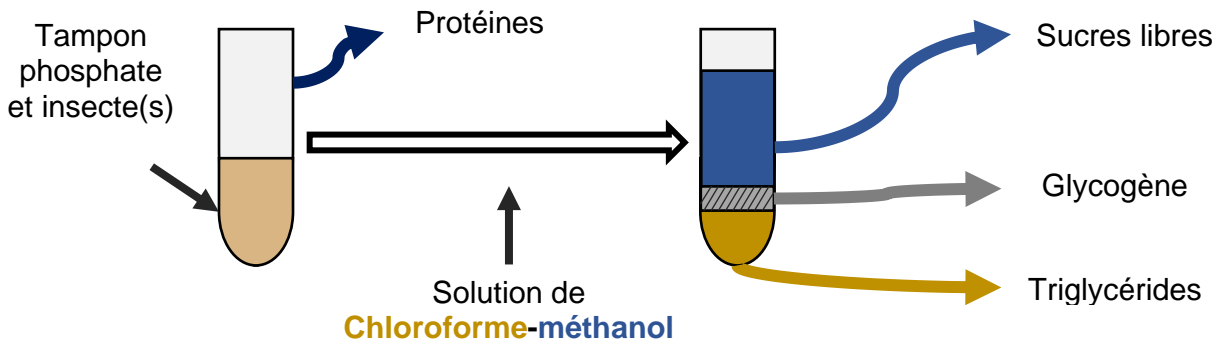


Figure 12 **Schéma des dosages des réserves énergétiques.** Adaptation de Foray et al. (2012).

Pour alimenter le vol en énergie, l'oxydation de substrats énergétiques est nécessaire. Les deux sources principales d'énergie sont les triglycérides, surtout utilisés pour les vols longs, et les carbohydrates (glycogène et sucres libres) pour les vols courts (Tigreros et Davidowitz 2019). Cependant, certains taxons privilégient l'un ou l'autre substrat (Amat et al. 2012; Tussey et al. 2018). Les protéines sont les principaux constituants des muscles des insectes (Vigoreaux 2006) et les muscles utilisés pour voler, essentiellement les muscles thoraciques, peuvent représenter jusqu'à 65 % de leur masse corporelle (Marden 2000). Nous avons donc pris la quantité de protéines comme indicateur de la quantité de muscles de vol. Une plus grande quantité de muscles de vol est associée à une meilleure endurance de vol (Marden 2000). Quatre substrats des réserves énergétiques ont été dosés : les triglycérides, les sucres libres, le glycogène et les protéines (Figure 12). Les insectes ont été placés dans un tampon phosphate (300 et 600  $\mu$ L pour les réplicats inférieurs et supérieurs à 500  $\mu$ g, respectivement), homogénéisés dans un tube à battement à billes pendant 1 min 30 s à 25 Hz, et centrifugés pendant 5 min à 500 g à 4 °C. Les dosages de protéines et de glycogène ont été réalisés selon Foray et al. (2012) et modifiés par Andrade et al. (2020). La teneur totale en protéines a été déterminée par la méthode Bradford (Bradford 1976) en utilisant l'albumine de sérum bovin comme standard. Les teneurs en glucides libres et en glycogène ont été déterminées par la méthode Anthrone. En complément d'Andrade et al. (2020), nous avons dosé les glucides libres comme suggéré par Foray et al. (2012). Nous avons recueilli 150  $\mu$ L du surnageant initial de chaque échantillon dans un puits de microplaque et laissé évaporer pendant 120 min à température ambiante jusqu'à ce qu'un volume d'environ 10  $\mu$ L soit atteint. Ensuite, 240  $\mu$ L de réactif anthrone ont été ajoutés dans chaque puits ; la plaque a été incubée pendant 15 min à température ambiante, puis chauffée 15 min à 90°C au bain-marie. L'absorbance des échantillons a ensuite été lue à 625 nm en utilisant le d-glucose comme étalon. Les triglycérides ont été dosés à l'aide du kit de dosage des triglycérides EnzyChrom™ (Cat# ETGA-200), en suivant les instructions du fabricant.

### 1.3.2. Analyses statistiques

Dans nos analyses, chaque substrat énergétique a été considéré individuellement ou regroupé en carburant pour le vol (ou « *fuel* » en anglais ; somme du glycogène, des triglycérides et des sucres libres) ou en réserve énergétique totale (carburant + protéines).

Trois facteurs explicatifs ont été considérés : la taxonomie au niveau de l'ordre, la reproduction (le sexe et la formation d'essaims) et la stratégie de dispersion (base de données de Sarremejane et al. 2020). Dans cette base de données, les dispersions passive et active sont codées séparément, de 0 à 3 en fonction de l'affinité du taxon au mode de dispersion (0 : aucune affinité, 1 : faible, 2 : modérée, 3 : forte). Nous les avons combinées en trois modalités : dispersion active (affinité à la dispersion active = 2 ou 3), dispersion passive (affinité à la dispersion passive = 2 ou 3) et dispersion faible (affinité aux dispersions active et passive = 0 ou 1). Après combinaison, chaque ordre ne présentait que 2 modalités (dispersion faible et passive pour les diptères, dispersions faible et active pour les EPTs).

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur les substrats énergétiques corrigés allométriquement (pour pouvoir comparer les individus de tous les groupes taxonomiques, voir section 1.5 *Prise en compte de l'allométrie*), avec comme variables les carbohydrates, le glycogène et les triglycérides et les protéines, à l'aide du package « *FactomineR* » (Lê et al. 2008). Les coordonnées des deux premières composantes principales ont été utilisées comme variables réponses, et l'ordre et la stratégie de dispersion ont été utilisés comme variables explicatives.

Les différences de réserves corporelles entre les sexes ont été analysées avec les tests de Wilcoxon-Mann-Whitney pour échantillons appariés.

Pour déterminer la contribution relative de chaque facteur explicatif (ordre, mode de reproduction et stratégie de dispersion) à la variation des substrats énergétiques, des partitions de variance ont été réalisées à l'aide du package « *vegan* » (Oksanen et al. 2020). Nous avons utilisé trois matrices explicatives - une pour chaque facteur. Six partitions de variance ont été effectuées : une pour chaque substrat énergétique, une pour le carburant pour le vol et une pour les réserves énergétiques totales. Les analyses ont été effectuées sur la moyenne par taxon et par sexe. La significativité de chaque facteur explicatif a été vérifiée à l'aide de tests Anova.

## **1.4. MORPHOLOGIE : MESURES ET ANALYSES**

### **1.4.1. Identification et photographies**

Les individus récoltés ont été triés, sexés et identifiés (Annexe 2 Références utilisées pour l'identification des insectes aquatiques adultes), au genre ou à l'espèce pour les EPTMs et à la famille pour les Diptères. Les chironomes ont été identifiés au genre ou à l'espèce par un expert indépendant (Joel Breil-Moubayed).

L'objectif était de collecter 30 individus par taxon. En raison de l'influence potentielle du dimorphisme sexuel sur la morphologie liée au vol, nous avons cherché à maintenir un sexe-ratio équilibré pour chaque taxon ( $\cong 15$  individus par sexe). Les captures ne nous ont malheureusement pas permis d'atteindre ces objectifs pour l'ensemble des taxons et le nombre d'individus par taxon varie de 18 à 35 (Tableau 3).

Après avoir vérifié l'intégrité des insectes, les vues dorsale et latérale de chaque spécimen ont été photographiées. Une aile antérieure et une aile postérieure ont été soigneusement prélevées, aplaties entre lame et lamelle puis photographiées (voir Annexe 3 Catalogues des ailes d'insectes aquatiques). Les photographies ont été réalisées à l'aide d'un stéréomicroscope (Leica M205 C) équipé d'une caméra (Leica DMC4500). Les petites ailes postérieures (moins de 8 % de la surface totale de l'aile) pour les Baetidae et Leptophlebidae n'ont pas pu être enlevées sans dommage. Par conséquent, seules leurs ailes antérieures ont été analysées.

Ensuite, les insectes ont été lyophilisés pendant 24 h et pesés (ultra-microbalance XP2U Mettler Toledo  $\pm 0,0001$  mg ; microbalance Sartorius M2P  $\pm 0,001$  mg). Les photographies ont été traitées à l'aide du logiciel ImageJ v. 1.53k (Schneider et al. 2012).

## Chapitre 1 Matériels et Méthodes

Ordre	Famille	Taxon	Nombre
			d'individus par sexe ♀:♂
Éphéméroptères	Baetidae	<i>Baetis rhodani</i> (Pictet, 1843)	14:9
	Baetidae	<i>Cloeon dipterum</i> (Linnaeus, 1761)	15:14
	Ephemerellidae	<i>Serratella ignita</i> (Poda, 1761)	8:10
	Ephemeridae	<i>Ephemerella danica</i> O.F. Müller, 1764	8:10
	Leptophlebiidae	<i>Habrophlebia</i> spp. Eaton, 1881	20:15
Mégaloptères	Sialidae	<i>Sialis</i> spp. Latreille, 1802	11:19
Plécoptères	Chloroperlidae	<i>Siphonoperla torrentium</i> (Pictet, 1841)	15:15
	Leuctridae	<i>Leuctra</i> spp. Stephens, 1836	15:15
	Nemouridae	<i>Nemoura cinerea</i> (Retzius, 1783)	16:14
	Perlidae	<i>Dinocras cephalotes</i> (Curtis, 1827)	14:0
	Perlodidae	<i>Isoperla grammatica</i> (Poda, 1761)	20:10
Trichoptères	Glossosomatidae	<i>Agapetus</i> spp. Curtis, 1834	23:7
	Hydropsychidae	<i>Hydropsyche</i> sp. Pictet, 1834	18:12
	Lepidostomatidae	<i>Lepidostoma hirtum</i> Fabricius, 1775	13:17
	Limnephilidae	<i>Glyptotaelius pellucidus</i> (Retzius, 1783)	14:16
	Limnephilidae	<i>Limnephilus</i> spp. Leach, 1815	15:14
	Limnephilidae	<i>Stenophylax lateralis</i> (Stephens, 1837)	14:16
	Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i> spp. Curtis, 1835	20:3
	Psychomyiidae	<i>Lype</i> spp. McLachlan, 1878	15:15
	Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila dorsalis</i> (Curtis, 1834)	19:11
Sericostomatidae	<i>Sericostoma</i> sp. Latreille, 1825	14:16	
Diptères	Chironomidae	<i>Brillia bifida</i> (Kieffer, 1909)	15:15
	Chironomidae	Chironomini Newman, 1834	14:16
	Chironomidae	<i>Corynoneura</i> spp. Winnertz, 1846	3:19
	Chironomidae	<i>Nanocladius</i> spp. Kieffer, 1913	9:19
	Chironomidae	<i>Rheotanytarsus curtistylus</i> (Goetghebuer, 1921)	10:18
	Chironomidae	<i>Thienemanniella</i> spp. Kieffer, 1911	12:15
	Dolichopodidae	Dolichopodidae Latreille, 1809	15:15
	Empididae	Empididae Latreille, 1804	18:16
	Psychodidae	Psychodidae Newman, 1834	14:16
	Simuliidae	Simuliidae Newman, 1834	17:13
	Tipulidae	Tipulidae Latreille, 1802	11:19

Tableau 3 Nombre d'individus capturés par sexe et par taxon pour les analyses morphologiques.

### 1.4.2. Mesures des paramètres morphologiques



Figure 13 **Mesures morphologiques de longueur.** De haut en bas : longueur du corps, largeur du thorax et longueur de l'aile.

Cinq mesures ont été réalisées pour chaque individu : la masse corporelle sèche (mg), la longueur du corps (mm), de la base de l'antenne aux organes génitaux, la largeur du thorax (mm) entre les ailes antérieures, la longueur de l'aile antérieure (mm) de la base à l'extrémité de l'aile (Ellington 1984) et la surface totale de l'aile (mm<sup>2</sup>) (Figure 13). Ces mesures ont ensuite été utilisées pour calculer les variables suivantes, issues de la littérature sur le vol des insectes.

$$RSM = \sqrt[2]{\frac{S_2}{S R^2}} \quad \text{Équation 1}$$

$$S_2 = \int cr^2 dr \quad \text{Équation 2}$$

Deux paramètres décrivant la forme de l'aile ont été calculés. Premièrement, le *radius of the second moment of wing area (RSM)* a été calculé à partir de l'aile antérieure et de l'aile postérieure couplées (Ellington 1984). Le *RSM* (Équation 1) décrit la distribution de la surface de l'aile le long de l'envergure (Figure 14). Lorsque les valeurs du *RSM* sont faibles, la plus grande partie de la surface de l'aile se trouve près du corps de l'insecte ; lorsque les valeurs sont élevées, la plus grande partie de la surface de l'aile se trouve à son extrémité. Le *RSM* est calculé à partir du deuxième moment de la

surface de l'aile  $S_2$  (Équation 2), où  $S$  est la surface de l'aile et  $c$  la corde de l'aile (c'est-à-dire la largeur mesurée perpendiculairement à la longueur  $R$  de l'aile) pour chaque distance  $r$  le long de  $R$ . Les ailes à *RSM* élevé augmentent le coût énergétique du vol mais induisent une force de portance plus élevée (Lancaster et al. 2020b).

## Chapitre 1 Matériels et Méthodes

Deuxièmement, l'*aspect ratio* ( $AR$ , Équation 3) de la surface totale de l'aile correspond au rapport du carré de la longueur de l'aile antérieure sur la surface de l'aile (Bhat et al. 2019). Les ailes à  $AR$  élevé sont longues et minces, tandis que les ailes à faible  $AR$  sont courtes et larges (Figure 14).

$$AR = \frac{R^2}{S} \quad \text{Équation 3}$$

Enfin, l'interaction entre le corps et les ailes a été prise en compte à grâce la charge alaire ( $\text{mg}/\text{mm}^2$ ) (*wing loading*,  $WL$ , Équation 4). Il s'agit du rapport de la masse corporelle sur la surface de l'aile  $S$ . La charge alaire est positivement corrélée à la vitesse de vol (Le Roy et al. 2019) mais aussi associée au vol longue distance, une charge alaire plus faible signifiant un coût énergétique plus faible pour les disperseurs (Turlure et al. 2016).

$$WL = \frac{Mass}{S} \quad \text{Équation 4}$$

Les individus mâles de *Dinocras cephalotes* n'ont pas été considérés car ils sont brachyptères et ne peuvent donc pas voler (Annexe 3 Catalogues des ailes d'insectes aquatiques, Planche 2)

Les analyses ont ensuite été réalisées sur cinq paramètres morphologiques liés au vol : la longueur de l'aile antérieure, la largeur du thorax, la charge alaire, l' $AR$  et le  $RSM$ .



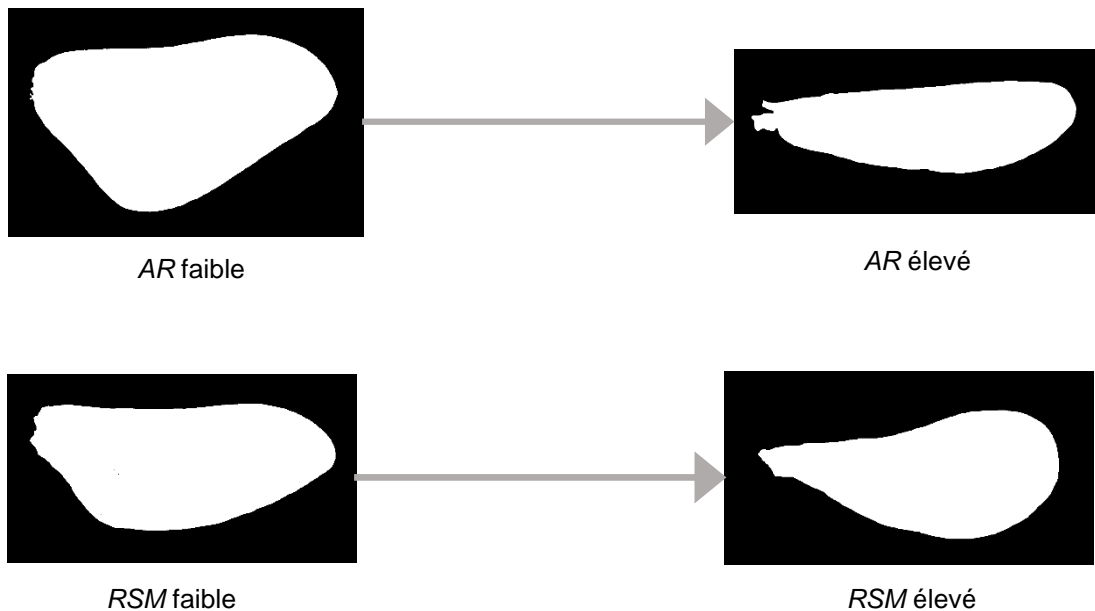


Figure 14 **Comparaisons de la forme des ailes.** L'« *aspect ratio* » (*AR*) en haut et le « *radius of the second moment of wing area* » (*RSM*) en bas.

### 1.4.3. Analyses statistiques

Une analyse en composantes principales (ACP) (package « *FactomineR* » ; Lê et al. 2008) a été réalisée à partir de cinq paramètres morphologiques. La longueur de l'aile antérieure et largeur du thorax ont été corrigées allométriquement (voir section 1.5 *Prise en compte de l'allométrie*). La surface de l'aile et la masse corporelle n'ont pas été incluses pour limiter la dépendance statistique car elles étaient déjà prises en compte dans la charge alaire. Comme l'*AR* et le *RSM* sont des valeurs sans dimension et que la charge alaire est déjà relative à la masse sèche, aucune correction allométrique n'a été effectuée pour ces paramètres. Une matrice de distance euclidienne a été calculée (package « *vegan* » ; Oksanen et al. 2020) à partir de la moyenne des coordonnées ACP par taxon (c'est-à-dire le centroïde de chaque taxon). Seules les trois premières composantes ont été prises en compte.

À partir de la matrice de distance, les taxons ont été classés en différents groupes selon leur morphologie de vol. La procédure décrite par Borcard et al. (2011) a été suivie. Tout d'abord, une classification ascendante hiérarchique a été réalisée (package « *stats* » ; R Core Team 2021). Le nombre de groupes *k* a été déterminé en calculant la largeur de silhouette *S* pour chaque taxon après consolidation grâce à la méthode de classification des « *k-means* ». La largeur de la silhouette *S* est

## Chapitre 1 *Matériels et Méthodes*

basée sur la distance intra-groupe et la distance au groupe le plus proche. La silhouette moyenne  $S$  a été calculée pour chaque groupe et chaque partition (package « *cluster* » ; Maechler et al. 2021). La silhouette moyenne varie de -1 à 1 : 1 correspond à un groupe parfaitement homogène et 0 à un groupe de mauvaise qualité (sauf pour les clusters composés d'un seul taxon).

Par la suite, les groupes obtenus (basés sur la morphologie du vol) ont été mis en relation avec quatre traits d'histoire de vie liés au vol et à la dispersion. L'objectif était de vérifier l'adéquation entre morphologie, et capacités de vol et de dispersion. Trois traits ont été tirés de la base de données DISPERSE (Sarremejane et al. 2020): (1) la stratégie de dispersion (faible affinité pour la dispersion, forte affinité pour la dispersion active, forte affinité pour la dispersion passive), (2) le nombre potentiel de générations par an (voltinisme ; trois modalités : multivoltin, univoltin, semivoltin), (3) la durée de vie adulte (trois modalités : moins d'une semaine, une semaine à un mois, un mois à un an), et (4) la formation d'essaims (deux modalités : formation d'essaims ou non).

Pour tester les liens entre les paramètres liés au vol, les traits de dispersion (incluant la stratégie de dispersion, le nombre potentiel de générations par an et la durée de vie adulte) et la formation d'essaims, les coordonnées moyennes des deux premières composantes principales de chaque taxon ont été utilisées comme variables de réponse, et les traits de dispersion et la formation d'essaims ont été utilisés comme variables explicatives. Les comparaisons ont été effectuées à l'aide d'Anova quand les conditions d'application étaient respectées : respect de la normalité et de l'homoscédasticité vérifiées à l'aide des tests de Shapiro-Wilk et de Bartlett et, des tests de Kruskal-Wallis dans le cas contraire.

## 1.5. PRISE EN COMPTE DE L'ALLOMETRIE

La variation d'un trait n'est pas forcément proportionnelle à la taille d'un organisme. Par exemple, de nombreuses études se sont penchées sur la variation du taux métabolique basal avec la taille (Maino et Kearney 2014). Il en ressort que, chez les insectes, les petites espèces ont un taux métabolique plus important que les grandes, relativement à leur taille (Riveros et Enquist 2011). De même, la forme des ailes varie allométriquement chez les diptères (Belyaev et Farisenkov 2019). Comme les analyses menées sur l'énergie et la morphologie englobent un large éventail de tailles<sup>5</sup> d'insectes (des petits chironomes e faisant 0,6 mm de long pour les individus les plus petits aux grands *Dinocras cephalotes* faisant 21,8 mm de long pour les individus les plus grands), il a donc été nécessaire d'étudier l'allométrie des différents paramètres morphologiques et des différents substrats énergétiques, et si besoin, de corriger l'effet de l'allométrie. Pour cela nous avons suivi la méthode proposée par Warton et al. (2006) et expliquée ci-dessous.

Pour les réserves énergétiques, afin d'avoir des données indépendantes, les analyses ont été effectuées entre la masse de chaque substrat énergétique et la masse corporelle sèche restante (mg) (c'est-à-dire la masse sèche de chaque réplicat moins la masse mesurée du substrat énergétique). Dans le cas des petites espèces, plusieurs individus du même sexe ont été regroupés dans un même réplicat (voir section 1.3.1 *Dosage des substrats énergétiques*). La masse moyenne des substrats énergétiques par individu a donc été utilisée. Nous avons utilisé la masse sèche comme proxy de la taille car la longueur du corps n'était pas disponible pour l'ensemble des réplicats.

Pour les mesures morphologiques, nous avons choisi la longueur du corps comme proxy de taille afin d'éviter la dépendance statistique avec la charge alaire déjà basée sur la masse sèche des insectes (Dudley 2002).

Une régression « *standardised major axis* » (SMA) avec le package « *smatr* » (Warton et al. 2012) a été utilisée pour déterminer la relation entre les traits mesurés et le proxy de taille. Les variables réponses (paramètres morphologiques ou substrats énergétiques) et les variables explicatives (longueur du corps ou masse sèche) ont été moyennées par taxon et/ou par sexe, afin de limiter la variation intraspécifique. Les régressions étant effectuées sur le logarithme des variables, le coefficient d'allométrie est égal à la pente  $b$  de la droite de régression (Peig et Green 2009). Si la pente  $b < 1$ , la

---

<sup>5</sup> Par taille, nous entendons toutes les mesures informatives de la taille corporelle, comme la longueur du corps ou la masse sèche.

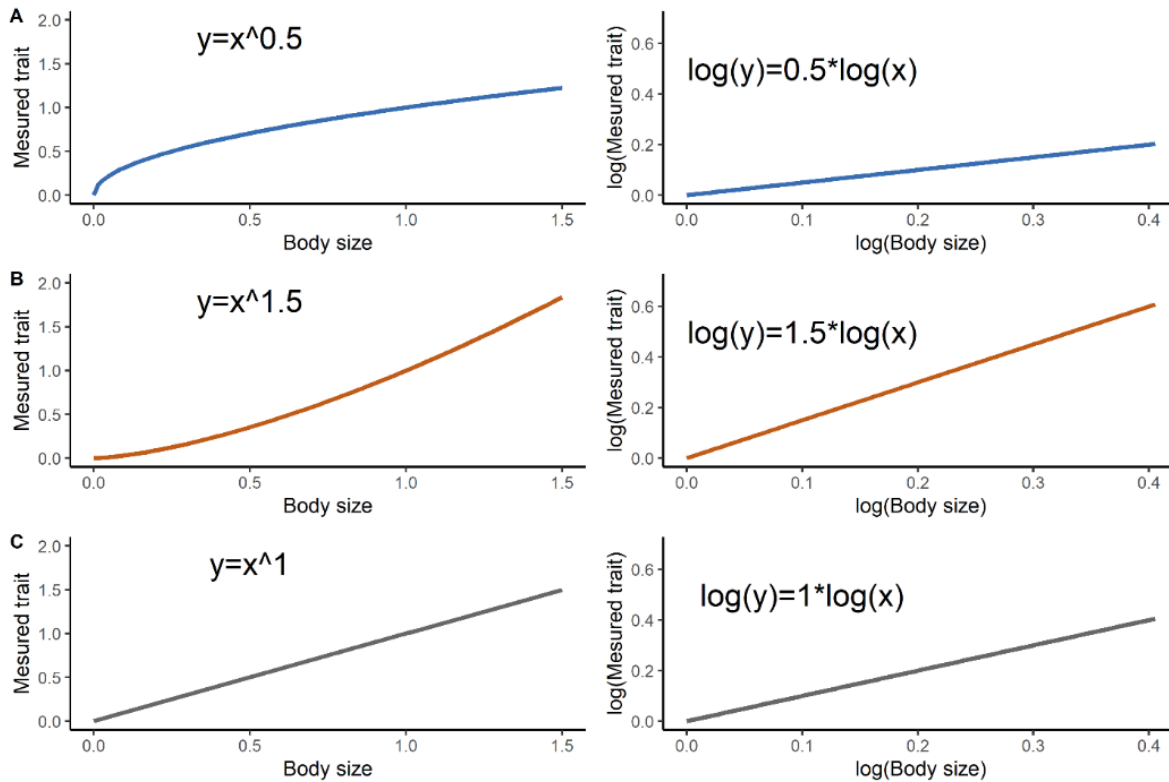


Figure 15 **Transformation logarithmique**. A : hypoallométrie, B : hyperallométrie, C : isométrie, avec  $y$  : trait mesuré ;  $x$  : proxy de la taille.

valeur du trait mesuré (paramètres morphologiques ou substrats énergétiques) est relativement plus importante pour les espèces de petites tailles que pour les grandes (hypoallométrie, Figure 15A). Si  $b > 1$ , la valeur du trait mesuré est relativement plus importante pour les grandes espèces que pour les petites (hyperallométrie, Figure 15B). Si  $b = 1$ , le trait mesuré augmente proportionnellement avec la taille de l'insecte (isométrie, Figure 15C). Le coefficient d'isométrie peut varier si la grandeur des dimensions n'est pas la même entre le trait mesuré et le proxy de taille. Par exemple, la surface  $A$  correspond au carré de la longueur  $L$  ( $A = L^2$ ), la surface et la longueur sont donc isométriques lorsque  $b = 2$ . De même, la masse et la longueur sont isométriques lorsque  $b = 3$  car le volume  $V$  est lié à la masse  $M$ , de sorte que  $M \approx V = L^3$ . (Chown et Gaston 2010).

L'allométrie a été corrigée à l'aide du ratio  $\bar{Y}_i$  (Équation 5) (Albrecht et al. 1993). Pour chaque individu  $i$ ,  $\bar{Y}_i$  est le trait mesuré corrigé allométriquement,  $Y_i$ , trait mesuré « brut » et  $X_i$  le proxy de taille.

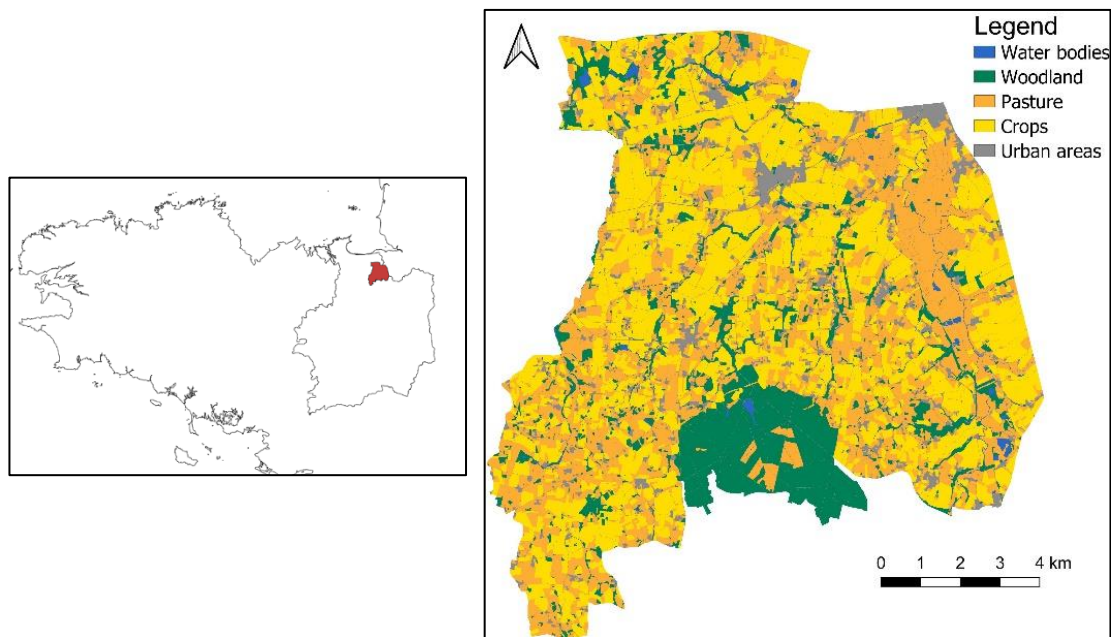
$$\bar{Y}_i = \frac{Y_i}{X_i^b}$$

Équation 5

## 1.6. ANALYSES PAYSAGERES

### 1.6.1. Sélection du site d'étude

L'étude de l'influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques a été réalisée sur la Zone Atelier Armorique, et plus particulièrement sur le site agricole de Pleine-Fougères (Figure 16). Ce site est suivi depuis 1993 et de nombreuses données sont acquises chaque année, notamment l'occupation du sol et le réseau bocager. À partir de ces données, nous avons défini une zone d'étude représentative du site agricole de Pleine-Fougères selon trois critères : la présence d'au moins une rivière, une hétérogénéité paysagère moyenne et une hétérogénéité paysagère bocagère moyenne par rapport au site de Pleine-Fougères. L'objectif de cette analyse est d'éviter des paysages trop homogènes (agriculture intensive) ou trop hétérogènes (bocage très dense). La carte d'occupation du sol (2017, laboratoire du LETG, UMR6554 Littoral, Environnement, Télédétection, Géomatique, Université Rennes 2) a été simplifiée en quatre grandes catégories (eau, forêt, cultures et prairie, Figure 16, droite). L'hétérogénéité a été obtenue par analyse en fenêtre glissante<sup>6</sup> grâce à l'indice de Shannon en utilisant



<sup>6</sup> Fenêtre glissante : affecte aux pixels d'une image la valeur d'un calcul réalisé (ici la moyenne) dans une fenêtre centrée sur chacun de ces pixels. La fenêtre peut passer sur tous les pixels de la carte ou sur des pixels prédéfinis. (Pichon et al. 2007)

le logiciel Chloé (Boussard et Baudry 2017). En croisant cette carte avec le réseau hydrographique de l'ensemble du site de Pleine-Fougères et avec le réseau bocager, nous avons présélectionné sept sites d'un kilomètre carré. La distribution de l'indice de Shannon (discrétisée par paliers de 0,2) a été calculée pour chaque pré-sélection et pour l'ensemble du site agricole de Pleine-Fougères, puis divisée par la surface. On observe des variations entre les sites, mais les tendances entre les sites présélectionnés et l'ensemble du paysage restent similaires (Figure 17). Tous les sites présélectionnés ont ensuite été prospectés à pied pour juger de la faisabilité de l'expérience (accès à la zone d'échantillonnage et proximité des chemins). Le site n°1 était le plus adéquat et a été choisi. Le site d'étude sélectionné consiste en un paysage composé de forêts, de pâturages, de terres cultivées et de zones agricoles (Figure 18, droite).

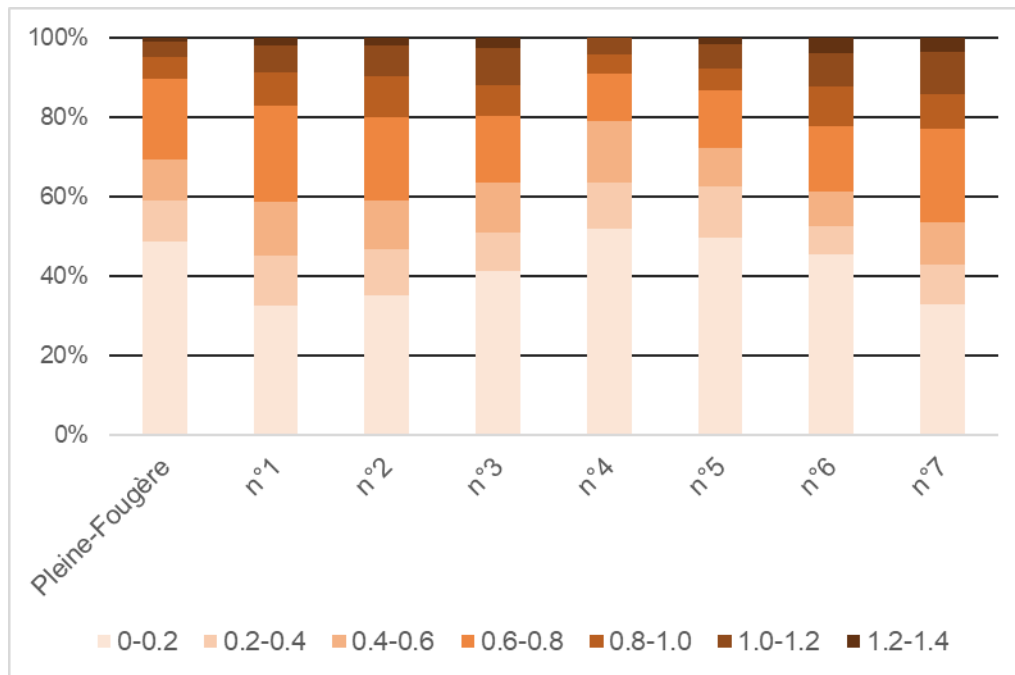


Figure 17 **Pourcentage du nombre de valeurs de l'indice Shannon.** Les différentes nuances de couleurs représentent l'intervalle des valeurs pour le site de Pleine-Fougères et chacun des sites pré-sélectionnés (n°1 à 7). Par exemple, pour le site de Pleine-Fougères, presque 50 % des valeurs de l'indice de Shannon sont comprises entre 0 et 0,2.

### 1.6.2. Échantillonnage des insectes

Des pièges à interception de type « *sticky trap* » (Raitif et al. 2022) ont été fabriqués afin de capturer les insectes aquatiques volants. Les *sticky traps* sont constitués d'une feuille en plastique transparent (42 x 29,7 cm, 2 mm d'épaisseur) sur laquelle est étalée une fine couche de colle qui ne



## Chapitre 1 Matériels et Méthodes

sèche pas (Tanglefoot®, Tangle-Trap® Sticky Coatings). La feuille en plastique a été fixée de façon cylindrique autour d'un piquet à 1 m de hauteur afin de capturer les insectes venant de toutes les directions (Figure 18, gauche) (Wesner 2010). Des arceaux placés à l'intérieur du cylindre viennent renforcer la structure. Avant d'étaler la colle, quatre lignes verticales sont tracées, délimitant quatre orientations (Nord, Sud, Est, Ouest), afin de pouvoir déterminer l'origine des insectes.

Afin d'étudier l'influence du paysage sur le mouvement des insectes aquatiques dans le milieu terrestre, deux campagnes d'échantillonnage ont été effectuées, en 2020 et en 2021. La position exacte des pièges a été déterminée en accord avec les agriculteurs. Les *sticky traps* étaient espacés d'au moins 50 mètres afin de couvrir de manière homogène l'ensemble de la zone d'étude (Figure 18, droite). En 2020, 99 *sticky traps* ont été mis place suivant un maillage prédéfini et suivis pendant trois sessions consécutives, du 18 mai au 2 juin, du 2 juin au 16 juin et du 16 juin au 30 juin 2020. Suite à des problèmes de pose sur le terrain, seuls 56 ont pu être utilisés pour les analyses. En 2021, 65 pièges ont été installés sur la base du maillage de 2020, mais pas exactement aux mêmes positions. Trois sessions non-consécutives ont été réalisées, du 1er au 15 avril, du 26 avril au 10 mai, et du 20 mai au 3 juin 2021. Entre chaque session, les piquets sont restés au même endroit. Les feuilles plastiques engluées étaient laissées sur les piquets en session de 15 jours consécutifs puis récupérées, enveloppées de film plastique et stockées au congélateur jusqu'à leur analyse au laboratoire.

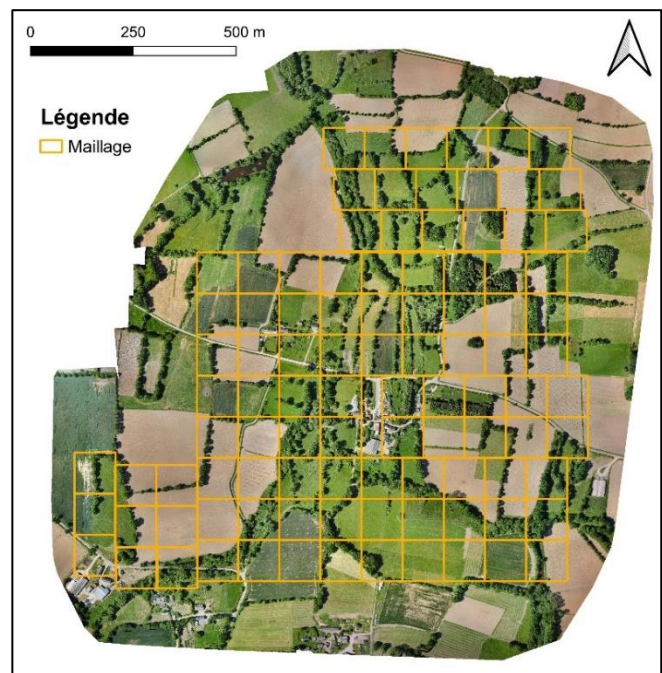


Figure 18 **Sticky trap** (gauche). **Maillage initial des sticky traps en 2021**. Orthophotographie RGB du vol drone du 20 mai 2020 (droite).

### 1.6.3. Décollage des insectes aquatiques

Les EPTMs ont été décollés de l'ensemble de la feuille plastique engluée à l'aide d'un solvant, le terpène d'orange (D-limonène) puis identifiés à l'espèce ou au genre. Les autres insectes ont été décollés uniquement sur le quart inférieur de la feuille plastique afin d'optimiser le temps de décollage et comptés suivant trois grandes catégories : les diptères aquatiques ou terrestres (incluant les chironomes ou autres petits nématocères, donc potentiellement aquatiques), les mouches du bétail (qui correspondent essentiellement aux brachycères, et qui sont terrestres) et les autres insectes terrestres.

Nous avons analysé la répartition des insectes aquatiques et des diptères aquatiques ou terrestres sur les quatre orientations de chacun des *sticky trap*. Nous avons testé l'effet du vent en supposant que sur une ou deux orientations l'abondance des insectes aquatiques est toujours plus élevée que sur le reste du cylindre ; mais aucun effet de l'orientation n'a été détecté. Cela peut être expliqué par des changements de direction du vent sur la durée des sessions (15 jours). Les données d'abondance de chacune des orientations ont donc été sommées par *sticky traps*.

Les méthodes de préparation des feuilles plastiques transparentes sont détaillées dans l'Annexe 4 Sticky traps : construction, terrain et laboratoire, rédigée par Justine Royer, qui a également décollé une grande partie des insectes.

### 1.6.4. Données environnementales

#### *Vol de drones*

En 2020, plusieurs vol de drones ont été effectués par le laboratoire du LETG (UMR6554 Littoral, Environnement, Télédétection, Géomatique, Université Rennes 2 (Houet 2022) afin de caractériser finement le paysage du site d'étude. Trois vols ont eu lieu le 22 mai 2020 et deux le 7 juillet 2020. Ces vols nous ont permis d'obtenir pour chaque date une orthophotographie RGB (Red-Green-Blue, résolution 4 cm, Figure 18, droite) et un modèle numérique de surface (MNS, Figure 19) (Houet 2022). Après rééchantillonnage, en soustrayant le MNS au modèle numérique de terrain (MNT, résolution à 1 m, issu de l'Institut national de l'information géographique et forestière, <https://ign.fr/>), nous avons pu obtenir une cartographie du boisement du site d'étude.

Nous avons également obtenu trois images thermiques, deux le 22 mai (à 18 h et 22 h) et une le 7 juillet (à 18 h). L'objectif de ces vols était de caractériser la présence d'eau, en utilisant le différentiel d'inertie thermique entre les masses d'eau et la terre, qui est maximal en fin de journée. Néanmoins cette approche test n'a pas abouti en raison de la complexité paysagère : certaines masses d'eau étaient cachées par du boisement, et celles situées dans les zones prairiales ne présentaient pas de signature thermique spécifique.

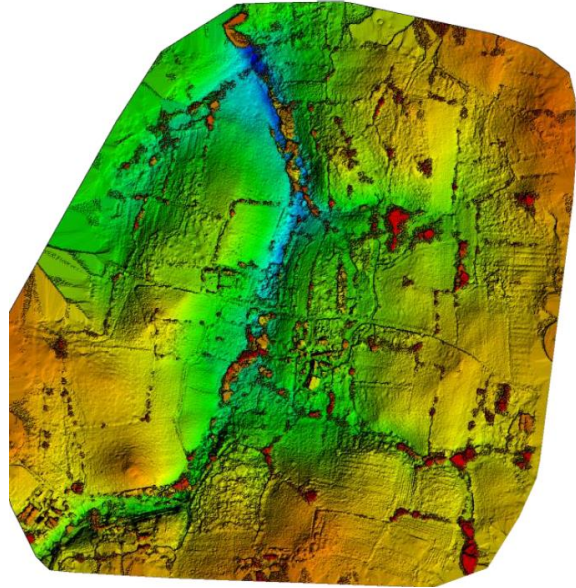


Figure 19 **Cartographie drone 20 mai 2020.** Représentation du modèle numérique de surface (MNS).

### **Ensoleillement potentiel**

Les cartographies de l'ensoleillement potentiel (« *Potential Incoming Solar Radiation* » PISR, kWh.m<sup>-2</sup>) pour chaque session d'échantillonnage ont été calculées à partir du MNS grâce au logiciel SAGA v.7.9 par Romain Georges (UMR 6553 ECOBIO) (Conrad et al. 2015). Le PISR représente la somme de l'énergie solaire par mètre carré et est calculé toutes les heures et tous les jours sur une durée définie (ici, la durée d'une session). Par exemple, une zone à côté d'une haie aura une valeur d'ensoleillement moins forte qu'une zone au milieu d'un champ. De plus, les valeurs d'ensoleillement potentiel sont globalement plus élevées fin juin que début avril, en raison de l'allongement des journées. Par contre, la météo n'est pas prise en compte dans l'implémentation, par exemple présence de nuages. Les valeurs PISR sont calculées pour tous les points du MNS, donc sur la canopée. Les *sticky traps* sont parfois situés sous des arbres, et reçoivent donc un ensoleillement beaucoup plus faible que celui reçu par la canopée. Pour en tenir compte, nous avons retiré les zones boisées de la cartographie de l'ensoleillement potentiel. Ensuite, les valeurs manquantes ont été interpolées à partir des bords en utilisant la bibliothèque GDAL translator v. 3.5, fonction *fillnodata* (Rouault et al. 2022).

### **Réseau hydrographique**

Les sources d'émergence des insectes aquatiques varient selon les espèces et la saison. Les larves de certaines espèces sont ubiquistes et peuvent se trouver dans l'ensemble des milieux aquatiques, tandis que d'autres sont plus exigeantes et inféodées par exemple uniquement aux milieux



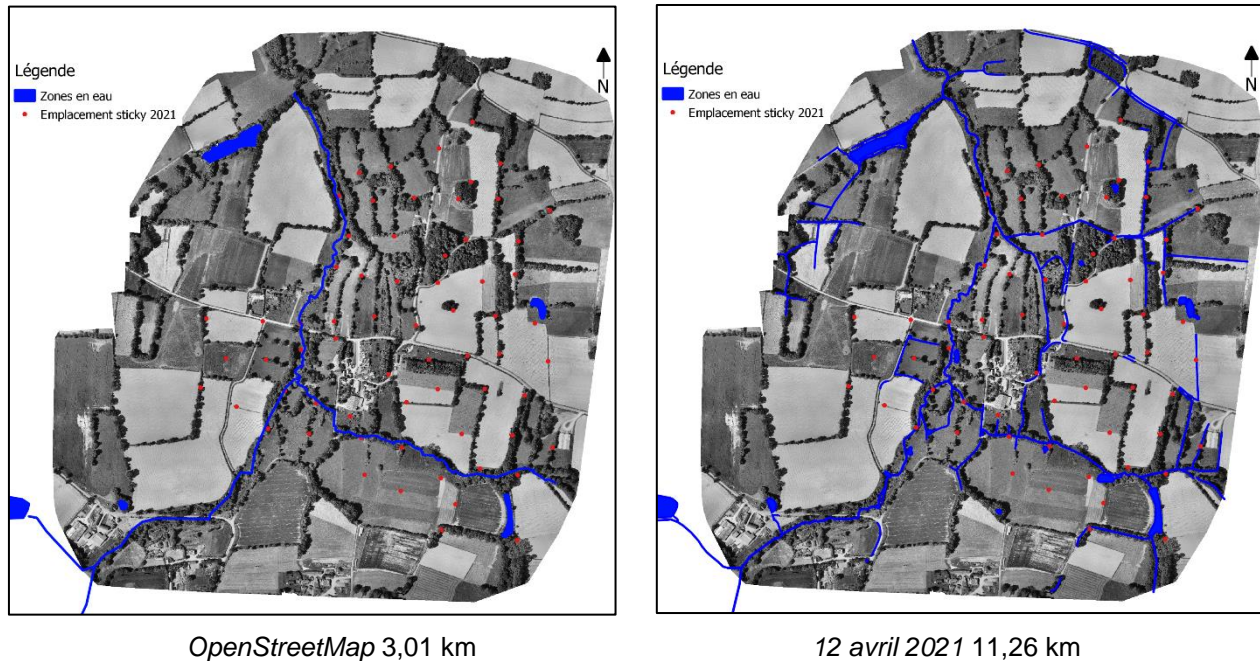


Figure 20 **Comparaison des réseaux hydrographiques.** À gauche celui d'OpenStreetMap et à droite celui réalisé le 12 avril 2021. Les kilomètres représentent les linéaires d'eau du site d'étude.

temporaires (Datry et al. 2014). Au sein d'un paysage, les sources d'émergence sont multiples, allant des lacs et des rivières à d'autres milieux moins étudiés tel que les étangs, les fossés ou les milieux aquatiques temporaires (Williams et al. 2004; Clarke 2015; Cunillera-Montcusí et al. 2020). Les réseaux hydrographiques, comme celui d'OpenStreetMap et celui de la Zone atelier ne prennent pas en compte l'ensemble de ces milieux aquatiques, potentiellement sources d'émergence. Il est donc nécessaire de catégoriser ces zones en eau. Le réseau hydrographique de 2020 devait être initialement obtenu à partir des images thermiques. Les images thermiques n'ayant pas permis d'établir le réseau hydrographique, nous avons cartographié manuellement en 2021 l'ensemble des zones en eau sur le site d'étude (Figure 20). Quatre prospections (dont les trois premières correspondent aux sessions d'échantillonnage de 2021) ont été réalisées par Romain Georges afin de tenir compte de l'évolution temporelle des zones en eau dans la saison. Le 1<sup>er</sup> passage a eu lieu le 12 avril, le 2<sup>ème</sup> passage le 5 mai, le 3<sup>ème</sup> passage le 27 mai et le 4<sup>ème</sup> passage le 29 juin. L'aspect temporel a été pris en compte afin de déterminer s'il existait une relation entre le réseau hydrographique à une période donnée, et l'abondance des insectes aquatiques capturés. Les habitats aquatiques ont été catégorisés en ruisseau principal, en ru, en fossé courant, en fossé stagnant et en plan d'eau. Ni les flaques ni les zones humides n'ont été cartographiées dans cette étude. Les cartes de distance à l'eau ont été réalisées à l'aide du logiciel Chloé v. 4.1 (Boussard et Baudry 2017) pour chaque réseau hydrographique. Les valeurs de distance sur ces cartes ont été attribuées à chaque *sticky trap* en fonction de sa position.

### 1.6.5. Prédiction avec *Random Forest*

L'objectif de cette analyse est de prédire la présence des insectes aquatiques sur l'ensemble du site d'étude à l'aide de facteurs paysagers. Notre plan d'échantillonnage nous a permis d'obtenir deux jeux de données indépendants, celui de 2020 et celui de 2021. Avec l'un de ces jeux de données nous avons calibré nos modèles de prédiction grâce à l'algorithme des « *random forests* », puis nous l'avons validé avec l'autre jeu de données.

Le *random forest* est un algorithme très utilisé de « *machine learning* » (méthode d'apprentissage statistique). Le principe est d'agréger une collection d'arbres de décision aléatoire. Chaque arbre est construit suivant l'algorithme CART (« *Classification And Regression Trees* ») en prenant au hasard les individus et les variables. Les arbres obtenus sont combinés entre eux (c'est à dire la forêt d'arbres) pour construire la prédiction finale (Genuer et Poggi 2020). Les modèles prédictifs ont été calibrés pour chaque ordre (package « *randomForest* » ; Liaw et Wiener 2002), avec comme variables réponses l'occurrence des ordres et comme variables explicatives des facteurs environnementaux pré-sélectionnés : altitude, ensoleillement potentiel, boisement et facteurs liés à l'eau (distance à l'eau la plus proche et habitats aquatiques). Le nombre d'arbres a été fixé à 10 000. Le nombre de variables testées à chaque division – paramètre important pour les *random forests* (Guisan et al. 2017) – qui minimise l'erreur « *Out Of Bag*<sup>7</sup> » (OOB) a été choisi. Afin de simplifier la réalisation des cartes de prédictions, nous avons sélectionné des variables à l'aide du package « *VSURF* » (Genuer et al. 2015). Il s'agit une méthode en trois étapes qui va éliminer les variables explicatives non-importantes, puis sélectionner uniquement celles fortement liées à la variable réponse et enfin enlever les variables corrélées entre elles. Les modèles (basés les variables sélectionnées par la procédure *VSURF*) sont validés avec l'aire sous la courbe (AUC) qui mesure la qualité de la prédiction et plus précisément la discrimination, c'est-à-dire la capacité du modèle à distinguer un site occupé d'un site inoccupé (Guisan et al. 2017). Enfin, une cartographie de la probabilité d'occurrence est réalisée à l'aide des variables environnementales du jeu de données de validation.

---

<sup>7</sup> Erreur Out Of Bag (OOB) : estimation de l'erreur de prédiction utilisant comme données de test les observations non sélectionnées dans un échantillon bootstrap (Genuer et Poggi 2020).

# Chapitre 2      TRAITS BIOLOGIQUES LIES AU VOL

---

## 2.1. INTRODUCTION

De nombreuses études ont mis en évidence des relations entre le mouvement des insectes et certains traits d’histoire de vie (Asplen 2018; May 2019a). Deux articles suggèrent même que les variations intraspécifiques et interspécifiques des traits liés à la dispersion affecteraient le fonctionnement des méta-écosystèmes et devraient donc être pris en compte lors des modélisations de flux entre écosystèmes (Massol et al. 2017; Raffard et al. 2021). Le cadre conceptuel de l’écologie du mouvement a permis de synthétiser les différents éléments à prendre en compte pour expliquer le mouvement des animaux (Nathan et al. 2008; Baguette et al. 2014). Les trajectoires ou « *movement path* » sont dus à une combinaison des facteurs externes (environnementaux) et des facteurs internes propres aux individus (Figure 21). Les facteurs internes sont divisés en trois catégories. L’état interne ou « *internal state* » représente les conditions physiologiques ou comportementales qui expliquent pourquoi un individu se déplace ; la capacité de navigation ou « *navigation capacity* » réfère aux sens (la vue, l’odorat, etc..) qui permettent aux individus de s’orienter dans l’espace. Enfin, un élément central de ce cadre conceptuel est la capacité de mouvement ou « *motion capacity* » (Figure 21). La variation de cette capacité de déplacement est due à deux grandes catégories de traits biologiques : les traits morphologiques et les traits physiologiques (Turlure et al. 2016). Les réserves énergétiques servent de carburant pour le mouvement tandis que la morphologie permet de comprendre la biomécanique, et par conséquent, comment les animaux se déplacent.

Le vol est une fonction centrale de la biologie et du cycle de vie d’une grande majorité d’espèces d’insectes (Goldsworthy et Wheeler 1989) mais est très coûteux en énergie (Amat et al. 2012) et contraignant pour la morphologie (Chen et al. 2016; Meresman et al. 2020). Certains insectes volants comme les papillons (Berwaerts et al. 2002; Li et al. 2016) ou les criquets (Zera et al. 1994, 1999; Nespolo et al. 2008) ont été utilisés comme modèles afin d’étudier les effets des variations morphologiques et/ou physiologiques sur les capacités de dispersion. Dans ces études, essentiellement réalisées sur des insectes terrestres, des traits morphologiques et physiologiques ont été mis en évidence en tant qu’indicateur de mouvement. Par exemple, la longueur ou la forme des ailes



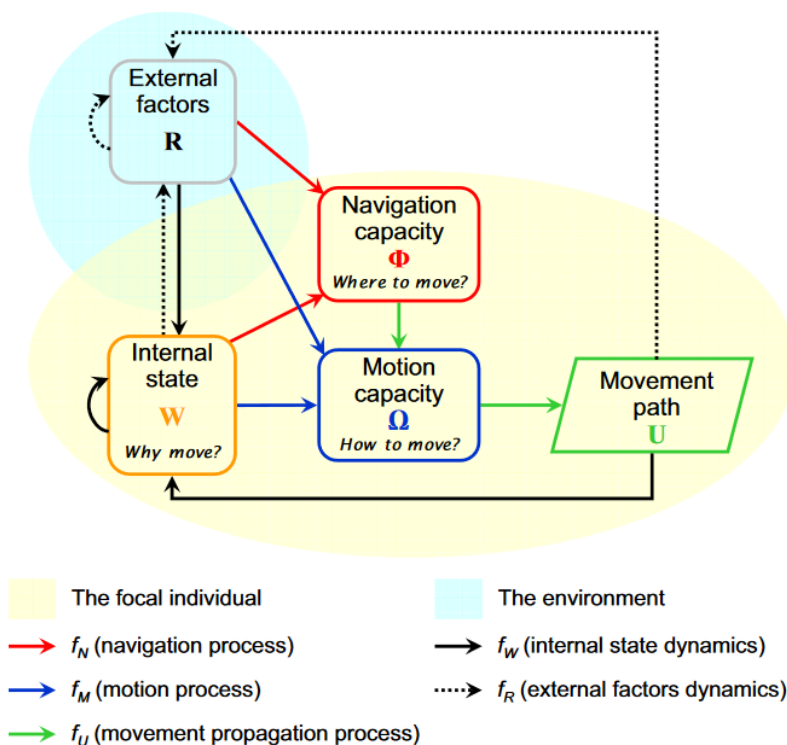


Figure 21 **Le cadre conceptuel de l'écologie du mouvement.** Les trajectoires sont le résultat de quatre éléments interdépendants. Trois éléments (état interne, capacité de déplacement, capacité de navigation) sont liés à l'individu (fond jaune), tandis que la quatrième est liée à l'environnement (fond bleu). Les flèches symbolisent les relations entre ces quatre éléments. Issu de Nathan et al. (2008).

(Malmqvist 2002; Hassall 2015; Peredo Arce et al. 2021), la quantité de muscles thoraciques (Marden 2000) ou une forte teneur en triglycérides (Lee 2019; Skowronek et al. 2021) ont été mises en relation avec une capacité de dispersion à longue distance. Les capacités de dispersion des insectes aquatiques ont été beaucoup étudiées, non pas suivant la capacité de vol, mais suivant des traits d'histoire de vie, comme la taille, le voltinisme, le nombre d'œufs (Tonkin et al. 2018; Sarremejane et al. 2020) et la structuration génétique des populations (Alp et al. 2012; Phillipsen et al. 2015).

Odonates mis à part, il existe donc assez peu d'étude sur le vol des insectes aquatiques. Parmi les recherches existantes, la majorité concerne la morphologie des trichoptères (Gullefors et Petersson 1993; Hoffsten 2004; Stocks 2010; Müller-Peddinghaus 2011; Lancaster et Downes 2017; Lancaster et al. 2020a). Quelques études se sont également intéressées à la morphologie des éphémères et plécoptères en lien avec leur capacité de dispersion (Malmqvist 2000) ou bien la formation d'essaims (Peckarsky et al. 2002). Deux articles se sont également penchés sur l'aérodynamique des éphémères, mais ces résultats obtenus en laboratoire et centrés sur *Ephemera vulgata* Linnaeus, 1758

## Chapitre 2 *Traits biologiques liés au vol*

(Ephemeroidea) sont difficilement exploitables d'un point de vue écologique (Usherwood et Ellington 2002; Usherwood 2009). Les analyses des réserves énergétiques des adultes sont également rares et concernent surtout les éphémères (Sartori et al. 1992; Encalada et Peckarsky 2007; Winkelmann et Koop 2007; Shipley et al. 2012) et les trichoptères (Jannot et al. 2007). Enfin, quelques études ont porté sur l'influence de la forme des ailes des chironomes sur leur capacité de dispersion (McLachlan 1985; Delettre 1988) et sur les variations de leurs capacités de vol en fonction du sexe (Burt et al. 1986).

Dans ce chapitre, l'objectif est de mettre en relation les traits morphologiques et physiologiques avec les traits d'histoire de vie liés au mouvement des adultes d'espèces aquatiques, dont la dispersion et la reproduction.

## **2.2. LES SUBSTRATS ENERGETIQUES DES INSECTES AQUATIQUES EMERGENTS SONT ASSOCIES A LA TAILLE, LE SEXE, LA FORMATION D'ESSAIMS, ET LES STRATEGIES DE DISPERSION (ARTICLE 1)**

Dans cette partie, nous avons analysé les substrats énergétiques de 22 taxons d'insectes aquatiques émergents. Ces traits physiologiques ont été comparés à différents traits liés au vol, dont la stratégie de dispersion et la reproduction, décrits dans la littérature. L'étude est rédigée sous la forme d'un article, accepté dans *Freshwater biology*.

***Body stores of emergent aquatic insects are associated with body size, sex, swarming behaviour, and dispersal strategies***

*Freshwater biology* **2022**

<https://doi.org/10.1111/fwb.14003>

Rémi Gerber, Lilian Cabon, Christophe Piscart, Jean-Marc Roussel,  
Benjamin Bergerot

**(Article 1)**

### 2.2.1. Résumé

La dispersion est une étape déterminante du cycle de vie des insectes et un facteur clé de leur budget énergétique. Si les réserves énergétiques des insectes terrestres sont relativement bien documentées, celles des insectes aquatiques émergents (c'est-à-dire dont les larves sont aquatiques et les adultes ailés terrestres) restent peu étudiées.

Nous avons analysé quatre substrats des réserves énergétiques (les protéines, les triglycérides, le glycogène et les sucres libres) de 22 taxons d'insectes aquatiques, englobant une grande diversité de traits biologiques et écologiques.

Nous avons mis en évidence une allométrie entre les réserves énergétiques et la masse des insectes. La proportion relative de triglycérides et de sucres libres diminue lorsque que la masse de l'insecte augmente, c'est-à-dire que les insectes légers ont relativement plus de triglycérides et de sucres libres que les insectes plus lourds. À l'inverse, les quantités de protéines et de glycogène sont proportionnelles à la masse.

Après correction de l'allométrie, nous avons trouvé des différences significatives entre les ordres taxonomiques en termes de substrats énergétiques. Les diptères ont relativement plus de protéines que les trichoptères. Pour les taxons formant des essaims (vol agrégatif des insectes pour la reproduction), les mâles ont relativement plus de triglycérides que les femelles de la même espèce. Les disperseurs passifs (qui se déplacent grâce à un vecteur, comme le vent) ont plus de protéines et de glycogène que les disperseurs faibles (qui n'ont pas tendance à se disperser) et actifs (qui déplacent par leur propre propulsion). Chaque substrat énergétique est associé à différents traits d'histoire de vie, ce qui souligne l'importance de considérer chaque substrat énergétique indépendamment pour mieux comprendre les fonctions associées.

La stratégie de dispersion (dispersion active, passive ou faible) semble être le principal facteur structurant les réserves énergétiques des insectes aquatiques, car elle explique de manière significative les variations des triglycérides (30 %), des protéines (21 %), du glycogène (29 %) et des sucres libres (17 %). Cependant, notre étude n'estime le rôle du vol qu'indirectement à travers la quantité des réserves énergétiques à l'émergence. Les travaux futurs devraient se concentrer sur l'identification précise des substrats énergétiques utilisés pour le vol, en comparant la proportion des substrats énergétiques avant et après le vol, et sur l'identification des protéines afin de distinguer les protéines associées au vol (comme les protéines constitutives de muscles) ou à la reproduction (comme les protéines constitutives des œufs).

### 2.2.2. Introduction

Freshwater ecosystems cover less than one percent of the Earth's surface but host a remarkable biodiversity with more than 140,000 known species, including approximately 88,000 insect species (Balian et al., 2007). Among these insects, 80% are merolimnic that is their juvenile life stages are confined to freshwater environments while winged adults are terrestrial (Petersen et al., 2004). The flight of imagoes is crucial for the colonization of new habitats (Kovats, Ciborowski & Corkum, 1996; Petersen et al., 2004), maintaining genetic diversity (Didham et al., 2012; Phillipsen et al., 2015) and defining community composition (Tonkin et al., 2018; Bacca et al., 2021). Flight is also important for fitness-related functions such as escaping predators, locating food and reproduction (Tokeshi & Reinhardt, 1996; Dudley, 2002; Chen et al., 2011; Amat et al., 2012; David et al., 2015). Variable flight distances have been reported depending on species, ranging from 160 m for some Ephemeroptera to 17 km for some Chironomidae (Muehlbauer et al., 2014). However, current knowledge on insect flight comes from studies that use heterogeneous methods and target one or a few species at once, leading to limited understanding of flight ability.

One way to approach the flight ability of merolimnic imagoes is to look at their energy content. Flight requires high energy consumption and is a key determinant of the energy budget of insects (Amat et al., 2012). The metabolic rate of insects when in flight can be 50 to 100 times higher than their resting metabolic rate, and their flight muscles exhibit the highest metabolic rate of any known animal locomotor tissue (Downer & Matthews, 1976; Beenackers, Van der Horst & Van Marrewijk, 1984; Dudley, 2002). Body size is a key constraint for insect metabolism and dispersal strategies. Firstly, the allometric relationship between resting metabolic rate and body mass is widely recognized (Harrison, Klok & Waters, 2014; Maino & Kearney, 2014), and light insects (less than 10 mg) are expected to consume proportionally less energy during flight than heavy ones (Niven & Scharlemann, 2005). Secondly, light species are often called “passive dispersers” as they are more subjected to wind dispersal (Peredo Arce et al., 2021), when bigger species can fly faster than the wind and choose their flight direction (Compton et al., 2002). Energy comes from the oxidation of one or several energy substrates (*i.e.* carbohydrates for short flights, to which lipids are added for long flights). Carbohydrates are stored freely in the cytoplasm and in the form of glycogen (Roma, Bueno & Camargo-Mathias, 2010). Lipids are mostly stored in the form of triglycerides (Winkelmann & Koop, 2007; Arrese & Soulages, 2010). Some species also oxidize the amino acid proline (*e.g.* Beenackers et al., 1984; Amat

et al., 2012; Tigreros & Davidowitz, 2019). However, this knowledge of insect body stores is largely based on terrestrial species, and studies on emerging merolimnic imagoes are scarce.

Merolimnic insects encompass a large number of species divided into 12 orders (Dijkstra, Monaghan & Pauls, 2014), and represent great variability in terms of phylogenetic relationships, morphology, size and life history traits. Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera (EPT) and Diptera account for 85% of all species of merolimnic insects (Dijkstra et al., 2014). Within these orders, Diptera and Trichoptera are phylogenetically the closest and most recent orders, Ephemeroptera is the most ancestral one, and Plecoptera is intermediate (Ishiwata et al., 2011; Yeates et al., 2016). Merolimnic imagoes display variable feeding behaviours, and this may influence energy allocation and the amount of energy stored before their emergence from the water. Diptera and Plecoptera can feed as adults (Burt, Perry & McLachlan, 1986; Brittain, 1990; Armitage, 1995; de Figueroa & Sánchez-Ortega, 1999, 2000; Rúa & de Figueroa, 2013), but Trichoptera rarely do so (Pettersson & Hasselrot, 1994; Morse, 2009), and Ephemeroptera have no functional mouthparts and exclusively rely on the energy stored during larval development (Sartori & Brittain, 2015; Jacobus, Macadam & Sartori, 2019). Moreover, merolimnic insects have evolved different mating systems, notably Ephemeroptera and Chironomidae males form swarms (*i.e.* aggregative flights; Sullivan, 1981) to attract females (Harker, 1992; Tokeshi & Reinhardt, 1996; Brittain & Sartori, 2009). Some Trichoptera families can also swarm (*e.g.* Hydropsychidae, Leptoceridae) while this behaviour has never been observed among Plecoptera (Holzenthall, Thomson & Ríos-Touma, 2015). As swarming requires great quantities of energy (Dudley, 2002), males of swarming species could have greater body stores than conspecific females.

In the present work, we studied body store patterns of 18 common families of merolimnic insects belonging to Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera (EPT) and Diptera. We quantified their free carbohydrate, glycogen, lipid and protein contents, and we searched for variables that might explain variation among species offering a large range of morphology, body-size and flying behaviour. The following questions were addressed: is there allometry between body store and mass of merolimnic species imagoes? Do their body stores vary according to insect order, sex, and/or between passive and active dispersal strategies? We hypothesized that mass strongly influences the quantity of body stores, with small taxa having relatively more stores than big ones. We also hypothesized that flight-related life history traits (dispersal strategy and mating system) structure most of the pattern in body stores.



### **2.2.3. Materials and Methods**

#### **Study area and sampling**

Samples were taken in Brittany (western France), a region characterized by a patchy landscape of forests, pastures, crop cultures and farming zones under a temperate oceanic climate. Insects were caught using aquatic emergence traps (Cadmus, Pomeranz & Kraus, 2016). The traps consisted of a floating pyramidal tent (1 metre square at its base) made of nylon mesh and a collecting bottle was placed at the top (Raitif et al., 2018). Depending on how the targeted insect groups emerged, the traps were placed either on the water (to catch insects emerging from the water surface like Chironomidae; Pinder 1986) or placed half on water and half on riverbanks (to capture insects crawling out of the water to moult like Plecoptera; Hynes 1976). The traps were lifted every 24 h to minimize energy expenditure after emergence. During the journey back to the laboratory, the insects were placed on ice prior to freezing.

Emerging merolimnic insects were collected during two sampling campaigns in 2018 (4<sup>th</sup> April – 25<sup>th</sup> April; for Leuctridae only) and 2020 (12<sup>th</sup> March – 10<sup>th</sup> July). Traps were regularly moved along the sampling area to catch species from various microhabitats and were checked nearly every day at the same time. They were carefully emptied of all insects when the sampling could not be done the day before. Emergence traps were settled in four sites close to our institutions, Chênélais (48.503093, -1.598211), Guyoult (48.470309, -1.628374), Petit Hermitage (48.488179, -1.571154) and Gueuche (48.614058, -1.008783). In addition, a citizen science-based sampling was organized to collect insects from four distant sites, Elorn (48.408397, -4.08789), Ruisseau de Condat (47.700761, -2.631534), Arz (47.713978, -2.403896) and Le Loc'h (47.761264, -3.505502). All emergence traps were settled in agricultural landscapes, except Le Petit Hermitage (forested area), and in small, 1-2 order (Strahler's stream order) headwater streams (except a pond at Le Loc'h).

#### **Assessment of body stores**

##### *Sample preparation*

Insects were sorted, sexed and identified at the family, genus or even species level when possible. For each taxonomic group (*i.e.* the lowest level of identification for each taxon), body store determination was performed on at least seven replicates and when the sampling allowed it, individuals

were taken from different sites. The protocol was designed to maximize the number of species, and therefore inter-taxa comparisons. The number of individuals per replicate depended on the average mass of the taxon. When insects were too light to be assayed individually (all the Diptera, Baetidae and Leptophlebiidae), 2 to 10 individuals of the same sex were pooled in each replicate (**Table 1**). Each replicate was freeze-dried for at least 24 hours and weighed (XP2U Mettler Toledo microbalance, Columbus,  $\pm 0.01$  mg) to provide the dry mass.

### *Body store assays*

The insects were placed in phosphate buffer (300 and 600  $\mu\text{L}$  for replicates below and above 500  $\mu\text{g}$ , respectively), homogenised in a bead-beating tube for 1 min 30 s at 25 Hz, and centrifuged for 5 min at 500 g and 4 °C. Protein and glycogen assays were realized according to Andrade et al. (2020). The total protein content was assayed with the Bradford method (Bradford, 1976) using bovine serum albumin as a standard. The free carbohydrate and glycogen contents were assayed with the Anthrone method. Additionally, to Andrade et al. (2020), we assayed the free carbohydrates as suggested by Foray et al. (2012). Briefly, we collected 150  $\mu\text{L}$  of the initial supernatant of each insect sample into a microplate well and evaporated for 120 min at room temperature until a volume of approximately 10  $\mu\text{L}$  was reached. Then, 240  $\mu\text{L}$  of anthrone reagent was added to each well and the plate was incubated for 15 min at room temperature and then heated 15 min at 90°C in a water bath, after which the absorbance of the samples was read at 625 nm using d-glucose as the standard. Triglycerides were assayed using the EnzyChrom™ Triglyceride Assay Kit (Cat# ETGA-200), following the manufacturer's instructions.

We expected that the body stores will not be proportional with insect mass (*i.e.* allometric relationships between body stores and mass). Therefore, data analyses were performed on the body store mass (mg) adjusted by allometric relationships computed for each type of body stores (proteins, free carbohydrates, glycogen, and triglycerides). For pooled replicates (*i.e.* small species), the mean individual body store mass was used.

### *Data analyses*

In our analyses, each body store was considered individually or pooled by fuels (glycogen, triglyceride and free carbohydrate) or total body store (fuels + proteins). As proteins are the main constituent of insect muscles (Vigoreaux 2006) and flight muscles can constitute up to 65% of the body

mass (Marden, 2000), we used protein content as a proxy for flight muscle. A larger quantity of flight muscle is associated with a better flight endurance (Marden, 2000).

Three explanatory factors of body stores were considered: 1- insect order; 2- mating system, including sex and swarming behaviour; 3- dispersal strategy, including passive and active dispersal according to the DISPERSE database (Sarremejane et al., 2020). We ran tests to check for a possible effect of sampling sites on the quantity of body stores (see Supplementary information).

### *Allometric analyses*

Analysis of allometry followed the procedure proposed by Warton et al. (2006). To determine the relationship between body stores and body mass, we conducted standardised major axis (SMA) regression (model 2 regression) with the ‘smatr’ package ‘sma’ function (Warton et al., 2012). SMA is a least squares method (the regression line is estimated by minimising the sum of squares of residuals) but unlike linear regressions, the direction in which residuals are measured is not vertical. The SMA is the line that minimises the sum of squares of the shortest distances from the data points to the line, calculated on standardised data, then rescaled to the original axes (Warton et al., 2006). To use independent data, the analyses were carried out between the body store categories as response variables and the remaining body-mass (*i.e.* the individual dry mass minus the measured body store mass) as explanatory variable, both logarithmically transformed. The ‘sma’ function allows us to calculate the regression lines between body stores and the remaining body-mass for taxonomic groups. As the data are logarithmically transformed, the slope  $b$  of the regression line is equal to the allometric coefficient (see Peig & Green, 2009 for details). If the slope  $b = 1$ , the link between body stores and mass is isometric (*i.e.* increasing proportionally with the absolute increase in size). If  $b > 1$ , light individuals have relatively less body stores than heavy individuals (hyper-allometry). If  $b < 1$ , light individuals have relatively more body stores than heavy individuals (hypo-allometry).

To investigate the allometry inter-taxa, a first series of regressions was performed on the mean by taxonomic groups to get the coefficient  $b$  for each body stores. The overall body store slope was compared to metabolic rate coefficients ( $2/3$  and  $3/4$ ) by testing the correlation between residual and fitted values. Then, in a second series of regressions, we tested for differences in slopes between orders (using the mean of body stores by taxonomic groups) and between sexes (using the mean of body stores by taxonomic groups AND sex), using the Bartlett-corrected likelihood ratio statistic. When differences were detected, pair-wise comparison tests were run. When no differences were detected

(*i.e.* there is a common slope), between-order and between-sex differences were tested by calculating the differences between the regression lines for elevations (*i.e.* if significant, regression lines are separated by a gap indicating differences in body store quantity for a same body mass) and for shifts (*i.e.* if significant, regression lines are separated along a parallel axis and indicate a difference in the body store quantity due to a difference in body mass, see Warton et al., 2006 for details). Taxa with only one male or one female (**Table 1**; Nemouridae and Chloroperlidae among Plecoptera; Polycentropodidae among Trichoptera) were excluded from the sex analyses. We also explored the allometry intra-taxa by conducted a third series of sma regression within the taxonomic groups (**Table 2**).

Data on each body store category were allometrically adjusted as follows, considering the mean of each body store by taxonomic group ( $n = 22$ , **Table 1**), or by taxonomic group and sex, when investigating the mating system. The allometrically adjusted ratio used is  $\bar{Y}_i = Y_i / X_i^b$  (Albrecht, Gelvin & Hartman, 1993) for each individual  $i$ ,  $\bar{Y}_i$  is the allometrically adjusted body store ratio (which will be used in the further analyses);  $Y_i$ , the mass of the considered body store and  $X_i$  the body mass. The allometric coefficient  $b$  (*i.e.* slope) was obtained from the first series of SMA regressions.

### *Principal component analysis of body stores*

A principal component analysis (PCA) was performed on adjusted ratios, with free carbohydrate, glycogen and triglyceride and proteins as variables using the ‘FactomineR’ package (Lê, Josse & Husson, 2008). Five missing data (NA) were treated by the ‘estim\_npcPCA’ function of the ‘missMDA’ package (Josse & Husson, 2016). The npc value (*i.e.* the number of components to be retained for the PCA) given by this function was 0, meaning that NAs had to be substituted by the mean value of each variable. As the data were normalized, NAs were replaced by zeros. The coordinates of the first two principal components were used as response variables, and the factors of the PCA projections (order and dispersal) were used as explanatory variables. Active and passive dispersals were combined in three modalities: active dispersal (affinity to active dispersal = 2 or 3, 8 taxa), passive dispersal (affinity to passive dispersal = 2 or 3, 4 taxa) and weak dispersal (affinity to active and passive dispersals = 0 or 1, 8 taxa). Shapiro-Wilk tests and Bartlett’s tests were conducted to evaluate the assumptions of normality and homoscedasticity. When heteroscedasticity or non-normality were detected, Kruskal Wallis tests were performed and when assumptions were met, Anova tests were used. When necessary, Dunn’s post hoc tests were performed using the ‘FSA’ package to

test pairwise differences (Ogle et al., 2021). The alpha levels were adjusted using the Holm-Bonferroni correction to correct for multiple comparisons.

### *Effect of mating system on body store patterns*

We tested the differences of body stores between sexes for swarming taxa and for non-swarming taxa with Wilcoxon-Mann-Whitney tests for paired sample. The same tests were used to compare body stores between sexes for Diptera and Trichoptera as the number of replicates for each order is low (>10). Ephemeroptera and Plecoptera did not have enough replicates (>5) to make reliable comparisons between-sexes. We also compared variation in body stores between males and females in the orders Diptera and Trichoptera.

### *Contribution of insect order, sex and dispersal on body store patterns*

To determine the relative contribution of each explanatory factor (order, mating system and dispersal strategy) to body store patterns, partitions of variance were performed using the ‘varpart’ function in the ‘vegan’ package (Oksanen et al., 2015). We used 3 explanatory matrices – one for each factor. As the ‘varpart’ function does not deal with NAs and as flight ability data were not available for Sphaericidae (Diptera), this taxon was removed from the variance partitioning. A total of 6 partitions of variance were performed, one for each body store, one by combining fuels and one combining all body stores. The analyses were conducted on the mean by taxa and sex. Significance of each explanatory factor was checked using Anova tests.

All statistical analyses were performed with R software v. 4.1.1 (R Core Team 2021).

## **2.2.4. Results**

We sampled 556 merolimnic imagoes, representing 22 taxa of 18 families and 4 orders (Diptera, Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera; **Table 1**).

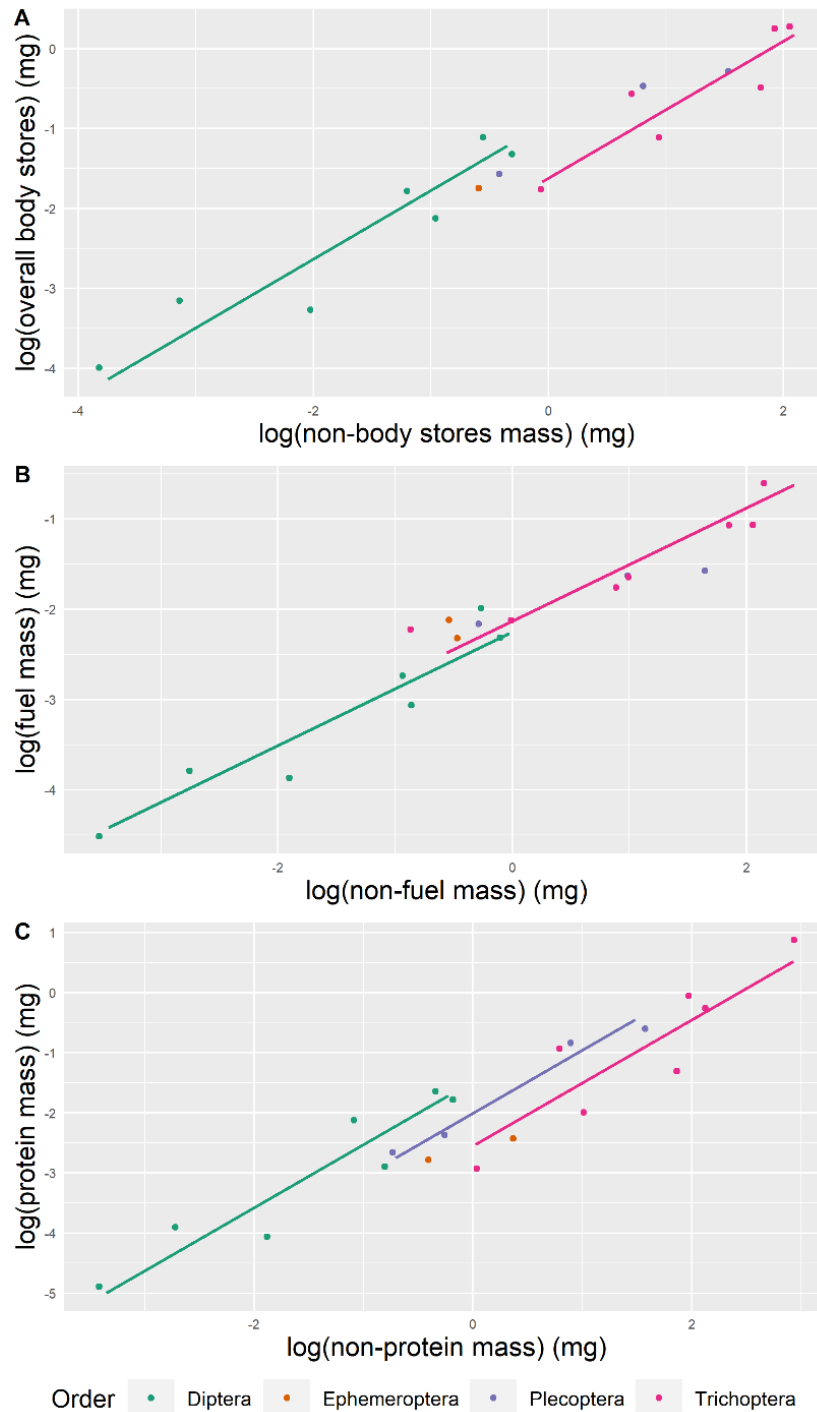
## Chapitre 2 Traits biologiques liés au vol

Order	Family	Genus	Species	Replicates per sites	Replicates per sex ♀ : ♂	Individuals per replicate	Dispersal strategies	Swarming behaviour	References for swarming behaviour
Diptera	Chironomidae	<i>Conchapelopia</i>	-	Guy(8)	4:4	2	Weak	swarm	Bay, 1993; Vallenduuk & Pillot, 2007
	Chironomidae	<i>Micropsectra</i>	-	Loc(20)	10:10	5	Passive	swarm	Bay, 1993; Vallenduuk & Pillot, 2007
	Chironomidae	<i>Phaenopsectra</i>	-	Guy(20)	9:11	5	Passive	swarm	Bay, 1993; Vallenduuk & Pillot, 2007
	Chironomidae	<i>Polypedilum</i>	-	Loc(8)	4:4	2	Passive	swarm	Bay, 1993; Vallenduuk & Pillot, 2007
	Chironomidae	<i>Rheotanytarsus</i>	-	Her(9)	5:4	10	Passive	swarm	Bay, 1993; Vallenduuk & Pillot, 2007
	Empididae	-	-	Loc(9) Guy(8)	4:13	2/5†	Weak	swarm	Downes, 1969; Courtney & Cranston, 2015
	Sphaeroceridae	-	-	Guy(2) Herm(5) Mix(3)	4:6	4	NA	NA	-
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Baetis</i>	-	Che(2) Her(6) Mix(2)	7:3	2	Active	swarm	Jackson, 1988
	Ephemerellidae	<i>Serratella</i>	<i>ignita</i>	Che(1) Elo(6) Con(2)	5:4	1	Active	swarm	Brittain & Sartori, 2009
	Leptophlebiidae	<i>Habrophlebia</i>	-	Guy(10)	4:6	2	Weak	swarm	Brittain & Sartori, 2009; Martynov, 2016
Plecoptera	Chloroperlidae	-	-	Elo(4) Con(3)	7:0	1	Weak	no swarm	Lancaster & Briers, 2008
	Perlodidae	<i>Isoperla</i>	<i>grammatica</i>	Arz(6) Gue(2) Elo(1)	6:3	1	Weak	no swarm	Lancaster & Briers, 2008
	Leuctridae	<i>Leuctra</i>	-	Her(7) Con(1)	4:3	1	Active	no swarm	Lancaster & Briers, 2008
	Nemouridae	<i>Nemoura</i>	-	Guy(10)	9:1	1	Weak	no swarm	Lancaster & Briers, 2008
Trichoptera	Glossosomatidae	<i>Agapetus</i>	-	Che(6) Gue(2) Her(2)	6:4	1	Weak	no swarm	Nijboer, 2004
	Hydropsychidae	<i>Hydropsyche</i>	-	Gue(1) Elo(1) Her(9)	6:5	1	Active	swarm	Malik <i>et al.</i> , 2008; Statzner & Dolédec, 2011
	Lepidostomatidae	<i>Lepidostoma</i>	<i>hirtum</i>	Her(9) Con(1)	4:6	1	Active	no swarm	Gullefors & Petersson, 1993
	Limnephilidae	<i>Limnephilus</i>	-	Arz(1) Loc(6)	5:2	1	Active	no swarm	Gullefors & Petersson, 1993
	Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	-	Elo(3) Her(3)	6:0	1	Active	swarm	Müller-Peddinghaus 2011
	Psychomyiidae	<i>Lype</i>	-	Her(10)	5:5	1	Weak	swarm	Müller-Peddinghaus 2011
	Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila</i>	<i>dorsalis</i>	Arz(1) Che(1) Elo(7) Her(1)	6:4	1	Active	no swarm	Gullefors & Petersson, 1993
Sericostomatidae	<i>Sericostoma</i>	-	Che(6) Her(4)	4:6	1	Weak	no swarm	Gullefors & Petersson, 1993	

**Table 1. Results of the sampling effort showing the level of taxonomic identification and the sampling design for each taxon.**

The column 'Swarming behaviour' refers to whether insects undergo swarming behaviour prior to mating (swarm) or not (no swarm). The column 'Replicates per site' indicates which site was sampled, and the numbers in brackets indicate how many replicates per site. Che : Chênélais ; Guy : Guyoult ; Her : Petit Hermitage ; Gue : Gueuche ; Elo : Elorn ; Con : Ruisseau de Condat ; Arz : Arz ; Loc : Le Loc'h ; Mix : pooled replicates of individuals from different sites. The column 'Dispersal strategies' is based on the DISPERSE database (see Sarremejane *et al.* (2020) for details). Rows correspond to the taxa considered in analyses. "-" means identification was not performed. †number of individuals per replicate can be 2 or 5 depending of the replicate.





**Figure 1. Standardized major axis (SMA) regression by order between the logarithms of body stores (mg) and the remaining body-mass for the mean of each taxa.** A: SMA regression on all body stores, with the colored lines for each order. Diptera and Trichoptera share a common slope ( $b = 0.86$ ) and they differ in elevation ( $P = 0.044$ ) and in shift ( $P = 0.001$ ). B: SMA regression on fuel content, *i.e.* sum of mass of glycogen, free carbohydrates and triglycerides. Diptera and Trichoptera share a common slope ( $b = 0.63$ ) and differ in shift ( $P < 0.001$ ) C: SMA regression on proteins. Diptera, Trichoptera and Plecoptera share a common slope ( $b = 1.05$ ). Diptera and Trichoptera differ in elevation ( $P = 0.016$ ) and in shift ( $P = 0.03$ ). No significant correlations are observed for Ephemeroptera and for Plecoptera for regressions on the overall body stores and the fuels; therefore, the regression lines are not shown.

### Allometry of body stores

By considering all body stores together (sum of glycogen, triglycerides, free carbohydrates and proteins), a significant hypo-allometry was detected ( $b = 0.70$ ). Light individuals had relatively more body stores than heavy individuals. The allometry coefficients did not differ from the 3/4 nor 2/3 metabolic rates ( $P = 0.418$ , r statistic = 0.19,  $df = 15$  and  $P = 0.481$ , r statistic = 0.21,  $df = 15$ ,  $n = 17$ , respectively).

Due to the small number of Ephemeroptera (3 taxa), their allometric coefficients could not be statistically compared with other orders (*i.e.* Diptera, Plecoptera and Trichoptera). For Plecoptera, only proteins were significantly correlated with the remaining mass of individuals. Consequently, the protein allometric coefficients of Plecoptera, Diptera and Trichoptera were compared, but the fuels (the sum of glycogen, triglycerides and free carbohydrates) and overall body store coefficients were compared between Diptera and Trichoptera only.

For both overall body stores and fuels, Diptera and Trichoptera shared the same allometric relationships (common slope  $b = 0.86$ ;  $P = 0.608$ , Likelihood ratio statistic = 0.99,  $df = 2$ ,  $n = 13$  and  $b = 0.63$ ;  $P = 0.196$ , Likelihood ratio statistic = 3.26,  $df = 2$ ,  $n = 14$ , respectively). Diptera had more overall body stores for a given mass than Trichoptera (higher elevation:  $P = 0.044$ , Wald statistic = 4.05,  $df = 1$ ; lower shift:  $P = 0.001$ , Wald statistic = 10.88,  $df = 1$ ; **Figure 1A**). No difference in elevation was detected for fuels ( $P = 0.685$ , Wald statistic = 0.16,  $df = 1$ ,  $n = 14$ ), but Trichoptera had an absolute higher fuel content than Diptera, due to their higher mass, (higher shift,  $P < 0.001$ , Wald statistic = 12.45,  $df = 1$ ,  $n = 14$ , **Figure 1B**).

For proteins, Diptera, Trichoptera and Plecoptera had the same allometric relationships (common slope  $b = 1.05$ ,  $P = 0.411$ , Likelihood ratio statistic = 1.78,  $df = 2$ ,  $n = 18$ , **Figure 1C**). Differences in elevation were detected, together with a shift between Trichoptera and Diptera only. Diptera had more proteins for a given mass than Trichoptera (higher elevation:  $P = 0.029$ , Pairwise test statistic = 2.59; lower shift:  $P = 0.004$ , Pairwise test statistic = 10.99).

When investigating allometry intra-taxa, nearly half of the taxonomic groups exhibited significant linear regressions for the overall body stores and the proteins whereas we found only three taxa with significant allometry for the fuel ( $P$  values  $< 0.05$ , **Table 2**). For the overall body stores, no allometric pattern was visible (*i.e.* the slope indicated either hypo-, iso-, or hyper-allometry depending on the taxa). For the proteins, 7 out of 8 taxa with significant regressions exhibited a hyper-allometry (*i.e.* light individuals have relatively less proteins than heavy individuals).

Order	Family	Genus	Species	Overall body stores		Fuel		Proteins	
				Slope	P value	Slope	P value	Slope	P value
Diptera	Chironomidae	<i>Conchapelopia</i>	-	0.70	0.004	-0.5	0.964	1.34	0.02
	Chironomidae	<i>Micropsectra</i>	-	1.21	0.001	-0.33	0.369	2.01	0
	Chironomidae	<i>Phaenopsectra</i>	-	0.55	0.112	0.29	0.912	2.29	0.122
	Chironomidae	<i>Polypedilum</i>	-	0.54	0.008	-0.55	0.228	1.62	0.037
	Chironomidae	<i>Rheotanytarsus</i>	-	0.55	0.19	0.28	0.256	2.18	0.05
	Empididae	-	-	1.02	0.034	0.84	0.144	1.7	0.692
	Sphaeroceridae	-	-	0.8	0.381	0.53	0.794	2.49	0.213
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Baetis</i>	-	NA	NA	-0.62	0.24	NA	NA
	Ephemerellidae	<i>Serratella</i>	<i>ignita</i>	NA	NA	NA	NA	-1.79	0.881
	Leptophlebiidae	<i>Habrophlebia</i>	-	0.48	0.171	0.39	0.842	1.92	0.461
Plecoptera	Chloroperlidae	-	-	NA	NA	NA	NA	2.21	0.29
	Perlodidae	<i>Isoperla</i>	<i>grammatica</i>	2.1	0.695	-0.38	0.071	3.73	0.671
	Leuctridae	<i>Leuctra</i>	-	1.1	0.006	0.32	0.011	2.82	0.019
	Nemouridae	<i>Nemoura</i>	-	0.71	0.001	0.14	0.064	1.58	0.004
Trichoptera	Glossosomatidae	<i>Agapetus</i>	-	0.7	0.605	0.61	0.115	2.13	0.877
	Hydropsychidae	<i>Hydropsyche</i>	-	0.56	0.019	0.78	0.214	0.64	0.021
	Lepidostomatidae	<i>Lepidostoma</i>	<i>hirtum</i>	2.37	0.401	1.1	0.804	5.58	0.258
	Limnephilidae	<i>Limnephilus</i>	-	NA	NA	NA	NA	-0.23	0.843
	Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	-	0.82	0.018	0.23	0.746	1.33	0.016
	Psychomyiidae	<i>Lype</i>	-	NA	NA	0.19	0.942	NA	NA
	Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila</i>	<i>dorsalis</i>	1.5	0.017	1.3	0.014	1.83	0.017
Sericostomatidae	<i>Sericostoma</i>	-	1.26	0.139	0.86	0.013	2.18	0.425	

**Table 2. Coefficients of standardized major axis (SMA) regression between body stores and the remaining mass for each taxonomic group.** The columns 'slope' represent allometric coefficient of the regression. The columns 'P value' give the significance of the regressions. Number in green represent significant linear regressions (*i.e.*  $P < 0.05$ ).

**Site effect**

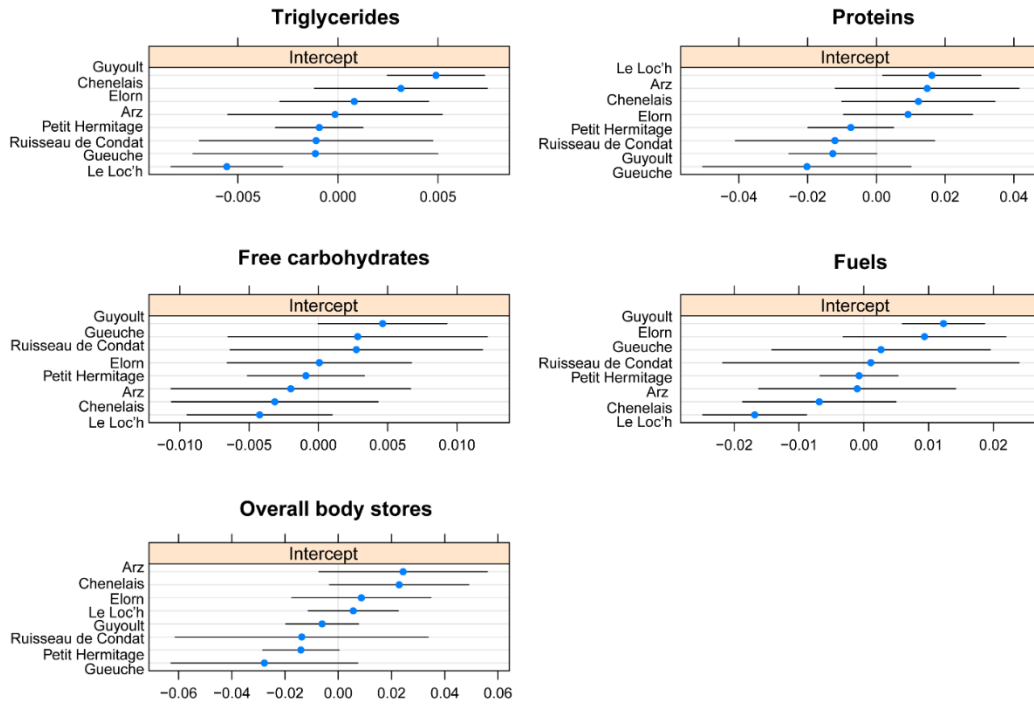
The site effect for overall body stores, fuels, proteins, triglycerides and free carbohydrates was tested as random term. For glycogen, the site effect was added directly as explanatory factor. Sites did not have a significant effect on body stores (**Table 3**). Although there is no overall effect, trends are observed on the dotplots (**Figure 2**), especially for Triglycerides and Fuels. In particular, the “Le Loc'h” site differs from the “Guyoult” site. These differences could be explained by variations in taxonomic composition.

	<i>Overall body stores</i>	<i>Fuels</i>	<i>Proteins</i>	<i>Triglycerides</i>	<i>Free carbohydrates</i>	<i>Glycogen</i>
<i>P values</i>	0.08	0.06	0.16	0.06	0.46	0.96
<i>Likelihood Ratio Statistic</i>	3.13	3.41	2.02	3.5	0.53	1.93

**Table 3. Significance of the site effect for each body stores.** Mixed-Effects Models were used with adjusted body stores were used as response variables, taxa, sex and their interactions as explanatory variables and site as random effect. For Glycogen, we used Generalized linear model with taxa, sex and their interactions, and site as explanatory variables.

**Relation between body stores and taxonomy**

The first three principal components of the PCA (PC1, PC2 and PC3) explained 41.7%, 29.1% and 22.9% respectively of the total variance of body stores (**Figure 3A**). Free carbohydrate content contributed mainly to PC1 (34.3%). Adjusted triglyceride contributed mainly to PC2 (54.3%), and adjusted glycogen to PC1 (23%), PC2 (29.8%) and PC3 (25.6%). Adjusted proteins contributed at 26.8% to PC1 and 62.4% to PC3. Diptera, Ephemeroptera, Trichoptera and Plecoptera separated along PC1, but only Diptera and Ephemeroptera differed significantly on PC1 (pairwise comparison Dunn Test:  $P = 0.026$ ,  $Z$  statistic = 2.85, **Figure 3B**).

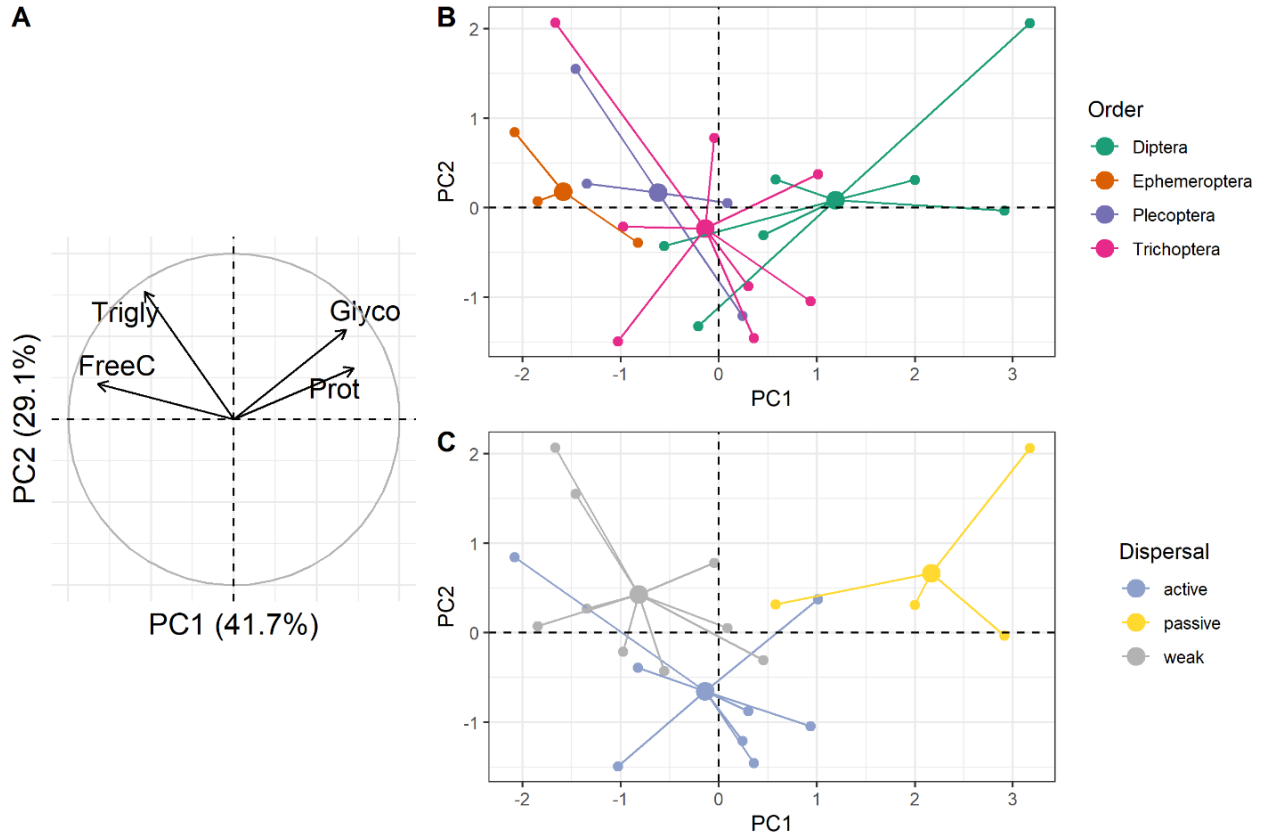


**Figure 2. Dotplot of the conditional modes of site effect as random term for each body stores.** Conditional mode is the difference between the average predicted response and the response predicted for a particular individual. Blue dots are the conditional values, black lines represent conditional standard deviations.

### **Relation between body stores and dispersal**

Passive and weak dispersal significantly differed on PC1 (pairwise comparison Dunn Test:  $P = 0.005$ ,  $Z$  statistic = 3.12, **Figure 3C**).

By testing the influence of dispersal strategies on each body store, we found that passive dispersers had significantly lower adjusted triglycerides than weak disperser (pairwise comparison Dunn Test:  $P = 0.050$ ,  $Z$  statistic = -2.40). Active and weak dispersers had less adjusted glycogen than passive dispersers did (pairwise comparison Dunn Test:  $P = 0.013$ ,  $Z$  statistic = -2.85 and  $P = 0.053$ ,  $Z$  statistic = 2.22, respectively). Passive dispersers tended to have more proteins than active ones (pairwise comparison Dunn Test:  $P = 0.053$ ,  $Z$  statistic = -2.22). However, when considering directly the adjusted overall body stores, fuels and free carbohydrates, no difference between dispersal strategies were detected.



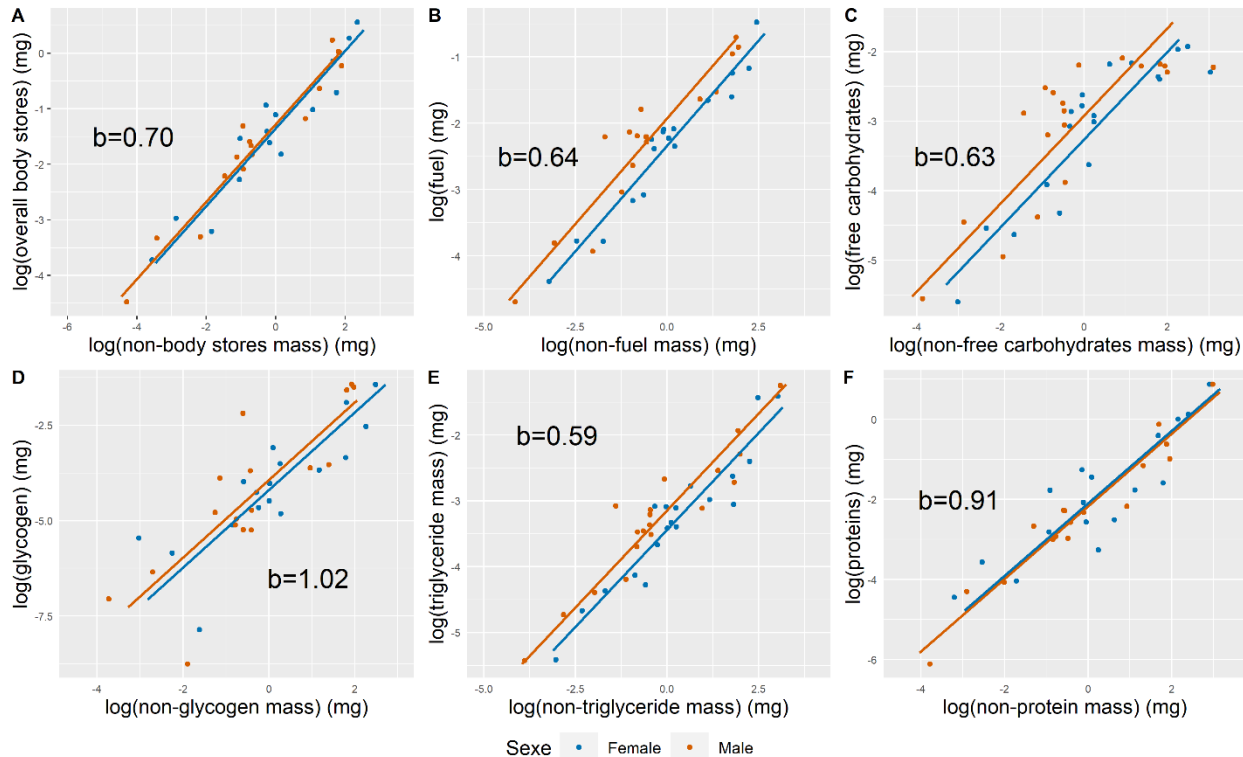
**Figure 3. Principal Component Analysis (PCA) of the merolimnic insect body stores.** A: Correlation circle showing correlations among body stores (Prot = proteins; Glyco = glycogen; Free C. = free carbohydrates; Trigly = triglycerides) and between body stores and PCA axes. Projections of insects on PCA axes according to B: insect orders (Diptera; Ephemeroptera; Plecoptera; Trichoptera) and C: dispersal affinity. Body stores are allometrically adjusted.

### Relation between sex and body stores

When considering the allometry between male and female, no significant differences in slope nor shift were detected for total body stores (**Figure 4A**). Overall, males had more fuel and triglycerides than females (difference in elevation:  $b = 0.64$ ,  $P < 0.001$ , Wald statistic = 11.72,  $df = 1$ , **Figure 4B**;  $b = 0.59$ ,  $P = 0.019$ , Wald statistic = 5.51,  $df = 1$ ,  $n = 38$ , **Figure 4E**, respectively). By testing swarming and non-swarming taxa separately, we found that males of a given taxon had more free carbohydrates and fuel than their conspecific female, independently of their swarming behaviour (Wilcoxon-Mann-Witney tests for paired sample,  $P$  values  $< 0.05$ ). However, for swarming taxa only, males of a given taxon had more triglycerides than their conspecific females (Wilcoxon-Mann-Witney tests for paired samples,  $P = 0.002$ , V statistic = 1).



Between-sex differences were also mediated by insect order. For Diptera and Trichoptera, females had less adjusted fuel, and free carbohydrates than males (Wilcoxon-Mann-Whitney tests for paired samples:  $P$  values < 0.05). However, female Diptera also had more adjusted proteins and less triglyceride than males (Wilcoxon-Mann-Whitney tests for paired sample,  $P$  values < 0.031).



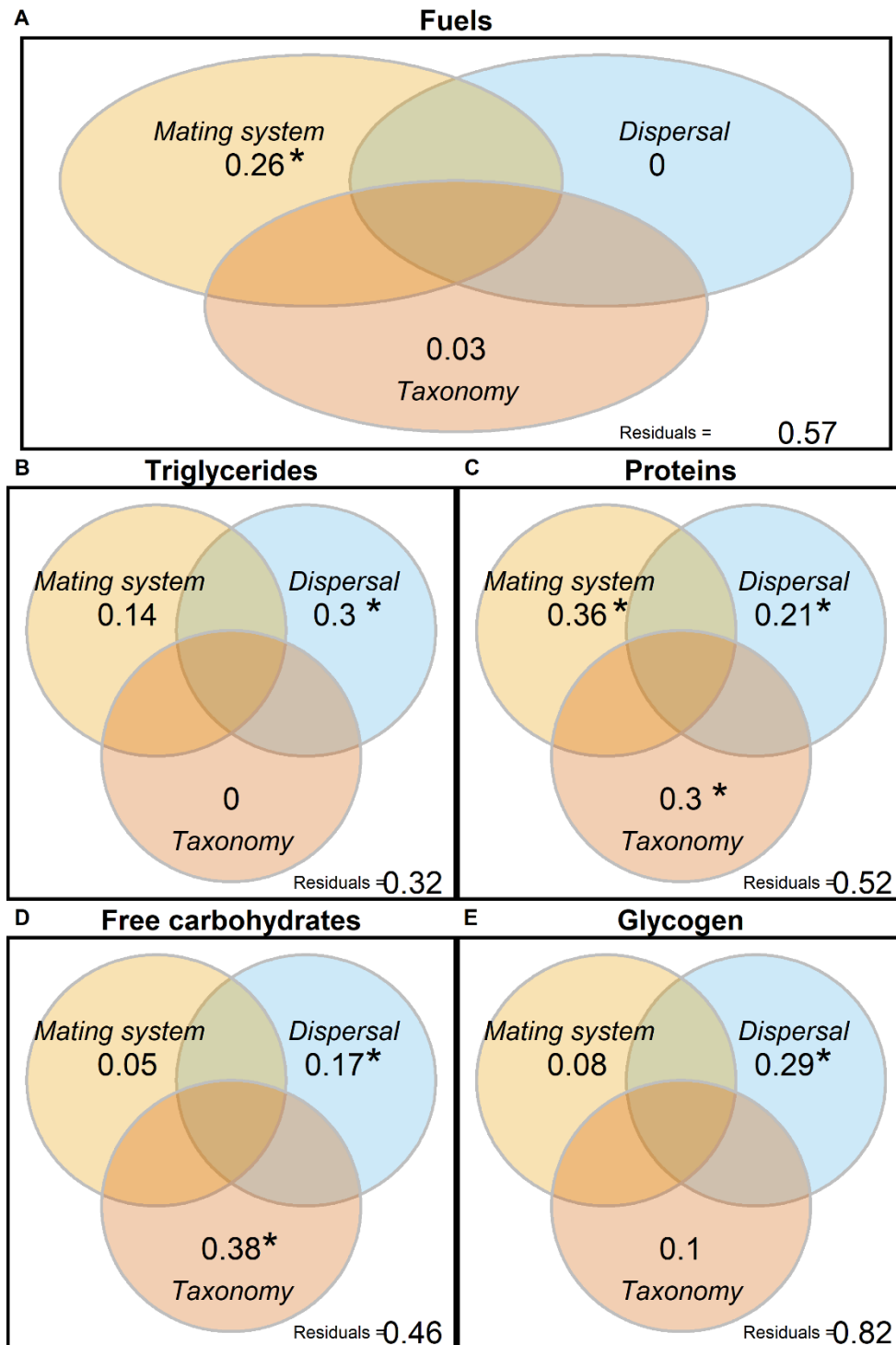
**Figure 4. SMA regressions by sex between the logarithms of body stores (mg) and the remaining body-mass for each individual.** A: sum of all body stores. B: Fuels. Male and female differ in elevation ( $P < 0.001$ ). C: Free carbohydrates. D: Glycogen. E: Triglycerides. Male and female differ in elevation ( $P = 0.019$ ). F: Proteins. No differences in slope nor shift.

### Contribution of taxonomy, mating system and dispersal strategy

For the adjusted overall body stores, none of the explanatory factors were significant (Anova,  $P$  values > 0.05,  $n = 28$ ). Thus, their relative contributions could not be interpreted. Mating system significantly explained 26% of the fuel variation (Anova:  $P = 0.013$ , F statistic = 4.29,  $df = 3$ ,  $n = 28$ , **Figure 5A**). Dispersal strategy is the only significant factor for explaining variation of adjusted triglycerides (30% of variance explained, Anova:  $P = 0.004$ , F statistic = 6.84,  $df = 2$ ,  $n = 28$ , **Figure**

**5B** and the variation of adjusted glycogen (29% of variance explained, Anova:  $P = 0.007$ , F statistic = 6.59,  $df = 2$ ,  $n = 28$ , **Figure 5E**). It also explained 17% of the free carbohydrate variation (Anova:  $P = 0.033$ , F statistic = 3.83  $df = 2$ ,  $n = 28$ , **Figure 5D**). Insect order explained 38% of the free carbohydrate variation (Anova:  $P = 0.038$ , F statistic = 6.61  $df = 3$ ,  $n = 28$ ).

Altogether, the three factors significantly explained the adjusted proteins (**Figure 5C**). Mating system explained 36% (Anova:  $P = 0.002$ , F statistic = 6.11  $df = 3$ ,  $n = 28$ ), dispersal strategies explained 30% (Anova:  $P = 0.018$ , F statistic = 4.55  $df = 2$ ,  $n = 28$ ) and order explained 20% (Anova:  $P = 0.014$ , F statistic = 4.95  $df = 3$ ,  $n = 28$ ). Nevertheless, a large part of the variance remained unexplained (from 32%, **Figure 5B** to 82%, **Figure 5E**). Variation jointly explained by two or three factors (*i.e.* where the circles overlap) were not considered here and can be positive or negative, which explains why the sum of the variations for each factor do not always match with the total variance explained.



**Figure 5. Analyses of variance partitioning from allometrically-adjusted body stores** showing the relative contribution of the effect of the mating system (in yellow), dispersal mode by flight, *i.e.* active or passive (in blue) and order (in orange) in explaining body store strategies. Values are the proportion of variance explained by each factor, including the fractions shared with other factors (*i.e.* where the circles overlap). Values of the fractions shared with other factors are not shown. Residuals represent the unexplained variation. A: triglycerides. B: proteins, C: free carbohydrates, D: glycogen. Each number on the coloured section indicates the explained variance (%) by each combination of variables. Residuals show the unexplained variance. Values lower than 0% are considered as 0.

Note: \* when Anova tests are significant ( $P$  values < 0.05).

### 2.2.5. Discussion

In this study, we present a novel dataset on body stores of proteins, carbohydrates and triglycerides from >550 imagoes belonging to 22 taxa and 4 major orders of merolimnic insects, Diptera, Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera. Firstly, we found that, according to their mass, small-bodied insect taxa stored a higher proportion of fuelling substrates than heavier insects, highlighting allometry between body stores and dry mass. This was particularly true for Trichoptera and Plecoptera, for which a hypo-allometry relationship was observed, indicating that light insects had relatively more energy stores than heavier insects. Previous studies stated that light insects consumed less energy during flight than heavy insects because they have a lower mass-specific flight metabolic rate (*i.e.* the rate of energy consumption in flight divided by the body mass, Niven & Scharlemann, 2005). Based on maximum power production relative to the power required to maintain steady flight (Hepburn et al., 1998), recent studies on bees showed that light individuals had more available power during flight than large ones (Duell, 2018; Helm et al., 2021; Grula et al., 2021), suggesting that body stores of light insects might be reduced without affecting their flight ability. Yet, we observed the opposite pattern, suggesting that allometric variation in overall body stores is not only linked to the energetic cost of flight for merolimnic taxa.

When considering each body store independently, light insects exhibited relatively more free carbohydrates and triglycerides than heavy insects. For glycogen and proteins, the relationship between body stores and size was close to isometry: glycogen and proteins increase proportionally with body size. Generally, fuel stored is greater for small insects and the quantity of muscle (*i.e.* proteins) remained proportional to the size. Interestingly, the resting metabolic rate (*i.e.* the rate of energy consumption at rest) has long been recognized to scale hypo-allometrically with mass. For insects, the resting metabolic rate scales to  $\text{mass}^{0.66-0.9}$ , depending on the metabolic models (Harrison et al., 2014). Again, these results suggested that the relative increase of fuel in a light insect is not linked to the cost of flight, but more to the relative increase of their resting metabolic rate.

We also looked at variation of allometry within each taxon. Even if the sampling did not enable us to highlight systematic allometric relationships among the body stores within our taxonomic groups, the results suggest that, within species, the protein contents increased relatively with size. As shown in different taxonomic groups (Green, Figuerola & King, 2001), the intra-species allometry for proteins seemed to differ from the inter-species allometry.

When removing the allometry effect, we showed that Diptera had relatively more overall body stores, in particular more adjusted proteins, than Trichoptera. Insect order partly explains the body store patterns. It can be hypothesized that between-order variations result from the diversification of feeding habits from the ancestral group of Ephemeroptera, for which imagoes do not feed, to the more recently evolved Diptera that present a wide range of feeding habits (Courtney et al., 2017). Johnson et al. (2018) showed that diversification of feeding habits may strongly contribute to the diversification of insects, especially in Paraneoptera. The diversification of feeding resources may dramatically change the nutritional quality of food (Arrese & Soulages, 2010) and consequently change the body store patterns of merolimnic insects. Variations among taxonomic groups could also be explained by environmental conditions. Two studies emphasized the potential role of environmental variation on triglycerides and glycogen contents for three species of Ephemeroptera (Winkelmann & Koop, 2007; Koop et al., 2008). In particular, water temperature, which is known to influence the size of the emerging adult, should be considered in further study of body store patterns (Sweeney & Vannote, 1978; Lytle, 2002).

We found differences in adjusted body stores between males and females. At comparable size, males contained more fuels, specifically more triglycerides, than females. Differences between males and females have been already reported in the literature. For example, Sartori et al. (1992) showed that males of *Siphonurus aestivalis* (Ephemeroptera, Siphonuridae) consumed lipids for their swarming flights while females did not use lipids for flight. Indeed, males of swarming species fly considerably longer than females, resulting in a greater energy consumption (Dudley, 2002; Lancaster & Downes, 2013). We found that males of swarming taxa contained more triglycerides than their conspecific females, contrary to non-swarming taxa. It suggests that the energy substrates used for the swarm would be mainly triglycerides. In particular, within Diptera males had more long-flight energy substrates (*i.e.* fuels, triglycerides) and energy availability (*i.e.* free carbohydrates circulating in the haemolymph directly available, Amat et al., 2012). Therefore, males should be able to fly longer since long flights first demand glycogen to initiate flight, then only lipids are subsequently required (Beenakkers et al., 1984; Chapman et al., 2013; Tigreros & Davidowitz, 2019). This ability to maintain flight longer could be used for swarming, as all the Diptera in our study can swarm. The high energy content found in males of swarming taxa and the high energy cost of maintaining flight suggest that body stores may be strongly driven by sexual selection. Thus, swarming behaviour could structure a part of the body stores, especially the triglycerides.

In our study, passive dispersers had relatively more proteins and glycogen (a fuel for flight) than weak dispersers and active dispersers. Mostly represented by small chironomids in our study, passive dispersers need to constantly beat their wings to maintain flight (*i.e.* they cannot glide to save energy power, Bhat et al., 2019). The highest proportion of glycogen (*i.e.* a common flight fuel for Diptera, Dudley, 2002) could help chironomids to extended flight and dispersal. According to Armitage, (1995), the action of wind on swarming males may disperse populations away. In addition to reproductive success, we can hypothesize that the higher quantity of triglycerides in male Chironomidae could improve their dispersal ability. Nevertheless, chironomids colonize new habitats predominantly through the passive dispersal of fertilized females (Armitage, 1995). This result is corroborated by McLachlan, (1985) who showed that females have wider wings than males, allowing extended flight. This is consistent with the high protein content found in chironomid females, associated with more muscle (Vigoreaux, 2006) and flight endurance (Marden, 2000).

We expected active dispersers to have more fuel than weak dispersers, but weak dispersers had relatively more triglycerides. Potentially, triglycerides are allocated to other functions such as reproduction, but this has yet to be investigated. The typology of the dispersal strategies used here allowed us to analyse general trends of dispersal. However, these categories can be questioned on several aspects, for example, dispersal can vary within the same species depending on the population (Bonada & Dolédec, 2018). Even though these hypotheses need to be consolidated, our results highlight that physiological studies can help understand the conclusions of studies based solely on insect dispersal distances.

Furthermore, our study shows how body storage strategies could result in a trade-off between insect order, mating systems and dispersal. These factors did not explain the variation of the overall body stores. But each adjusted body store was partly explained by at least one factor (*i.e.* insect order, mating system and dispersal), thereby reinforcing the link between physiology and life history traits. Interestingly, adjusted flight fuels, glycogen and triglycerides are well explained by dispersal, which is in line with the importance of flight in the energy stores of insects (Amat et al., 2012). Moreover, we do not find the same patterns between overall flight fuels and each constituent (*i.e.* triglycerides, free carbohydrates and glycogen), suggesting the use of different types of body stores for reproduction depending on the species. Adjusted proteins are well explained by combination of the mating system, the dispersal strategy and the insect order. It is congruent with the diversity of protein use, either fuel for flight (Bursell, 1963), muscle components (Marden, 2000) or fuel for reproduction (Hahn et al., 2008; Chapman et al., 2013). For example, we found that Diptera females had more adjusted proteins



than males, highlighting an important role of proteins for reproduction (Chapman et al., 2013). Future work should be planned to identify the type of proteins and ascertain whether proteins serve as energy reserves for flight or reproduction or as constituents of muscle tissue.

Finally, we showed that a large part of variance of body stores remained unexplained (from 32% to 82% according to the type of body store), indicating that there are other influential variables that were not accounted for in this study. For instance, merolimnic insects differ in terms of voltinism (Bonada & Dolédec, 2018), life duration, period of emergence in the year (Kjær et al., 2021) and morphological traits, all of which can influence body stores. In addition to life history traits, environmental factors might influence body store patterns within taxa (Slansky Jr. & Haack, 1986; Shipley et al., 2012), but also between taxa (Koop et al., 2008; Mathieu-Resuge et al., 2021). Very little information is available on the biology and ecology of merolimnic imagoes especially at the local scale where variability among populations can be high (Bonada & Dolédec, 2018).

### 2.2.6. Conclusion

Our results on body storage strategies of emerging imagoes belonging to a large set of merolimnic insect families indicate that the body stores scaled allometrically with mass. This could be explained by the resting metabolic rate as it scales with insect body mass at the same magnitude. We also highlight a differentiation of body stores depending on order and sex, overall males had a greater amount of body stores than females. Finally, each body store is explained by a different life history trait emphasizing the need to choose which body store to measure depending on the question being addressed. Flight-related factors (*i.e.* mating system through swarm and dispersal) structured most of the body stores. To better investigate the body storage strategies of insects, future works should focus on identifying flight substrates and protein identification. Linking body stores of emerging merolimnic insects to the various facets of their ecology is also challenging.

### 2.2.7. References

- Albrecht G.H., Gelvin B.R. & Hartman S.E. (1993). Ratios as a size adjustment in morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology* **91**, 441–468. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330910404>
- Amat I., Besnard S., Foray V., Pelosse P., Bernstein C. & Desouhant E. (2012). Fuelling flight in a parasitic wasp: which energetic substrate to use? *Ecological Entomology* **37**, 480–489

## Chapitre 2 Traits biologiques liés au vol

- Andrade V.S., Wiegand C., Pannard A., Gagneten A.M., Pédrot M., Bouhnik-Le Coz M., *et al.* (2020). How can interspecific interactions in freshwater benthic macroinvertebrates modify trace element availability from sediment? *Chemosphere* **245**, 125594
- Armitage P.D. (1995). Behaviour and ecology of adults. In: *The Chironomidae*. pp. 194–224. Springer.
- Arrese E.L. & Soulages J.L. (2010). Insect Fat Body: Energy, Metabolism, and Regulation. *Annual Review of Entomology* **55**, 207–225
- Auerswald L. & Gäde G. (1995). Energy substrates for flight in the blister beetle *Decapotoma lunata* (Meloidae). **198**, 1423–1431
- Bacca R.C., Pires M.M., Moreira L.F.B., Stenert C. & Maltchik L. (2021). The role of environmental and spatial factors in the assembly of aquatic insect communities in southern Brazilian temporary ponds. *Austral Ecology* **46**, 228–238
- Balian E.V., Segers H., Martens K. & Lévêque C. (2007). An introduction to the freshwater animal diversity assessment (FADA) project. *Freshwater Animal Diversity Assessment*, 3–8
- Beenakkers A.M.Th., Van der Horst D.J. & Van Marrewijk W.J.A. (1984). Insect flight muscle metabolism. *Insect Biochemistry* **14**, 243–260. [https://doi.org/10.1016/0020-1790\(84\)90057-X](https://doi.org/10.1016/0020-1790(84)90057-X)
- Bhat S.S., Zhao J., Sheridan J., Hourigan K. & Thompson M.C. (2019). Aspect ratio studies on insect wings. *Physics of Fluids* **31**, 121301. <https://doi.org/10.1063/1.5129191>
- Bonada N. & Dolédec S. (2018). Does the Tachet trait database report voltinism variability of aquatic insects between Mediterranean and Scandinavian regions? *Aquatic Sciences* **80**, 1–11
- Bradford M.M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry* **72**, 248–254
- Brittain J.E. (1990). Life history strategies in Ephemeroptera and Plecoptera. In: *Mayflies and stoneflies: Life histories and biology*. pp. 1–12. Springer.
- Brittain J.E. & Sartori M. (2009). Ephemeroptera:(Mayflies). In: *Encyclopedia of insects*. pp. 328–334. Elsevier.
- Bursell E. (1963). Aspects of the metabolism of amino acids in the tsetse fly, *Glossina* (Diptera). *Journal of Insect Physiology* **9**, 439–452. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(63\)90054-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(63)90054-4)
- Burt E.T., Perry R.J.O. & McLachlan A.J. (1986). Feeding and sexual dimorphism in adult midges (Diptera: Chironomidae). *Ecography* **9**, 27–32
- Cadmus P., Pomeranz J.P. & Kraus J.M. (2016). Low-cost floating emergence net and bottle trap: comparison of two designs. *Journal of Freshwater Ecology* **31**, 653–658
- Candy D.J., Becker A. & Wegener G. (1997). Coordination and integration of metabolism in insect flight. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* **117**, 497–512
- Chapman R.F., Simpson S.J. & Douglas A.E. (2013). *The insects: structure and function*, Fifth edition. Cambridge University Press, New York.
- Chen H., Li Z., Bu S.H. & Tian Z.Q. (2011). Flight of the Chinese white pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) in relation to sex, body weight and energy reserve. *Bulletin of entomological research* **101**, 53
- Compton S., Bullock J.M., Kenward R. & Hails R. (2002). Sailing with the wind: dispersal by small flying insects. In: *Dispersal Ecology: 42nd Symposium of the British Ecological Society*, First edition. Blackwell Pub, Malden, MA.
- Courtney G.W., Pape T., Skevington J.H. & Sinclair B.J. (2017). Biodiversity of Diptera. *Insect biodiversity: science and society* **1**, 229–278
- David G., Giffard B., Halder I. van, Piou D. & Jactel H. (2015). Energy allocation during the maturation of adults in a long-lived insect: implications for dispersal and reproduction. *Bulletin of Entomological Research* **105**, 629–636
- Didham R.K., Blakely T.J., Ewers R.M., Hitchings T.R., Ward J.B. & Winterbourn M.J. (2012). Horizontal and vertical structuring in the dispersal of adult aquatic insects in a fragmented landscape. *Fundamental and Applied Limnology-Archiv für Hydrobiologie* **180**, 27
- Dijkstra K.-D.B., Monaghan M.T. & Pauls S.U. (2014). Freshwater Biodiversity and Aquatic Insect Diversification. *Annual Review of Entomology* **59**, 143–163. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-161958>
- Downer R.G.H. & Matthews J.R. (1976). Patterns of lipid distribution and utilisation in insects. *American Zoologist* **16**, 733–745
- Dudley R. (2002). *The Biomechanics of Insect Flight: Form, Function, Evolution*. Princeton University Press.

## Chapitre 2 Traits biologiques liés au vol

- Duell M.E. (2018). *Matters of Size: Behavioral, Morphological, and Physiological Performance Scaling Among Stingless Bees (Meliponini)*. ARIZONA STATE UNIVERSITY.
- de Figueroa J.M.T. & Sánchez-Ortega A. (1999). Imaginal feeding of certain Systellognathan stonefly species (Insecta: Plecoptera). *Annals of the Entomological Society of America* **92**, 218–221
- de Figueroa J.M.T. & Sánchez-Ortega A. (2000). Imaginal feeding of twelve Nemouroidean stonefly species (Insecta, Plecoptera). *Annals of the Entomological Society of America* **93**, 251–253
- Foray V., Pelisson P.-F., Bel-Venner M.-C., Desouhant E., Venner S., Menu F., *et al.* (2012). A handbook for uncovering the complete energetic budget in insects: the van Handel's method (1985) revisited. *Physiological Entomology* **37**, 295–302. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2012.00831.x>
- Green A.J., Figuerola J. & King R. (2001). Comparing interspecific and intraspecific allometry in the Anatidae. *Journal für Ornithologie* **142**, 321–334. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0361.2001.00075.x>
- Gula C.C., Rinehart J.P., Greenlee K.J. & Bowsher J.H. (2021). Body size allometry impacts flight-related morphology and metabolic rates in the solitary bee *Megachile rotundata*. *Journal of Insect Physiology* **133**, 104275. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2021.104275>
- Hahn D.A., James L.N., Milne K.R. & Hatle J.D. (2008). Life-history plasticity after attaining a dietary threshold for reproduction is associated with protein storage in flesh flies. *Functional Ecology* **22**, 1081–1090. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01451.x>
- Harker J.E. (1992). Swarm behaviour and mate competition in mayflies (Ephemeroptera). *Journal of Zoology* **228**, 571–587
- Harrison J.F., Klok C. & Waters J.S. (2014). Critical PO<sub>2</sub> is size-independent in insects: implications for the metabolic theory of ecology. *Current Opinion in Insect Science* **4**, 54–59. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2014.08.012>
- Helm B.R., Baldwin M.A., Rinehart J.P., Yocum G.D., Greenlee K.J. & Bowsher J.H. (2021). Body and Wing Allometries Reveal Flight-Fecundity Tradeoff in Response to Larval Provisioning in *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Insect Science* **21**, 11. <https://doi.org/10.1093/jisesa/icab035>
- Hepburn H.R., Radloff S.E., Steele G.R. & Brown R.E. (1998). Dimensional aspects of flight in the honey bees of Africa. *Journal of Apicultural Research* **37**, 147–154. <https://doi.org/10.1080/00218839.1998.11100966>
- Holzenthal R.W., Thomson R.E. & Ríos-Touma B. (2015). Order Trichoptera. In: *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. pp. 965–1002. Elsevier.
- Hynes H.B.N. (1976). Biology of plecoptera. *Annual review of entomology* **21**, 135–153
- Ishiwata K., Sasaki G., Ogawa J., Miyata T. & Su Z.-H. (2011). Phylogenetic relationships among insect orders based on three nuclear protein-coding gene sequences. *Molecular phylogenetics and evolution* **58**, 169–180
- Jacobus L.M., Macadam C.R. & Sartori M. (2019). Mayflies (Ephemeroptera) and their contributions to ecosystem services. *Insects* **10**, 170
- Johnson K.P., Dietrich C.H., Friedrich F., Beutel R.G., Wipfler B., Peters R.S., *et al.* (2018). Phylogenomics and the evolution of hemipteroid insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **115**, 12775–12780
- Josse J. & Husson F. (2016). missMDA: a package for handling missing values in multivariate data analysis. *Journal of Statistical Software* **70**, 1–31
- Kjær C., Sørensen P.B., Wiberg-Larsen P., Bak J., Bruus M., Strandberg B., *et al.* (2021). Vulnerability of Aquatic Insect Species to Insecticides, Depending on Their Flight Period and Adult Life Span. *Environmental Toxicology and Chemistry* **40**, 1778–1787
- Koop J.H.E., Schaeffer M., Ortman C. & Winkelmann C. (2008). Towards environmental assessment of river ecosystems by analyzing energy reserves of aquatic invertebrates. *Limnologia* **38**, 378–387. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2008.05.004>
- Kovats Z.E., Ciborowski J.J.H. & Corkum L.D. (1996). Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshwater biology* **36**, 265–276
- Lancaster J. & Downes B.J. (2013). *Aquatic entomology*. Oxford University Press.
- Lê S., Josse J. & Husson F. (2008). FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software* **25**, 1–18
- Lytle D.A. (2002). Flash floods and aquatic insect life-history evolution: evaluation of multiple models. *Ecology* **83**, 370–385. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0370:FFAAIL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0370:FFAAIL]2.0.CO;2)
- Maino J.L. & Kearney M.R. (2014). Ontogenetic and Interspecific Metabolic Scaling in Insects. *The American Naturalist* **184**, 695–701. <https://doi.org/10.1086/678401>

## Chapitre 2 Traits biologiques liés au vol

- Marden J.H. (2000). Variability in the Size, Composition, and Function of Insect Flight Muscles. *Annual Review of Physiology* **62**, 157–178. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.62.1.157>
- Mathieu-Resuge M., Martin-Creuzburg D., Twining C., Parmar T.P., Hager H. & Kainz M. (2021). Taxonomic composition and lake bathymetry influence fatty acid export via emergent insects. *Freshwater Biology*. <https://doi.org/10.1111/fwb.13819>
- McLachlan A. (1985). The Relationship between Habitat Predictability and Wing Length in Midges (Chironomidae). *Oikos* **44**, 391. <https://doi.org/10.2307/3565779>
- Morse J.C. (2009). Trichoptera (caddisflies). In: *Encyclopedia of insects*. pp. 1015–1020. Elsevier.
- Muehlbauer J.D., Collins S.F., Doyle M.W. & Tockner K. (2014). How wide is a stream? Spatial extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis. *Ecology* **95**, 44–55
- Niven J.E. & Scharlemann J.P.W. (2005). Do insect metabolic rates at rest and during flight scale with body mass? *Biology Letters* **1**, 346–349. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0311>
- Ogle D.H., Doll J.C., Wheeler P. & Dinno A. (2021). FSA: Fisheries Stock Analysis
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O’Hara R.B., *et al.* (2015). Vegan community ecology package: ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists. *R package ver*, 2–3
- Peig J. & Green A.J. (2009). New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* **118**, 1883–1891. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x>
- Peredo Arce A., Hörrén T., Schletterer M. & Kail J. (2021). How far can EPTs fly? A comparison of empirical flying distances of riverine invertebrates and existing dispersal metrics. *Ecological Indicators* **125**, 107465. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107465>
- Petersen I., Masters Z., Hildrew A.G. & Ormerod S.J. (2004). Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use. *Journal of Applied Ecology* **41**, 934–950
- Pettersson E. & Hasselrot A.T. (1994). Mating and nectar feeding in the psychomyiid caddis fly *Tinodes waeneri*. *Aquatic Insects* **16**, 177–187
- Phillipsen I.C., Kirk E.H., Bogan M.T., Mims M.C., Olden J.D. & Lytle D.A. (2015). Dispersal ability and habitat requirements determine landscape-level genetic patterns in desert aquatic insects. *Molecular Ecology* **24**, 54–69
- Pinder L.C.V. (1986). Biology of freshwater Chironomidae. *Annual review of entomology* **31**, 1–23
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raitif J., Plantegenest M., Agator O., Piscart C. & Roussel J.-M. (2018). Seasonal and spatial variations of stream insect emergence in an intensive agricultural landscape. *Science of The Total Environment* **644**, 594–601. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.021>
- Roma G.C., Bueno O.C. & Camargo-Mathias M.I. (2010). Morpho-physiological analysis of the insect fat body: a review. *Micron* **41**, 395–401
- Rúa J. & de Figueroa J.M.T. (2013). Adult feeding habits of three Perlodea species (Plecoptera: Perlidae and Chloroperlidae). *Aquatic Insects* **35**, 99–104
- Sarremejane R., Cid N., Stubbington R., Detry T., Alp M., Cañedo-Argüelles M., *et al.* (2020). DISPERSE, a trait database to assess the dispersal potential of European aquatic macroinvertebrates. *Scientific Data* **7**, 386. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00732-7>
- Sartori M. & Brittain J.E. (2015). Order Ephemeroptera. In: *Thorp and Covich’s freshwater invertebrates*. pp. 873–891. Elsevier.
- Sartori M., Keller L., Thomas A. & Passera L. (1992). Flight Energetics in Relation to Sexual Differences in the Mating-Behavior of a Mayfly, *Siphonurus aestivalis*. *Oecologia* **92**, 172–176
- Shiple M.M., Wellington K., Rao A., Ritchie T. & Vogtsberger R.C. (2012). Fatty Acid Composition of a Burrowing Mayfly, *Hexagenia limbata* (Ephemeroptera: Ephemeridae), from a North Central Texas Lake. *Journal of the Kansas Entomological Society* **85**, 245–258. <https://doi.org/10.2317/JKES120831.1>
- Slansky Jr. F. & Haack R.A. (1986). Age-specific flight behavior in relation to body weight and lipid content of *Ips calligraphus* reared in slash pine bolts with thick or thin inner bark (phloem). *Entomologia Experimentalis et Applicata* **40**, 197–207. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1986.tb00502.x>
- Sullivan R.T. (1981). Insect swarming and mating. *The Florida Entomologist* **64**, 44–65

- Sweeney B.W. & Vannote R.L. (1978). Size Variation and the Distribution of Hemimetabolous Aquatic Insects: Two Thermal Equilibrium Hypotheses. *Science* **200**, 444–446. <https://doi.org/10.1126/science.200.4340.444>
- Tigreros N. & Davidowitz G. (2019). Flight-fecundity tradeoffs in wing-monomorphic insects. In: *Advances in Insect Physiology*. pp. 1–41. Elsevier.
- Tokeshi M. & Reinhardt K. (1996). Reproductive behaviour in *Chironomus anthracinus* (Diptera: Chironomidae), with a consideration of the evolution of swarming. *Journal of Zoology* **240**, 103–112. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05488.x>
- Tonkin J.D., Altermatt F., Finn D.S., Heino J., Olden J.D., Pauls S.U., *et al.* (2018). The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology* **63**, 141–163. <https://doi.org/10.1111/fwb.13037>
- Vigoreaux J.O. (2006). *Nature's Versatile Engine: Insect Flight Muscle Inside and Out*. Springer US, Boston, MA.
- Warton D.I., Duursma R.A., Falster D.S. & Taskinen S. (2012). smatr 3— an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* **3**, 257–259. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00153.x>
- Warton D.I., Wright I.J., Falster D.S. & Westoby M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **81**, 259–291. <https://doi.org/10.1017/S1464793106007007>
- Winkelman C. & Koop J.H.E. (2007). The management of metabolic energy storage during the life cycle of mayflies: a comparative field investigation of the collector-gatherer *Ephemera danica* and the scraper *Rhithrogena semicolorata*. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* **177**, 119–128. <https://doi.org/10.1007/s00360-006-0114-7>
- Yeates D.K., Meusemann K., Trautwein M., Wiegmann B. & Zwick A. (2016). Power, resolution and bias: recent advances in insect phylogeny driven by the genomic revolution. *Current Opinion in Insect Science* **13**, 16–23

### 2.2.8. Supplementary information: the site effects methods

Emergent insect sampling was conducted at eight sites. To test the site effect, we ran Mixed-Effects Models using the ‘lme4’ package (Bates et al. 2015). We conducted the analyses on the replicates. Adjusted body stores were used as response variables, taxa, sex and their interactions as explanatory variables and site as random effect. Dispersal and swarming were not included in these models, as the information is coded at the taxonomic group level, not the replicate level. The significance of the random effect was tested with the ‘ranova’ function in the ‘lmerTest’ package (Kuznetsova, Brockhoff, and Christensen 2017). This function removed the random-effect term and calculates likelihood ratio tests between the full model and the reduced model. For glycogen, the random effect could not be tested. Instead, we run Generalized linear model with taxa, sex and their interactions, and site as explanatory variables. We then tested the significance of the site effect using Anova. The date effect could not be tested, as the sampling was carried out on 44 different dates. The number of modalities is too high compared to the number of replicates (236) to use mixed models.

## **2.3. CLASSIFICATION DES CAPACITES DE VOL DES INSECTES AQUATIQUES BASEE SUR LA MORPHOLOGIE : UN PREMIER ESSAI (ARTICLE 2)**

Dans cette partie de ma thèse, nous avons étudié la morphologie de 32 taxons d'insectes aquatiques émergents. Les paramètres morphologiques liés au vol nous ont permis de regrouper les taxons en fonction de leur capacité potentielle de vol. Dans un deuxième temps, nous avons cherché à vérifier si la taxonomie et les traits d'histoire de vie liés à la dispersion (stratégie de dispersion, mode de reproduction, cycle de vie et durée de vie des adultes) étaient cohérents avec la classification obtenue. Cette étude est rédigée sous la forme d'un article et est soumise dans *Organisms Diversity and Evolution*.

***Morphology-based classification of the flying capacities of aquatic insects: a first attempt***

Rémi Gerber, Christophe Piscart, Jean-Marc Roussel, Benjamin Bergerot

**(Article 2)**

### **2.3.1. Résumé**

Le vol est une caractéristique essentielle de la reproduction et de la dispersion des insectes aquatiques émergents. La manière de voler est directement liée à la morphologie. Cependant, les informations actuellement disponibles sur la morphologie des insectes liée au vol concernent principalement les taxons terrestres et les libellules, tandis que la morphologie liée au vol des insectes aquatiques a été peu étudiée.

Nous avons analysé huit paramètres morphologiques liés au vol de 32 taxons appartenant à cinq ordres d'insectes aquatiques émergents (éphémères, trichoptères, plécoptères, diptères et



mégaloptères). Après correction de l'allométrie, nous avons classé les taxons en fonction de leur morphologie liée au vol, reflétant ainsi leurs capacités potentielles de vol. Nous avons exploré les correspondances entre ces groupes, la taxonomie et plusieurs traits d'histoire de vie.

Les plécoptères et les diptères sont dispersés dans plusieurs groupes morphologiques, ce qui suggère un large éventail de capacités de vol par rapport aux trichoptères et aux éphémères. La morphologie des taxons formant des essaims (diptères et éphémères) reflète leur bonne agilité en vol, capacité souvent nécessaire pour les taxons volants de façon agrégative.

Les groupes morphologiques ne correspondent entièrement pas à la capacité de dispersion des taxons issue de la littérature ou des bases de données : les insectes lourds aux ailes larges, morphologiquement adaptés au vol longue distance, rassemblent notamment des taxons traditionnellement décrits comme de bons ou faibles disperseurs. Au contraire, certains taxons décrits comme des disperseurs actifs ne semblent pas avoir une morphologie associée à ce mode de dispersion, avec par exemple un thorax fin et des ailes longues et fines.

Les capacités de vol basées sur la morphologie correspondent partiellement à la taxonomie et aux traits d'histoire de vie des imagos d'insectes aquatiques. D'autres paramètres tels que la propension au vol et la cinématique des ailes devraient permettre d'affiner leurs capacités de vol et de dispersion.

### **2.3.2. Introduction**

Aquatic insects are found in all freshwater ecosystems (rivers, streams, lakes, temporary ponds etc.). They represent more than 100,000 species all over the world and belong to twelve orders (Dijkstra, Monaghan, and Pauls 2014). Among orders, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera (often referred to as EPT), Odonata and Megaloptera are almost entirely aquatic, whereas only a small number of Hymenoptera, Lepidoptera and Neuroptera have an aquatic life stage (Dijkstra, Monaghan, and Pauls 2014). Among aquatic insects, Diptera make up the most diverse order, including nearly 46,000 species belonging to 41 families (Adler and Courtney 2019); truly aquatic Diptera: Chironomidae represent more than 4,000 known species (Ferrington 2007). Aquatic insects spend at least one stage of their life cycle in the water, and most species exhibit aquatic larvae that emerge from water as winged adults. Due to the use of the larvae of aquatic insects as bioindicators (Montes, Mondy, and

Polatera 2012; Cortelezzi et al. 2020), literature about them is abundant, whereas literature about the adult stage is scarce.

Nearly all imagoes of aquatic species have wings and can fly (Nilsson 1996). Flight is crucial for aquatic insects (Dudley 2002), particularly for mating and dispersal (Peckarsky et al. 2002; Nowinskiy, Kiss, and Puskás 2014; Ptatscheck et al. 2020). For example, male Chironomidae, Ephemeroptera and some Trichoptera fly in large groups – *i.e.*, swarm (Sullivan 1981) – to attract females. Adult insects also tend to fly upstream to compensate for the downstream drifting of the larvae (*i.e.*, longitudinal dispersal, also referred to as the colonisation cycle of freshwater insects, Müller 1982). Even if this trend does not seem to apply in all contexts (May 2019), longitudinal dispersal studies have brought information about the flight distances of aquatic insects (Didham et al. 2012). More recent studies have focused on the lateral dispersal of aquatic insects (*i.e.*, how far they can fly from their water source (Muehlbauer et al. 2014; Peredo Arce et al. 2021; Raitif et al. 2022)).

According to the literature, flight distances appear to be order-dependent. Odonata outperform all other aquatic insects in terms of flight and dispersal capacity (Wootton 2020): they can fly several kilometers away from water bodies (Wootton 2020). Plecoptera and Ephemeroptera stay close to the water and are often considered as “weak” flyers, while Trichoptera fly farther and are considered as “good” flyers (Muehlbauer et al. 2014). EPT are usually considered as active dispersers, potentially heavy species that can fly faster than the wind speed to get out of the air column (Compton et al. 2002) and thereby “choose” their flight direction. Conversely, passive dispersers are light species – *e.g.*, Chironomidae – carried away by the wind (Peredo Arce et al. 2021). Passive dispersal does not involve gliding flight. Due to aerodynamics constraints, the vast majority of insects has to flap to maintain flight; only larger insects such as butterflies and dragonflies can glide briefly (Bhat et al. 2019). The dispersal capacity is also related to the flight propensity, which corresponds to the take-off capacity and frequency (Asplen 2018). Insects that often take off are more likely to disperse, regardless of their flight capacity (Steyn, Mitchell, and Terblanche 2016). The dichotomy (weak/good flyer) is a simplification of the complexity of insect flight and is not necessarily based on the real flight capacities of insects.

Intensive research has been carried out on how insects fly (Ellington 1999; Dudley 2002; Harbig 2017). The flight aerodynamics literature informs us on the morphological parameters (Ellington 1984; Wootton 1992; Bhat et al. 2019) that induce diverse flight capacities (Hedrick, Combes, and Miller 2015). Some morphological parameters are related to flight speed and in turn agility and maneuverability (*i.e.*, wing loading; Roy, Debat & Llaurens, 2019), to energy-efficient

flight (*i.e.*, the radius of second moment of wing area, Ellington, 1984) or to the lift-to-drag ratio (*i.e.*, the aspect ratio, Bhat et al. 2019). Body mass is also a key factor for flight studies: a higher mass means a higher lift force for flight to be maintained (Dudley 2002), and affects the flight aerodynamics (Cheng and Sun 2016). Other morphological parameters than those from the aerodynamics literature have also been used to study insect flight or dispersal. For example, long forewings have been related to the dispersal capacity in many studies (Outomuro, Adams, and Johansson 2013; Hassall 2015; Lancaster and Downes 2017), while thorax width and the quantity of flight muscles are related to flight endurance (Marden, 2000; Turlure et al. 2016; Crawford & Keyghobadi, 2018). Therefore, the potential flight capacity of emerging aquatic insects can be inferred by combining several morphological parameters. Apart from studies on Odonata, only few studies have addressed the flight of aquatic insects (Müller-Peddinghaus 2011; Lancaster and Downes 2017).

We analysed the potential flight capacity based on flight-related morphology of 32 taxa belonging to 5 orders of emerging aquatic insects (Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera, Diptera and Megaloptera). Our study encompassed a large range of body sizes, from small Chironomidae (0.6 mm long) to large Plecoptera (21.8 mm long). We considered the following flight-related morphological parameters: wing loading, radius of second moment (*RSM*) of wing area, aspect ratio, body mass, forewing length, thorax width, wing area and body length. We checked for allometric relationships between flight morphology parameters and the body length of insects to account for the wide range of sizes among the taxa. After correcting for allometry, we clustered the taxa according to their flight-related morphology, without any reference to taxonomy. Then, we explored the way the clusters, taxonomy and several life history traits of the taxa matched, including the reproduction mode (swarming or not), affinity for active or passive dispersal, the potential number of generations *per* year and the adult lifespan.

### **2.3.3. Materials and Methods**

#### **Collection and identification of aquatic insects**

Imagoes of aquatic insects (EPT, Megaloptera and Diptera) were collected and sampled in Brittany and Normandy (France) from 2018 to 2021, using aquatic emergence traps (Cadmus, Pomeranz, and Kraus 2016), malaise traps and mowing nets. Most of the samples were collected nearby

streams or water points, but some Ephemeroptera and Trichoptera were caught far from water sources (>500 m). We also set up a citizen science program to enlarge the insect collection. Eight organisations were involved and collected around 25% of the individuals. The samples came from 32 different locations (Figure 11). They were stored in a freezer or in 96° ethanol.

EPT and Megaloptera were identified at the genus or species level, and Diptera at the family level, except Chironomidae that were identified at the genus or species level.

We aimed to collect 30 individuals *per* taxa, but this number eventually ranged from 18 to 35 because of the sporadic emergence of some species. Due to the potential influence of sexual dimorphism on flight-related morphology, we also tried to keep a balanced sex ratio (15 individuals *per* sex) for each taxon.

### **Morphological measurements**

After checking insect integrity, we took pictures of dorsal and lateral views of each specimen. One forewing and one hindwing were carefully removed and flattened between a microscope slide and a cover slip. One picture of each wing was taken using a stereomicroscope (Leica M205 C) equipped with a binocular camera (Leica DMC4500). The very small hindwings (less than 8% of the total wing surface area) of *Baetis rhodani* (Pictet, 1843), Ephemeroptera: Baetidae, and *Habrophlebia* spp. Eaton, 1881, Ephemeroptera: Leptophlebiidae, could not be removed without damage. Consequently, only their forewings were analysed. Afterward, the insects were freeze-dried for 24h and weighed to the nearest 0.0001 mg (XP2U Mettler Toledo ultra-microbalance; Sartorius M2P microbalance). The pictures were processed using ImageJ software v. 1.53k (Schneider, Rasband, and Eliceiri 2012).

Five gross parameters were measured for each insect: dry body mass, body length from the antenna base to the genitalia, thorax width between the forewings, forewing length from the base to the tip of the wing (Ellington 1984), and total wing area.

$$(1) RSM = \sqrt[2]{\frac{S_2}{SR^2}}$$

$$(2) S_2 = \int cr^2 dr$$

Two wing shape parameters were calculated. Firstly, the radius of second moment (*RSM*) of wing area was computed from the coupled forewing and hindwing (Ellington 1984). The *RSM* (equation 1) describes the distribution of the wing area along the wing span. At low *RSM* values, most of the wing area is close to the insect body; at high values, most of the wing area is at its tip. The *RSM* is calculated from the second moment of wing area  $S_2$  (equation 2), where  $S$  is the wing area and  $c$  the wing chord for a distance  $r$  along the wing span  $R$ . High *RSM* wings increase the energetic costs of flight and thus, lift force production (Lancaster et al. 2020). Secondly, the aspect ratio (*AR*, equation 3) of the total wing area is the ratio of the forewing length over the wing area (Lancaster and Downes 2017). High aspect ratio wings are long and thin, while low aspect ratio wings are short and wide.

$$(3) AR = \frac{R^2}{S}$$

Finally, the body-wing interaction was considered through wing loading (*WL*, equation 4) as the ratio of body mass over wing area  $S$ .

$$(4) WL = \frac{Mass}{S}$$

Male *Dinocras cephalotes* (Curtis, 1827), Plecoptera: Perlidae, were not considered because they cannot fly (they are brachypterous).

### **Statistical analyses**

#### *Allometry analyses*

The allometry analyses followed the procedure proposed by Warton et al. (2006). We conducted a standardised major axis (SMA) regression with the “smatr” package and the *sma()* function (Warton et al. 2012) to determine the relationship between each morphological parameter as a response variable and body length as an explanatory variable, both log-transformed. Using the *sma()* function, we calculated the regression lines between the mean by taxa (to remove intra-taxa variation) of the morphological parameters and body length. As the data were log-transformed, the slope  $b$  of the

regression line was equal to the allometry coefficient (see Peig & Green, 2009 for details). Length parameters (forewing length and thorax width), aspect ratio, *RSM*, and wing loading and body length were proportional when  $b=1$  (*i.e.*, they were isometric). As area  $A$  corresponded to the squared length  $L$  ( $A=L^2$ ), wing area and body length were isometric when  $b=2$ . Body mass and body length were isometric when  $b=3$  (the volume  $V$  was related to the mass  $M$ , so that  $M \approx V=L^3$ , Chown et Gaston 2010).

### *Clustering of emerging insects based on flight-related morphological parameters*

A principal component analysis (PCA) was carried out on all individuals using allometry-adjusted forewing length, allometry-adjusted thorax width, wing loading, aspect ratio, and *RSM* (“FactomineR” package, *PCA()* function; Lê, Josse & Husson, 2008). Wing area and body mass were not included to limit statistical dependency because there were already considered in wing loading. A Euclidean distance matrix was calculated (“vegan” package, *vegdist()* function; Oksanen et al. 2015) from the mean of the PCA coordinates *per taxon* (*i.e.*, the centroid of each taxon). Only the first three components were considered.

We allometrically adjusted the gross parameters using  $b$  obtained from the SMA regressions to allow for size-independent comparisons. The allometrically adjusted ratio was  $\bar{Y}_i = Y_i/X_i^b$  (Albrecht, Gelvin, and Hartman 1993). For each individual  $i$ ,  $\bar{Y}_i$  was the allometrically adjusted ratio of any given morphological parameter, used in the further analyses.  $Y_i$  was the morphological parameter and  $X_i$  body length. As the aspect ratio and the *RSM* were non-dimensional numbers and wing loading was already relative to body mass, no allometric adjustments were needed for these parameters.

The coordinates of each taxon on the first three axes of the PCA were used to cluster them following the procedure described by Borcard, Gillet, and Legendre (2011) to select the methods that best fitted our data in the absence of preconceptions. First, the clustering model of the distance matrix was selected by comparing several hierarchical cluster analysis (HCA) methods with the Gower distance (“stats” package, *hclust()* function; R Core Team 2021). The average method was selected to perform the HCA. Second, the number of clusters ( $k$ ) was determined by computing the silhouette width  $S$  for each taxon after  $k$ -means consolidation. The average  $S$  was calculated for each cluster and partition (“cluster” package, *silhouette()* function; Maechler et al. 2021).  $S$  ranged from -1 to 1: 1 was a perfect quality cluster and 0 a bad quality cluster (except for the clusters composed of only one taxon).



### *Link between flight-related morphological parameters and life history traits*

Four life-history traits were considered. Three traits were drawn from the DISPERSE database (Sarremejane et al. 2020): (1) affinity for dispersal (weak affinity for dispersal, strong affinity for active dispersal, strong affinity for passive dispersal), (2) the potential number of generations *per* year (*i.e.*, voltinism; three modalities: multivoltine, univoltine, semivoltine), (3) the adult lifespan (three modalities: less than one week, one week to one month, one month to one year), and (4) the swarming behavior (two modalities: swarming or not swarming).

To test the links between flight-related morphological parameters, dispersal traits and swarming, the mean coordinates of the first two principal components of each taxa were used as response variables, and the dispersal traits and swarming were used as explanatory variables. Comparisons were made using Kruskal-Wallis or ANOVA tests, depending on the normality and homoscedasticity of the data (checked using Shapiro-Wilk and Bartlett's tests).

All statistical analyses were performed with R software v. 4.1.1 (R Core Team 2021).

### **2.3.4. Results**

We analysed 898 individuals distributed into five orders and 32 taxa: eleven Diptera (including six Chironomidae), five Ephemeroptera, five Plecoptera, one Megaloptera and ten Trichoptera. Sexual dimorphism was only detected for body mass, from different slopes of the regression lines. Therefore, sex was not considered in the further analyses (Supplementary information).

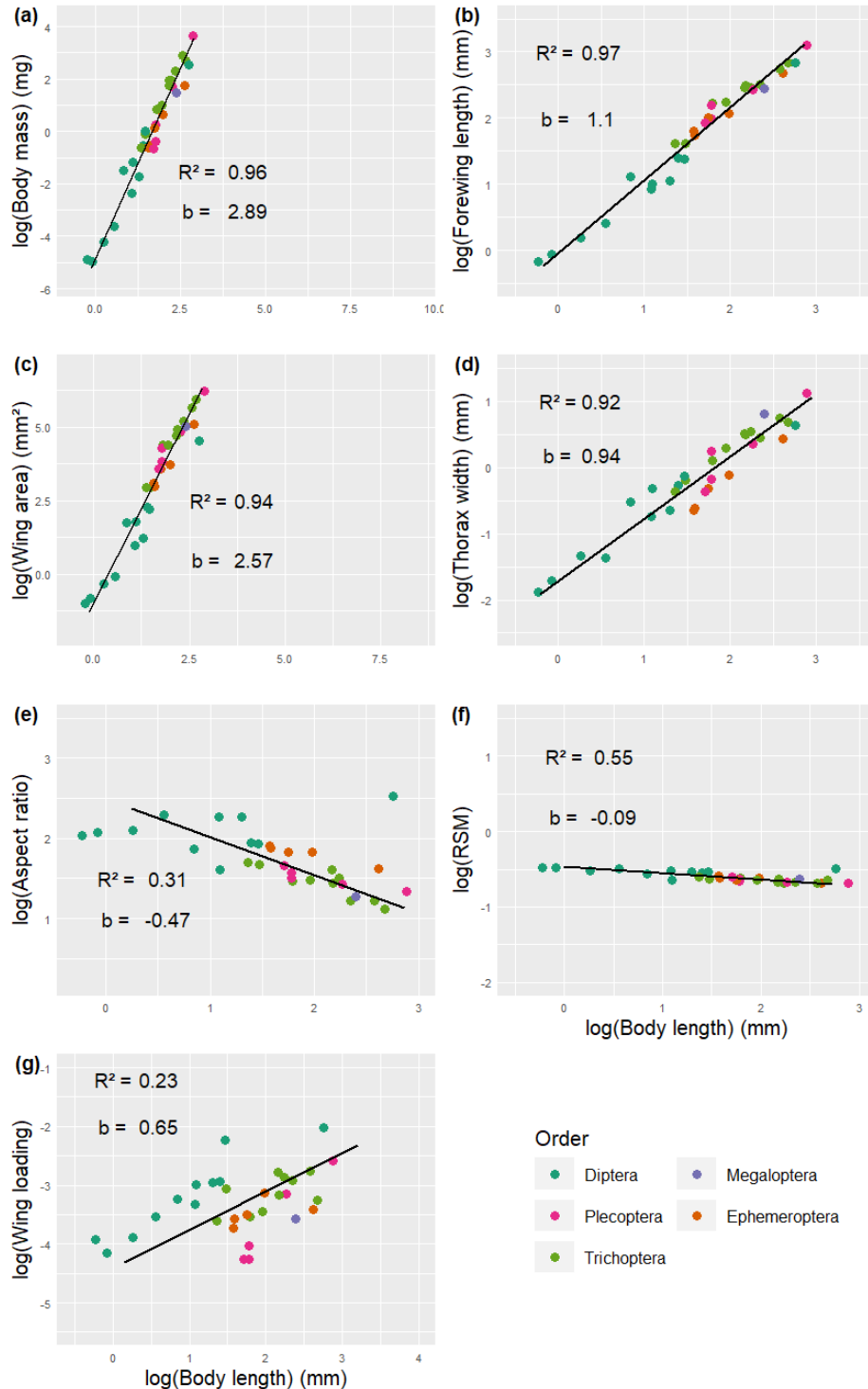
#### **Allometry**

Body length was highly correlated with gross parameters (*i.e.*, body mass, forewing length, wing area and thorax width, minimum  $R^2$  value  $>0.92$ ). The relationships between gross parameters and body length were not isometric. Body mass ( $b=2.89$ , **Figure 1a**) and thorax width ( $b=0.94$ , **Figure 1d**) relatively decreased when size increased, whereas forewing length ( $b=1.10$ , **Figure 1b**) and wing area ( $b=2.57$ , **Figure 1c**) relatively increased.

The relationships between the log-values of the shape parameters ( $RSM$  and aspect ratio) and wing loading on the one hand, and body length on the other hand were not linear. The correlations

## Chapitre 2 Traits biologiques liés au vol

between aspect ratio, *RSM* and wing loading on the one hand and body length on the other hand were low. The absolute value of the aspect ratio decreased when size increased ( $R^2=0.31$ ,  $b=-0.47$ , **Figure 1e**). *RSM* varied little with size ( $R^2=0.55$ ,  $b=-0.09$ , **Figure 1f**). The relative value of wing loading tended to decrease when size increased ( $R^2=0.23$ ,  $b=0.65$ , **Figure 1g**).



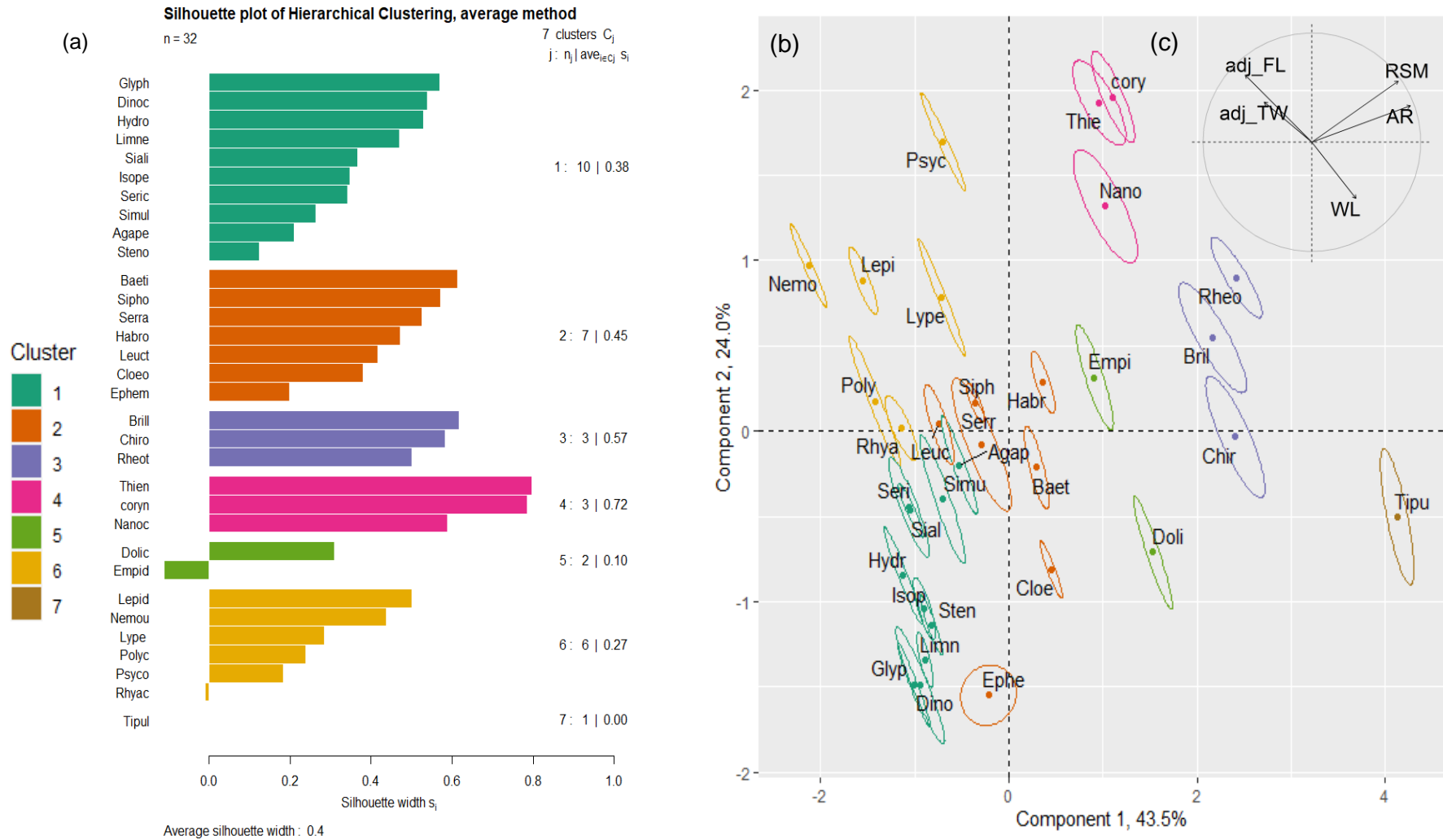
**Figure 1. Standardised major axis (SMA) regression** between the log-values of body length (mm) and of (a) body mass (mg), (b) wing length (mm), (c) wing area (mm<sup>2</sup>), (d) thorax width (mm), (e) aspect ratio, (f) radius of second moment (*RSM*) of wing area, and (g) wing loading (mg.mm<sup>-2</sup>). All the correlations were significant ( $P < 0.001$ ). Coefficient  $b$  is the regression slope. Coefficient  $R^2$  is the correlation between residual and fitted values. Orders are shown for information purposes. The link between length parameters, aspect ratio, *RSM*, wing loading and body length is proportional (*i.e.*, isometric) when  $b=1$ . As area  $A$  corresponds to the squared length ( $A=L^2$ ), the link between wing area and body length is isometric when  $b=2$ . The link between body mass and body length is isometric when  $b=3$  (volume ( $V$ ) is related to mass ( $M$ ), so  $M \approx V=L^3$ ; Chown and Gaston 2010).

### Clustering of flight-related morphologies

The average silhouette width  $S$  was the highest for partitions  $k=3$  ( $S=0.398$ ) but one of the clusters consisted of a large set of 23 taxa with heterogeneous flight-related parameters. We increased partition up to  $k=7$  (the second highest average silhouette width  $S$ ) and obtained more balanced clusters. The partition was then consolidated with k-means procedure ( $S=0.395$ ). Based on the silhouette analysis, two taxa – Diptera: Empididae (Linnaeus, 1758) and *Rhyacophila dorsalis* (Curtis, 1984), Trichoptera: Rhyacophilidae, – did not fit in with their specific clusters (cluster 5:  $S=-0.110$ ; cluster 6:  $S=-0.009$ , respectively **Figure 2a**).

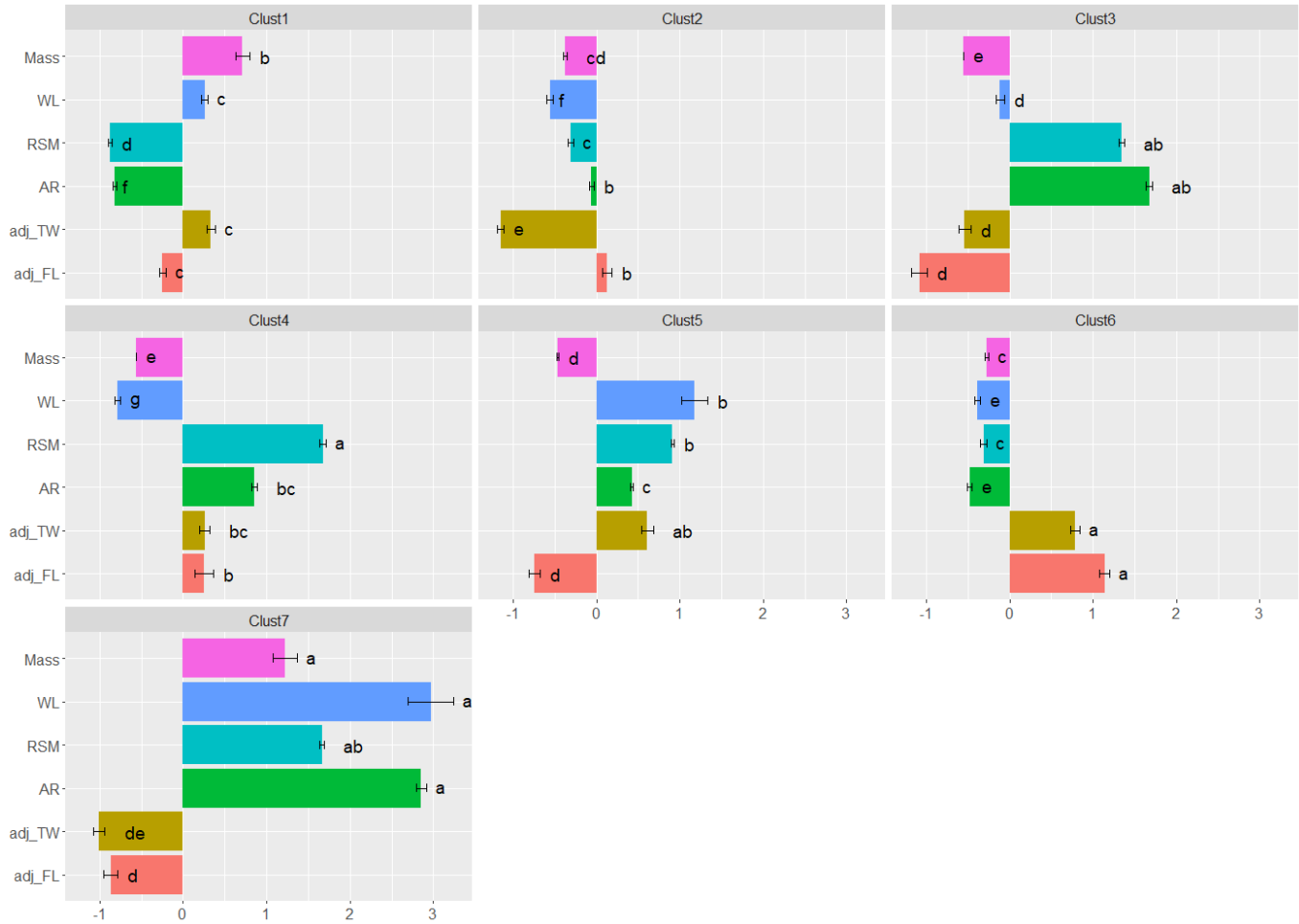
The first two principal components of the PCA (PC1 and PC2) explained 43.5% and 24.0% of the morphological flight parameters (**Figure 2b**). The aspect ratio mainly contributed to PC1 (37.7%). The *RSM* contributed to 28.8% of PC1 and 26.0% of PC2. Wing loading contributed to 28.0% of PC2. Adjusted forewing length contributed to 17.2% of PC1 and 31.5% of PC2. PC1 separated clusters 3, 4, 5 and 7 – high *RSM* and aspect ratio values but low adjusted forewing length – from clusters 1, 2, 6 – lower *RSM* and aspect ratio values. PC2 separated cluster 1 – low wing loading, high adjusted thorax width and adjusted forewing length – from cluster 6 – high wing loading, low adjusted forewing length and low thorax width. (**Figure 2c**). Nearly all the confidence ellipses of each taxon were flattened and oriented in the same direction, along the adjusted forewing length and thorax width-wing loading axis (**Figure 2b-c**).

Each cluster was characterised by a different set of parameters (**Figure 3**). Cluster 1 included heavy insects with wide wings at their base (low *RSM* and aspect ratio), high wing loading and a wide thorax. It was represented by 10 taxa, among which 60% belonged to Trichoptera. Cluster 2 included light insects with a narrow thorax and low wing loading. It included all five Ephemeroptera taxa and two Plecoptera taxa. Cluster 3 included the lightest insects, with narrow (high *RSM* and aspect ratio) but relatively short forewings. It was only composed of three chironomid taxa. Cluster 4 included the three other chironomid taxa with very high *RSM* and very low wing loading. Cluster 5 included Diptera: Dolichopodidae Latreille, 1809, and Empididae. The insects of this taxon are light, with very high wing loading, *RSM* and thorax width, but relatively short forewings. Cluster 6 included light insects, with a very wide thorax and long forewings but low aspect ratio. The 4 taxa that composed it belonged to three orders (Diptera, Trichoptera and Plecoptera). Cluster 6 only included Diptera: Tipulidae Latreille, 1802, *i.e.*, heavy insects, with high wing loading, *RSM* and aspect ratio, but a very narrow thorax and very short forewings.



**Figure 2. Clusters.** (a) Silhouette plot showing the quality of the clusters. The silhouette width  $S$  was computed for each taxon. The average  $S$  was calculated *per cluster* for each partition. Average  $S$  can range from -1 to 1: 1 = a perfect quality cluster, and 0 = a bad quality cluster (except for clusters composed of only 1 taxon). (b) Principal component analyses on all individuals. Ellipses represent the 0.95 confidence interval for the individuals of each taxon around its centroid. Colors represent the 6 clusters. (c) Circle showing the contribution of the variables to components 1 and 2.  $WL$ , wing loading;  $RSM$ , radius of second moment of wing area;  $AR$ , aspect ratio;  $adj\_TW$ , allometrically adjusted thorax width;  $adj\_FL$ , allometrically adjusted forewing length. Short names are given **Table 1**.

## Chapitre 2 Traits biologiques liés au vol



**Figure 3. Characterisation of the 7 clusters determined by the hierarchical clustering.** Each bar represents the mean of a normalised parameter for a given cluster. Mass, dry mass (purple); *WL*, wing loading (blue); *RSM*, radius of second moment (teal); *AR*, aspect ratio (green); *adj\_TW*, allometrically adjusted thorax width (brown); *adj\_FL*, allometrically adjusted forewing length (red). For each morphological parameter taken independently, letters indicate significant differences between clusters, ranking from *a* (highest mean) to *g* (lowest mean). Errors bars indicate standard errors.

Traits biologiques liés au vol

Order	Family	Taxon	Short name	Cluster	Number of individual s per sex ♀:♂	Affinity for dispersal	Voltinism	Adult lifespan	Swarming behavior	Swarm references
T	Glossosomatidae	<i>Agapetus</i> spp	Agap	1	23:7	Weak	Univoltine	1 week to 1 month	no swarm	Müller-Peddinghaus 2011
P	Perlidae	<i>Dinocras cephalotes</i>	Dino		14:0	Weak	Semi-voltine	1 week to 1 month	no swarm	Brittain 1990
T	Limnephilidae	<i>Glyphotaelius pellucidus</i>	Glyp		14:16	Active	Univoltine	1 month to 1 year	no swarm	Gullefors and Petersson 1993
T	Hydropsychidae	<i>Hydropsyche</i> sp	Hydr		18:12	Active	Univoltine	1 week to 1 month	swarm	Müller-Peddinghaus 2011
P	Perlodidae	<i>Isoperla grammatica</i>	Isop		20:10	Active	Univoltine	1 month to 1 year	no swarm	Rupprecht 2009
T	Limnephilidae	<i>Limnephilus</i> spp.	Limn		15:14	Active	Univoltine	1 month to 1 year	no swarm	Müller-Peddinghaus 2011
T	Sericostomatidae	<i>Sericostoma</i> sp	Seri		14:16	Weak	Univoltine	1 week to 1 month	no swarm	Müller-Peddinghaus 2011
M	Sialidae	<i>Sialis</i> spp.	Sial		11:19	Weak	Semi-voltine	1 week to 1 month	no swarm	Elliott and Sutcliffe 2009
D	Simuliidae	Simulinae	Simu		17:13	Passive	Multivoltine	1 week to 1 month	swarm	Downes 1969
T	Limnephilidae	<i>Stenophylax lateralis</i>	Sten	14:16	Active	Univoltine	1 month to 1 year	no swarm	Müller-Peddinghaus 2011	
E	Baetidae	<i>Baetis rhodani</i>	Baet	2	14:9	Active	Multivoltine	Less than 1 week	swarm	Elliott and Humpesch 1983
E	Baetidae	<i>Cloeon dipterum</i>	Cloe		15:14	Active	Multivoltine	1 week to 1 month	swarm	Elliott and Humpesch 1983
E	Ephemeridae	<i>Ephemera danica</i>	Ephe		8:10	Active	Semi-voltine	Less than 1 week	swarm	Elliott and Humpesch 1983
E	Leptophlebiidae	<i>Habrophlebia</i> spp	Habr		20:15	Weak	Univoltine	Less than 1 week	swarm	Bauernfeind and Humpesch 2001
P	Leuctridae	<i>Leuctra</i> spp	Leuc		15:15	Weak	Univoltine	1 month to 1 year	no swarm	Brittain 1990
E	Ephemerellidae	<i>Serratella ignita</i>	Serr		8:10	Active	Univoltine	Less than 1 week	swarm	Elliott and Humpesch 1983
P	Chloroperlidae	<i>Siphonoperla torrentium</i>	Siph		15:15	Weak	Univoltine	1 week to 1 month	no swarm	Brittain 1990
D	Chironomidae	<i>Brillia bifida</i>	Bril	3	15:15	Weak	Multivoltine	Less than 1 week	swarm	Moller Pillot 2014
D	Chironomidae	Chironomini	Chir		14:16	Passive	Multivoltine	Less than 1 week	swarm	Downes 1969
D	Chironomidae	<i>Rheotanytarsus curtistylus</i>	Rheo		10:18	Passive	Multivoltine	Less than 1 week	swarm	Vallenduuk et Pillot 2007
D	Chironomidae	<i>Corynoneura</i> spp.	Cory	4	3:19	Weak	Multivoltine	Less than 1 week	swarm	Moller Pillot 2014
D	Chironomidae	<i>Nanocladius</i> spp	Nano		9:19	Weak	Multivoltine	Less than 1 week	swarm	Moller Pillot 2014
D	Chironomidae	<i>Thienemanniella</i> spp.	Thie		12:15	Weak	Multivoltine	Less than 1 week	swarm	Downes 1969



*Traits biologiques liés au vol*

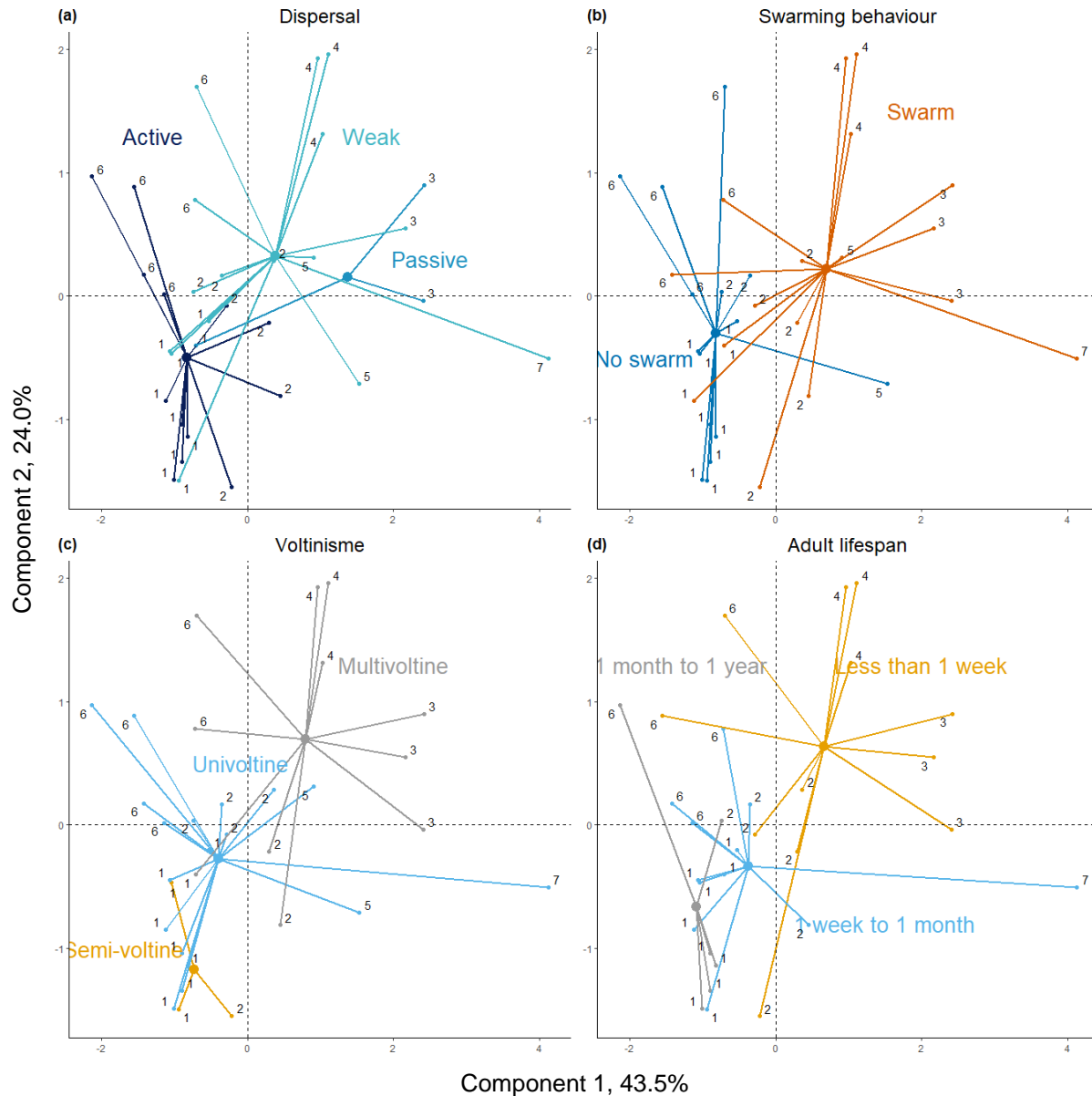
<i>Order</i>	<i>Family</i>	<i>Taxon</i>	<i>Short name</i>	<i>Cluster</i>	<i>Number of individual s per sex</i> ♀:♂	<i>Affinity for dispersal</i>	<i>Voltinism</i>	<i>Adult lifespan</i>	<i>Swarming behavior</i>	<i>Swarm references</i>
D	Dolichopodidae	Dolichopodidae	Doli	5	15:15	Weak	Univoltine	NA	no swarm	Downes 1969
D	Empididae	Empididae	Empi		18:16	Weak	Univoltine	NA	swarm	Downes 1969
T	Lepidostomatidae	<i>Lepidostoma hirtum</i>	Lepi	6	13:17	Active	Univoltine	Less than 1 week	no swarm	Müller-Peddinghaus 2011
T	Psychomyiidae	<i>Lype</i> spp	Lype		15:15	Weak	Multivoltine	1 week to 1 month	swarm	Müller-Peddinghaus 2011
P	Nemouridae	<i>Nemoura cinerea</i>	Nemo		16:14	Active	Univoltine	1 month to 1 year	no swarm	Brittain 1990
T	Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i> spp.	Poly		20:3	Active	Univoltine	1 week to 1 month	swarm	Müller-Peddinghaus 2011
T	Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila dorsalis</i>	Rhya		19:11	Active	Univoltine	1 week to 1 month	no swarm	Müller-Peddinghaus 2011
D	Psychodidae	Psychodidae	Psyc		14:16	Weak	Multivoltine	Less than 1 week	no swarm	Downes 1969
D	Tipulidae	Tipulidae	Tipu	7	11:19	Weak	Univoltine	1 week to 1 month	swarm	Downes 1969; Sullivan 1981

**Table 1. Summary table of dispersal traits *per* taxon. Rows correspond to the lowest taxonomical taxon considered in the analyses.**

‘Order’ column: D, Diptera; E, Ephemeroptera; M, Megaloptera; P, Plecoptera; T, Trichoptera. The ‘Short name’ column refers to the name used in **Figure 2**. The ‘Voltinism’, ‘affinity for dispersal’ and ‘adult lifespan’ columns are issued from the DISPERSE database (Sarremejane et al. 2020). ‘Voltinism’ refers to the potential number of reproductive cycles *per* year. ‘Affinity for dispersal’ describes whether the taxa have a weak affinity for dispersal (“weak”), a strong affinity for active dispersal (“active”) or a strong affinity for passive dispersal (“passive”). The ‘Swarming behavior’ column refers to whether insects have a swarming behavior prior to mating (swarm) or not (no swarm).

**Dispersal traits and swarming**

Significant differences along PC1 (ANOVA;  $P = 0.008$ ) were detected for affinity for dispersal (Figure 4a). According to the DISPERSE database, only three taxa out of 32 (Diptera only, in clusters 1 and 3) exhibited a strong affinity for passive dispersal (Table 1). The other dipteran taxa had a weak affinity for dispersal and represented 50% of the weak dispersers. Half of the taxa exhibited a weak



**Figure 4. Principal component analyses on all individuals.** Smaller points are the centroids of each taxon. Bigger points are the centroids of each trait modality. Numbers represent the clusters. Colors represent the projected trait modalities: (a) affinity for dispersal; (b) swarming behavior; (c) number of generations per year (voltinism); (d) adult lifespan.

affinity for dispersal. Weak dispersers were distributed among all seven clusters. Thirteen taxa (mainly Trichoptera and Ephemeroptera in clusters 1, 2 and 6) were known to disperse actively (strong affinity for active dispersal, **Table 1**).

Swarming and non-swarming taxa differed along PC1 (**Figure 4b**). All the clusters included taxa with swarming behavior, but clusters 2 contained 30% of the swarming taxa (**Table 1**).

Significant differences along PC1 and PC2 (Kruskal Wallis;  $P$  values  $>0.05$ ) were detected for voltinism and adult lifespan (**Figure 4c-d**, respectively). Fifty-five percent of the multivoltine taxa belonged to cluster 2 and 3. A short adult lifespan mainly characterised clusters 2, 3 and 4 while every taxon from cluster 1 lived more than one week.

### **2.3.5. Discussion**

Our analysis of the morphology of 32 aquatic insect taxa highlighted strong correlations between gross flight parameters and insect body length. When insect size decreased, the relative values of wing area and forewing length decreased too, while the relative values of body mass and thorax width increased. This pattern seems consistent for all insects, terrestrial ones included (Dudley 2002; García and Sarmiento 2012). Air viscosity is higher for small insects than for large ones (Tercel, Veronesi & Pope 2018), so that the cost of flight should be higher for small insects. However, the power required for flight is proportional to insect size, so that the relative cost of flight does not increase when size decreases (Lyu & Sun 2021). This confirms the existence of allometric adaptation for flight among insects of various body sizes (García and Sarmiento 2012; Shyy et al. 2016).

Correlations between body length and wing loading or wing shape do exist, but they are considerably weaker than those of gross flight parameters. According to Bhat et al. (2019), small insects should have short wide wings (*i.e.*, a low aspect ratio) and a higher wingbeat frequency. Our results show that small aquatic insects have a higher aspect ratio than large ones, except for Tipulidae. In the same vein, wing loading is often higher for insects with a greater body mass (Dudley 2002), but we did not find such a correlation. The large number of taxa and the wide range of insect body sizes in our study could explain these apparent differences with the literature. The difficulties in establishing relationships between size and wing shape or body-wing interactions suggest that other factors than

size (e.g., wing kinematics, the flight metabolic rate, Niven and Scharlemann 2005; Tercel, Veronesi, and Pope 2018) could also be investigated to study insect flight allometry.

Our analyses highlighted heterogeneity in the flight-related morphology and potential flight capacity of aquatic insects. The flight capacity is often considered to be constant in a given taxonomic order (Tercel, Veronesi, and Pope 2018); this assumption is partly supported by our findings. Sixty percent of Trichoptera belonged to the same cluster (cluster 1), and all Ephemeroptera were in another cluster (cluster 2). Conversely, potential flight capacities varied among Plecoptera, primarily among Diptera. Partition  $k=3$  (not shown) gathered all the non-Diptera taxa in one cluster, emphasizing greater heterogeneity in the potential flight capacity within Diptera than between EPT and Megaloptera.

By identifying seven clusters of flight-related morphologies among aquatic insects, our study goes beyond simple dichotomies such as ‘Trichoptera are “good” flyers while Ephemeroptera are “weak” flyers’. It enables us to consider the dispersal of aquatic insects from a physical perspective. Cluster 1 gathered taxa with an energy-efficient and long-distance flight (low *RSM* and aspect ratio and a wide thorax). This is consistent with the literature because Trichoptera (60% of cluster 1) are known to be suited for long-distance flights (Muehlbauer et al. 2014). In addition, these taxa are long-living ones, which increases the dispersal possibilities of imagoes (Sarremejane et al. 2020). Cluster 2 gathered taxa with a slow, agile and energy-efficient flight but unsuited for long distances (low wing loading and a narrow thorax). This is consistent with the short flying distances of Ephemeroptera and Plecoptera (Muehlbauer et al. 2014). Clusters 3 and 4 grouped the smallest taxa (Chironomidae). Their wing shape (high aspect ratio and *RSM*) enable them to produce a high lift force while reducing drag when flying. Due to their small size, they easily drift with the wind. That is why they are found farthest from the water among all aquatic insects (Muehlbauer et al. 2014). However, cluster 3 and 4 differ in wing loading and relative forewing lengths, suggesting that, within the same family, the way of flying can vary. Dolichopodidae and Empididae (cluster 5) differed from all the other taxa by a costly and fast flight that limits maneuverability (high *RSM* and wing loading). However, their short wings and high wingbeat frequency (Hall et al. 2015) allow them to change direction quickly (*i.e.*, good agility; Roy, Debat, and Llaurens 2019). Cluster 6 gathered taxa displaying a slow, maneuverable, agile and energy-efficient flight (low wing loading and *RSM*) suited for long distances (low aspect ratio; Hassall 2015). However, individuals were light, so that active dispersal was limited (Sarremejane et al. 2020). Tipulidae (cluster 7) are clumsy flyers (Lancaster and Downes 2013). Although they can produce a high lift force while having a minor effect on thrust (high *RSM* and aspect ratio; Fu et al. 2014), their

quick flight limits their maneuverability (high wing loading). As their wingbeat frequency is low, they also exhibit poor agility (Hall et al. 2015).

The flight-related morphology was mostly congruent with the expected flight capacities. However, empirical knowledge is still missing about certain clusters as regards flight aerodynamism to assess their actual flight capacity (*e.g.*, wing kinematics for Plecoptera and Ephemeroptera) or documented flying distances to compare these distances with their dispersal capacity (*e.g.*, cluster 5). Life-history traits (voltinism and adult lifespan) were consistent with the potential flight capacity of the taxa belonging to clusters 1, 3 and 4. These two clusters of flight-related morphologies were composed of closely related taxa potentially sharing flight capacity and dispersal-related traits. The lack of homogeneity of the adult lifespan and of voltinism in other clusters (2 and 5) can be explained by a higher diversity of traits within the order (like Ephemeroptera, cluster 2) or a mixture of taxa from different orders (cluster 6).

We compared the swarming taxa with their potential flight capacity induced by morphology. Swarming species have to fly considerably longer than non-swarming species to reproduce (Dudley 2002; Lancaster and Downes 2013). As flight is an energy-costly activity (Marden 2000), we expected swarming taxa to be morphologically adapted to extended and energy-efficient flight (Akutsu and Morse 2020). Being light and agile in flight might also be required to swarm (Peckarsky et al. 2002; Fyodorova and Azovsky 2003). Sixty-five percent of the swarming taxa were gathered in three clusters (cluster 2 included all Ephemeroptera, and cluster 3 and 4 included all Chironomidae). Both clusters were characterised by light, agile taxa not necessarily energy efficient in flight. This suggests that being agile and light is more important to swarm for Ephemeroptera and Chironomidae than extended and energy-efficient flight. The other 35% of swarming taxa (3 Trichoptera taxa, Diptera: Simuliidae, Newman, 1834, Tipulidae, and Empididae) were distributed in the other clusters (1, 5, 6 and 7), and did not share any specific flight-related morphology. Adaptations to swarming are not necessarily morphological, they can be physiological. For instance, swarming taxa have more fuel for flight (triglycerides) than non-swarming taxa (Gerber et al. 2022, unpublished data), so that they can fly longer.

Active dispersers need specific flying capacities to disperse. First, they must maintain flight (*i.e.*, they must flap) over long distances and be adapted for extended flight (Compton et al. 2002). Second, they must control their flight, and have good agility and/or maneuverability (low aspect ratio, Roy, Debat, et Llaurens 2019). Third, they need to fly at a higher speed than the wind to be able to get out of the air column and “choose” their direction (high wing loading, Dudley 2002). As wing loading

is positively linked to mass, only heavy insects can disperse actively because the absolute speed of light insects is not sufficient to get out of the air column (Dudley 2002). Considering the flight-related morphology as a whole, most of the strong active dispersers of this study were heavy species with wide, relatively short wings (low aspect ratio and *RSM*). However, the flight-related morphology is partially related to affinity for dispersal. Some taxa considered as strong active dispersers (*e.g.*, *Baetis rhodani*) are light and/or have a low aspect ratio, and are not suited for active dispersal. Other taxa considered as weak dispersers seem morphologically suited for active dispersal (5 taxa out of 10, cluster 1). For instance, Megaloptera: Sialidae, *Sialis* spp. Latreille 1802 (cluster 1) is traditionally considered as a “weak” flyer and in turn a “weak” disperser (Elliott and Humpesch 1983). Imagoes of *Sialis* spp. are mainly found standing or walking on the vegetation (Elliott and Humpesch 1983) indicating that they have a low flight propensity. This suggests that the weak dispersal capacity of *Sialis* spp. is related to their flight propensity, not to their flight capacity.

Affinity for dispersal was not congruent with some categories of flight-related morphologies (clusters 2, 3 and 6). Other factors influence the capacity for dispersal, *e.g.*, the flight capacity through wing kinematics and aerodynamics that interact with morphology (Hall et al. 2015), the navigation capacities (*i.e.*, the ability to position oneself in space; Turlure et al. 2016), physiology (the amounts of energy substrates for flight such as lipids, carbohydrates or proteins), or flight propensity (Steyn, Mitchell, and Terblanche 2016). Considering these dispersal traits along with the flight-related morphology would help to better understand the dispersal of aquatic insects.

### 2.3.6. Conclusion

Based on a wide range of emerging aquatic insects, the present study highlights for the first time allometry between size and gross flight-related parameters. When size increases, forewing length and wing area relatively increase, while thorax width and body mass relatively decrease. In contrast, morphological parameters issued from the aerodynamics literature (*i.e.*, aspect ratio, wing loading and *RSM*) are not strongly correlated with size, suggesting that other factors should be investigated to study insect flight allometry.

Based on morphological parameters related to flight, we clustered 32 taxa of aquatic insects according to their potential flight capacities. As expected, the flight-related morphologies of emerging aquatic insects were quite heterogeneous. Moreover, flight-related morphology did not perfectly match

taxonomy. For instance, the potential flight capacity appeared similar among Trichoptera and Ephemeroptera but more variable for Plecoptera, especially Diptera. Seven clusters of flight-related morphologies emerged, partly correlated with taxonomy but also with life history traits. The distinction between "good" and "bad" flyers is not that trivial, but a more comprehensive consideration of the taxa led to different results than those described in the literature: our clustering based on objective measurements of flight-related morphology gathered both "good" and "bad" flyers. Therefore, the flight morphology does not fully reflect affinity for dispersal, and other variables should be considered. Consequently, morphology is only one of the components of flight, and an important factor to be considered when investigating the capacity for dispersal. Yet, other parameters such as flight energetics and flight propensity should be investigated to better understand the dispersal of emerging insects.

### 2.3.7. References

- Adler, Peter H., and Gregory W. Courtney. 2019. 'Ecological and Societal Services of Aquatic Diptera'. *Insects* 10 (3): 70. <https://doi.org/10.3390/insects10030070>.
- Akutsu, Takamichi, and Douglass H. Morse. 2020. 'Male Morphology, Performance and Female Mate Choice of a Swarming Insect'. *Ecological Entomology* 45 (5): 1080–87. <https://doi.org/10.1111/een.12889>.
- Albrecht, Gene H., Bruce R. Gelvin, and Steve E. Hartman. 1993. 'Ratios as a Size Adjustment in Morphometrics'. *American Journal of Physical Anthropology* 91 (4): 441–68. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330910404>.
- Asplen, Mark K. 2018. 'Dispersal Strategies in Terrestrial Insects'. *Current Opinion in Insect Science*, Pests and resistance \* Behavioural ecology, 27 (June): 16–20. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.01.009>.
- Bauernfeind, Ernst, and Uwe H Humpesch. 2001. *Die Eintagsfliegen Zentraleuropas (Insecta: Ephemeroptera): Bestimmung und Ökologie*. Wien: Verl. des Naturhistorischen Museums.
- Bhat, S. S., J. Zhao, J. Sheridan, K. Hourigan, and M. C. Thompson. 2019. 'Aspect Ratio Studies on Insect Wings'. *Physics of Fluids* 31 (12): 121301. <https://doi.org/10.1063/1.5129191>.
- Borcard, Daniel, François Gillet, and Pierre Legendre. 2011. 'Cluster Analysis'. In *Numerical Ecology with R*, edited by Daniel Borcard, François Gillet, and Pierre Legendre, 53–114. Use R. New York, NY: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6_4).
- Brittain, John E. 1990. 'Life History Strategies in Ephemeroptera and Plecoptera'. In *Mayflies and Stoneflies: Life Histories and Biology*, edited by Ian C. Campbell, 1–12. Series Entomologica. Springer Netherlands.
- Cadmus, Pete, Justin PF Pomeranz, and Johanna M. Kraus. 2016. 'Low-Cost Floating Emergence Net and Bottle Trap: Comparison of Two Designs'. *Journal of Freshwater Ecology* 31 (4): 653–58.
- Cheng, Xin, and Mao Sun. 2016. 'Wing-Kinematics Measurement and Aerodynamics in a Small Insect in Hovering Flight'. *Scientific Reports* 6 (May). <https://doi.org/10.1038/srep25706>.
- Chown, Steven L., and Kevin J. Gaston. 2010. 'Body Size Variation in Insects: A Macroecological Perspective'. *Biological Reviews* 85 (1): 139–69. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00097.x>.
- Compton, S., J. M. Bullock, R. Kenward, and R. Hails. 2002. 'Sailing with the Wind: Dispersal by Small Flying Insects.' In *Dispersal Ecology: 42nd Symposium of the British Ecological Society*, First edition. 6. Malden, MA: Blackwell Pub.
- Cortelezzi, Agustina, María V. Simoy, Augusto Siri, Mariano Donato, Rosana E. Cepeda, Claudia B. Marinelli, and Igor Berkunsky. 2020. 'New Insights on Bioindicator Value of Chironomids by Using Occupancy Modelling'. *Ecological Indicators* 117 (October): 106619. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106619>.



- Crawford, Lindsay A., and Nusha Keyghobadi. 2018. 'Flight Morphology Corresponds to Both Surrounding Landscape Structure and Local Patch Conditions in a Highly Specialized Peatland Butterfly (*Lycaena Epixanthe*)'. *Ecological Entomology* 43 (5): 629–39. <https://doi.org/10.1111/een.12639>.
- Didham, Raphael K., Tanya J. Blakely, Robert M. Ewers, Terry R. Hitchings, John B. Ward, and Michael J. Winterbourn. 2012. 'Horizontal and Vertical Structuring in the Dispersal of Adult Aquatic Insects in a Fragmented Landscape'. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv Für Hydrobiologie* 180 (1): 27–40. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2012/0243>.
- Dijkstra, Klaas-Douwe B., Michael T. Monaghan, and Steffen U. Pauls. 2014. 'Freshwater Biodiversity and Aquatic Insect Diversification'. *Annual Review of Entomology* 59 (1): 143–63. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-161958>.
- Downes, J. A. 1969. 'The Swarming and Mating Flight of Diptera'. *Annual Review of Entomology* 14 (1): 271–98. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.14.010169.001415>.
- Dudley, Robert. 2002. *The Biomechanics of Insect Flight: Form, Function, Evolution*. Princeton University Press.
- Ellington, C. P. 1984. 'The Aerodynamics of Hovering Insect Flight. II. Morphological Parameters'. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 305 (1122): 17–40. <https://doi.org/10.1098/rstb.1984.0050>.
- Ellington, C P. 1999. 'The Novel Aerodynamic of Insect Flight: Applications to Micro-Air Vehicles'. *The Journal of Experimental Biology* 202 (23): 3439–48.
- Elliott, J. M., and D. W. Sutcliffe. 2009. *Freshwater Megaloptera and Neuroptera of Britain and Ireland: Keys to Adults and Larvae, and a Review of Their Ecology*. Scientific Publication. Cumbria: Freshwater Biological Association.
- Elliott, J.M., and U. H. Humpesch. 1983. *A Key to the Adults of the British Ephemeroptera with Note on Their Ecology*. Freshwater Biological Association.
- Ferrington, Leonard C. 2007. 'Global Diversity of Non-Biting Midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in Freshwater'. *Hydrobiologia* 595 (1): 447. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9130-1>.
- Fu, Junjiang, Csaba Hefler, Huihe Qiu, and Wei Shyy. 2014. 'Effects of Aspect Ratio on Flapping Wing Aerodynamics in Animal Flight'. *Acta Mechanica Sinica* 30 (December). <https://doi.org/10.1007/s10409-014-0101-2>.
- Fyodorova, M. V., and A. I. Azovsky. 2003. 'Interactions Between Swarming Chironomus Annularius (Diptera: Chironomidae) Males: Role of Acoustic Behavior'. *Journal of Insect Behavior* 16 (2): 295–306. <https://doi.org/10.1023/A:1023976120723>.
- García, Zioneth, and Carlos E. Sarmiento. 2012. 'Relationship between Body Size and Flying-Related Structures in Neotropical Social Wasps (Polistinae, Vespidae, Hymenoptera)'. *Zoomorphology* 131 (1): 25–35. <https://doi.org/10.1007/s00435-011-0142-z>.
- Gullefors, Bo, and Erik Petersson. 1993. 'Sexual Dimorphism in Relation to Swarming and Pair Formation Patterns in Leptocerid Caddisflies (Trichoptera: Leptoceridae)'. *Journal of Insect Behavior* 6 (5): 563–77. <https://doi.org/10.1007/BF01048123>.
- Hall, Joshua M., Dane P. McLoughlin, Nicholas D. Kathman, Alexandra M. Yarger, Shwetha Mureli, and Jessica L. Fox. 2015. 'Kinematic Diversity Suggests Expanded Roles for Fly Halteres'. *Biology Letters* 11 (11): 20150845. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0845>.
- Harbig, Robert Richard. 2017. 'The Role of Wing Morphology in the Aerodynamics of Insect Flight'. Thesis, Monash University. <https://doi.org/10.4225/03/58ae49345fd4f>.
- Hassall, Christopher. 2015. 'Strong Geographical Variation in Wing Aspect Ratio of a Damselfly, *Calopteryx Maculata* (Odonata: Zygoptera)'. *PeerJ* 3 (August): e1219. <https://doi.org/10.7717/peerj.1219>.
- Hedrick, Tyson L., Stacey A. Combes, and Laura A. Miller. 2015. 'Recent Developments in the Study of Insect Flight'. *Canadian Journal of Zoology* 93 (12): 925–43. <https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0196>.
- Lancaster, Jill, and Barbara J. Downes. 2013. *Aquatic Entomology*. Oxford University Press.
- . 2017. 'Dispersal Traits May Reflect Dispersal Distances, but Dispersers May Not Connect Populations Demographically'. *Oecologia* 184 (1): 171–82. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3856-x>.
- Lancaster, Jill, Barbara J. Downes, Rebecca E. Lester, and Stephen P. Rice. 2020. 'Avoidance and Aggregation Create Consistent Egg Distribution Patterns of Congeneric Caddisflies across Spatially Variable Oviposition Landscapes'. *Oecologia* 192 (2): 375–89. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04587-7>.
- Lê, Sébastien, Julie Josse, and François Husson. 2008. 'FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis'. *Journal of Statistical Software* 25 (1): 1–18.

- Lyu, Yu Zhu, and Mao Sun. 2021. 'Power Requirements for the Hovering Flight of Insects with Different Sizes'. *Journal of Insect Physiology* 134 (October): 104293. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2021.104293>.
- Maechler, M, P Rousseeuw, A Struyf, M Hubert, and K Hornik. 2021. *Cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. <https://CRAN.R-project.org/package=cluster>.
- Marden, James H. 2000. 'Variability in the Size, Composition, and Function of Insect Flight Muscles'. *Annual Review of Physiology* 62 (1): 157–78. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.62.1.157>.
- May, Michael L. 2019. 'Dispersal by Aquatic Insects'. In *Aquatic Insects: Behavior and Ecology*, edited by Kleber Del-Claro and Rhainer Guillermo, 35–73. Cham: Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-16327-3\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-030-16327-3_3).
- Moller Pillot, Henk. 2014. *Chironomidae Larvae, Vol. 3: Orthoclaadiinae*. KNNV Publishing.
- Montes, M. Prieto, C. Mondy, and P. Usseglio Polatera. 2012. 'Le nouvel indice I2M2. Indice Invertébrés Multimétrique. Changement de la méthode d'évaluation des cours d'eau'. In , 2. <https://hal.inrae.fr/hal-02597219>.
- Muehlbauer, Jeffrey D., Scott F. Collins, Martin W. Doyle, and Klement Tockner. 2014. 'How Wide Is a Stream? Spatial Extent of the Potential "Stream Signature" in Terrestrial Food Webs Using Meta-Analysis'. *Ecology* 95 (1): 44–55. <https://doi.org/10.1890/12-1628.1>.
- Müller, K. 1982. 'The Colonization Cycle of Freshwater Insects'. *Oecologia* 52 (2): 202–7. <https://doi.org/10.1007/BF00363837>.
- Müller-Peddinghaus, Elisabeth. 2011. 'Flight-Morphology of Central European Caddisflies (Insecta: Trichoptera) in Relation to Their Ecological Preferences'. Duisburg-Essen University. [https://duepublico2.uni-due.de/servlets/MCRFileNodeServlet/duepublico\\_derivate\\_00028911/EMP\\_DISS\\_Online\\_Version.pdf](https://duepublico2.uni-due.de/servlets/MCRFileNodeServlet/duepublico_derivate_00028911/EMP_DISS_Online_Version.pdf).
- Nilsson, Anders N. 1996. *Aquatic insects of north Europe: a taxonomic handbook*. Stenstrup, Denmark: Apollo Books.
- Niven, Jeremy E, and Jörn P.W Scharlemann. 2005. 'Do Insect Metabolic Rates at Rest and during Flight Scale with Body Mass?' *Biology Letters* 1 (3): 346–49. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0311>.
- Nowinszky, László, Ottó Kiss, and János Puskás. 2014. 'Swarming Patterns of Light Trapped Individuals of Caddisfly Species (Trichoptera) in Central Europe'. *Open Life Sciences* 9 (4): 417–30. <https://doi.org/10.2478/s11535-013-0272-z>.
- Oksanen, Jari, F. Guillaume Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. Henry, and M. H. H. Stevens. 2015. 'Vegan Community Ecology Package: Ordination Methods, Diversity Analysis and Other Functions for Community and Vegetation Ecologists'. *R Package Ver, 2–3*.
- Outomuro, David, Dean C Adams, and Frank Johansson. 2013. 'Wing Shape Allometry and Aerodynamics in Calopterygid Damselflies: A Comparative Approach'. *BMC Evolutionary Biology* 13 (118). <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-118>.
- Peckarsky, Barbara L., Angus R. McIntosh, Christopher C. Caudill, and Jonas Dahl. 2002. 'Swarming and Mating Behavior of a Mayfly *Baetis Bicaudatus* Suggest Stabilizing Selection for Male Body Size'. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51 (6): 530–37. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0471-5>.
- Peig, Jordi, and Andy J. Green. 2009. 'New Perspectives for Estimating Body Condition from Mass/Length Data: The Scaled Mass Index as an Alternative Method'. *Oikos* 118 (12): 1883–91. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x>.
- Peredo Arce, Andrés, Thomas Hörren, Martin Schletterer, and Jochem Kail. 2021. 'How Far Can EPTs Fly? A Comparison of Empirical Flying Distances of Riverine Invertebrates and Existing Dispersal Metrics'. *Ecological Indicators* 125 (June): 107465. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107465>.
- Ptatscheck, Christoph, Birgit Gansfort, Nabil Majdi, and Walter Traunspurger. 2020. 'The Influence of Environmental and Spatial Factors on Benthic Invertebrate Metacommunities Differing in Size and Dispersal Mode'. *Aquatic Ecology* 54 (2): 447–61. <https://doi.org/10.1007/s10452-020-09752-2>.
- R Core Team. 2021. 'R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.', 2021. <https://www.R-project.org/>.
- Raitif, Julien, Jean-Marc Roussel, Maxime Olmos, and Christophe Piscart. 2022. 'Assessing Spatial Deposition of Aquatic Subsidies by Insects Emerging from Agricultural Streams', 30.
- Roy, Camille Le, Vincent Debat, and Violaine Llaurens. 2019. 'Adaptive Evolution of Butterfly Wing Shape: From Morphology to Behaviour'. *Biological Reviews* 94 (4): 1261–81. <https://doi.org/10.1111/brv.12500>.
- Rupprecht, Rainer. 2009. 'Attempts to Re-Colonise Water Insects in German Brooks'. *Aquatic Insects* 31 (sup1): 429–41. <https://doi.org/10.1080/01650420802656182>.

- Sarremejane, Romain, Núria Cid, Rachel Stubbington, Thibault Datry, Maria Alp, Miguel Cañedo-Argüelles, Adolfo Cordero-Rivera, et al. 2020. 'DISPERSE, a Trait Database to Assess the Dispersal Potential of European Aquatic Macroinvertebrates'. *Scientific Data* 7 (1): 386. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00732-7>.
- Schneider, Caroline A., Wayne S. Rasband, and Kevin W. Eliceiri. 2012. 'NIH Image to ImageJ: 25 Years of Image Analysis'. *Nature Methods* 9 (7): 671–75. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>.
- Shyy, Wei, Chang-kwon Kang, Pakpong Chirarattananon, Sridhar Ravi, and Hao Liu. 2016. 'Aerodynamics, Sensing and Control of Insect-Scale Flapping-Wing Flight'. *Proceedings of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 472 (2186): 20150712. <https://doi.org/10.1098/rspa.2015.0712>.
- Steyn, Vernon M., Katherine A. Mitchell, and John S. Terblanche. 2016. 'Dispersal Propensity, but Not Flight Performance, Explains Variation in Dispersal Ability'. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283 (1836): 20160905. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0905>.
- Sullivan, Robert T. 1981. 'Insect Swarming and Mating'. *The Florida Entomologist* 64 (1): 44. <https://doi.org/10.2307/3494600>.
- Tercel, Maximillian P. T. G., Fabio Veronesi, and Tom W. Pope. 2018. 'Phylogenetic Clustering of Wingbeat Frequency and Flight-Associated Morphometrics across Insect Orders'. *Physiological Entomology* 43 (2): 149–57. <https://doi.org/10.1111/phen.12240>.
- Turlure, Camille, Nicolas Schtickzelle, Hans Van Dyck, Brett Seymoure, and Ronald Rutowski. 2016. 'Flight Morphology, Compound Eye Structure and Dispersal in the Bog and the Cranberry Fritillary Butterflies: An Inter- and Intraspecific Comparison'. Edited by Casper J. Breuker. *PLOS ONE* 11 (6): e0158073. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158073>.
- Vallenduuk, Henk J., and Henk Moller Pillot. 2007. *Chironomidae Larvae of the Netherlands and Adjacent Lowlands: General Ecology and Tanypodinae*. KNNV Publishing.
- Warton, David I., Remko A. Duursma, Daniel S. Falster, and Sara Taskinen. 2012. 'Smatr 3— an R Package for Estimation and Inference about Allometric Lines'. *Methods in Ecology and Evolution* 3 (2): 257–59. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00153.x>.
- Warton, David I., Ian J. Wright, Daniel S. Falster, and Mark Westoby. 2006. 'Bivariate Line-Fitting Methods for Allometry'. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81 (2): 259–91. <https://doi.org/10.1017/S1464793106007007>.
- Wootton, Robin J. 1992. 'Functional Morphology of Insect Wings'. *Annual Review of Entomology* 37 (1): 113–40.
- . 2020. 'Dragonfly Flight: Morphology, Performance and Behaviour'. *International Journal of Odonatology* 23 (1): 31–39. <https://doi.org/10.1080/13887890.2019.1687991>

### 2.3.8. Supplementary information: sexual dimorphism

#### *Analyses of the sexual dimorphism in flight-related morphology*

The sex ratio varies depending on the taxa. Therefore, to compare male and female, the mean of each flight-related morphological parameters (forewing length, thorax width, wing area, body mass, aspect ratio, RSM and wing loading) has been computed by sex and order. Only females *Dinocras cephalotes* have been removed from the analyze.

**Method.** We followed the procedure of Warton *et al.*, 2006, as for the allometric analyses. We calculated the regression lines between logarithms of morphological parameters and logarithms of BL (BL) by sex. We tested for differences in slopes between sexes, using the Bartlett-corrected likelihood ratio statistic. When no differences were detected (*i.e.* there is a common slope), between-sex

### *Traits biologiques liés au vol*

differences were tested by calculating the differences between the regression lines for elevations (*i.e.* if significant, regression lines are separated by a gap indicating differences in parameter values for a same BM) and for shifts (*i.e.*, if significant, regression lines are separated along a parallel axe and indicate a difference in parameter values due to a difference in BM, see Warton *et al.*, 2006 for details).

**Result.** No differences in slope nor elevation or shift were found between sex for forewing length, thorax width, wing area, aspect ratio, RSM and wing loading. A difference in slope was detected for body mass (female  $b=2.59$  and male  $b= 3.00$ ,  $P = 0.039$ ).

## **2.4. CORRELATIONS ENTRE TRAITS MORPHOLOGIQUES ET RESERVES ENERGETIQUES**

Nous présentons dans cette partie une courte analyse entre réserves énergétiques et traits morphologiques. Les paramètres morphologiques de 91 individus appartenant à dix genres différents (un genre d'éphémère, deux de plécoptère et sept de trichoptère) ont pu être mesurés avant le dosage des substrats énergétiques. L'objectif de cette analyse conjointe est d'étudier les relations entre ces deux grandes catégories de traits biologiques.

### **2.4.1. Méthodes**

L'allométrie des traits morphologiques mesurés (la longueur de l'aile antérieure et la largeur du thorax) et des traits physiologiques a été corrigée par la longueur du corps, suivant les mêmes procédures que pour les sections précédentes (voir section 1.5 *Prise en compte de l'allométrie*). Afin d'étudier les variations inter-taxons, la moyenne pour chacun des genres a été utilisée. Comme pour l'étude sur la morphologie, l'*AR* (*aspect ratio*), la charge alaire et le *RSM* (*radius of the second moment of wing area*) n'ont pas été corrigés allométriquement. Les réplicats constitués de plusieurs individus (section 1.3 *Réserves énergétiques : dosages et analyses*) n'ont pas été mesurés avant le dosage afin de limiter le temps passé en dehors du congélateur qui risquait de dégrader les substrats énergétiques. De plus, trois taxons avec des réplicats constitués uniquement d'un individu n'ont pas été mesurés pour permettre le début des analyses énergétiques le plus tôt possible dans le cadre du stage de Lilian Cabon.

Une matrice de corrélations puis une ACP ont été réalisées afin d'étudier les relations entre traits morphologiques et traits physiologiques. Pour aider dans l'interprétation, les genres analysés ont été regroupés suivant la même méthode de classification que pour l'analyse sur les traits morphologiques puis la qualité des groupes a été vérifiée à grâce à la méthode de la « *silhouette width S* » (section 2.3.3 *Materials and Methods*).

## 2.4.2. Résultats et discussions

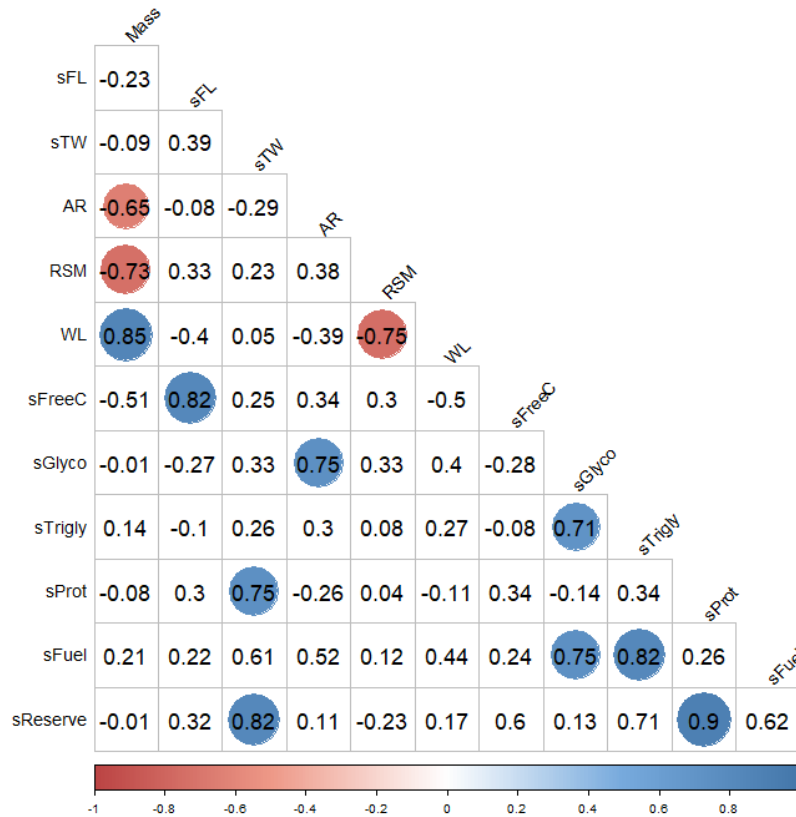


Figure 22 **Matrice de corrélation, méthode de Spearman**. En bleu les corrélations positives, en rouge les corrélations négatives et sans couleurs les corrélations non significatives. sTrigly = masse de triglycérides ajustée allométriquement, sGlyco = masse de glycogène ajustée allométriquement, sFreeC = masse de sucre libre ajustée allométriquement, sProt = masse de protéines ajustée allométriquement, WL = charge alaire, RSM = *radius of second moment of wing area*, AR = *aspect ratio*, sTW = largeur du thorax ajustée allométriquement, sFL = longueur de l'aile ajustée allométriquement.

Après correction de l'allométrie, la majorité des corrélations entre les traits biologiques est non significative (Figure 22). Cela est probablement dû au faible nombre de taxons ( $n = 10$ ) utilisés pour cette analyse. On retrouve des corrélations observées lors des études séparées sur la morphologie et les réserves énergétiques. Le glycogène, les triglycérides et l'ensemble des carburants sont positivement corrélés entre eux. La masse est positivement corrélée à la charge alaire, et négativement corrélée à l'AR et le RSM. On observe également des corrélations entre certains traits morphologiques et physiologiques. Il existe une association positive entre le glycogène et l'AR, entre les protéines,

## Traits biologiques liés au vol

l'ensemble des réserves énergétiques et la largeur du thorax, ainsi qu'entre les sucres libres et la longueur des ailes.

Les 3 premiers axes de l'ACP (PC1, PC2 et PC3) expliquent respectivement 32,4 %, 24,1 % et 22,6 % de la variabilité (Figure 23). La charge alaire, la quantité relative de sucre libre et la longueur relative des ailes antérieures contribuent respectivement à 19 %, 25 % et 23 % à la construction de PC1. La quantité relative de glycogène et de triglycérides et l'AR contribuent respectivement à 40 %,

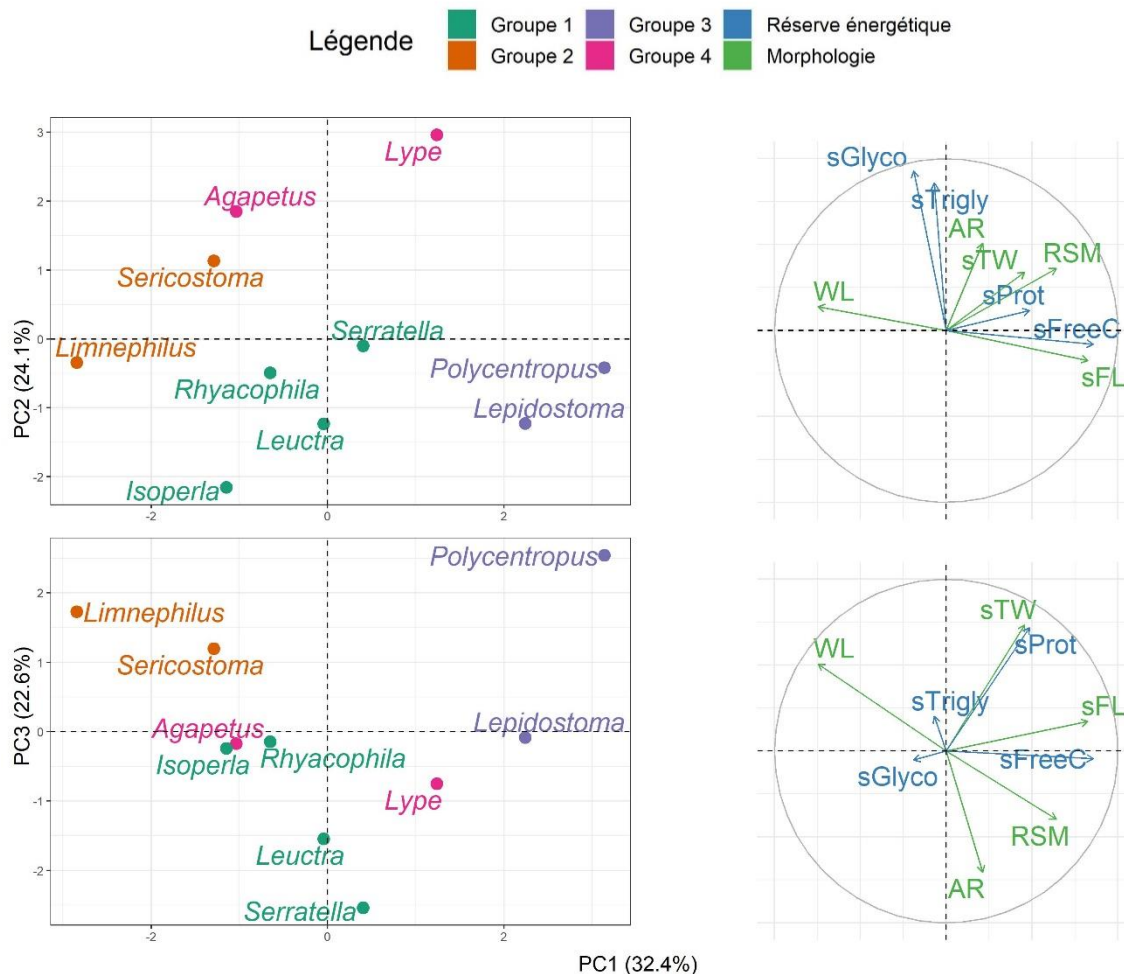


Figure 23 **Analyse en composante principale des réserves énergétiques et de la morphologie de 10 genres d'insectes aquatiques.** En haut les composantes 1 et 2 et en bas les composantes 1 et 3. Projections des groupes obtenus par classification (graphes des individus à gauche). Cercles des corrélations (droite) des réserves énergétiques (en bleu ; sTrigly = masse de triglycéride ajustée allométriquement, sGlyco = masse de glycogène ajustée allométriquement, sFreeC = masse de sucre libre ajustée allométriquement, sProt = masse de protéine ajustée allométriquement) et de la morphologie (en vert ; WL = charge alaire, RSM = *radius of second moment of wing area*, AR = *aspect ratio*, sTW = largeur du thorax ajustée allométriquement, sFL = longueur de l'aile ajustée allométriquement).



## Traits biologiques liés au vol

34 % et 12 % à la construction de PC2. L'AR, la quantité relative de protéines et la largeur relative du thorax contribuent respectivement à 24 %, 25 % et 26 % à la construction de PC3.

La meilleure partition sépare les genres en quatre groupes. Le 1<sup>er</sup> groupe est de bonne qualité (voir section 2.2.3 *Materials and Methods*) et inclut le genre d'éphémère (*Serratella*,  $S = 0.27$ ), les deux genres de plécoptère (*Isoperla*,  $S = 0.30$  et *Leuctra*,  $S = 0.56$ ) et un genre de trichoptère (*Rhyacophila*,  $S = 0.20$ ). Le groupe 2, constitué de *Limnephilus* ( $S = 0.44$ ) et *Sericostoma* ( $S = 0.16$ ) est de bonne qualité également. En revanche, les genres *Lepidostoma* ( $S = 0.07$ ) et *Agapetus* ( $S = -0.04$ ) sont mal classés dans les groupes 3 et 4, respectivement (voir section 2.2.3 *Materials and Methods*).

Les études basées sur la morphologie et la physiologie du vol portent essentiellement sur les variations des taux métaboliques, au repos ou en vol, avec la taille des insectes (Maino et Kearney 2014; Duell 2018; Grula et al. 2021). Certaines études comparent différents substrats avec des proxies de la taille, comme la longueur de l'aile ou du tibia (Kaufmann, Reim, et Blanckenhorn 2013), la longueur du corps (Du et al. 2022) ou la masse (Niven et Scharlemann 2005). Cette analyse conjointe entre morphologie et réserve énergétique, bien que réalisée sur un petit nombre de taxon, nous apporte donc beaucoup de perspectives. En effet, la correction de l'allométrie permet de mettre en évidence des variations des traits potentiellement cachées par l'effet taille. Avec dix genres seulement, nous avons obtenus quatre groupes différents et deux genres sont mal classés au sein de leur groupe (*Lepidostoma* et *Agapetus*). Cela met en évidence la diversité de patron de traits au sein des genres considérés. Cette analyse croisée entre morphologie et physiologie permet de souligner les fortes variations de traits biologiques à l'échelle du genre et met en avance la complémentarité des deux approches.

S'il est compliqué d'émettre des hypothèses sur les relations glycogène-AR et sucres libres-longueur des ailes, la relation protéine-largeur du thorax peut plus facilement être expliquée. Dans les chapitres précédents, nous avons supposé, sur la base de la littérature, que la largeur du thorax était reliée à la quantité de muscles de vol, elle-même corrélée à l'endurance au vol (Marden 2000; Turlure et al. 2016; Crawford et Keyghobadi 2018). De plus, comme les protéines sont le principal constituant des muscles des insectes (Vigoreaux 2006) et que les muscles de vol peuvent constituer jusqu'à 65 % de la masse corporelle (Marden 2000), nous avons également supposé que la quantité de protéines pouvait être un proxy de la quantité de muscles de vol. Ces deux suppositions semblent ici corroborées car un thorax large relativement à la longueur du corps est associé à une plus forte quantité relative de protéines au sein des genres étudiés. Nous montrons ici une corrélation forte entre morphologie et physiologie à un niveau inter-taxonomique.

### **2.4.3. Perspectives**

Des analyses complémentaires permettraient de déterminer si les relations glycogène-AR et sucres libres-longueur des ailes sont de simples corrélations, ou bien s'il existe un lien causal entre ces aspects de la morphologie et de la physiologie. Tout d'abord, il faudrait vérifier quel substrat énergétique est utilisé pour le vol, sachant qu'il peut varier selon les taxons (Bursell 1963; Sartori et al. 1992; Dudley 2002; Amat et al. 2012). Pour cela, on peut comparer les quantités de substrats énergétiques d'individus ayant volé, à des individus n'ayant pas volé pour plusieurs espèces. Il est possible de procéder de manière expérimentale à l'aide d'un « *flight mill* », un appareil qui permet de mesurer la vitesse, la distance et la périodicité du vol d'un insecte (Williams et Robertson 2008; Attisano et al. 2015), ou de façon empirique en comparant des insectes venant d'émerger à des insectes capturés lors de la formation d'essaims ou bien à une distance éloignée d'une zone en eau. Les résultats de ces expériences sont à mettre en relation avec les différents traits morphologiques liés au vol, comme l'AR. Cela permettrait de déterminer, à un niveau interspécifique, si la consommation de tel substrat énergétique pour le vol est liée à tel trait morphologique.

## **2.5. DISCUSSION**

Dans ce chapitre, nous avons mis en évidence des relations partielles entre les traits morphologiques et énergétiques et les traits d'histoire de vie liés à la dispersion. Nous avons montré que pour un taxon donné, la capacité de vol n'est pas forcément cohérente avec la capacité de dispersion (basée sur la littérature). Nous nous attendions également à ce que les disperseurs actifs et passifs aient une quantité relative de carburant pour le vol plus élevée que les faibles disperseurs. Néanmoins, nous avons trouvé que les disperseurs passifs avaient plus de glycogène, mais que les disperseurs faibles avaient plus de triglycérides. Ces résultats soulignent la complexité du phénomène de dispersion (Asplen 2018). À noter que dans nos jeux de données morphologique et physiologique, nous n'avons pas observé de lien entre la formation d'essaims et l'affinité à la dispersion (c'est-à-dire que les taxons qui forment des essaims peuvent être des disperseurs actifs ou de faibles disperseurs, et similairement pour les taxons qui ne forment pas d'essaims). La dispersion aérienne des insectes aquatiques dépend en grande partie des capacités de mouvements (May 2019a). Chez les insectes, la dispersion aérienne nécessite un vol actif. Pour disperser efficacement, il faut à la fois une morphologie adaptée au vol longue distance et des réserves énergétiques suffisantes pour maintenir le vol (Vogt et

## *Traits biologiques liés au vol*

al. 2000; Shegelski et al. 2019). Néanmoins, toutes les étapes de la dispersion ne sont pas dépendantes des capacités de mouvement (Du et al. 2022), ce qui explique les correspondances partielles entre nos résultats et la littérature. Le succès de la dispersion d'un individu est également lié aux motivations de départ de sa population d'origine et aux conditions d'arrivées (Baguette et al. 2014). Autrement dit, une dispersion «réussie» ne dépend pas uniquement de la capacité de mouvement (Lancaster et Downes 2017), mais aussi d'autres facteurs tel que le comportement (Steyn et al. 2016).

Les traits d'histoires de vie reliés aux mouvements concernent également la reproduction, et notamment la formation d'essaims (Sullivan 1981). Les essaims sont majoritairement formés par des espèces au vol agile appartenant aux éphémères et aux diptères. Nous n'avons pas détecté de différence morphologique entre les sexes. Par contre, les mâles qui forment des essaims ont plus de triglycérides que les femelles de la même espèce. Le mouvement dû à la formation d'essaims semble lié à la fois à la taxonomie, à la morphologie et aux réserves énergétiques (Yuval et al. 1994; Akutsu et Morse 2020).

De nombreux autres traits d'histoire de vie, ainsi que l'histoire évolutive des espèces influencent le mouvement des insectes. Dans cette thèse, nous nous sommes concentrés sur des traits morphologiques et physiologiques. Récemment, des approches interdisciplinaires ont permis de mieux comprendre le vol des insectes. Chez les papillons et les libellules, des relations entre la morphologie et le comportement ont été mis en évidence (DeVries et al. 2010; Le Roy et al. 2019; Wootton 2020). La morphologie a également été largement étudiée afin de déterminer son influence sur la cinématique du vol (Liu 2009; Tercel et al. 2018; Combes et al. 2020). Enfin, la capacité des papillons à s'orienter lors du vol, en relation avec leur morphologie, a également été étudiée (Turlure et al. 2016). Du et al. (2022) donnent un exemple récent des avancées permises par des approches interdisciplinaires, mêlant physiologie, comportement et morphologie. Ils montrent que les variations de traits liés au vol entre les criquets solitaires (plus léger, vitesse de vol élevée et volent de manière intermittente) et les criquets grégaires (plus lourd, avec une durée de vol plus longue) sont principalement attribuées à des différences de métabolismes énergétiques. La teneur en triglycérides plus élevée chez les criquets grégaires que chez les criquets solitaires permet aux premiers de voler sur de longues distances. Mais le stress oxydatif et non la quantité de triglycérides limiterait le vol longue distance chez les criquets solitaires. De plus, ces traits physiologiques et comportementaux sont plastiques et semblent varier en fonction de la densité de populations. Ces articles donnent des méthodes utilisables pour étudier finement le vol des insectes aquatiques.

Les deux études sur les traits morphologiques et physiologiques ont permis de mettre en évidence des corrélations entre traits d'histoire de vie, morphologie et et réserves énergétiques des

### *Traits biologiques liés au vol*

insectes aquatiques. La formation d'essaims et les modes de dispersion sont directement liés aux mouvements des insectes, et expliquent en partie la variation de la morphologie et des réserves énergétiques. Ayant pour objet des insectes dont le vol est largement sous-étudié, nos deux études comparatives ont permis de mieux comprendre comment les insectes aquatiques adultes se déplacent. De futures études interdisciplinaires entre morphologie, physiologie et comportement permettraient d'affiner ces résultats et corroborer, ou non, nos conclusions. Il apparaît aussi nécessaire d'étudier les conditions et motivations de leurs mouvements, incluant ceux liés aux cycles de vie, à la recherche de nourriture, à la reproduction et à la dispersion.

# Chapitre 3 INFLUENCE DU PAYSAGE SUR LA DISTRIBUTION DES INSECTES AQUATIQUES

## 3.1. INTRODUCTION

Certaines études ont cherché à déterminer les facteurs influençant l'export des insectes aquatiques en tant que *subsidies*. L'émergence des insectes, et par conséquent, la quantité de *subsidies* dans le paysage varie suivant les années, les régions (Lafage et al. 2019) et le type de milieux aquatiques considéré (Gratton et Vander Zanden 2009). La capacité d'une rivière à exporter des insectes aquatiques est modulée spatialement (Figure 24, gauche) (Greenwood et Booker 2016), notamment en fonction de l'altitude et de la position sur le long du cours d'eau, c'est-à-dire en amont ou en aval (Kopp et Allen 2021). Mais c'est surtout l'occupation du sol qui a fait actuellement l'objet de recherche sur les mouvements latéraux des insectes aquatiques. Petersen et al. (2004) n'ont pas

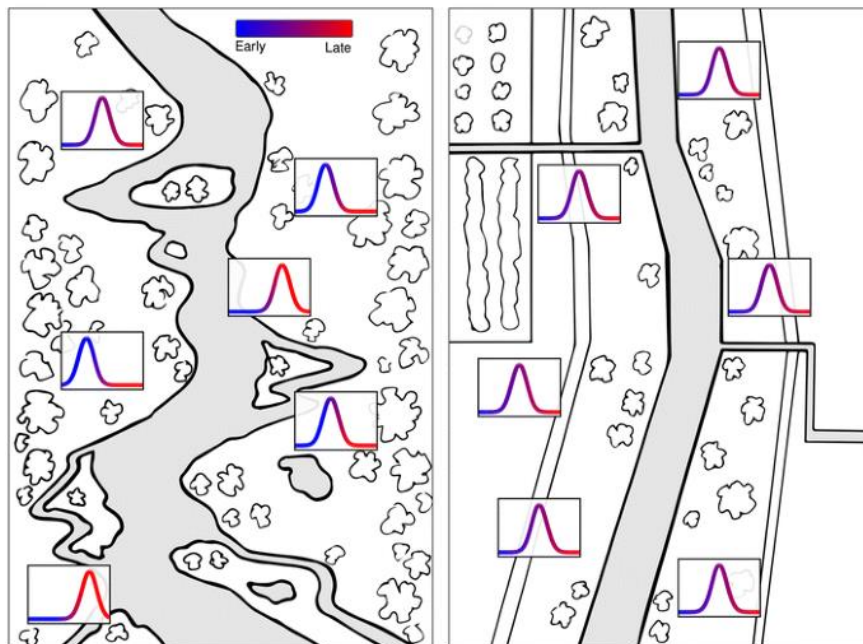


Figure 24 **Schéma illustrant la variation spatiale et temporelle de l'émergence des insectes aquatiques dans les plaines inondables.** La complexité physique du milieu, incluant la variation thermique, se traduit par une émergence asynchrone des ressources aquatiques (gauche). L'homogénéisation du cours d'eau est susceptible de se traduire par une émergence synchrone des insectes aquatiques (droite). Issu de Schindler et Smits (2017).

trouvé de différences selon les occupations du sol, mais ils n'ont pas intégré les milieux agricoles dans leur étude. En effet, plusieurs études s'accordent sur des différences entre milieux forestiers et agricoles. D'une part, la distance de déplacement des insectes aquatiques dans les milieux forestiers est plus élevée que dans les milieux agricoles (Carlson et al. 2016). Ces distances semblent varier même pour les milieux agricoles. En Bretagne, Raitif et al. (2022) montrent une distance de mouvements des chironomes plus importante que celle de Carlson et al. (2016) en Suède. De plus, la temporalité des émergences varie également, les milieux agricoles auraient plus d'émergence massive ponctuelle ou « *ressource pulse* » (McKie et al. 2018). Enfin, l'occupation du sol induit un changement de la composition des communautés, avec des insectes de petite taille dans les milieux agricoles, les Nématocères, et des insectes de plus grandes tailles dans les milieux forestiers, les EPT (Stenroth et al. 2015). Globalement, les facteurs anthropiques tels que le changement d'occupation du sol et le régime hydrique homogénéisent fortement l'export d'insectes aquatiques adultes (Figure 24, droite) (Greenwood et Booker 2016). Par exemple, le pourcentage de surface agricole sur un bassin versant est positivement corrélée à la masse sèche des chironomes et négativement corrélée à la masse sèche des éphémères (Raitif et al. 2018). Ces facteurs à large échelle modifient les ressources disponibles, la productivité et la composition des communautés dans les écosystèmes aquatiques, et par conséquent, les flux d'insectes aquatiques vers les écosystèmes terrestres (Jonsson et Stenroth 2016).

L'abondance des insectes aquatiques dans les écosystèmes terrestres est fortement conditionnée par la distance à la source d'émergence (Svensson 1974; Kovats et al. 1996; Didham et al. 2012; Raitif et al. 2022). La décroissance de leur abondance en fonction de la distance à l'eau a été modélisée par Muehlbauer et al. (2014) et Raitif et al. (2022) (Figure 25). La vitesse de décroissance est exponentielle : à 1,5 m de l'eau, il n'y plus que 50 % de l'abondance de l'ensemble des insectes aquatiques, mais la vitesse de décroissance varie en fonction des ordres (Peredo Arce et al. 2021).

Des facteurs locaux influencent également le flux d'insectes aquatiques ailés. Une topographie complexe peut limiter la dispersion des insectes entre deux habitats aquatiques (Schindler et Smits 2017; Tonkin et al. 2018). La présence ripisylve ne semble pas impacter la distance de déplacement des plécoptères (Briers et al. 2002). Par contre, un effet de la ripisylve a été mis en évidence chez les chironomes (Delettre et Morvan 2000; Galic et al. 2013) et chez les trichoptères, pour qui la distance d'éloignement à l'eau est plus faible en présence de ripisylve dense que sur les zones de prairies ouvertes (Greenwood 2014). La morphologie du cours d'eau crée une diversité de micro-habitats aquatiques auxquels sont associés différentes communautés d'insectes aquatiques, influençant par

conséquent les dynamiques d'émergence et les déplacements (Figure 24) (Iwata 2007; Muehlbauer et al. 2014; Schindler et Smits 2017).

La majorité des études sur la distance des mouvements latéraux des insectes aquatiques est concentrée sur un seul type de milieu, très souvent les cours d'eau permanents ou les lacs (Gratton et Vander Zanden 2009; Carlson et al. 2016; Lafage et al. 2019; Mathieu-Resuge et al. 2021; Raitif et al. 2022). Or, de nombreuses espèces vivent dans d'autres milieux (temporaires ou permanents), comme les étangs et les fossés (voir Encadré 2 ; Williams 1996; Labat et al. 2022; Fehlinger et al. 2022). De plus, les approches employées pour étudier les distances de déplacement des insectes aquatiques sont très souvent linéaires (comme des transects perpendiculaires aux cours d'eau ; Peredo Arce et al. 2021; Raitif et al. 2022) et ne permettent pas d'étudier finement l'influence de facteurs paysagers sur la trajectoire des insectes aquatiques.

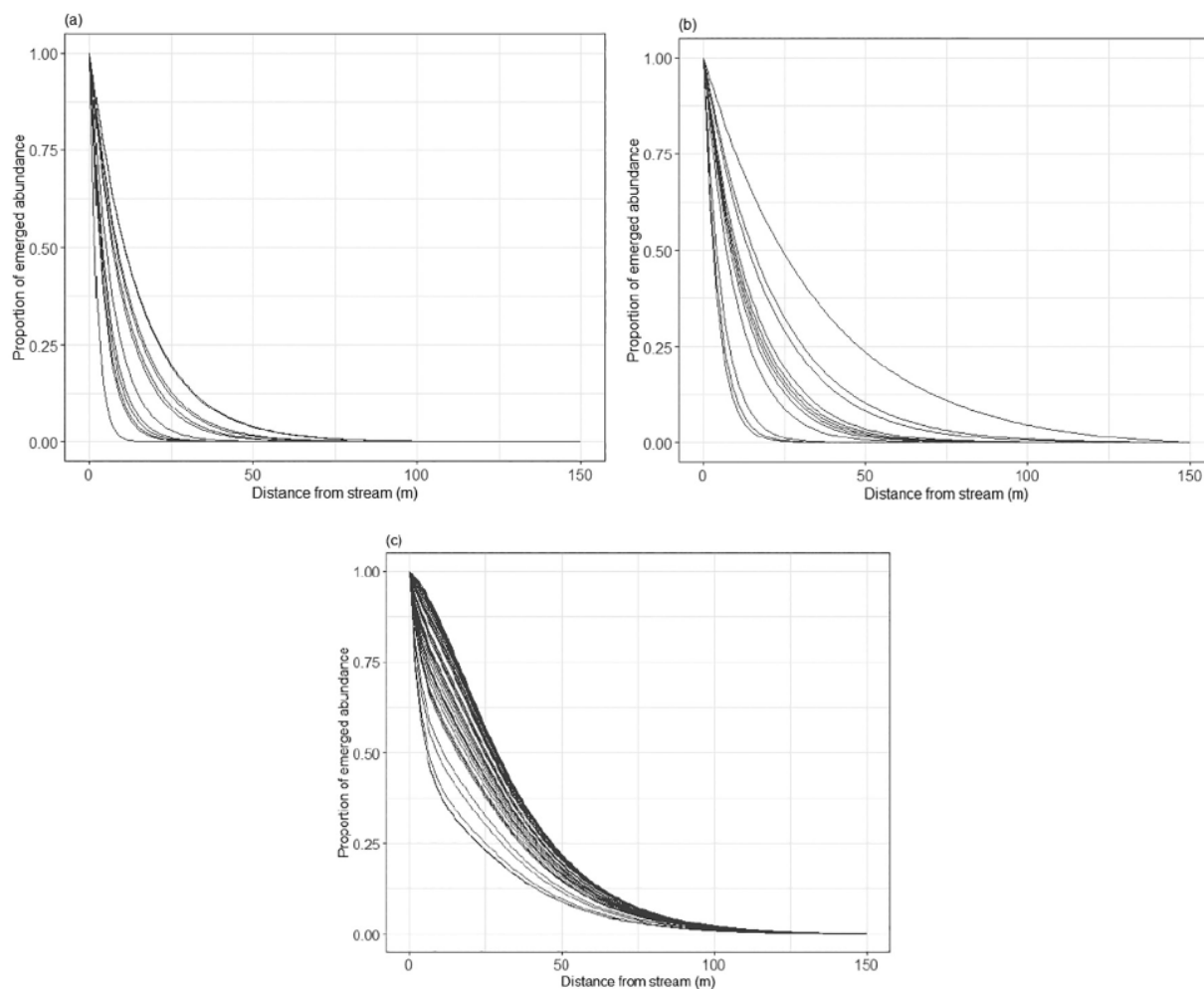


Figure 25 **Fonctions de décroissance de la proportion d'abondance des insectes aquatiques émergents en fonction de la distance au cours d'eau.** (a) Trichoptère, (b) Ephémères et (c) Chironomidae. Issu de Raitif et al. (2022).



Dans ce chapitre, nous nous proposons d'étudier l'influence du paysage et des facteurs environnementaux associés sur la distribution des insectes aquatiques en milieu agricole grâce à un maillage régulier de *sticky traps*. Dans un premier temps, nous mettons en évidence l'importance de bien définir le réseau hydrographique de référence (article 3). Puis nous comparerons la décroissance observée de l'abondance des insectes aquatiques avec celle modélisée par Muehlbauer et al. (2014) et les valeurs de décroissances obtenues par Raitif et al. (2022) dans un environnement agricole similaire en Ille-et-Vilaine. Dans une troisième partie, nous modéliserons, puis prédirons la distribution des insectes aquatiques en milieu terrestre à l'aide des facteurs liés à l'eau, au boisement, à l'ensoleillement et à la topographie (article 4).

### **Encadré 2. Revue de littérature sur les insectes aquatiques émergents des étangs**

#### **(Annexe 5 Projet Europonds)**

Le projet collaboratif européen « Europonds », auquel j'ai participé en parallèle de cette thèse, est porté par de jeunes chercheurs en écologie aquatique. L'objectif scientifique de ce projet est d'estimer le flux d'insectes aquatiques émergents des étangs permanents et notamment leur taxonomie, biomasse, réserves énergétiques et qualité nutritionnelle. Le détail du projet est donné en Annexe 5 Projet Europonds.

Dans le cadre de ce projet, nous avons réalisé une revue de littérature sur le rôle écologique des étangs dans les environnements terrestres *via* les insectes émergents (article en Annexe 5 Projet Europonds ; Fehlinger et al. 2022). Si les étangs permanents sont considérés comme des « *hotspots* » de biodiversité et sont des sources non négligeables d'insectes émergents, ils ne sont que rarement pris en compte en écologie du paysage. Dans cet article, nous discutons du concept de « *pondscape* », associé à celui de méta-communauté. Nous mettons en évidence l'importance des connectivités entre les étangs et nous identifions les flux d'insectes aquatiques en tant que service écosystémique des étangs. Néanmoins, l'emprise et l'importance de ce service écosystémique restent largement inexplorées. Pour conclure cette revue, nous discutons des mesures de gestion adaptatives qui permettent de conserver ou restaurer les étangs et qui tiennent compte du réseau d'étangs formé par le « *pondscape* ».

## **3.2. LE ROLE DU RESEAU HYDROGRAPHIQUE POUR L'ETUDE DES INSECTES AQUATIQUES EMERGENTS A L'ECHELLE DU PAYSAGE (ARTICLE 3)**

Cette partie vise à soulever la question des référentiels hydrographiques à prendre en compte de lors de l'étude du mouvement des insectes aquatiques. L'objectif de cette étude est de mettre en avant l'importance de bien déterminer les zones d'émergence des insectes étudiés. Sur la même zone d'étude, nous avons comparé la qualité de l'ajustement entre différents réseaux hydrographiques (un réseau issu d'OpenStreetMap et le réseau hydrographique réel cartographié directement sur le terrain et divisé en quatre déclinaisons) et l'abondance d'insectes capturés sur les *sticky traps*. Cette étude est rédigée sous la forme d'une « *short note* » et est publiée dans la revue *Water*.

***The role of hydrographic mapping in the study of emerging aquatic insects at the landscape scale***

*Water* **2022** 14(19), 3019

<https://doi.org/10.3390/w14193019>

Rémi Gerber, Benjamin Bergerot, Romain George, Jean-Marc Roussel,  
Christophe Piscart

**(Article 3)**

### **3.2.1. Résumé**

Au sein d'un paysage, les sources potentielles d'émergence d'insectes aquatiques sont multiples, allant des ruisseaux aux fossés en passant par des étangs temporaires. La configuration des milieux aquatiques varie en fonction de la saison, entraînant par conséquent une variation spatiale et temporelle des sources d'émergence dans le paysage. Il convient donc de définir précisément les

potentielles zones d'émergence des insectes aquatiques lors de l'étude de leurs mouvements dans les environnements terrestres. Dans cette note, nous avons comparé la distance à cinq réseaux hydrographiques (incluant ou non des étangs et des fossés, voir section 1.6.4 *Données environnementales*) à l'abondance totale des insectes aquatiques (EPTMs) piégés par *sticky traps* en 2021. Des régressions négatives binomiales ont été utilisées. L'abondance des insectes aquatiques est mieux expliquée par les cartographies hydrographiques réalisées sur le terrain que par celle d'OpenStreetMap (OSM), qui est incomplète. Nous montrons qu'à une période donnée, tous les milieux aquatiques ne sont pas forcément source d'émergence. Si ce résultat n'est pas étonnant, aucune étude à notre connaissance n'avait soulevé la question de la délimitation des sources d'émergence. Cette note met donc en lumière le fait qu'une bonne définition du réseau hydrographique, et par conséquent des sources d'émergence des insectes aquatiques, permet d'améliorer grandement l'explicativité des modèles de distribution des insectes aquatiques dans les environnements terrestres.

### **3.2.2. Introduction**

Emerging aquatic insects are major components of fluxes from aquatic to terrestrial ecosystems [1–3]. They are acknowledged as aquatic subsidies and are an integral part of terrestrial food webs [4]. In terrestrial environments, aquatic insects constitute a resource flow, primarily as prey for terrestrial predators [5]. A recent review [6] highlights the ecosystem services provided by emerging aquatic insects, such as pollination, fertilization of soil and indirect crop pest control. Almost all imagoes are winged and can fly [7], which allow them to disperse in terrestrial environments. Numerous studies on the dispersal of aquatic insects in terrestrial landscapes have shown a decrease in the abundance of aquatic insect with distance from water [8–10], thus defining a “biological stream width” [11].

The emergence and dispersal of aquatic insects have mostly been studied in permanent streams [12,13] or lakes [14]. Emerging dry mass has been estimated to be 1,445 - 7,374 mg.m<sup>-2</sup>.y<sup>-1</sup> for streams [15] and 150 – 3,700 mg.m<sup>-2</sup>.y<sup>-1</sup> for lakes [16]. However, small water bodies such as ponds host many invertebrate species [17] that can emerge massively [18,19]. These small aquatic environments are therefore a significant source of emergence, which often varies according to the seasons [20,21]. For example, hydrographic networks vary from 117,500 km<sup>2</sup> in January to 275,800 km<sup>2</sup> in June in northern temperate regions [22], especially in headwaters [20,23]. Specifically, the water surface in temperate regions is increased seasonally by temporary water bodies (ditches, ponds and stream tributaries) that

collect spring runoff and provide non-permanent aquatic habitats for many aquatic insects [24,25]. Moreover, even in a permanent aquatic environment, aquatic insect emergence are often pulsed [26,27]. In temperate regions, these pulses occur mostly early spring, providing resources for terrestrial predator when terrestrial prey have not appeared yet [28]. However, the temporal dynamics are not the same for different species [29]. For example, stoneflies tend to emerge in early spring while caddisfly in late spring - early summer [15].

Within a landscape, the sources of emergence of aquatic insects fluctuate spatially and temporally [15,30]. In this short note, we aim to highlight the importance to define accurately the sources of emergence when studying the abundance of aquatic insects in terrestrial landscapes. We analyzed the relationship between the distribution of winged insects – Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Megaloptera (EPTM) – and the distance to the closest water bodies in an agricultural area of 75 ha. Three successive sampling sessions in 2021 (from April 1<sup>st</sup> to June 3<sup>rd</sup>) were set up to consider the effects of the dynamic of insect emergence and of drought-related changes in the hydrological network. We compared the goodness of fit of negative binomial regressions between EPTM abundance and pre-existing (and static) hydrographic mapping (*i.e.*, OpenStreetMap source) and four field hydrographic networks including or not ponds and ditches and their evolution over time (*i.e.* session). Insect abundance is highest near their emerging sources [11]. We therefore hypothesized that the hydrographic network that best explains aquatic insect abundance (*i.e.*, with the highest pseudo R<sup>2</sup>) is the one that best represents the emergence sources among the studied networks.

### **3.2.3. Materials and Methods**

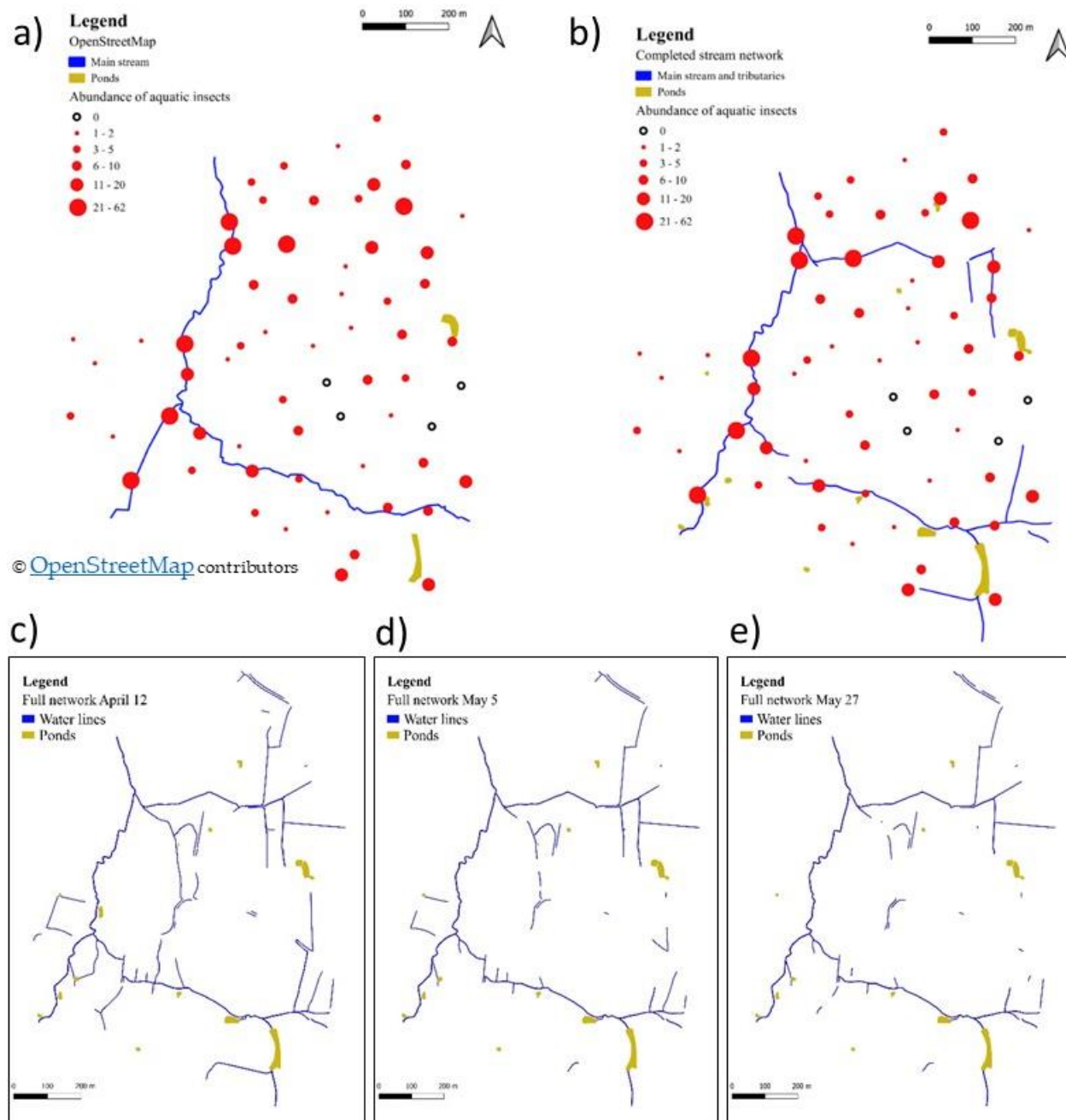
The study site was located in north-eastern Brittany (France) and is part of the European Long-Term Ecosystem Research (eLTER) site “Zone Atelier Armorique”. The 75 ha study area consisted of a patchy landscape made up of forests, pastures, cropland, and farming zones. The area is crossed by a 33.2 km long first-order stream [31] named the “Guyoult”, and includes two permanent ponds. In the study area, we defined the following five hydrographic networks. The first network consisted of the OpenStreetMap (OSM) hydrographic map (**Figure 1a**) including the drainage of the Guyoult stream and two permanent ponds (network 1). The second network (**Figure 1b**) corresponded to the completed drainage of the Guyoult stream, obtained by field mapping (network 2). It included the drainage of the Guyoult stream with its intermittent and permanent tributaries – unmapped by OSM –, and all the

water-full ponds during the sampling period (April 1<sup>st</sup> - June 3<sup>rd</sup>). Then, we mapped in the field the full hydrographic networks including all water bodies (*i.e.* the main stream, the tributaries, the ditches, and the water-full ponds at the time of the survey) at three successive dates in 2021 (April 12<sup>th</sup>, May 5<sup>th</sup> and May 27<sup>th</sup>, named networks 3, 4 and 5, respectively, **Figure 1c-e**). We categorized the water lines by size to estimate the water surface in the landscape. We distinguished the main stream (around 150 cm width), the tributaries (50 - 100 cm width) and the ditches ( $\leq 50$  cm width). In order to measure the influence of ponds on the abundance of aquatic insects, all five networks were analyzed with or without ponds.

Insect abundance was obtained using 64 sticky traps [10]. Sticky traps consist of a transparent plastic cover (42 x 29.7 cm, 2 mm thick) sprayed with non-drying glue (Tanglefoot®, Tangle-Trap® Sticky Coatings). The plastic cover sprayed with glue was fixed cylindrically around a stake at 1 m height to catch insects coming for all possible directions [4]. Three sampling sessions were carried out: session 1 from April 1<sup>st</sup> to April 15<sup>th</sup>, session 2 from April 26<sup>th</sup> to May 10<sup>th</sup>, and session 3 from May 20<sup>th</sup> to June 3<sup>rd</sup>, 2021. A mapping survey was carried out during each session (networks 3,4 and 5, respectively). For each session, the sticky traps remained at the same point, only the plastic covers were replaced. The stickys were spaced out by at least 50 meters to cover the entire study area homogeneously (**Figure 1a-b**). In the laboratory, EPTM were extracted from the glue using D-limonene terpene and identified at order level. For each sticky trap and for each hydrographic network, the distance to the nearest water body was measured using GIS software (NNJoin Plugin [32]).

Then, for each session, we determined the hydrographic network that best explained the abundance of aquatic insects. Using negative binomial regressions (“MASS” package [33]) with distance to the nearest water bodies as explanatory variable and insect abundance as response variable, we computed by orders the goodness of fit (pseudo  $R^2$ , [34]) for each hydrographic network. Significances of explanatory variable were tested using Anova (“car” package [35]).

All statistical analyses were performed using the total abundance of EPTM, with R software v. 4.1.1 (R Core Team 2021).



**Figure 1. Hydrographic networks.** (a) Based on OpenStreetMap including two permanent ponds, with abundance of aquatic insects. (b) The completed drainage of the stream, including the stream tributaries and the water-full ponds from April 1st to June 3rd, with abundance of aquatic insects. Hydrographic networks including all the water bodies (stream, tributaries, ditches and small ponds) during the survey period. (c) April 12th 2021, (d) May 5th 2021, (e) May 27th 2021.

### 3.2.4. Results and Discussion

#### *OpenStreetMap (OSM) network vs. field hydrographic network*

The water surface area of the four hydrographic networks studied in the field was up to twice as large as that of the OSM network, ponds included or not (**Table 1**). Small temporary water bodies like ditches were understandably not mapped by OSM. However, compared to the field networks, OSM mapping missed 35 to 52 % of the potential sources of emerging aquatic insects because it overlooked the intermittent sections of the stream and its tributaries, as well as some small permanent ponds. In this study, the same insect abundance data set was compared to different hydrographic networks. Therefore, we did not underestimate the quantity of aquatic insects when we refined the hydrographic networks, we just misinterpreted their origin. Aquatic insects can emerge from numerous aquatic habitats in the landscape (*e.g.* river, ditch, pond). Thus, their dispersal across terrestrial environments might be overestimated when considering a limited source of emergence (*e.g.* one type of aquatic habitats such as stream) and their abundances misinterpreted.

Hydrographic networks	Water surface (Ha)		Session 1		Session 2		Session 3	
	P	NP	P	NP	P	NP	P	NP
1	0.52	0.28	0.17**	0.09*	0.01	0.01	0.12**	0.06*
2	0.85	0.38	0.29***	0.31***	0.17**	0.14**	0.34***	0.4***
3	1.04	0.53	<b>0.33***</b>	<b>0.31***</b>	0.17***	0.14**	0.31***	0.33***
4	0.90	0.43			<b>0.21***</b>	<b>0.2***</b>	0.25***	0.28***
5	0.93	0.46					<b>0.32***</b>	<b>0.35***</b>

**Table 1. Pseudo R2 of negative binomial regressions between the distances to the nearest water body of each hydrographic network and the aquatic insect abundance.** Number in bold represent pseudo R2 between the aquatic insect abundance of a session and the mapping survey carried out during this session. Each hydrographic network is declined with ponds (“P”) and without ponds (“NP”). Hydrographic network 1 is the OpenStreetMap stream, network 2 is the completed stream, networks 3, 4 and 5 are the full networks surveyed on April 12<sup>th</sup>, May 5<sup>th</sup> and May 27<sup>th</sup>, respectively.

Note for *P* values: \*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$

Aquatic insect abundance was always better explained by our hydrographic field survey networks (networks 2-5, **Table 1**) than for OSM mapping (network 1, **Table 1**). By refining the hydrographic network, without adding other factors than distance from water bodies, the explanatory power of aquatic insect abundance models was greatly improved. Although OSM mapping is considered as fairly accurate [37], especially in Europe, it can lack of completeness in other regions of



the world [38]. OSM mapping is often used for large-scale analyses [39] but its use at small scales is limited [40]. Anyone interested in using OSM at finer scales must carefully check the details of the map before using it. OSM is an open source project and researchers might consider updating it based on their local study maps to reflect the hydrological networks of interest.

### **Differences between the four hydrographic networks**

For each session, the water surfaces of the three hydrographic networks (3-5) varied by up to 19% ponds excluded and by 13% ponds included. For sessions 1 and 2, the abundance of aquatic insects at each sampling session was better explained by the corresponding hydrographic network (pseudo R2 in bold, **Table 1**). For session 3, the pseudo R2 were slightly higher for completed stream network (including the information of the three sessions) (2) than for its corresponding hydrographic network (5). Thus, depending on the time of year, not all water bodies in the landscape are necessarily a source of emergence.

The question of emerging sources has been raised in previous studies on aquatic insect dispersal. To limit the potential influence of temporary ponds and ditches, the distances from streams can be restricted (*e.g.* to 50 m [10]). Another way to overcome this issue is to remove aquatic taxa whose larvae cannot live in the aquatic environment under study [41]. Some authors estimated that the majority of sampled aquatic insects came from the nearby stream because the distances to other emerging sources were too high [42] or because the other emerging sources had dried out [43]. While nearly all studies focused on one particular aquatic environment (*e.g.* a stream, a lake or ponds), here we considered all aquatic elements in the landscape, permanent or temporary, including ponds, tributaries and ditches. We highlighted their importance in terms of water surface and explanatory power in simple models. Other hydrographic data sources appeared limited (*e.g.* OSM) or included water sources from which EPTM do not emerge (*e.g.* full hydrographic networks 3, 4 and 5 in which all intermittent aquatic environments are considered).

### **Ponds**

The presence of ponds doubled the water surface independently of the hydrographic network (**Table 1**). Within each session the pseudo R2 were about the same between the hydrographic networks (ponds included or excluded). The lack of differences between the hydrographic networks (ponds included or excluded) can be explained by the low number of EPTM in the pond ecosystems, which

were mainly colonized by Coleoptera, Diptera, Heteroptera and Odonata [17]. Moreover, in our study, most of the ponds were close to other water bodies. Therefore, the distances from the nearest water bodies of hydrographic networks with ponds and hydrographic networks without ponds were closed.

### **Other variables to delimitate sources of emerging aquatic insects**

Distance from water is the main factor explaining inland abundances of aquatic insects [11]. We showed we could greatly improve the distribution models by defining more precisely the sources of emergence. In addition to the aquatic insect abundances, other variables might help us to define spatially and temporally their emerging sources. Wind direction could give indications about the origin of aquatic insects, especially for small species which are easily driven with the wind [44]. Variables triggering aquatic insect emergence such as light period, weather conditions and air temperature might inform on the temporal effect [45], even if these variables vary according to the species [30], the type of substrates and habitats [46].

### **3.2.5. Conclusion**

Our results highlight that hydrographic networks must be carefully considered and mapped when studying aquatic insect abundances across terrestrial environments. The use of data sources like OpenStreetMap can bias the results about emerging aquatic insects. Water bodies are not all sources of emerging insects at a given period, and a classical hydrographic network like OSM overlooks important water bodies for aquatic insect emergence. Therefore, we recommend using appropriate hydrographic networks according to the ecology of the taxa to be studied and the goal of the study in order to consider as precisely as possible the sources of emergence of insects. This study is focused on EPTM, *i.e.* the most commonly studied aquatic insects in the literature. Further studies using the same approach should be used for other taxa such as Diptera, a potentially important source of subsidies for adjacent terrestrial landscapes.

### 3.2.6. References

1. Paetzold, A.; Schubert, C.J.; Tockner, K. Aquatic Terrestrial Linkages Along a Braided-River: Riparian Arthropods Feeding on Aquatic Insects. *Ecosystems* **2005**, *8*, 748–759, doi:10.1007/s10021-005-0004-y.
2. Gratton, C.; Donaldson, J.; Zanden, M.J.V. Ecosystem Linkages between Lakes and the Surrounding Terrestrial Landscape in Northeast Iceland. *Ecosystems* **2008**, *11*, 764–774.
3. Martin-Creuzburg, D.; Kowarik, C.; Straile, D. Cross-Ecosystem Fluxes: Export of Polyunsaturated Fatty Acids from Aquatic to Terrestrial Ecosystems via Emerging Insects. *Science of The Total Environment* **2017**, *577*, 174–182, doi:10.1016/j.scitotenv.2016.10.156.
4. Wesner, J.S. Seasonal Variation in the Trophic Structure of a Spatial Prey Subsidy Linking Aquatic and Terrestrial Food Webs: Adult Aquatic Insects. *Oikos* **2010**, *119*, 170–178, doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17687.x.
5. Baxter, C.V.; Fausch, K.D.; Carl Saunders, W. Tangled Webs: Reciprocal Flows of Invertebrate Prey Link Streams and Riparian Zones: Prey Subsidies Link Stream and Riparian Food Webs. *Freshwater Biology* **2005**, *50*, 201–220, doi:10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x.
6. Raitif, J.; Plantegenest, M.; Roussel, J.-M. From Stream to Land: Ecosystem Services Provided by Stream Insects to Agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **2019**, *270–271*, 32–40, doi:10.1016/j.agee.2018.10.013.
7. Nilsson, A.N. *Aquatic insects of north Europe: a taxonomic handbook*; Apollo Books: Stenstrup, Denmark, 1996; ISBN 978-87-88757-09-5.
8. Kovats, Z.; Ciborowski, J.; Corkum, L. Inland Dispersal of Adult Aquatic Insects. *Freshwater Biology* **1996**, *36*, 265–276, doi:10.1046/j.1365-2427.1996.00087.x.
9. Peredo Arce, A.; Hörren, T.; Schletterer, M.; Kail, J. How Far Can EPTs Fly? A Comparison of Empirical Flying Distances of Riverine Invertebrates and Existing Dispersal Metrics. *Ecological Indicators* **2021**, *125*, 107465, doi:10.1016/j.ecolind.2021.107465.
10. Raitif, J.; Roussel, J.-M.; Olmos, M.; Piscart, C.; Plantegenest, M. Assessing Spatial Deposition of Aquatic Subsidies by Insects Emerging from Agricultural Streams. *Science of The Total Environment* **2022**, *837*, 155686, doi:10.1016/j.scitotenv.2022.155686.
11. Muehlbauer, J.D.; Collins, S.F.; Doyle, M.W.; Tockner, K. How Wide Is a Stream? Spatial Extent of the Potential “Stream Signature” in Terrestrial Food Webs Using Meta-Analysis. *Ecology* **2014**, *95*, 44–55, doi:10.1890/12-1628.1.
12. Carlson, P.E.; McKie, B.G.; Sandin, L.; Johnson, R.K. Strong Land-Use Effects on the Dispersal Patterns of Adult Stream Insects: Implications for Transfers of Aquatic Subsidies to Terrestrial Consumers. *Freshw Biol* **2016**, *61*, 848–861, doi:10.1111/fwb.12745.
13. Lafage, D.; Bergman, E.; Eckstein, R.L.; Osterling, E.M.; Sadler, J.P.; Piccolo, J.J. Local and Landscape Drivers of Aquatic-to-Terrestrial Subsidies in Riparian Ecosystems: A Worldwide Meta-Analysis. *Ecosphere* **2019**, *10*, e02697, doi:10.1002/ecs2.2697.
14. Mathieu-Resuge, M.; Martin-Creuzburg, D.; Twining, C.; Parmar, T.P.; Hager, H.; Kainz, M. Taxonomic Composition and Lake Bathymetry Influence Fatty Acid Export via Emergent Insects. *Freshwater Biology* **2021**, doi:10.1111/fwb.13819.
15. Raitif, J.; Plantegenest, M.; Agator, O.; Piscart, C.; Roussel, J.-M. Seasonal and Spatial Variations of Stream Insect Emergence in an Intensive Agricultural Landscape. *Science of The Total Environment* **2018**, *644*, 594–601, doi:10.1016/j.scitotenv.2018.07.021.
16. Dreyer, J.; Townsend, P.A.; Iii, J.C.H.; Hoekman, D.; Vander Zanden, M.J.; Gratton, C. Quantifying Aquatic Insect Deposition from Lake to Land. *Ecology* **2015**, *96*, 499–509, doi:10.1890/14-0704.1.
17. Labat, F.; Piscart, C.; Thiébaud, G. Invertebrates in Small Shallow Lakes and Ponds: A New Sampling Method to Study the Influence of Environmental Factors on Their Communities. *Aquat Ecol* **2022**, doi:10.1007/s10452-021-09939-1.
18. Lewis-Phillips, J.; Brooks, S.J.; Sayer, C.D.; Patmore, I.R.; Hilton, G.M.; Harrison, A.; Robson, H.; Axmacher, J.C. Ponds as Insect Chimneys: Restoring Overgrown Farmland Ponds Benefits Birds through Elevated Productivity of Emerging Aquatic Insects. *Biological Conservation* **2020**, *241*, 108253, doi:10.1016/j.biocon.2019.108253.
19. Cunillera-Montcusí, D.; Boix, D.; Sala, J.; Compte, J.; Tornero, I.; Quintana, X.D.; Gascón, S. Large- and Small-Regional-Scale Variables Interact in the Dispersal Patterns of Aquatic Macroinvertebrates from Temporary Ponds. *Aquat Ecol* **2020**, *54*, 1041–1058, doi:10.1007/s10452-020-09792-8.

20. Datry, T.; Pella, H.; Leigh, C.; Bonada, N.; Hugueny, B. A Landscape Approach to Advance Intermittent River Ecology. *Freshwater Biology* **2016**, *61*, 1200–1213, doi:10.1111/fwb.12645.
21. Boix, D.; Caria, M.C.; Gascon, S.; Mariani, M.A.; Sala, J.; Ruhi, A.; Compte, J.; Bagella, S. Contrasting Intra-Annual Patterns of Six Biotic Groups with Different Dispersal Mode and Ability in Mediterranean Temporary Ponds. *Mar. Freshw. Res.* **2017**, *68*, 1044–1060, doi:10.1071/MF15435.
22. Liu, S.; Kuhn, C.; Amatulli, G.; Aho, K.; Butman, D.E.; Allen, G.H.; Lin, P.; Pan, M.; Yamazaki, D.; Brinkerhoff, C.; et al. The Importance of Hydrology in Routing Terrestrial Carbon to the Atmosphere via Global Streams and Rivers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **2022**, *119*, e2106322119, doi:10.1073/pnas.2106322119.
23. Snelder, T.H.; Datry, T.; Lamouroux, N.; Larned, S.T.; Sauquet, E.; Pella, H.; Catalogne, C. Regionalization of Patterns of Flow Intermittence from Gauging Station Records. *Hydrology and Earth System Sciences* **2013**, *17*, 1685–2699, doi:10.5194/hess-17-2685-2013.
24. Williams, D.D. Environmental Constraints in Temporary Fresh Waters and Their Consequences for the Insect Fauna. *Journal of the North American Benthological Society* **1996**, *15*, 634–650, doi:10.2307/1467813.
25. Datry, T.; Larned, S.T.; Tockner, K. Intermittent Rivers: A Challenge for Freshwater Ecology. *BioScience* **2014**, *64*, 229–235, doi:10.1093/biosci/bit027.
26. Nowlin, W.H.; Vanni, M.J.; Yang, L.H. Comparing Resource Pulses in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *Ecology* **2008**, *89*, 647–659.
27. Anderson, H.E.; Albertson, L.K.; Walters, D.M. Thermal Variability Drives Synchronicity of an Aquatic Insect Resource Pulse. *Ecosphere* **2019**, *10*, e02852, doi:10.1002/ecs2.2852.
28. Wissinger, S.A. Cyclic Colonization in Predictably Ephemeral Habitats: A Template for Biological Control in Annual Crop Systems. *Biological Control* **1997**, doi:10.1006/BCON.1997.0543.
29. Kopp, D.; Allen, D. Trait–Environment Relationships Could Alter the Spatial and Temporal Characteristics of Aquatic Insect Subsidies at the Macrospatial Scale. *Ecography* **2021**, *44*, 391–402, doi:10.1111/ecog.05298.
30. Finn, D.S.; Johnson, S.L.; Gerth, W.J.; Arismendi, I.; Li, J.L. Spatiotemporal Patterns of Emergence Phenology Reveal Complex Species-specific Responses to Temperature in Aquatic Insects. *Diversity and Distributions* **2022**, *28*, 1524–1541, doi:10.1111/ddi.13472.
31. Strahler, A.N. HYPSONOMETRIC (AREA-ALTITUDE) ANALYSIS OF EROSIONAL TOPOGRAPHY. *GSA Bulletin* **1952**, *63*, 1117–1142, doi:10.1130/0016-7606(1952)63[1117:HAAOET]2.0.CO;2.
32. QGIS Association QGIS Geographic Information System 2022.
33. Venables, W.N.; Ripley, B.D.; Venables, W.N. *Modern Applied Statistics with S*; Statistics and computing; 4th ed.; Springer: New York, 2002; ISBN 978-0-387-95457-8.
34. Cohen, J.; Cohen, P.; West, S.G.; Aiken, L.S. *Applied Multiple Regression/Correlation Analysis for the Behavioral Sciences*; 3rd ed.; Routledge: New York, 2002; ISBN 978-0-203-77444-1.
35. Fox, J.; Weisberg, S. *An R Companion to Applied Regression*; Third edition.; SAGE: Los Angeles, 2019; ISBN 978-1-5443-3647-3.
36. R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2021.
37. Haklay, M. How Good Is Volunteered Geographical Information? A Comparative Study of OpenStreetMap and Ordnance Survey Datasets. *Environ Plann B Plann Des* **2010**, *37*, 682–703, doi:10.1068/b35097.
38. Qi, Z.; Wang, S.; Liu, Y. Exploring the Accuracy and Completeness Patterns of Global Land-Cover/Land-Use Data in OpenStreetMap. *Applied Geography* **2022**, *145*, 102742, doi:10.1016/j.apgeog.2022.102742.
39. Schellekens, J.; Winsemius, H.; Brolsma, R.; Talsma, J.; Dahm, R.; Diermanse, F. The Use of OpenStreetMaps for Building Hydrological Models. **2013**, EGU2013-1197.
40. Touya, G.; Brando-Escobar, C. Detecting Level-of-Detail Inconsistencies in Volunteered Geographic Information Data Sets. *Cartographica* **2013**, *48*, 134–143, doi:10.3138/cart0.48.2.1836.
41. Graham, S.E.; Storey, R.; Smith, B. Dispersal Distances of Aquatic Insects: Upstream Crawling by Benthic EPT Larvae and Flight of Adult Trichoptera along Valley Floors. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **2017**, *51*, 146–164, doi:10.1080/00288330.2016.1268175.

## *Influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques*

42. Winterbourn, M.J.; Chadderton, W.L.; Entrekin, S.A.; Tank, J.L.; Harding, J.S. Distribution and Dispersal of Adult Stream Insects in a Heterogeneous Montane Environment. *Fund. App. Lim.* **2007**, *168*, 127–135, doi:10.1127/1863-9135/2007/0168-0127.
43. Didham, R.K.; Blakely, T.J.; Ewers, R.M.; Hitchings, T.R.; Ward, J.B.; Winterbourn, M.J. Horizontal and Vertical Structuring in the Dispersal of Adult Aquatic Insects in a Fragmented Landscape. *fund. app. lim.* **2012**, *180*, 27–40, doi:10.1127/1863-9135/2012/0243.
44. Compton, S. Sailing with the Wind: Dispersal by Small Flying Insects. *Dispersal Ecology* **2002**, 113–133.
45. Ivković, M.; Miliša, M.; Previšić, A.; Popijač, A.; Mihaljević, Z. Environmental Control of Emergence Patterns: Case Study of Changes in Hourly and Daily Emergence of Aquatic Insects at Constant and Variable Water Temperatures. *International Review of Hydrobiology* **2013**, *98*, 104–115, doi:10.1002/iroh.201301483.
46. Cheney, K.N.; Roy, A.H.; Smith, R.F.; Dewalt, R.E. Effects of Stream Temperature and Substrate Type on Emergence Patterns of Plecoptera and Trichoptera From Northeastern United States Headwater Streams. *Environmental Entomology* **2019**, *48*, 1349–1359, doi:10.1093/ee/nvz106.

### **3.3. COMPARAISONS ENTRE NOS RESULTATS ET LES MODELES SUR LES MOUVEMENTS LATERAUX DES INSECTES AQUATIQUES**

L'objectif de cette étude est de comparer nos résultats avec ceux obtenus par Muehlbauer et al. (2014) lors d'une méta-analyse sur les distances de mouvements latéraux des insectes aquatiques et ceux obtenus par Raitif et al. (2022) en milieu agricole.

#### **3.3.1. Méthodes**

Nous avons pu extraire de la méta-analyse de Muehlbauer et al. (2014) un modèle de décroissance théorique pour chacun des ordres (éphémère, plécoptère, trichoptère) et pour l'ensemble des insectes aquatiques (chironomes inclus, mégaloptère exclus). Les modèles sont des fonctions de puissance négative, avec  $Y$  = proportion d'insectes aquatiques,  $a$  = constante et  $b$  = puissance négative ou coefficient de décroissance, et  $X$  = distance à l'eau (Équation 6). Les modèles intègrent également des variables additionnelles, comme la méthode utilisée (réseau trophique, dispersion, abondance de prédateurs) ou bien la productivité du cours d'eau (faible, moyenne, élevée). Enfin, les distances à l'eau  $X_{0.5}$  et  $X_{0.1}$ , correspondant respectivement aux proportions  $Y = 0.5$  et  $Y = 0.1$  d'insectes aquatiques ont été calculées pour chaque modèle théorique. Ces mêmes informations ont été extraites de la publication récente par Raitif et al. (2022), qui fournissent des modèles de décroissance de l'abondance des adultes émergents d'éphémère, de trichoptère et de chironome en milieu agricole assez comparable à notre milieu d'étude. Leur modèle de décroissance est exponentiel et différents entre éphémères et trichoptères (Équation 7) et chironomes (Équation 8). Le coefficient  $a$  représente l'abondance des insectes près de la rivière,  $b$  représente la pente de la diminution exponentielle de l'abondance avec l'augmentation de la distance par rapport au cours d'eau,  $c$  et  $d$  déterminent la pente et la forme du plateau potentiel avec une distance croissante du cours d'eau.

$$Y = a.X^b \quad \text{Équation 6}$$

$$\text{Abondance} = a.e^{-bX} \quad \text{Équation 7}$$

$$Abondance = a. e^{-b.X} + d. X. e^{-c.X}$$

Équation 8

Après avoir déterminé les meilleurs réseaux hydrographiques en 2020 et 2021 pour chacun des ordres et pour l'abondance totale d'insectes aquatiques, nous avons calculé les distances  $X_{0.5}$  et  $X_{0.1}$  observées sur nos deux jeux de données combinés (en prenant en compte pour chaque ordre l'abondance et la distance à l'eau des deux années). Des régressions de Poisson (modèles linéaires généralisés, GLM) ont été effectués sur l'abondance d'insectes en fonction du logarithme de distance à l'eau la plus proche. Lorsque la sur-dispersion d'un modèle était détectée, nous avons utilisé une régression binomiale négative. Ces deux modèles de régression comportent une fonction de lien log. Les pentes obtenues par régressions correspondent donc aux coefficients de décroissance  $b$  théoriques (la même méthode a été employée pour l'allométrie). Les modèles ont été calculés pour chaque ordre (éphémère, plécoptère, trichoptère et mégaloptère) et l'ensemble des insectes aquatiques. Les modèles issus de Muehlbauer et al. (2014) sont basés sur une proportion d'insecte, alors que les nôtres sont basés sur leur abondance. Afin de comparer nos modèles aux modèles théoriques, nous avons fixé l'abondance maximum de nos modèles à 0,5 m (la plus petite distance à l'eau sur notre plan d'échantillonnage). Les distances à l'eau observées  $X_{0.5}$  et  $X_{0.1}$  correspondent aux distances auxquelles on retrouve respectivement 50 % et 10 % de l'abondance maximum.

### 3.3.2. Résultats et discussion

<b>Coefficient <math>b</math></b>	<b>Total aquatique</b>	<b>Éphéméroptère</b>	<b>Mégaloptère</b>	<b>Plécoptère</b>	<b>Trichoptère</b>
<i>Observés dans cette thèse</i>	-0.56	-0.9	-1.41	-0.43	-0.36
<i>Muehlbauer et al. (2014)</i>	-0.20	-0.30	NA	-0.33	-0.20

Tableau 4 **Coefficients de décroissance** obtenus par régression de Poisson ou par régression négative binomiale (Observés) ou issus des travaux de Muehlbauer et al. (2014).

Des différences d'abondance en fonction des ordres, des années et des sessions sont observées, tous *sticky traps* confondus (Figure 26). Les modèles de décroissance n'ont pu être réalisés que sur certaines sessions. Pour l'ensemble des insectes aquatiques et les plécoptères, les modèles ont été



réalisés sur la session 1 de 2020 et les 3 sessions de 2021. Pour les éphémères, les sessions 1 de 2020 et 3 de 2021 ont été prises en compte. Pour les trichoptères, les sessions 1 et 2 de 2020 et les session 2

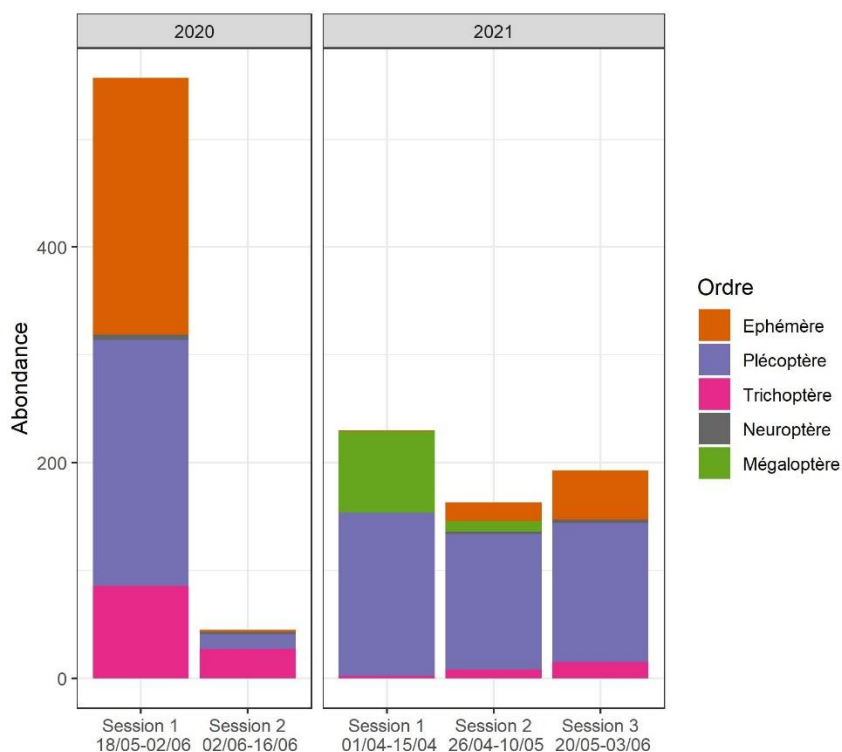


Figure 26 **Abondance des insectes aquatiques par ordre et par session.**

et 3 de 2021 ont été prises en compte. Enfin, pour les mégaloptères seule la session 1 de 2021 a été prise en compte.

Nous pouvons voir que les coefficients de décroissance sont toujours plus élevés pour nos modèles (Tableau 4). Cela signifie que nous avons estimé une décroissance d'insectes aquatiques avec la distance à l'eau beaucoup plus rapide que celle estimée par Muehlbauer et al. (2014). Par conséquent, nos modèles prédisent une distance de mouvement latéral d'insectes aquatiques plus faible (Figure 27). Il existe plusieurs explications. Tout d'abord pour les ordres d'éphémères, de trichoptères et de mégaloptères, en 2021, nous avons une occurrence assez faible. Dix pièges contiennent des mégaloptères, 14 pour les éphémères (une session) et 15 pour les trichoptères. Les plécoptères constituent 70 % de l'abondance totale en 2021. La faible occurrence peut induire un modèle moins robuste. Néanmoins, l'occurrence de l'ensemble des insectes aquatiques et des plécoptères est élevée, suggérant que cette décroissance plus élevée pour nos données n'est pas due à un biais statistique.

Pour les mégaloptères, seule une étude a reporté des distances d'éloignement à l'eau (Khan 2012), passant de 2.16 individus capturés en moyenne à 3m, à 0.16 individus à 200 m. Ceci est cohérent avec nos observations qui indiquent une décroissance de l'abondance très rapide, et également avec la littérature qui suggère que *Sialis lutaria* est un mauvais disperseur (Elliott et Sutcliffe 2009). Les *Habrophlebia fusca* (Curtis, 1834), représentent 95 % de l'abondance des éphémères de notre étude. Ils sont considérés comme de mauvais disperseurs (Tachet et al. 2000). Les études analysées par Muehlbauer et al. (2014) intègrent uniquement des éphémères considérés comme de bons disperseurs : *Ameletus* : Ameletidae et *Cinygmula* : Heptageniidae (Finn et Poff 2008) ; *Hexagenia* : Ephemeridae (Kovats et al. 1996) ; *Baetis* sp. : Baetidae, *Serratella* sp. : Ephemerellidae, *Heptagenia* sp. : Heptageniidae (Petersen et al. 2004) ; *Paraleptophlebia* : Leptophlebiidae (Jackson et Resh 1989). Cela pourrait expliquer en partie les différences observées entre les estimations de décroissance. Les données de Raitif et al. (2022) suggèrent une distance intermédiaire entre nos modèles et ceux de Muehlbauer et al. (2014). Onze sites ont été échantillonnés pour l'étude de Raitif et al. (2022), augmentant potentiellement la diversité en espèces et ainsi la distance de déplacement.

De grandes différences sont observées entre les trois modèles pour les trichoptères. De nombreuses espèces sont associées au milieu forestier et nous avons vu dans l'introduction de ce chapitre que les distances d'éloignement à l'eau étaient plus importantes dans les milieux forestiers (Carlson et al. 2016). Or, les données de Muehlbauer et al. (2014) proviennent essentiellement de milieux forestiers, ce qui expliquerait les grandes distances obtenues avec ce modèle.

Pour les plécoptères, les différences ne peuvent pas s'expliquer par des différences spécifiques car l'échantillonnage est plus hétérogène d'un point de vu spécifique. Cela montre l'importance de considérer l'ensemble des milieux aquatiques et non pas uniquement les rivières et autres cours d'eau. La prise en compte de l'ensemble des habitats aquatiques peut en effet expliquer ces différences entre nos modèles et ceux de la littérature. Des zones en eau réparties sur l'ensemble du site d'étude font que les pièges sont plus proches de l'eau par rapport à une zone en eau unique. Cela peut expliquer que la distance de déplacement latéral observée soit plus faible.

Dans notre étude, les chironomes n'ont pas été pris en compte. Néanmoins, nous avons pu comparer les estimations prédites pour les deux modèles issus dans la littérature. On remarque une différence flagrante entre les deux modèles, particulièrement pour les seuils de 10 % (Figure 27). Cela peut être dû à la différence entre le modèle exponentiel de Raitif et al. (2022) dont les valeurs se rapprochent rapidement de zéro et le modèle de puissance négative de Muehlbauer et al. (2014) dont la queue de distribution des valeurs forme un plateau.

## Influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques

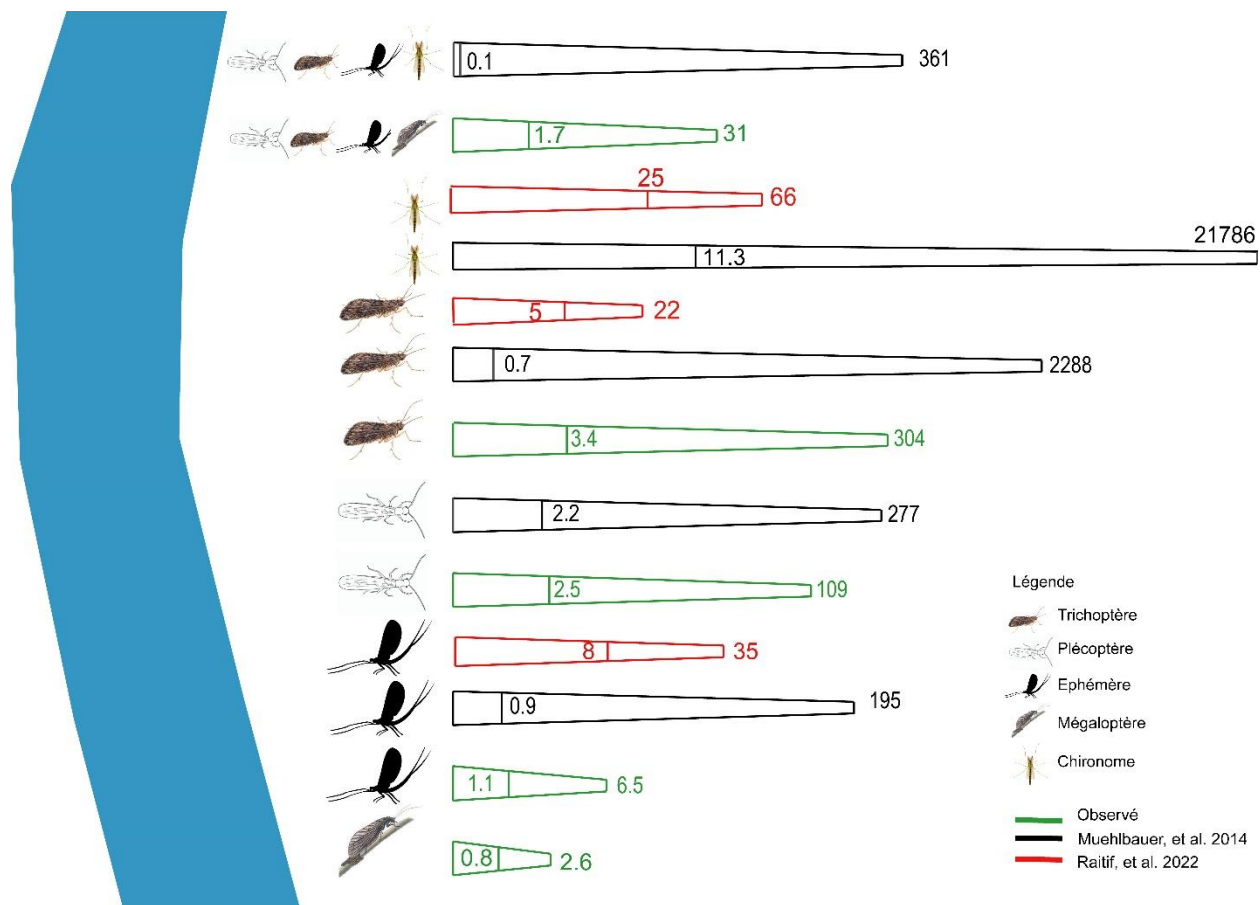


Figure 27 **Décroissance des insectes aquatiques en fonction de la distance à l'eau en mètre.** Pour chaque trapèze, la ligne verticale du milieu représente la distance à laquelle on trouve 50 % de l'abondance des insectes aquatiques, celle tout à droite la distance à laquelle on trouve 10 % de l'abondance.

Enfin, le contexte paysager pourrait également expliquer les différences observées entre nos modèles et ceux de la littérature. En effet, notre site d'étude se situe dans un contexte agricole avec des linéaires de haies importants tandis que l'étude de Muehlbauer et al. (2014) inclut beaucoup de milieux forestiers et celle de Raitif et al. (2022) inclut uniquement des milieux agricoles, dont les cours d'eau sont pollués par les pratiques. Dans la section suivante, nous allons considérer ces facteurs paysagers en tant que variables pour prédire la présence des insectes aquatiques dans les écosystèmes terrestres.

### **3.4. PREDICTION DE LA DISTRIBUTION DES INSECTES AQUATIQUES DANS LES ENVIRONNEMENTS TERRESTRES (ARTICLE 4)**

L'objectif de cette partie est de modéliser et prédire la distribution des insectes aquatiques adultes dans les écosystèmes terrestres. La présence des insectes aquatiques est prédite à l'aide de différents facteurs paysagers, incluant la distance à l'eau, le boisement, l'ensoleillement potentiel et l'altitude. La mise en place de l'expérience et nos résultats nous ont amené à suggérer une nouvelle notion, l'« *aquaticscape* ». Cette étude est rédigée sous la forme d'article, qui est en cours de finalisation

*Prediction of the inland distribution of aquatic insect insects*

Rémi Gerber, Christophe Piscart, Jean-Marc Roussel, Romain Georges,  
Thomas Houet, Benjamin Bergerot

**(Article 4)**

#### **3.4.1. Résumé**

Les insectes aquatiques adultes sont reconnus comme des *subsidies* aquatiques pour les écosystèmes terrestres et peuvent émerger de nombreux milieux aquatiques. Dans cet article, nous proposons la notion d'« *aquaticscape* », combinaison du *riverscape*, *pondscape* et de la largeur biologiques des rivières afin de considérer conjointement l'ensemble des milieux aquatiques et leur impact sur les écosystèmes terrestres *via* les insectes aquatiques émergents. On sait que la distance à l'eau et les facteurs tels que l'occupation du sol influencent l'abondance des insectes aquatiques dans les environnements terrestres. Néanmoins, très peu d'études ont porté sur la façon dont le paysage local

## *Influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques*

module leur distribution dans les écosystèmes terrestres. L'objectif de cette étude est de prédire la présence d'insectes aquatiques dans un paysage agricole complexe à petite échelle.

Dans une zone de 140 ha traversée par un cours d'eau de premier ordre de Strahler, des adultes d'insectes aquatiques (Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères et Mégaloptères - ETPMs) ont été capturés à l'aide de *sticky traps* couvrant de façon homogène toute la zone d'étude. L'échantillonnage a été réalisé au printemps 2020 et 2021. Les facteurs liés à l'eau (distance de l'eau et des habitats aquatiques), à l'altitude, aux bois et à l'ensoleillement potentiel ont été pris en compte. Des modèles prédictifs de présence ont été obtenus avec l'algorithme des *random forests*, en utilisant le jeu de données de 2020 pour calibrer et le jeu de données de 2021 pour valider les modèles. Les variables utilisées pour la prédiction ont été sélectionnées avec la procédure *VSURF*.

Les variables importantes dans les modèles varient selon les ordres, mais la distance de l'eau est au moins systématiquement l'une des deux variables environnementales les plus importantes. La présence d'éphémères est également liée à la présence de bois, tandis que la présence de plécoptères et de trichoptères est influencée par l'ensoleillement potentiel. L'altitude affecte la présence des mégaloptères.

Les mégaloptères n'ayant été présents qu'en 2021, le modèle n'a pu être validé. Les prédictions sont bonnes pour les éphémères (*Area Under the Curve*,  $AUC = 0,86$ ), acceptables pour les plécoptères ( $AUC = 0,68$ ) et très mauvaises pour les trichoptères ( $AUC = 0,43$ ). La bonne qualité de la prédiction des éphémères est probablement due à leur tendance à rester près de l'eau pour former des essaims, ce qui expliquerait l'importance de la variable distance à l'eau. En revanche, la majorité des trichoptères sont capables de se disperser loin de l'eau, et leurs larves peuvent occuper un large spectre d'habitats aquatiques ce qui rend plus difficile la prédiction de leur présence.

Pour la première fois à notre connaissance, nous avons pu prédire la probabilité de présence de deux ordres d'insectes aquatiques dans un paysage. Nous avons mis en évidence l'importance de la présence des plécoptères sur l'ensemble des paysages terrestres, soulignant ainsi l'étendue et l'ampleur de l'*aquaticscape*. D'autres études complémentaires seraient nécessaires pour identifier les variables du paysage liées à l'habitat des larves de celles liées aux mouvements des adultes et, ainsi, comprendre les mécanismes sous-jacents expliquant cette répartition spatiale.

### **3.4.2. Introduction**

Water bodies and especially rivers are traditionally considered receptacles for terrestrial flows (Polis et al. 1997; Nakano and Murakami 2001). For a long time, terrestrial-aquatic interactions have focused on the impact of terrestrial ecosystems on aquatic ecosystems (Bartels et al. 2012). But recent studies are now highlighting the reciprocal flows linking aquatic and terrestrial environments (Baxter et al. 2005; Klemmer et al. 2020) and the role of aquatic environments on terrestrial ecosystems (Schindler and Smits 2017; Raitif et al. 2019). The meta-ecosystem concept integrates these interactions (Loreau et al. 2003). It has been firstly theorized, modeled, and then demonstrated in the field to quantify exchanges between ecosystems at different levels (Marleau et al. 2015; Menge et al. 2015). However, as pointed out by Massol et al. (2017), the interactions between aquatic and terrestrial ecosystems are not always explicitly linked to the theoretical framework of meta-ecosystems. Indeed, studies on ecosystem coupling are generally from the field of ecosystem ecology (*e.g.* Naiman et al. 2002; Muehlbauer et al. 2014) while the concept of meta-ecosystems historically comes from population and community ecology (Loreau et al. 2003; Guichard 2017). However, all the concepts including freshwater and terrestrial environments could be integrated into the meta-ecosystem concepts. Firstly, the riverscape considers heterogeneous habitats within the stream corridors (Torgersen et al. 2022) the riverbanks, and the riparian area (Graziano et al. 2022). Secondly, the pondscape focuses primarily on the connectivity and the spatial distribution of ponds (Boothby 1997; Fehlinger et al. 2022). Finally, the stream signature or biological width of the streams considers the extent of the aquatic subsidies in terrestrial ecosystems (Muehlbauer et al. 2014). We propose in this study to group these concepts, involving the impact of all aquatic environments, under the term “aquaticscape” to take into account all the waterbodies, including temporary ditches and ponds. This framework allows us to consider emerging aquatic insects as subsidies at the more integrative landscape scale.

Emerging aquatic insects constitute one of the main biological flows from aquatic to terrestrial ecosystems. The challenges of characterizing the aquatic insect flow to the terrestrial environment and their functions are multiple and important in terms of ecosystem services (Raitif et al. 2019). The flow of energy from the aquatic to the terrestrial environment is increasingly recognized as providing nutritional subsidies to terrestrial consumers via larval insects that emerge from the stream as winged adults (Baxter et al. 2005; Uno 2016). That is why they are recognized as key elements of terrestrial food webs (Wesner 2010; Lafage et al. 2019). Many predators feed on these insects, accounting for

example for 44% to 60% of the prey of riparian spiders (Stenroth et al. 2015) and representing up to 90% of the energy budget of some forest birds in autumn (Nakano and Murakami 2001). Moreover, they are vectors of polyunsaturated fatty acids (PUFA) synthesized in aquatic environments and essential for some terrestrial predators (Martin-Creuzburg et al. 2017; Mathieu-Resuge et al. 2021). Numerous studies have shown that lakes and rivers are an important source of energy for the terrestrial environment, mainly through the emergence of winged aquatic insects (Sabo and Power 2002; Sanzone et al. 2003; Paetzold et al. 2005; Dreyer et al. 2012). In lakes, the quantity of insects emerging in dry biomass can reach 1,200 to 2,500 kg.ha<sup>-1</sup>.yr<sup>-1</sup> (Gratton et al. 2008) and generally exceeds that of rivers (Williams et al. 2004; Bartrons et al. 2013). In agricultural landscapes, 12.5 kg.ha<sup>-1</sup>.yr<sup>-1</sup> aquatic insects emerging from the streams fell to the ground within 10 m from the stream edge (Raitif et al. 2022). This represents a substantial source of fertilization for soils (Jefferies et al. 2004) and an important resource for terrestrial organisms (Gratton and Vander Zanden 2009). They also enable the realization of many ecosystem services for agriculture, pollination, and regulation of crop pests (Raitif et al. 2019). However, emerging insects transfer aquatic contaminants into terrestrial food webs such as organochlorine (Kovats and Ciborowski 1989) polychlorinated biphenyls (Larsson 1984; Walters et al. 2008), and mercury (Cristol et al. 2008; Alberts et al. 2013; Moyo 2020).

Thus, a high density of the hydrographic network (including rivers, ponds, and ditches) associated with a high production of aquatic insects could suggest a strong impact of aquatic winged invertebrates on the terrestrial environments. The quantification of the distribution and biological flows of aquatic insects is a first important empirical step to implement the meta-ecosystem theory and so the “aquaticscape”. However, the landscape factors that condition aquatic insect distribution and flows in adjacent terrestrial areas are still poorly understood. Most of the knowledge on the inland movement of aquatic insects is related to land use. Land use around aquatic environments can impact aquatic habitats (Little and Altermatt 2018). For example, in agricultural landscapes, the amount of litter and nutrient concentrations are higher than in forested areas (Stenroth et al. 2015). Yet some aquatic taxa have ecological preferences for these fine substrates and nutrient-rich environments, while others are not adapted to them (Tachet et al. 2000). These habitat changes influence the taxonomic composition of aquatic insects (Gomes et al. 2022) which may differ in terms of movement ability (Stenroth et al. 2015) and the productivity of the water bodies. Thus, land use indirectly influences the distance away from water for aquatic insects (Carlson et al. 2016).

The most studied factor explaining the inland distribution of aquatic insects is the distance from water. Numerous studies have shown that the abundance of aquatic insects decreases rapidly with



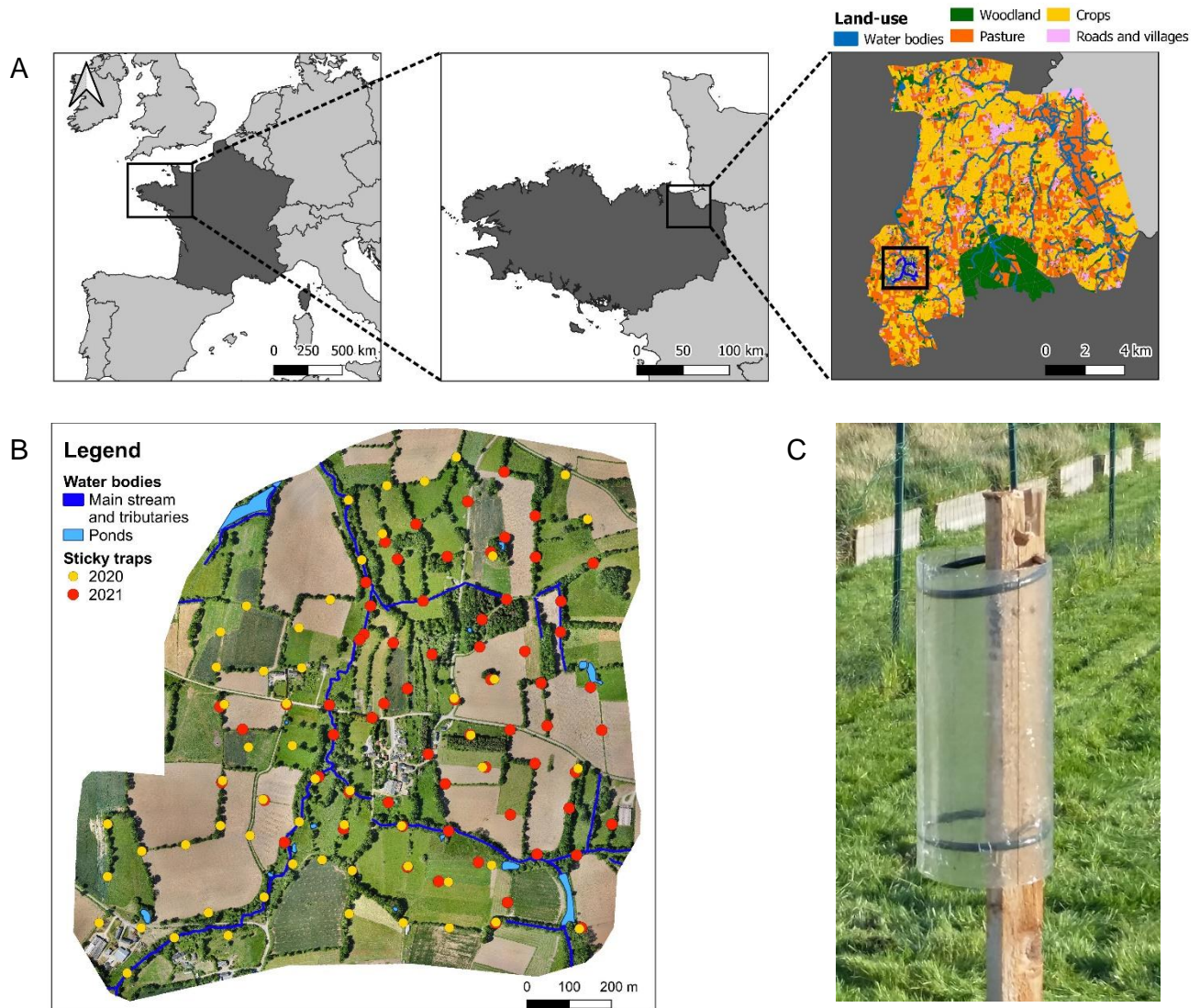
distance from water (Svensson 1974; Miller et al. 2002; Carlson et al. 2016). Dispersal distances vary between orders and species (Muehlbauer et al. 2014; Peredo Arce et al. 2021), but also depend on the aquatic habitat considered (Gratton and Vander Zanden 2009; Schindler and Smits 2017). The majority of the studies focused on one habitat type, mostly permanent streams or lakes (Gratton and Vander Zanden 2009; Carlson et al. 2016; Mathieu-Resuge et al. 2021). Yet many species live in other environments (temporary or permanent), such as ponds and ditches (Williams 1997; Labat et al. 2022). These habitats can represent an important part of the water surface in the landscapes (Davies et al. 2010), particularly in agricultural areas with ditches (Williams et al. 2004), and thus be a significant source of aquatic insect emergence.

However, at a local scale, few studies focused on landscape factors that influence the distribution of aquatic insects. To our knowledge, only the effect of the riparian woodland was demonstrated. It limits the abundance of chironomids and caddisflies (Delettre and Morvan 2000; Greenwood 2014). Nevertheless, other factors might explain the distribution of aquatic insects. Topography influences the connectivity of some aquatic insect meta-community which are aerial dispersers (Schindler and Smits 2017; Juračka et al. 2019). Thus, it can be hypothesized that elevation affects the distribution of aquatic insects. Temperature (Kühn and Feldmann 2005; Stelbrink et al. 2019) as the flight of insects is temperature dependent (Mattila 2015) and woodland (Sweaney et al. 2021) have been shown as a potential explanatory factor for the distribution of insects. Therefore, we can expect that aquatic insects are also sensitive to these factors.

In this paper, using a landscape approach instead of linear perpendicular transects to an aquatic habitat (a method commonly used to quantify aquatic insect fluxes, see for example Peredo Arce et al. (2021)), we aim to (1) identified landscapes factors explaining the occurrence of aquatic insects in the terrestrial agricultural landscape and (2) predicted for the first time the distribution of four orders of aquatic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera and Megaloptera, EPTMs). For this purpose, we set up a grid of intercepting traps for two consecutive years (56 traps in 2020 and 64 traps in 2021) on a 140 ha area. Based on the literature, we used four categories of factors to predict the distribution of aquatic insects in a complex landscape. We considered temperature using the potential insolation proxy, elevation, water (*i.e.* aquatic habitats and distance from water), and woodland density. We hypothesized that distance from water is the most important factor for the distribution of aquatic insects and that EPTMs stay at low elevations (Tonkin et al. 2017). We also hypothesized interactions between the distance from water and the woodland and potential insolation maps. Near the water bodies, we suspect Trichoptera to be positively associated with woodland (because many species of Trichoptera

## *Influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques*

are associated with forest habitats) (Barnard and Ross 2012), and mayflies with open habitat (where there is more aquatic vegetation and so more diversity of mayflies (Brittain 1982). Further from water bodies, we suspect potential insolation to be positively associated with the distribution of aquatic insects because it influences flight.



**Figure 1. Sampling site.** A: Location of Brittany, of the Zone Atelier Armorique (ZAAR) and of the study site. B: Sticky traps trap locations. The colors represent the sampling years (yellow: 2020, 56 traps; red: 2021, 64 traps). The elements indicated in blue are the water bodies (dark blue: main stream, Le Guyout and its tributaries, light blue ponds). C: sticky traps.

### **3.4.3. Methods**

#### **Study area**

The study site was located in the northeast of Brittany (France) and is part of the eLTER (European Long-Term Ecosystem Research) site “Zone Atelier Armorique”.

The ZAA is bordered by the sea (48°36' N, 1° 32' W), and the climate is of oceanic temperate type, with mild winters. The area is mainly agricultural, composed of small fields separated by a hedgerow network called “bocage” (Baudry et al. 2000). Annual crops in this area are winter cereals and maize (**Figure 1A**).

The 140 ha study area consisted of a patchwork landscape of woodland, hedgerows, pastures, croplands, and agricultural areas (**Figure 1B**). The study area is crossed by a 33.2 km long first-order (Strahler 1952) stream named Le Guyoult.

#### **Sampling**

Emerging aquatic insects were caught using interception traps named sticky traps (Raitif et al. 2022). Sticky traps consist of a transparent A3 plastic cover (42 x 29.7 cm, 2 mm thick) on which is spread a thin layer of non-drying glue (Tanglefoot®, Tangle-Trap® Sticky Coatings). The plastic cover sprayed with glue was fixed cylindrically around a stake at 1 m height to catch insects coming from all possible directions (Wesner 2010). Hoops placed inside the cylinder reinforced the structure (**Figure 1C**). The sticky traps were set in a grid pattern spaced out by at least 50 meters to cover the entire study area homogeneously.

Two sampling campaigns were carried out, in the springs of 2020 and 2021, from April to June, which is the period of the emergence of the majority of aquatic insects in Brittany (Raitif et al. 2019). In 2020, 56 sticky traps were placed. In 2021, 64 sticky traps were placed, partly at the same location as in 2020 (20 sticky traps, **Figure 1B**). The plastic covers spread with glue remained in place for 15 consecutive days for each sampling session before being retrieved and frozen in the laboratory. Monitoring of the traps throughout the emergence period has made it possible to visualize the emergence peaks of the insects, which are dependent on the weather. Therefore, two sampling sessions were conducted in 2020, from May 18<sup>th</sup> to June 2<sup>nd</sup> and from June 2<sup>nd</sup> to June 16<sup>th</sup>. In 2021, three

sampling sessions were conducted, from April 1<sup>st</sup> to April 15<sup>th</sup>, from April 26<sup>th</sup> to May 10<sup>th</sup>, and from May 20<sup>th</sup> to June 3<sup>rd</sup>. For each sampling session, only the plastic covers were replaced.

In the laboratory, aquatic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, and Megaloptera) were extracted from the glue using D-limonene terpene and identified.

### **Environmental factors**

*Water maps.* We characterized the full hydrographic networks including all water bodies (*i.e.* the mainstream, the tributaries, the ditches, and the water-full ponds at the time of the survey) at four successive dates in 2021 (April 12<sup>th</sup>, May 5<sup>th</sup>, May 27<sup>th</sup>, and June 29<sup>th</sup>). We divided the water bodies into five aquatic habitats: the mainstream, the tributaries, ditches with running water, ditches with standing water, and ponds. From the aquatic habitats and the four dates of mapping, we defined 14 hydrographic networks. For each year and each order, we defined the hydrographic network which explains the best distribution of the aquatic insects following Gerber et al. (2022). All the hydrographic networks and those selected for analysis are detailed in the Supplementary information.

*Woodland maps.* On May 22<sup>nd</sup> of 2020, a drone flight was performed to characterize the landscape of the study site. This flight allowed us to obtain a digital surface model of 0.04 m resolution (DSM) and a Red-Green-Blue (RGB) map of 0.04 m resolution (Houet 2022). Using eCognition software, we obtained a segmentation of the DSM by height. Then we selected manually all the segment corresponding to the woodland with the RGB map. Finally, all the selected segments with wood were rasterized at 0.05 m.

*Elevation maps.* We used the digital elevation model (DEM) with 1 m resolution obtained from the French National Institute of Geographic and Forest Information (“Institut national de l’information géographique et forestière”, <https://ign.fr/>)

*Potential insolation maps.* The potential insolation mapping (Potential Incoming Solar Radiation kWh.m<sup>-2</sup>, PISR) was calculated using the SAGA software v.7.9 (Conrad et al. 2015) for each sampling session. PISR represents the sum of the solar energy *per* square meter and is calculated every hour based on the position of the sun and the DSM. An area near a woodland will have a lower PISR value than an area in the middle of a field. The PISR values are calculated for all the points of the DSM, thus on the canopy. The sticky traps are sometimes located under trees, and therefore receive much lower insolation than the one received by the canopy. To take this into account, we removed the

wooded areas from the potential insolation mapping. Then the missing values were interpolated from edges using the GDAL translator library v. 3.5, *fillnodata* function (Rouault et al. 2022).

*Explanatory factors.* We derived 19 factors from the environmental maps described. For each sticky trap, the distance from the nearest wooded area and to the nearest water body was calculated using the *st\_distance* function, *sf* package (Pebesma 2018). The nearest aquatic habitat (*i.e.* mainstream, tributary, ditch with running water, ditch with standing water, or pond) was determined using the *st\_join* function, *sf* package. The woodland density (the number of wooded pixels divided by the area) and the mean and variance of the elevation and potential insolation were calculated for each sticky within three scale buffers: a 5m radius buffer, a 5m to 25m radius ring buffer (a 25m buffer without the 5m radius buffer) and a 25m to 50m radius ring buffer (a 50 buffer without the 25m radius buffer) using *zonal statistics* function GIS software v.3.22 (QGIS Association 2022). We used three buffer sizes because the scale at which environmental factors can influence aquatic insect distribution is not known. The movement distances vary according to the orders, the land uses, and the models used to estimate the abundance decrease. For example, previous studies differ in the 50 % decrease of Chironomidae, from 13 m to 25 m and of Trichoptera from 1.3 m to 5 m (Muehlbauer et al. 2014; Raitif et al. 2022), thus potentially changing the extent of the variables effect.

To help with the interpretation of the models, we explored the relationships between the factors with Pearson coefficients (Correlation matrix available in the Supplementary information, **Figure S1**) because we suspect some factors (*e.g.* insolation and woodland) to be correlated.

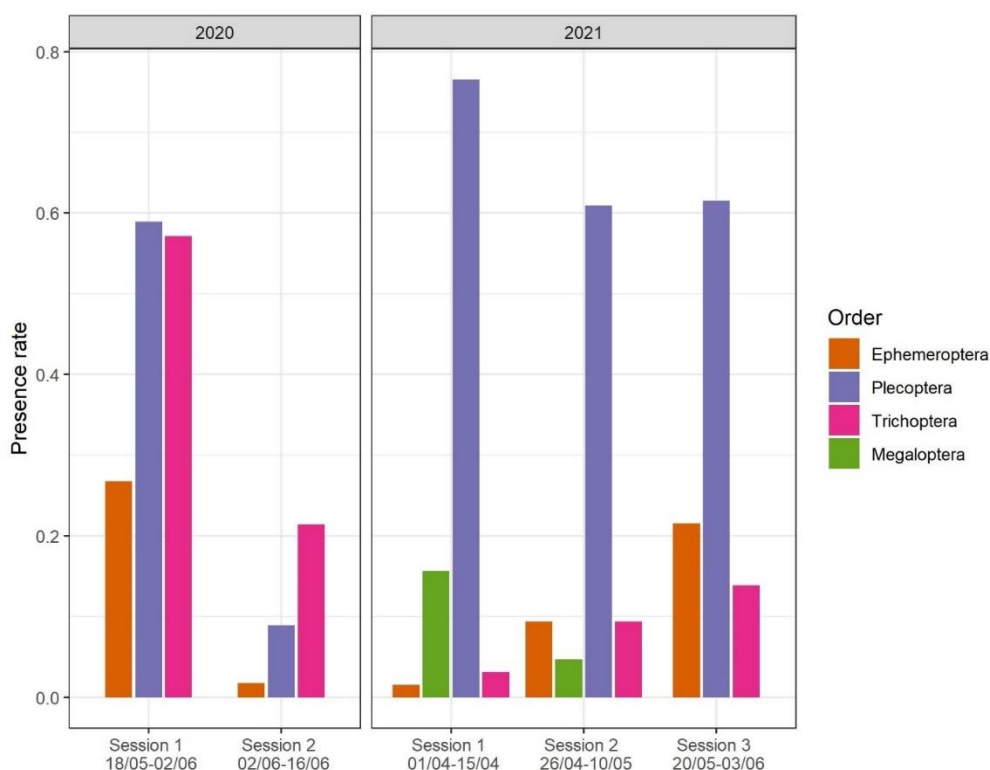
### **Statistical analyses**

To identify explanatory factors for predictive models, we calibrated the models by insect order with the random forest algorithm, and *randomForest* package (Liaw and Wiener 2002). Random forest, based on recursive partitioning, does not rely on assumptions between the explanatory variable and the response variable (as in GLM or GAM models). This approach is entirely data-driven and reduces the associated variance of the prediction (Breiman 2001). Therefore, random forest is more suitable for prediction than GLM or GAM which maximizes the reduction of deviance (Guisan et al. 2017).

The response variables were the order of occurrences and the explanatory variables were the environmental factors. We used the occurrence because it allows us to validate our prediction, to be more general, and to compare our results with more studies. We followed the procedure described by Genuer and Poggi (2020). According to this procedure, the number of trees was fixed at 10 000. The



number of factors tested at each division minimizing the out-of-bag error (OOB error estimates of the prediction error using the unselected observations in a bootstrap sample as test data) (Genuer and Poggi 2020) was chosen. According to the orders, when several sessions were considered, we added the session as an explanatory variable. For each order, we kept a session when the presence rate was higher than 10% to have enough presences to calibrate the models (**Figure 2**). Since only one session is considered for Trichoptera in 2021 (thus no session effect), we removed the session effect for the variable selection procedure with *VSURF*. No session effect was found for Plecoptera in 2021. We used the dataset 2020 to calibrate the model because the predictions were better compared to 2021 (Supplementary information, **Figure S2**).



**Figure 2. Presence rate per session and order.** The presence rate is the number of sticky traps with individuals of the considered order divided by the total number of sticky traps for a session.

For predictions, we used the *VSURF* function, and *VSURF* package (Genuer et al. 2015). It is three steps variable selection procedure based on random forests. The first step is dedicated to eliminating irrelevant variables from the dataset according to the Mean Decrease Accuracy, a measure that expresses how much accuracy the model losses by excluding each variable. The second step aims to select all variables related to the response for interpretation purposes. The model is built with variables selected in the first step and variables with the lowest OOB errors. The third step refines the

selection by eliminating redundancy in the set of variables selected by the second step, for prediction purposes. Variables are kept if the OOB error decreases more than the average variation, thus limiting the correlations between the variables. Finally, the remaining variables are added in order of increasing importance

Model validation was made using the area under curve (AUC) criteria. AUC is a standard measure often applied to the random forest (Guisan et al. 2017). It measures the discrimination (*i.e.* the ability to distinguish between occupied and unoccupied sites) (Guisan et al. 2017) by comparing the order of occurrences observed in 2021 with the predictions of the model based on environmental variables in 2021. AUC ranges in value from 0 to 1. A model whose predictions are 100% wrong has an AUC of 0, and one whose predictions are 100% correct has an AUC of 1. An AUC of 0.5 suggests no discrimination, 0.7 to 0.8 is considered acceptable and 0.8 to 0.9 is considered excellent).

### **Predictive maps**

We created predictive maps of the probability of occurrence from the factors selected by the *VSURF* procedure. To obtain predictive maps of the whole area, we computed for each selected factor its map in 2021. Distance maps (for woodland and water) were calculated using Chloé software v. 4.1 (Boussard and Baudry 2017). Maps of density, mean, and variance (for woodland, potential insolation, and elevation) were calculated using moving windows. A moving window assigns to each pixel the value of a function (*e.g.* mean, variance) in a window centered on each of these pixels, *focal* function, *terra* package, Hijmans 2022). Moving windows sizes and shapes were identical to the three scale buffers so that the pixel values are comparable to the corresponding factor values of each sticky traps.

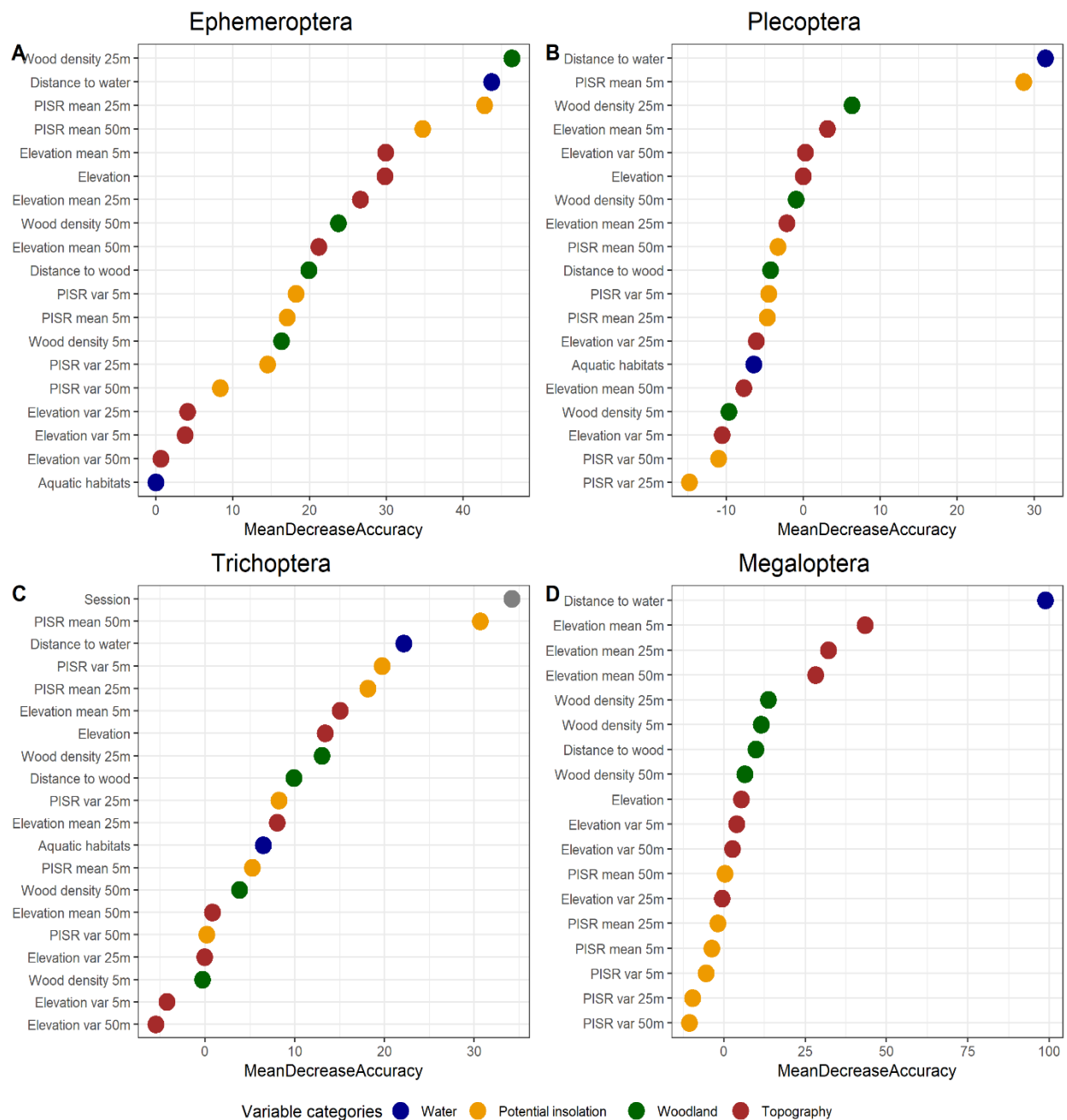
All the maps were resampled at 5 meters resolution using the nearest neighbor method, *aggregate* function, and *terra* package.

All statistical analyses were performed using the R software v. 4.2.1 (R Core Team 2021).



### 3.4.4. Results

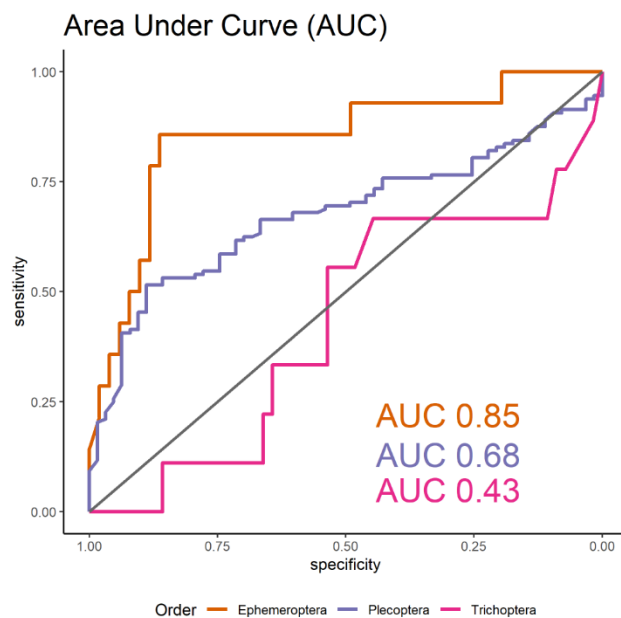
#### Factors explaining occurrences of aquatic insects



**Figure 3. Plot of variable importance from random forest models.** The Mean Decrease Accuracy is a measure of variable importance and expresses how much accuracy the model losses by excluding each variable. It represents the average increase in the error of a tree in the forest when random permutations are made in the out-of-bag (OOB) samples. The greater the increase in the error generated by the random permutations of an explanatory variable, the more important the variable is.

The distance from water is one of the three most important variables (**Figure 3**). For Ephemeroptera, two correlated variables (Supplementary information, **Figure S1**) stand out in addition to distance from water: For Ephemeroptera, the three most important variables are woodland density in a 5 to 25m ring, the distance from water and the mean of PISR in a 5 to 25m ring respectively. For Plecoptera, the three most important variables are the distance from water and average PISR at 5m and to a lesser extent the woodland density in a 5 to 25m ring. For Trichoptera, the session is the most important variable followed by the variance of PISR in a 25 to 50m ring and the distance from water. Distance from water is the main factor explaining the presence of Megaloptera, followed by four variables related to elevation. For Trichoptera, the variance of PISR in a 25 to 50m ring was retained for prediction through the *VSURF* procedure. For Ephemeroptera, the distance from water and the woodland density in 5 to 25m were retained. For Plecoptera, the distance from water and the mean of PISR in a 5m buffer were retained.

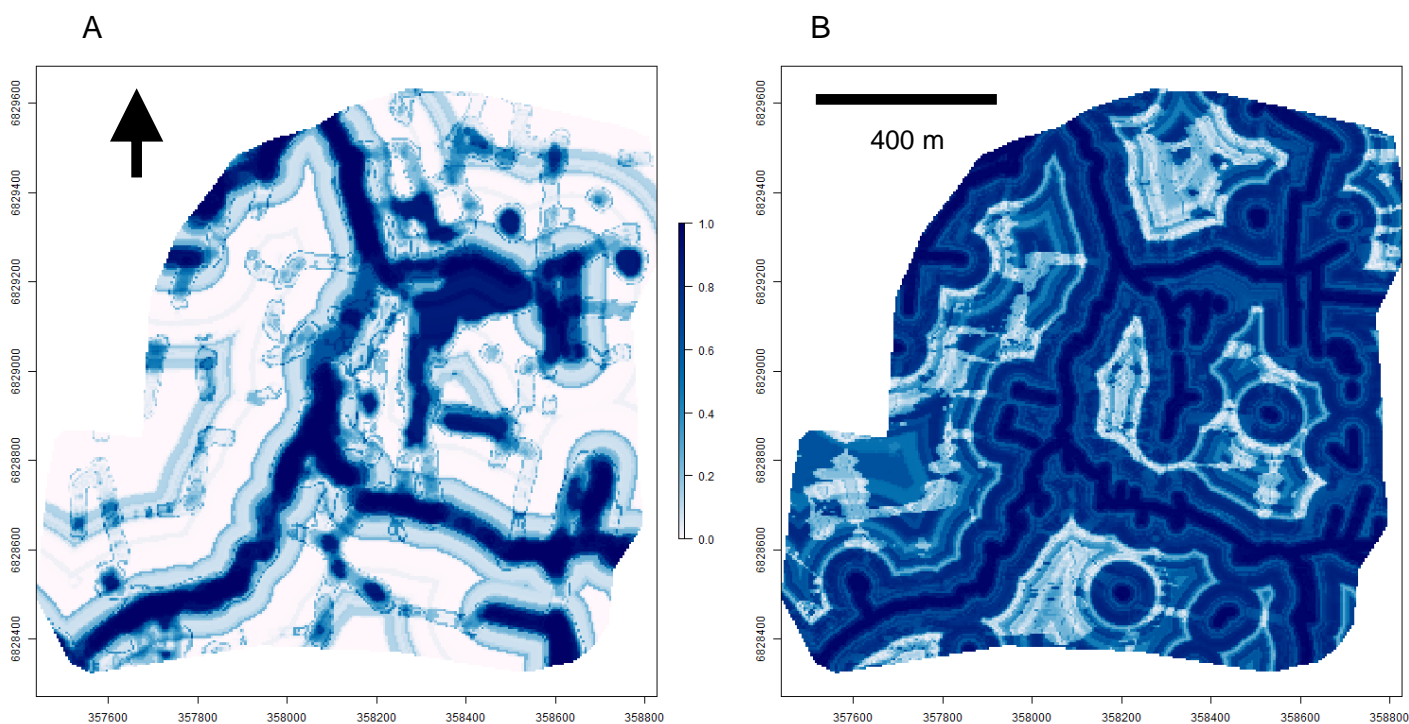
### Prediction



**Figure 4. Area under the curve (AUC)** For each order, models were calibrated using a random forest algorithm on the dataset 2020. Then the AUC was calculated from the predicted model on environmental variables and order occurrence of 2021. Sensitivity is the proportion of true presence, specificity is the proportion of true absence.

Predictions were good for Ephemeroptera (AUC = 0.86) and nearly acceptable for Plecoptera (AUC = 0.68). For Trichoptera, the model gave counter-predictions (AUC = 0.43, **Figure 4**). Thus, prediction maps were made for Ephemeroptera and Plecoptera (**Figure 5**). The prediction map of Ephemeroptera showed visually three levels of probability of presence. The highest one represents areas close to the water with riparian forests (from 0.75 to 1) and occupies 16 % of the study area, including the hydrographic network (0.4 % of the area). Then, the probability is medium for wooded patches without or with small water bodies or for an area close to the water without riparian forests (from 0.25 to 0.75, occupying 16 % of the study area). Finally, the probability of presence is very low

in the fields (from 0 to 0.25) and occupies 68 % of the study area. The prediction of Plecoptera exhibited a very high presence in an approximately 12 m buffer around water bodies (> 0.9 of occurrence probability, 13 % of the study area, including 1.1 % of the hydrographic network). Most of the values from 0.75 to 0.9 (33 % of the study area) are in a 12 m to 50-60 m buffer from the water bodies.



**Figure 5. Prediction of the probability of presence.** Dark blue areas represent high probabilities of presence and white areas represents low probabilities of presence. A: mayflies, three level of probability of presence. The highest one represents areas close to the water with riparian forests (from 0.75 to 1). The probability is average for wooded patches without or with small water bodies or for an area close to the water without riparian forests (from 0.25 to 0.75). Finally, the probability of presence is very low in the fields (from 0 to 0.25). B: stoneflies have a very high presence in an approximately 12 m buffer around water bodies (> 0.9 of occurrence probability). Most of the values from 0.75 to 0.9 are in a 12 m to 50-60 m buffer from the water bodies. Further from water, the values are heterogenous, ranging from 0.10 to 0.8.

### 3.4.5. Discussion

In this study, we highlighted the extent of aquatic insects in terrestrial environments. Aquatic ecosystems are often considered physically well-defined. However, the biological width of stream or stream signature, which encompass the aquatic insect subsidies on the terrestrial ecosystem has been

recently acknowledged (Muehlbauer et al. 2014; Gurnell et al. 2016; Kopp and Allen 2019). Here, we considered not only streams but all the water bodies within a landscape. This can be seen as an aquaticscape. We showed that (1) there is a flow of aquatic insects in terrestrial environments, (2) we can predict this flow for two orders, and (3) even if distance from water is a key parameter, other landscape factors explain prediction of orders.

Our results confirmed logically that distance from water is a key factor explaining the inland distribution of aquatic insects. They are more abundant near the water bodies (Carlson et al. 2016; Peredo Arce et al. 2021) for all the orders. Aquatic habitats never stand out in our models. This is probably due to the selection of the best hydrographic networks and though the aquatic sources of insect emergence. However, in future work, it seems important to distinguish the different aquatic habitats because they do not host the same aquatic insect assemblage (Davies et al. 2010). This would make it possible to integrate the variation between habitats into broader models encompassing the aquaticscape.

Our results showed that other landscape factors explained aquatic insect distribution. We highlighted that the complexity of the landscape, not only distance from water explained the inland presence of aquatic insects.

For Ephemeroptera, the density of woodland within 25 m stands out. It is against our hypothesis because we thought that mayflies are more likely to be present in open areas. However, the larvae of *Habrophlebia fusca*, the main species of mayflies in our study (94 % of all the Ephemeroptera specimens) are detritivores and live in leaf litter (Bauernfeind and Soldán 2012). and thus, are common in woodland areas. The scale of 25 m for woodland might be linked to the larval habitat because this species is known to disperse weakly (Sarremejane et al. 2020). For Megaloptera, all the elevation factors stand out. They are known to disperse weakly and remain near their source of emergence. Since most of them emerge next to the mainstream, which is lower in elevation, this could explain this result. For Ephemeroptera and Megaloptera, landscape variables seem to describe the emerging sources and not the inland movement. For Trichoptera and Plecoptera, the potential insolation is important. We suggested that potential insolation is a finer descriptor for inland movement due to its influence on flight. Potential insolation is highly correlated with woodland density ( $\rho = 0.7$ , Supplementary information, **Figure S1**) because the values of insolation are very low and homogeneous in woodland due to the tree cover. However, potential insolation increases with distance to trees and describes the distance to the edge of the forests. The distribution of Plecoptera and Trichoptera is partly explained by this phenomenon, validating our second hypothesis.

To our knowledge, for the first time, we provided a predictive map of the presence of aquatic insects in the terrestrial area, thereby emphasizing the extent of the aquaticscape. We highlighted strong differences between stoneflies and mayflies. Firstly, their aquatic habitats were different, modifying the extent of their inland distributions. This result is congruent with the literature because most of the mayflies prefer lotic water (Brittain 1982), while some species of stoneflies, like *Nemoura cinerea*, very abundant in our study, are ubiquist and can be found in various habitats (Petersen et al. 1999). According to the meta-analysis from Muehlbauer et al. (2014), those two orders have a similar extent (10 % of abundances at 140 m for Plecoptera and 160 m for Ephemeroptera) but Ephemeroptera tend to stay closer than Plecoptera (50 % of abundances at 2.7 m for Plecoptera and 0.9 m for Ephemeroptera). However, our prediction showed important differences between the two orders, suggesting that the aquaticscape extent is modulated by the taxonomy. The probability of presence decreases fastly for Ephemeroptera but does not stabilize at low values and reach zero, contrary to other studies (Muehlbauer et al. 2014; Raitif et al. 2022) while the extent for Plecoptera is large and the probability of presence remains high even far from water. Nearly all the species of Ephemeroptera included in the meta-analysis (Muehlbauer et al. 2014) are good dispersers and are more likely to be found far from water, contrary to *Habrophlebia fusca*. For Plecoptera, we found a very large extent of inland presence. The probability of presence is higher than 0.75 in a 60 m buffer around every water body. This result is surprising because most of Plecoptera species tend to be weak dispersers (Sarremejane et al. 2020). This result suggest that Plecoptera can disperse further from the water than previously conceived.

Between Trichoptera, Plecoptera, and Ephemeroptera, the quality of the predictions strongly differed. We can make two suggestions to explain it. Firstly, we observed that between 2020 and 2021, the taxonomical composition changed for Trichoptera and to a lesser extent for Plecoptera. Within an order, different species can vary in flying capacity (Goldsworthy 2018), behavior (Steyn et al. 2016), and larval habitats (Tachet et al. 2000). Those differences might explain the poor quality of predictions for Trichoptera. Secondly, the quality of the prediction might depend on the movement capacity of the organisms. Indeed, most of the trichopteran species are considered good dispersers (Sarremejane et al. 2020), good flyers (Graham et al. 2017), and are frequently found far from the water (Peredo Arce et al. 2021). Therefore, it might limit the importance of the variable “distance from water”. On the other way, when organisms like mayflies stay close to water, their distribution might be more easily modeled. In very mobile organisms, the choice of resolution greatly influences the distribution models (Guisan

et al. 2017). However, to our knowledge, no study tried to model the inland distribution of aquatic insects, thus limiting the information available on the resolution to be used.

To conclude, our results show that while modeling the presence of emergent aquatic insects in adjacent landscapes is related in part to the presence of the nearest water areas, more specific landscape factors must also be taken into account depending on the orders considered. Indeed, for the first time, we were able to predict the probability of the occurrence of two orders of aquatic insects within the landscape, based on distance from water, woodland, and potential insolation. These results demonstrate the importance of considering the "aquaticscape" rather than only factors related to water areas. The models integrate the variables related to the aquatic habitats of larvae (the places where aquatic insects emerge and where they are the more abundant) and variables related to the movements of the adults. A perspective of this work would build a least-cost model (Etherington 2016) to take into account not only the distribution but also the paths of the aquatic insects.

### **3.4.6. References**

- Alberts JM, Sullivan SMP, Kautza A. Riparian swallows as integrators of landscape change in a multiuse river system: implications for aquatic-to-terrestrial transfers of contaminants. *Sci Total Environ.* 2013 Oct 1;463–464:42–50.
- Barnard PC, Ross E. *The Adult Trichoptera (caddisflies) of Britain and Ireland.* Royal Entomological Society; 2012.
- Bartels P, Cucherousset J, Steger K, Eklöv P, Tranvik LJ, Hillebrand H. Reciprocal subsidies between freshwater and terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics. *Ecology.* 2012;93(5):1173–82.
- Bartrons M, Papeş M, Diebel MW, Gratton C, Vander Zanden MJ. Regional-level inputs of emergent aquatic insects from water to land. *Ecosystems* [Internet]. 2013 Nov 1 [cited 2019 Oct 7];16(7):1353–63. Available from: <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9688-6>
- Baudry J, Bunce RGH, Burel F. Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management.* 2000 Sep 1;60(1):7–22.
- Bauernfeind E, Soldán T. *The Mayflies of Europe (Ephemeroptera).* Apollo Books; 2012.
- Baxter CV, Fausch KD, Carl Saunders W. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones: Prey subsidies link stream and riparian food webs. *Freshwater Biology.* 2005;50(2):201–20.
- Boothby J. Pond conservation: towards a delineation of pondscape. 1997;7:127–32.
- Boussard H, Baudry J. Chloé4.0: A software for landscape pattern analysis [Internet]. 2017. Available from: <https://www6.rennes.inrae.fr/bagap/PRODUCTIONS/Logiciels>
- Breiman L. Random Forests. *Machine Learning.* 2001 Oct 1;45(1):5–32.
- Brittain JE. Biology of Mayflies. *Annual Review of Entomology.* 1982;119–47.
- Carlson PE, McKie BG, Sandin L, Johnson RK. Strong land-use effects on the dispersal patterns of adult stream insects: implications for transfers of aquatic subsidies to terrestrial consumers. *Freshwater Biology.* 2016;61(6):848–61.
- Conrad O, Bechtel B, Bock M, Dietrich H, Fischer E, Gerlitz L, et al. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. *Geoscientific Model Development.* 2015;8(7):1991–2007.



## *Influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques*

- Cristol DA, Brasso RL, Condon AM, Fovargue RE, Friedman SL, Hallinger KK, et al. The Movement of Aquatic Mercury Through Terrestrial Food Webs. *Science*. 2008 Apr 18;320(5874):335–335.
- Davies BR, Biggs J, Williams PJ, Lee JT, Thompson S. A comparison of the catchment sizes of rivers, streams, ponds, ditches and lakes: implications for protecting aquatic biodiversity in an agricultural landscape. In: Oertli B, Céréghino R, Biggs J, Declerck S, Hull A, Miracle MR, editors. *Pond Conservation in Europe*. Dordrecht: Springer Netherlands; 2010. p. 7–17. (Developments in Hydrobiology 210).
- Delettre YR, Morvan N. Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in agricultural landscapes. *Freshwater Biology*. 2000;44(3):399–411.
- Dreyer J, Hoekman D, Gratton C. Lake-derived midges increase abundance of shoreline terrestrial arthropods via multiple trophic pathways. *Oikos* [Internet]. 2012 [cited 2019 Oct 7];121(2):252–8. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1600-0706.2011.19588.x>
- Etherington TR. Least-Cost Modelling and Landscape Ecology: Concepts, Applications, and Opportunities. *Curr Landscape Ecol Rep*. 2016 Mar 1;1(1):40–53.
- Fehlinger L, Misteli B, Morant D, Juvigny-Khenafou N, Cunillera-Montcusí D, Chaguaceda F, et al. The ecological role of permanent ponds in Europe: a review of dietary linkages to terrestrial ecosystems via emerging insects. *Inland Waters*. 2022;1–47.
- Genuer R, Poggi JM. *Random forests with R*. Cham: Springer; 2020. (Use R!).
- Genuer R, Poggi JM, Tuleau-Malot C. VSURF: An R Package for Variable Selection Using Random Forests. *The R Journal*. 2015;7(2):19.
- Goldsworthy GJ. *Insect Flight*. CRC Press; 2018.
- Gomes PGS, Lima EL, Silva SR, Juen L, Brasil LS. Does land use and land cover affect adult communities of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (EPT)? A systematic review with meta-analysis. *Environ Monit Assess*. 2022 Aug 20;194(10):697.
- Graham SE, Storey R, Smith B. Dispersal distances of aquatic insects: upstream crawling by benthic EPT larvae and flight of adult Trichoptera along valley floors. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 2017;51(1):146–64.
- Gratton C, Donaldson J, Zanden Vander MJ. Ecosystem Linkages between Lakes and the Surrounding Terrestrial Landscape in Northeast Iceland. *Ecosystems*. 2008;11(5):764–74.
- Gratton C, Vander Zanden MJ. Flux of Aquatic Insect Productivity to Land: Comparison of Lentic and Lotic Ecosystems. *Ecology*. 2009;90(10):2689–99.
- Graziano MP, Deguire AK, Surasinghe TD. Riparian Buffers as a Critical Landscape Feature: Insights for Riverscape Conservation and Policy Renovations. *Diversity*. 2022 Mar;14(3):172.
- Greenwood MJ. More than a barrier: The complex effects of ecotone vegetation type on terrestrial consumer consumption of an aquatic prey resource: Riparian Plants Alter Aquatic Prey Supply. *Austral Ecology*. 2014;39(8):941–51.
- Guichard F. Recent advances in metacommunities and meta-ecosystem theories. *F1000 Research*. 2017;6:610.
- Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE. *Habitat Suitability and Distribution Models, with Applications in R*. Cambridge: Cambridge University Press; 2017.
- Gurnell AM, Bertoldi W, Tockner K, Wharton G, Zolezzi G. How large is a river? Conceptualizing river landscape signatures and envelopes in four dimensions: Conceptualizing river landscape signatures and envelopes in four dimensions. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*. 2016;3:313–25.
- Hijmans R. *\_terra: Spatial Data Analysis\_*. R package version 1.6-7 [Internet]. 2022. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=terra>
- Houet T. Jeu de données Drone de la Timbertière (Zone Atelier Armorique) [Internet]. 2022 [cited 2022 Sep 5]. Available from: <https://portail.indigeo.fr/geonetwork/srv/eng/md.format.html?xsl=doi&uuid=57833b75-9ed7-4e03-8673-4c48ea7d2159>
- Jefferies RL, Henry H, Abraham KF. Agricultural nutrient subsidies to migratory geese and ecological change to Arctic coastal habitats. In: In G Huxel and M E Power (eds), *Food webs at the landscape level* niversity of Chicago Press, Chicago. Chicago; 2004. p. 268–83.
- Juračka PJ, Dobiáš J, Boukal DS, Šorf M, Beran L, Černý M, et al. Spatial context strongly affects community composition of both passively and actively dispersing pool invertebrates in a highly heterogeneous landscape. *Freshwater Biology*. 2019;64(12):2093–106.



## *Influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques*

- Klemmer AJ, Galatowitsch ML, McIntosh AR. Cross-ecosystem bottlenecks alter reciprocal subsidies within meta-ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2020;287(1929):20200550.
- Kopp DA, Allen DC. Stream network geometry and the spatial influence of aquatic insect subsidies across the contiguous United States. *Ecosphere*. 2019 Nov;10(11):e02926.
- Kovats ZE, Ciborowski JJH. Aquatic Insect Adults as Indicators of Organochlorine Contamination. *Journal of Great Lakes Research*. 1989;15(4):623–34.
- Kühn E, Feldmann R, editors. *General concepts and case studies*. Sofia [u.a.] Pensoft; 2005. (Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe).
- Labat F, Piscart C, Thiébaud G. Invertebrates in small shallow lakes and ponds: a new sampling method to study the influence of environmental factors on their communities. *Aquatic Ecology*. 2022;56:585–603.
- Lafage D, Bergman E, Eckstein RL, Osterling EM, Sadler JP, Piccolo JJ. Local and landscape drivers of aquatic-to-terrestrial subsidies in riparian ecosystems: a worldwide meta-analysis. *Ecosphere*. 2019;10(4):e02697.
- Larsson P. Transport of PCBs from aquatic to terrestrial environments by emerging chironomids. *Environmental Pollution Series A, Ecological and Biological*. 1984;34(3):283–9.
- Liaw A, Wiener M. Classification and Regression by randomForest. *R News*. 2002;2:18–22.
- Little CJ, Altermatt F. Landscape configuration alters spatial arrangement of terrestrial-aquatic subsidies in headwater streams. *Landscape Ecology*. 2018;33(9):1519–31.
- Loreau M, Mouquet N, Holt RD. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*. 2003;6(8):673–9.
- Marleau JN, Guichard F, Loreau M. Emergence of nutrient co-limitation through movement in stoichiometric meta-ecosystems. *Ecology Letters*. 2015;18(11):1163–73.
- Martin-Creuzburg D, Kowarik C, Straile D. Cross-ecosystem fluxes: Export of polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems via emerging insects. *Science of The Total Environment*. 2017;577:174–82.
- Massol F, Altermatt F, Gounand I, Gravel D, Leibold MA, Mouquet N. How life-history traits affect ecosystem properties: effects of dispersal in meta-ecosystems. *Oikos*. 2017;126(4):532–46.
- Mathieu-Resuge M, Martin-Creuzburg D, Twining C, Parmar TP, Hager H, Kainz M. Taxonomic composition and lake bathymetry influence fatty acid export via emergent insects. *Freshwater Biology*. 2021;
- Mattila ALK. Thermal biology of flight in a butterfly: genotype, flight metabolism, and environmental conditions. *Ecology and Evolution*. 2015;5(23):5539–51.
- Menge BA, Gouhier TC, Hacker SD, Chan F, Nielsen KJ. Are meta-ecosystems organized hierarchically? A model and test in rocky intertidal habitats. *Ecological Monographs*. 2015;85(2):213–33.
- Miller MP, Blinn DW, Keim P. Correlations between observed dispersal capabilities and patterns of genetic differentiation in populations of four aquatic insect species from the Arizona White Mountains, U.S.A. *Freshwater Biology*. 2002;47(9):1660–73.
- Moyo S. Preliminary Estimations of Insect Mediated Transfers of Mercury and Physiologically Important Fatty Acids from Water to Land. *Biomolecules*. 2020;10(1).
- Muehlbauer JD, Collins SF, Doyle MW, Tockner K. How wide is a stream? Spatial extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis. *Ecology*. 2014;95(1):44–55.
- Naiman RJ, Bilby RE, Schindler DE, Helfield JM. Pacific Salmon, Nutrients, and the Dynamics of Freshwater and Riparian Ecosystems. *Ecosystems*. 2002;5(4):399–417.
- Nakano S, Murakami M. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2001 Jan 2;98(1):166–70.
- Paetzold A, Schubert CJ, Tockner K. Aquatic terrestrial linkages along a braided-river: Riparian arthropods feeding on aquatic insects. *Ecosystems* [Internet]. 2005 Nov 1 [cited 2019 Oct 7];8(7):748–59. Available from: <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0004-y>
- Pebesma E. Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal*. 2018;10(1):439.
- Peredo Arce A, Hörrén T, Schletterer M, Kail J. How far can EPTs fly? A comparison of empirical flying distances of riverine invertebrates and existing dispersal metrics. *Ecological Indicators*. 2021;125:107465.

## *Influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques*

- Petersen I, Winterbottom JH, Orton S, Friberg N, Hildrew AG, Spiers DC, et al. Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, U.K. *Freshwater Biol.* 1999 Nov;42(3):401–16.
- Polis GA, Anderson WB, Holt RD. Toward an Integration of Landscape and Food web Ecology: The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 1997;28(1):289–316.
- QGIS Association. QGIS Geographic Information System [Internet]. 2022. Available from: <http://qgis.org>
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2021; Available from: <https://www.R-project.org/>
- Raitif J, Plantegenest M, Roussel JM. From stream to land: Ecosystem services provided by stream insects to agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* [Internet]. 2019 Feb 1 [cited 2019 Oct 9];270–271:32–40. Available from: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880918304365>
- Raitif J, Roussel JM, Olmos M, Piscart C, Plantegenest M. Assessing spatial deposition of aquatic subsidies by insects emerging from agricultural streams. *Science of The Total Environment.* 2022;837:155686.
- Rouault E, Warmerdam F, Schwehr, Kurt, Kiselev, Andrey, Butler, Howard, Łoskot, Mateusz, et al. GDAL. Zenodo; 2022.
- Sabo J, Power M. River-Watershed Exchange: Effects of Riverine Subsidies on Riparian Lizards and Their Terrestrial Prey. *Ecology.* 2002 Jul 1;83:1860–9.
- Sanzone DM, Meyer JL, Marti E, Gardiner EP, Tank JL, Grimm NB. Carbon and nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. *Oecologia* [Internet]. 2003 Jan 1 [cited 2019 Oct 7];134(2):238–50. Available from: <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1113-3>
- Sarremejane R, Cid N, Stubbington R, Datry T, Alp M, Cañedo-Argüelles M, et al. DISPERSE, a trait database to assess the dispersal potential of European aquatic macroinvertebrates. *Scientific Data.* 2020;7(1):386.
- Schindler DE, Smits AP. Subsidies of Aquatic Resources in Terrestrial Ecosystems. *Ecosystems.* 2017;20(1):78–93.
- Stelbrink P, Pinkert S, Brunzel S, Kerr J, Wheat CW, Brandl R, et al. Colour lightness of butterfly assemblages across North America and Europe. *Sci Rep.* 2019 Feb 11;9(1):1760.
- Stenroth K, Polvi LE, Fältström E, Jonsson M. Land-use effects on terrestrial consumers through changed size structure of aquatic insects. *Freshwater Biology.* 2015;60(1):136–49.
- Steyn VM, Mitchell KA, Terblanche JS. Dispersal propensity, but not flight performance, explains variation in dispersal ability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 2016;283(1836):20160905.
- Strahler AN. Hypsometric (area-altitude) analysis of erosional topography. *GSA Bulletin.* 1952;63(11):1117–42.
- Svensson BW. Population Movements of Adult Trichoptera at a South Swedish Stream. *Oikos.* 1974;25(2):157–75.
- Sweaney N, Lindenmayer DB, Driscoll DA. Movement across woodland edges suggests plantations and farmland are barriers to dispersal. *Landscape Ecology.* 2021;37:175–89.
- Tachet H, Richoux P, Bournaud M, Usseglio-Polatera P. Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie. Paris: CNRS Editions; 2000.
- Tonkin JD, Tachamo Shah RD, Shah DN, Hoppeler F, Jähnig SC, Pauls SU. Metacommunity structuring in Himalayan streams over large elevational gradients: the role of dispersal routes and niche characteristics. *Journal of Biogeography.* 2017;44(1):62–74.
- Torgersen CE, Le Pichon C, Fullerton AH, Dugdale SJ, Duda JJ, Giovannini F, et al. Riverscape approaches in practice: perspectives and applications. *Biological Reviews.* 2022;97(2):481–504.
- Uno H. Stream thermal heterogeneity prolongs aquatic-terrestrial subsidy and enhances riparian spider growth. *Ecology.* 2016 Oct;97(10):2547–53.
- Walters DM, Fritz KM, Otter RR. The dark side of Subsidies: Adult stream insect export organic contaminants to riparian Predators. *Ecological Applications.* 2008;18(8):1835–41.
- Wesner JS. Seasonal variation in the trophic structure of a spatial prey subsidy linking aquatic and terrestrial food webs: adult aquatic insects. *Oikos.* 2010;119(1):170–8.
- Williams DD. Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems.* 1997;7(2):105–17.

Williams P, Whitfield M, Biggs J, Bray S, Fox G, Nicolet P, et al. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation* [Internet]. 2004 [cited 2019 Oct 9];115(2):329–41. Available from: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320703001538>

### 3.4.7. Supplementary information

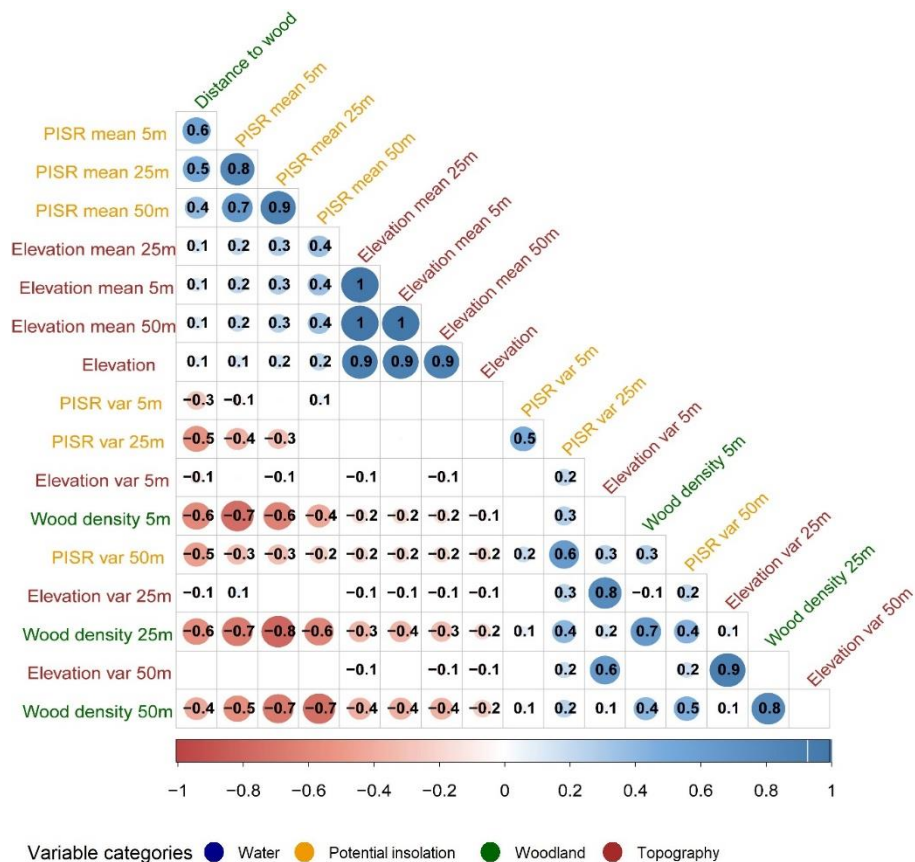
#### Defintion of hydrographic networks

Fourteen hydrographic networks were considered in the analyses. As the hydrographic network usually decreases from spring to summer, we mapped manually all the water bodies at 4 periods (April 12<sup>th</sup>, May 5<sup>th</sup>, May 27<sup>th</sup> and June 29<sup>th</sup>) which correspond to 4 hydrographic networks. Wetland and puddle were not considered. Based on the largest hydrographic network (April 12<sup>th</sup>) we distinguished 3 networks according to the aquatic habitats (the main stream, the tributaries, the ditches with running water and the ditches with standing water and the ponds, **Table S1**). Standing ditches were considered only for the hydrographic networks mapped at the 4 period. We also considered all the hydrographic networks, with and without ponds.

<i>Network</i>	<i>Main stream</i>	<i>Tributaries</i>	<i>Ditches with running water</i>
<i>1</i>	Yes	Yes	Yes
<i>2</i>	Yes	Yes	No
<i>3</i>	Yes	No	No

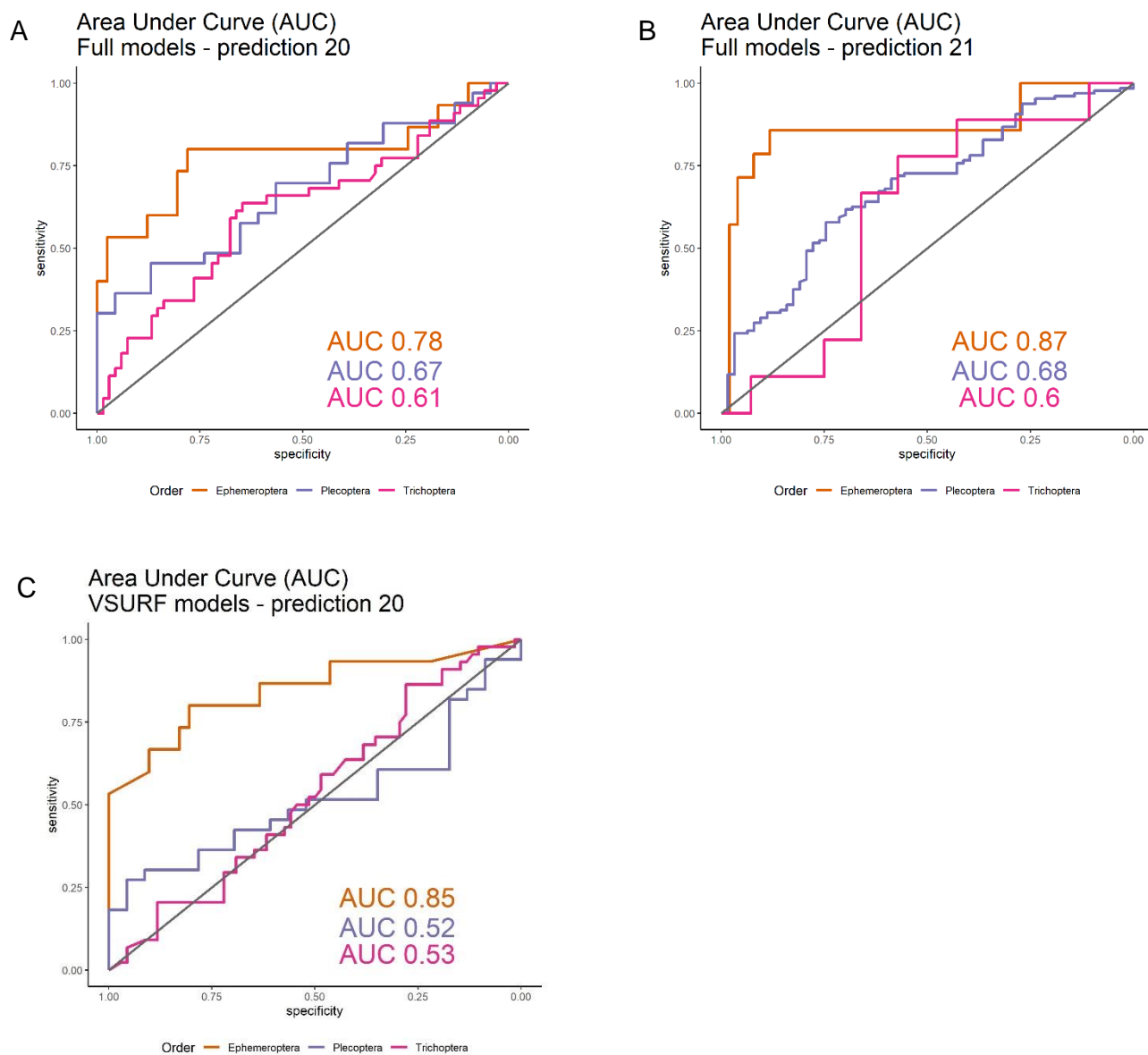
**Table S1. Description of the three hydrographic networks based on the aquatic habitats.**

Abundance of Plecoptera in 2020 is best explained by the network 1 without ponds, (pseudo  $R^2 = 0.43$ ), and in 2021, by the full network surveyed the 27<sup>th</sup> of May, ponds included (pseudo  $R^2 = 0.22$ ). Abundance of Trichoptera in 2020 is best explained by the network surveyed the 5<sup>th</sup> of May, ponds excluded (pseudo  $R^2 = 0.27$ ) and in 2021 by the network 2, ponds included (pseudo  $R^2 = 0.22$ ). Abundance of Ephemeroptera in 2020 is best explained by the network 3 including the main stream only (pseudo  $R^2 = 0.71$ ), and in 2021 by the network 2, ponds excluded (pseudo  $R^2 = 0.55$ ). For Megaloptera, the best network (3) includes the main stream and the ponds (pseudo  $R^2 = 0.63$ ).



**Figure S1. Correlation matrix of variables.** Numbers are the Pearson correlation coefficients. The higher the coefficient, the larger the circle. Squares are blank (*i.e.* no circle) when the coefficient is zero. The colors of the legend represent the 4 categories of variables considered, red for elevation, green for woodland and yellow for the potential insolation.

## Influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques



**Figure S2. Area under the curve (AUC).** For each order, models were calibrated using random forest algorithm. Then the AUC were calculated from the predicted model on environmental variables and order occurrence. A: AUC obtained with all the variables, calibration on dataset of 2021 and prediction on dataset of 2020. B: AUC obtained with all the variables, calibration on dataset of 2020 and prediction on dataset of 2021 dataset. C: AUC obtained from variables selected with the VSURF procedure, calibration on dataset of 2021 and prediction on dataset of 2020. Sensitivity is the proportion of true presence, specificity is the proportion of true absence.

### 3.5. DISCUSSION

Nous avons présenté dans ce chapitre des résultats novateurs concernant le mouvement des insectes aquatiques dans les écosystèmes terrestres. Notre plan d'échantillonnage nous a permis d'étudier l'influence du paysage à l'échelle locale avec une grande précision. Nous avons d'abord montré qu'une bonne définition du réseau hydrographique était primordiale lors de l'étude des mouvements latéraux des insectes aquatiques dans les écosystèmes terrestres. Nous avons également mis en avant des différences de distance d'éloignement à l'eau entre nos données et celles de la littérature. Enfin, nous avons pu prédire la distribution des éphémères et des plécoptères dans les paysages terrestres en fonction de variables environnementales et ainsi mettre en lumière l'*aquaticscape*.

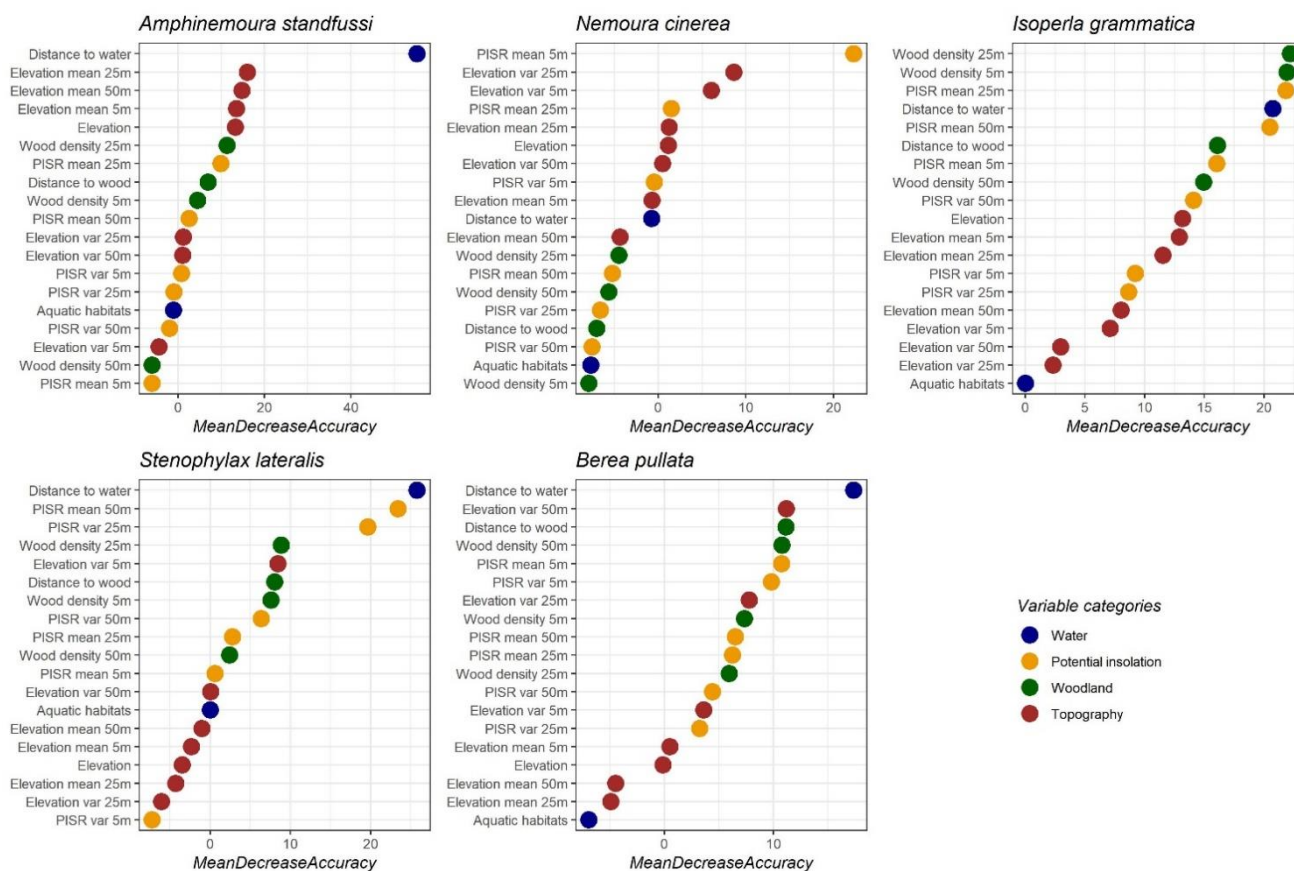


Figure 28 Importance des variables de plusieurs espèces d'insectes aquatiques obtenues par les modèles de *random forest*. Les modèles sont basés sur l'occurrence des insectes aquatiques adultes de la session 1 de 2020. Le *Mean Decrease Accuracy* décrit l'importance des variables dans le modèle et exprime le degré de précision que le modèle perd en excluant chaque variable.



## Influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques

Dans ce chapitre, nous avons fait le choix d'effectuer les analyses au niveau de l'ordre afin d'obtenir un signal général. Néanmoins, les capacités de mouvement varient au sein des ordres (Sarremejane et al. 2020), induisant potentiellement une variation de l'influence des facteurs paysagers. Pour mettre en avant cet aspect, nous avons réalisé une analyse de *random forest* avec les données de la session 1 de 2020, suivant la méthode de la section 3.4.3 *Methods*. Cinq espèces (deux trichoptères et trois plécoptères, dont le taux de présence est supérieur à 0.20), ont été sélectionnées. La distance à l'eau semble être le facteur essentiel pour les deux espèces de trichoptères, mais les autres variables les plus importantes ne sont pas les mêmes selon les espèces (Figure 28). Pour les plécoptères nous constatons également des variations interspécifiques. La présence d'*A. standfussi* semble très reliée à la distance à l'eau, alors que celle de *N. cinerea* semble liée à l'ensoleillement. Pour *I. grammatica*, la distance à l'eau, le boisement et l'ensoleillement sont d'importance égale. Cette analyse préliminaire souligne l'intérêt, pour les futures recherches, d'étudier séparément les différentes espèces.

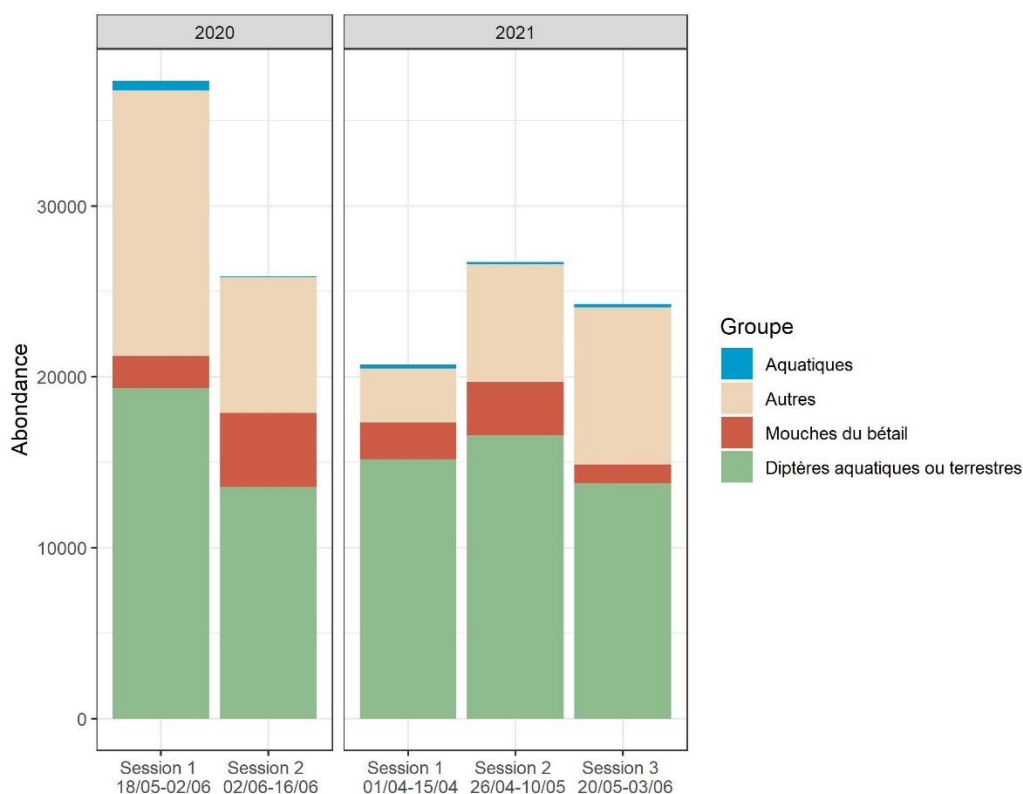


Figure 29 **Abondance de chaque grande catégorie d'insectes**. Les « Aquatiques » sont les EPTM et neuroptères aquatiques (*Sisyra dali*). Les « Mouche du bétail » sont des brachycères, mouches liées à l'élevage bovin et porcin. Les « Diptères aquatiques ou terrestres » sont des diptères non identifiés, majoritairement de petites tailles et potentiellement aquatiques comme les les chironomes et cératopogonidae, les « Autres » représentent l'ensemble des autres insectes volants terrestres.



Nous avons également fait l'impasse sur les diptères aquatiques dans ce chapitre. Ils constituent pourtant une part importante des insectes capturés alors que les insectes aquatiques ne représentent qu'une fraction des insectes volants (Figure 29). Lors du tri préliminaire des insectes capturés sur les *sticky traps*, nous avons séparé les « Mouches du bétail », mouches terrestres que l'on a retrouvées massivement sur certains pièges, les « Aquatiques », sur lesquels ont porté les études de ce chapitre 3, les « Diptères aquatiques ou terrestres » qui incluent de petits diptères aquatiques souvent très abondants comme les Chironomidae ou Chaoboridae, mais aussi potentiellement des diptères terrestres, et les « Autres », qui représentent le reste des insectes terrestres volants. La distinction entre diptères aquatiques et terrestres nécessite d'identifier les individus à la famille ou au genre. Ce travail n'a pu pas être réalisé au cours de cette thèse mais pourrait apporter beaucoup d'informations sur l'ampleur des *subsidies* aquatiques étant donné nombre élevé d'individus. Pour essayer de déterminer si les « diptères aquatiques ou terrestres » sont essentiellement aquatiques et reliés à l'eau, nous avons calculé le pourcentage d'explicativité de la distance de l'eau sur l'abondance des « Diptères aquatiques ou terrestres », en prenant en compte l'ensemble des réseaux hydrographiques en 2021 (avec une régression négative binomiale, sur l'année de 2021). Le meilleur réseau hydrographique n'explique que 3,6 % de leur abondance, ce qui suggère soit que ce groupe est constitué en partie de diptères terrestres, soit que les diptères aquatiques sont répartis sur l'ensemble du site d'étude, indépendamment

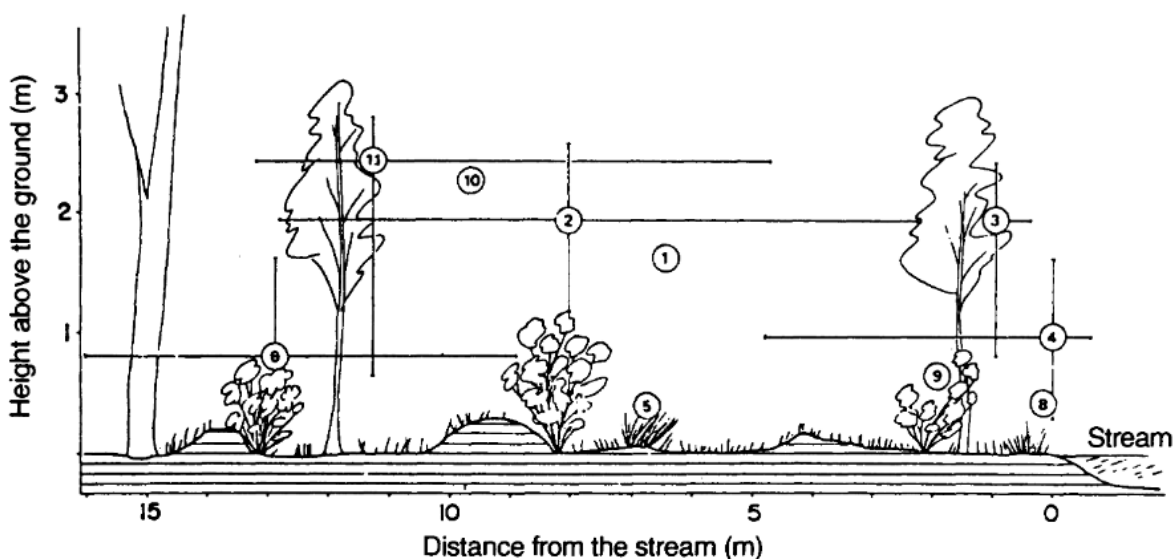


Figure 30 **Distance et hauteur des essaims en fonction des espèces de *Cricotopus* (Chironomidae).** Chaque numéro représente une espèce différente. Issu de Armitage et al. (1995).

## *Influence du paysage sur la distribution des insectes aquatiques*

des zones d'émergence. L'étude du déplacement des diptères aquatiques en milieu terrestre a été commencée par Delettre et Morvan (2000) qui ont montré que la densité du réseau bocager et l'ouverture des milieu influent sur la dispersion des chironomes. Néanmoins, leurs déplacements restent mal connus et de nombreuses interrogations demeurent. Par exemple, la décroissance de leur abondance en fonction de la distance à l'eau est plus complexe à modéliser que celle des éphémères ou des trichoptères (Raitif et al. 2022). Cela pourrait s'expliquer par des cycles de vie variables suivant les espèces, certaines étant aquatiques, d'autres semi-aquatiques et d'autres terrestres (Pinder 1995), par une distance et une hauteur d'essaims différenciées entre les espèces (Figure 30), ou par un schéma de vol différent, avec un mouvement vertical initial plus fort et une perte d'altitude progressive avec la distance à l'eau. Malgré la complexité à identifier les espèces de diptères aquatiques et modéliser leurs déplacements dans les environnements terrestres, ils constituent une part essentielle des *subsidies* aquatiques et font donc naturellement l'objet de la prochaine étape de ces analyses sur les mouvements des insectes aquatiques.

Ce travail comporte certaines limites. Tout d'abord, comme évoqué dans la section 3.4.5 *Discussion*, nous n'avons pas pu faire la distinction entre les facteurs paysagers qui déterminent des zones d'émergence et ceux qui influencent la trajectoire des insectes aquatiques. Dans cette étude, nous avons voulu prédire la distribution globale des insectes aquatiques dans les environnements terrestres, par conséquent les facteurs liés à l'émergence et ceux liés à la trajectoire ont été considérés dans la même façon. Une perspective de ce travail serait d'échantillonner les larves, afin de délimiter précisément les zones d'émergence. Il serait ensuite possible de séparer les variables paysagères liées à l'émergence et celles liées à la trajectoire puis de modéliser, non pas la distribution, mais le mouvement des insectes aquatiques dans les paysages en utilisant par exemple des cartes de résistances pour les variables retenues. Une autre limite de cette étude est notre approche horizontale. En effet, Didham et al. (2012) ont montré qu'il y avait plus d'éphémères et de trichoptères au niveau de la canopée et plus de plécoptères au sol. En effet, une majorité d'insectes aquatiques a tendance à s'élever en altitude après l'émergence (Schindler et Smits 2017), notamment les petites espèces qui constituent le « plancton aérien » (Compton 2002). Le fait de s'élever en altitude après l'émergence augmente les probabilités de dispersion aérienne passive avec le vent (May 2019a) et par conséquent la distance de déplacement. Certaines technologies, comme les suivis radars (van Klink et al. 2022) ou bien les transects de pièges photographiques (Ruczyński et al. 2020) commencent à être appliqués aux insectes et permettraient d'avoir une vision en 3 dimensions des mouvements des insectes aquatiques dans les écosystèmes terrestres.

# DISCUSSION GENERALE

---

Le concept de méta-écosystème intègre de nombreuses branches de l'écologie et de la biologie, de l'écologie du paysage (Gravel et al. 2010b) aux méta-communautés (Guichard 2017), de l'écologie trophique (Klemmer et al. 2020) à la biologie évolutive et aux traits d'histoire de vie (Massol et al. 2017; Raffard et al. 2021), en passant par les différents types d'écosystèmes, souvent associés à un domaine d'étude (Soininen et al. 2015; Spiecker et al. 2016; Bisson et al. 2019). Or, considérer différentes disciplines améliore les perspectives de compréhension d'un phénomène en apportant des types d'explications propres à chacune de ces disciplines (Morange 2012; MacLeod et Nagatsu 2018). Dans cette thèse, nous avons étudié trois aspects du mouvement des insectes aquatiques adultes (énergétique, morphologique et paysager) qui permettent de mieux comprendre le flux aquatique-terrestre dans un contexte de méta-écosystème. La morphologie du vol ouvre une perspective physique, les réserves énergétiques proposent des explications physiologiques tandis que le paysage offre une explication structurelle, dans le sens de Huneman (2010) (Ironside et al. 2018). Jusqu'alors, nous avons surtout mis côte à côte chacun des aspects du mouvement, dans une approche multidisciplinaire (plusieurs domaines juxtaposés autour d'un même thème ; De Landsheere 1992). Dans la suite de cette discussion et sur la base de nos résultats, nous allons intégrer ces trois approches afin de mieux comprendre l'étendue et le rôle des flux d'insectes aquatiques dans les paysages terrestres. Ces flux, éléments centraux du cadre théorique des méta-écosystèmes, sont dus aux mouvements des insectes et connectent les écosystèmes aquatiques aux écosystèmes terrestres. Étudier leurs mouvements, c'est donc mieux comprendre le fonctionnement des méta-écosystèmes et, plus précisément, l'impact des insectes aquatiques dans les écosystèmes terrestres en termes de services écosystémiques (proies, pollinisateurs, fertilisants etc.).

## 4.1. LE MOUVEMENT DES INSECTES AQUATIQUES ADULTES : LIEN ENTRE TRAITS BIOLOGIQUES ET PAYSAGE

### 4.1.1. La morphologie influence-t-elle la qualité des prédictions de distribution ?

L'ampleur des insectes aquatiques en tant que *subsidies* dépend à la fois de la structure spatiale et temporelle du paysage mais également des traits d'histoire de vie des organismes (Little et al. 2022). Au niveau taxonomique de l'ordre, nous avons vu que la difficulté de prédire la présence des trichoptères adultes au sein d'un paysage est vraisemblablement due à leur forte capacité de vol longue distance. Les trichoptères sont très souvent considérés comme de bons volants (Müller-Peddinghaus 2011) et peuvent se déplacer loin de l'eau (Muehlbauer et al. 2014). Ces résultats sont corroborés par notre analyse morphologique (article 2) qui a permis de détailler la façon dont les insectes volent, et l'analyse paysagère (article 4) qui a montré que la distribution à fine échelle des trichoptères dans l'environnement terrestre semble indépendante de la distance à l'eau. La morphologie permet donc de mettre en relation la capacité de déplacement et la distance à l'eau (Lancaster et Downes 2017). De ce fait, la morphologie liée au vol semble indirectement impacter la qualité des prédictions des modèles de distribution. Plus précisément, comme la majorité des trichoptères sont capables de se déplacer loin de l'eau, la distance à l'eau ne permet pas de prédire efficacement leur distribution. Pour des espèces dont la morphologie est moins adaptée au vol sur une longue distance, comme les éphémères (qui ont un vol plutôt lent et agile), la distance à l'eau nous a permis d'obtenir une bonne prédiction de leur distribution. Nous pouvons donc supposer qu'une morphologie liée à un vol court facilite les prédictions des modèles de distribution. Lors de la modélisation des flux d'insectes aquatiques, ces résultats suggèrent qu'il est nécessaire de considérer les capacités de mouvements des insectes étudiés (Kopp et Allen 2021). À noter que les plécoptères et les diptères ont une morphologie liée au vol variable en fonction des espèces. Afin d'améliorer la qualité des prédictions, il serait intéressant de considérer non pas le niveau taxonomique de l'ordre, mais celui de la famille ou du genre.

#### 4.1.2. Relation entre la distance à l'eau et le type de mouvement

Il a été mis en évidence que les syndromes de dispersion<sup>8</sup> affectent les propriétés des méta-écosystèmes (Raffard et al. 2021). Cependant, d'autres mouvements que la dispersion sont à inclure dans les méta-écosystèmes, comme les mouvements liés au cycle de vie et la reproduction, et ceux liés à la recherche de nourriture (Gounand et al. 2018). Dans le chapitre 2, nous avons vu que la reproduction et plus précisément la formation d'essaims, était très liée aux réserves énergétiques des insectes et dans une moindre mesure à leur morphologie (article 2). Les essaims se forment généralement près de l'eau (Figure 30) et constituent de large groupes, parfois jusqu'à plusieurs milliers d'individus (Sullivan 1981). Les mouvements liés aux cycles de vie et à la reproduction des insectes aquatiques sont majoritaires et correspondent à des *subsidies* proches de l'eau (Dreyer et Gratton 2014). Ce phénomène pourrait fortement limiter la dispersion des insectes et ainsi expliquer que l'abondance des individus diminue avec l'éloignement à la population source lors du transfert dans la matrice paysagère (Encadré 1) (Nathan et al. 2012). Ainsi, nous pouvons supposer que le type de mouvement, comme la dispersion ou le cycle de vie, est associé à l'abondance en fonction de la distance à la source d'émergence (Figure 31). Les mouvements liés à la recherche de nourriture pourraient également être inclus puisque le mode d'alimentation des adultes induit leur mouvement. De plus, l'intégration du mouvement lié à la recherche de nourriture peut être importante pour prendre en compte le rôle des insectes aquatiques en tant que pollinisateurs ou prédateurs. Les distances liées aux différents types de mouvements sont variables en fonction des espèces, des ordres et du paysage. Pour une espèce donnée, le mouvement lié à la reproduction d'un individu peut-être initiateur de sa dispersion (Armitage 1995) ou au contraire limiter son mouvement en restant à proximité de l'eau pour certaines espèces qui forment des essaims. Nous avons également pu montrer que certaines morphologies et certaines réserves énergétiques étaient associées à un type de mouvement. Les types de mouvements sont eux-mêmes associés à une certaine distance de la source d'émergence des insectes aquatiques. Étudier les interactions entre ces mouvements, les traits d'histoires de vie et l'environnement permettrait de mieux comprendre l'intégration des insectes aquatiques au sein des écosystèmes terrestres.

---

<sup>8</sup> Syndrome de dispersion : suite de traits phénotypiques corrélés à la dispersion (Raffard et al. 2021)

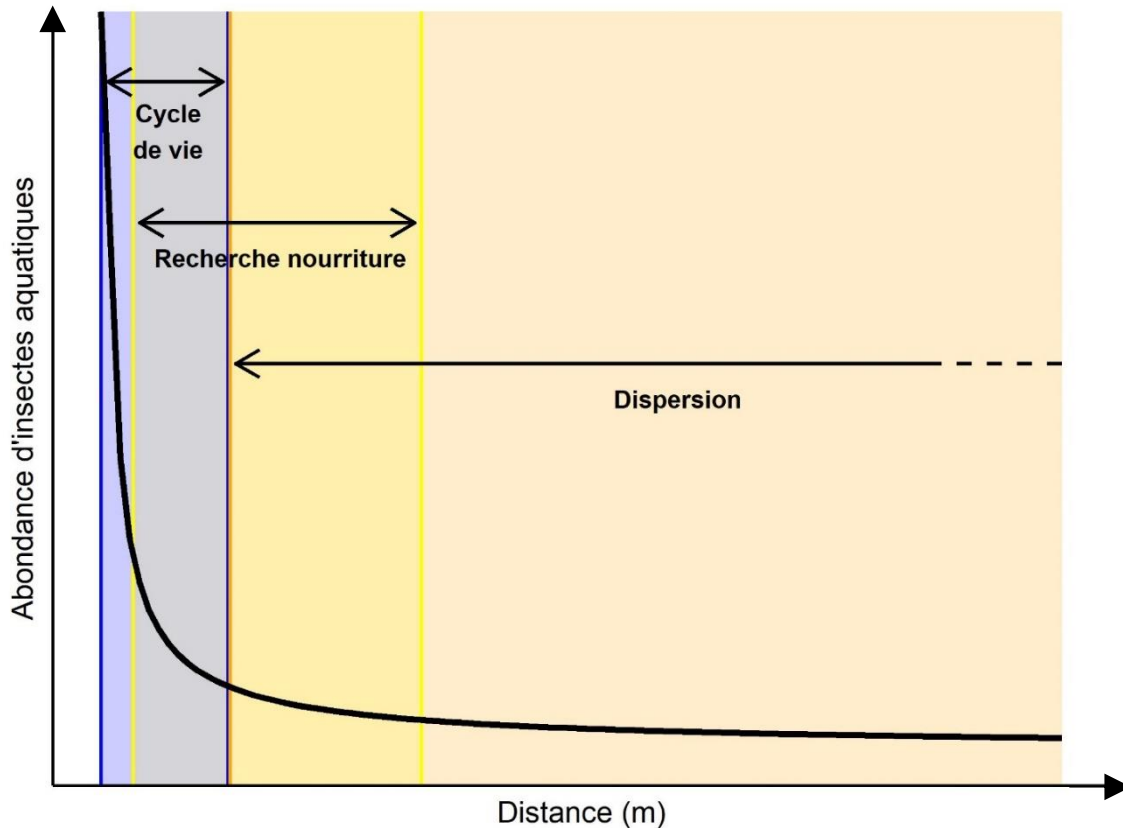


Figure 31 **Schéma théorique de la distribution de l'abondance des insectes aquatiques en fonction de la distance à l'eau.** Les principaux types de mouvements sont représentés suivant la distance, mouvements liés au cycle de vie (comme la reproduction), à la recherche de nourriture et à la dispersion. Inspirés de Baguette et al. (2014).

## 4.2. INTEGRATION DES INSECTES AQUATIQUES DANS LES ECOSYSTEMES TERRESTRES : « AQUATICSCAPE »

L'« *aquaticscape* » est une notion introduite dans cette thèse. Il s'agit d'une combinaison du *riverscape* (Haslam 2008; Torgersen et al. 2022), du *pondscape* (Boothby 1997; Fehlinger et al. 2022), et de la largeur biologique des cours d'eau (Muehlbauer et al. 2014; Gurnell et al. 2016). Cette notion s'inclue naturellement dans le cadre d'un méta-écosystème. L'intérêt de l'*aquaticscape* est de considérer tous les éléments aquatiques au sein d'un paysage, leur diversité, leurs dynamiques temporelles, leurs connectivités et leurs emprises sur les écosystèmes terrestres.

#### 4.2.1. Abondance des insectes aquatiques dans les écosystèmes terrestres

Dans l'introduction, nous avons vu que les insectes aquatiques avaient différents rôles dans les écosystèmes terrestres et fournissaient des services écosystémiques pour l'agriculture (Raitif et al. 2019). Or, l'importance de ces rôles est associée à la productivité en insectes aquatiques, qui est très variable en fonction des sites et des années (Banks et al. 2007; Cheney et al. 2019; Finn et al. 2022). Dans cette thèse, nous n'avons pas mesuré directement la productivité. Néanmoins, l'abondance des EPTMs nous a permis de visualiser des variations d'émergence des insectes aquatiques. Les abondances diffèrent fortement entre les années 2020 et 2021, mais également au sein de l'année 2020 (Figure 26). De plus, nous avons mis en évidence une variation des sources d'émergence en fonction des ordres. L'ampleur de l'*aquaticscape* via l'émergence des insectes aquatiques dans les écosystèmes terrestres apparaît donc variable temporellement et spatialement. La variation saisonnière est une dynamique mise en évidence dans d'autres études, comme nous l'avons vu dans la section B.2. *Rôles dans les écosystèmes terrestres*. Même si dans notre étude les EPTMs sont beaucoup moins nombreux que les autres insectes volants (Figure 29), ils constituent 2,1 % de l'abondance des insectes capturés (« Diptères aquatiques ou terrestres » non inclus), alors qu'ils sont issus d'une zone spatiale beaucoup plus réduite (suivant les réseaux hydrographiques, entre 0,4 % et 1,1 % de la zone d'étude). Ce résultat est du même ordre de grandeur que celui de Raitif et al. (2022), qui ont trouvé 8 % d'insectes aquatiques sur leurs *sticky traps*, dont 7 % de Chironomidae. En revanche, d'autres études ont trouvé une proportion d'insectes aquatiques plus importante issue de ruisseaux, en Suède 43 % entre 0 à 100 m de la rive (Carlson et al. 2016) et aux États-Unis 41 % entre 0 et 40 m (Wesner 2010). Dans ces études, la majorité des insectes aquatiques sont des diptères, qui peuvent potentiellement émerger d'autres milieux aquatiques que les ruisseaux. Ces fortes disparités peuvent être dues à la présence d'autres sources d'émergence, mais également à un contexte paysager comprenant moins de zones agricoles que le contexte breton.

#### 4.2.2. Distribution dans les écosystèmes terrestres

Un des apports majeurs de cette thèse est d'avoir pu réaliser des cartes de probabilité de présence des éphémères et des plécoptères en fonction de différents éléments paysagers. L'originalité



de cette approche réside dans la méthode de modélisation. Au lieu d'avoir une courbe de décroissance de l'abondance en fonction de la distance à l'eau, nous pouvons prédire la probabilité de présence en termes d'étendue et de surface, ce qui nous donne une distribution probable des insectes aquatiques dans les paysages terrestres. L'estimation de la distribution des insectes aquatiques ouvre de nombreuses applications. Comme nous l'avons vu, un grand nombre d'étude a cherché à quantifier le dépôt d'insectes aquatiques avec la distance à l'eau (par exemple Jackson et Fisher 1986; Gratton et Vander Zanden 2009; Raitif et al. 2022). Nos résultats permettraient d'estimer la biomasse d'insectes aquatiques par surface en fonction des éléments paysagers et de la répartition des milieux aquatiques. En plus d'avoir un intérêt pour calculer le dépôt d'insectes et donc la fertilisation, les cartes de distribution potentielle donnent des indications sur les zones où les insectes aquatiques auraient le plus d'impact dans les écosystèmes terrestres en tant que *subsidies*, proies, prédateurs ou pollinisateurs. Afin de vérifier si la prédiction d'occurrence des insectes aquatiques est reliée à leur abondance, nous avons analysé les corrélations entre les valeurs des cartes de prédictions et les abondances d'éphémères et de plécoptères issues de notre jeu de donnée de 2021. Nous avons trouvé des corrélations moyennes entre abondance et probabilité de présence prédite,  $\rho = 0,56$  pour les plécoptères et  $\rho = 0,48$  pour les éphémères. Ces résultats préliminaires indiquent qu'il est possible de prédire partiellement l'abondance d'insectes aquatiques dans les paysages terrestres à partir de leur occurrence. Cela est prometteur car les données d'occurrences sont souvent plus répandues et plus accessibles que les données d'abondances (Hampton et al. 2013). En se concentrant uniquement sur l'occurrence des insectes aquatiques adultes, nous avons pu mettre en lumière qu'ils représentaient une extension biologique de *l'aquaticscape* en occupant possiblement une surface importante des environnements terrestres.

### 4.2.3. Qualité nutritionnelle

En plus des rôles écologiques et des services écosystémiques qu'ils rendent, les insectes aquatiques sont également connus pour être plus riches en certains PUFA (acides gras polyinsaturés) que les arthropodes terrestres (Martin-Creuzburg et al. 2017). La valeur nutritionnelle supérieure des insectes aquatiques est souvent mesurée par la quantité de triglycérides et la composition en PUFA (Mathieu-Resuge et al. 2021; Twining et al. 2021). Or, la quantité de triglycérides diminue avec la durée de vol (Williams et Robertson 2008), et notamment chez les éphémères lors de la formation

## *Discussion Générale*

d'essaims (Sartori et al. 1992; Daley et al. 2011). Nous avons mis en évidence que les mâles des taxons qui forment des essaims ont plus de triglycérides que leurs femelles (article 1). Nous pouvons faire l'hypothèse que la diminution en triglycérides lors du vol en essaim des mâles ne concerne pas uniquement les éphémères, mais l'ensemble des espèces qui forment des essaims. Les mâles qui essaient constitueraient donc une nourriture qualitativement plus faible pour les prédateurs terrestres (car moins de triglycérides et donc moins de PUFA). Nous avons également montré que les taxons qui dispersaient peu avaient plus de triglycérides que les disperseurs actifs et passifs. Les insectes aquatiques restant près de l'eau seraient potentiellement plus riches en PUFA à l'émergence. Enfin, nous pouvons également faire l'hypothèse que les individus qui se déplacent loin de l'eau ont utilisé leurs réserves de triglycérides en tant que carburant pour le vol, et ont donc moins de PUFA. Ces hypothèses mettent en perspective que la qualité nutritionnelle des insectes aquatiques en tant que proies varie en fonction du type de mouvement, du sexe et de la distance à l'eau. De plus, cette qualité nutritionnelle semble optimale lors de l'émergence puis décroît avec le temps passé en vol. Ainsi, si l'emprise des flux d'insectes aquatiques peut aller jusqu'à 550 m (Muehlbauer et al. 2014), et occuper jusqu'à 46 % de la surface d'un territoire (probabilité de présence supérieure à 0,75 pour les plécoptères, article 4), la décroissance de l'abondance avec la distance est possiblement doublée d'une décroissance de qualité nutritionnelle. Ce résultat est à relativiser car la plupart des espèces d'insectes aquatiques se déplacent dans les environnements terrestres pour se nourrir (Lancaster et Downes 2013) et peuvent donc reconstituer des réserves énergétiques. Au vu de ces résultats, nous pouvons supposer qu'une cartographie de la qualité nutritionnelle des insectes aquatiques seraient différente de la cartographie de la probabilité de présence modélisée lors de cette thèse.

# CONCLUSION

---

Cette thèse a permis de mettre en lumière le fait que les traits biologiques liés au vol et les traits d'histoire de vie liés à la dispersion des insectes aquatiques émergents ne sont pas entièrement corrélés. Certains insectes morphologiquement adaptés au vol longue distance ne sont pas connus pour disperser activement. Les stratégies de dispersion (aérienne active, aérienne passive ou faible dispersion) sont associées aux réserves énergétiques, mais paradoxalement, les taxons avec une forte affinité pour la dispersion (active ou passive) n'ont pas forcément plus de réserve énergétique à l'émergence que ceux dispersant peu. Cela suggère qu'il existe des compromis adaptatifs au niveau spécifique entre les tendances à disperser et une forte contrainte énergétique pour les espèces peu enclines à disperser. Nous avons pu mettre en évidence que le type de mouvement (lié à la dispersion ou au cycle de vie) semblait lié aux traits biologiques. La majorité des trichoptères sont morphologiquement adaptés au vol longue distance, tandis que les éphémères et la majorité des diptères sont plutôt adaptés pour le vol en essaims. Néanmoins, des espèces qui forment des essaims ne partagent pas forcément les mêmes caractéristiques morphologiques, comme certaines espèces de trichoptères. Les mâles des espèces qui forment des essaims ont tous plus de triglycérides (substrat qui permet de stocker le plus d'énergie pour une masse donnée) que leurs femelles. Cela suggère que les mouvements liés à la reproduction contraignent énormément le type de réserve énergétique à utiliser. Par ailleurs, nous avons vu qu'il était nécessaire de délimiter les sources d'émergence des insectes aquatiques lorsque l'on souhaite modéliser la distribution des insectes aquatiques dans les paysages terrestres. La distance à l'eau est le principal facteur influençant leur distribution, mais en fonction des ordres, considérer l'altitude, la densité de boisement et l'ensoleillement potentiel permet de mieux prédire la distribution des insectes aquatiques adultes dans le paysage. À l'échelle du paysage, nous avons mis en évidence qu'une vaste superficie des environnements terrestres était atteinte par les insectes aquatiques. Pour cette raison, nous avons proposé la notion d'*aquaticscape* qui intègre tous les milieux aquatiques d'un paysage et leur emprise sur les écosystèmes terrestres adjacents. Les mouvements des insectes aquatiques dans les écosystèmes terrestres résultent de multiples compromis en fonction du type de mouvement, lui-même lié à la morphologie et aux réserves énergétiques mais aussi aux facteurs paysagers. La généralisation de ces mouvements et donc de l'*aquaticscape* passe par la compréhension des liens entre les traits biologiques et l'environnement, ce qui permettrait de mieux cerner leur rôle et l'étendue des connexions au sein des méta-écosystèmes.

# LIMITES ET PERSPECTIVES

---

Les analyses effectuées sur la morphologie et les réserves énergétiques sont des approches descriptives et corrélatives. Dans cette étude, nous avons pu mettre en évidence des relations entre traits biologiques et mouvements, mais nous n'avons pas établi de lien causal. En effet, nous avons d'abord utilisé un raisonnement par analogie, en appliquant des connaissances existantes sur le vol des insectes aux insectes aquatiques, puis un raisonnement abductif qui consiste à inférer des causes probables à un fait observé (Cariou 2019). Cette démarche nous a permis d'améliorer les connaissances fondamentales sur les insectes aquatiques adultes. Pour passer d'une approche abductive à déductive et mettre en évidence des causalités entre morphologie, réserves énergétiques et mouvements, il serait intéressant de mettre en place des expériences contrôlées avec un appareil, le « *flight mill* », qui permet de faire voler un insecte en mesurant différents paramètres (Attisano et al. 2015). Cela permettrait de déterminer les substrats énergétiques utilisés pour le vol en fonction des espèces. De plus, il serait possible d'effectuer des mesures de respirométrie afin de mesurer l'activité métabolique lors du vol et comparer ces résultats en fonction de la morphologie des insectes.

Les analyses morphologiques, énergétiques et paysagères ne sont pas entièrement basées sur les mêmes espèces et le même niveau taxonomique. Ce manque de cohérence a limité la portée de la discussion conjointe des trois approches utilisées dans cette thèse. Une des perspectives de ce travail serait de compléter les analyses morphologiques et physiologiques pour les espèces capturées lors de l'étude sur le paysage afin de réaliser une analyse fonctionnelle et taxonomique de la distribution des insectes aquatiques dans le paysage. L'objectif d'une telle analyse serait de mettre en relation le paysage, notamment la distance à l'eau, avec les traits morphologiques et physiologiques. Cela permettrait de vérifier par exemple que les espèces d'insectes aquatiques adaptées au vol longue distance se déplacent plus loin de l'eau que celles adaptées au vol court.

Une autre perspective de ce travail de thèse serait de compléter l'image de la théorie du mouvement (Figure 21). Dans cette thèse, nous nous sommes concentrées sur les capacités de mouvement (la morphologie et la physiologie) et l'influence des facteurs externes (le paysage). Néanmoins, d'autres facteurs peuvent influencer les trajectoires des organismes. La motivation de départ, inférée de la propension au vol (Steyn et al. 2016) et la capacité à se diriger dans l'espace (Turlure et al. 2016) pourraient apporter des informations sur les variations des mouvements entre les

## Limites et perspectives

espèces et déterminer le chemin emprunté. Cela permettrait également de mieux comprendre l'influence des éléments paysagers et l'échelle à laquelle les insectes aquatiques peuvent percevoir ces éléments.

Les insectes aquatiques ont été largement étudiés *via* le prisme des ruisseaux. Cette thèse invite à considérer l'ensemble des éléments aquatiques dans le paysage, ainsi que leur temporalité. La prise en compte des étangs, fossés et autres petits milieux aquatiques semble déterminante dans la compréhension des flux aquatiques terrestres (Dreyer et Gratton 2014; Boix et al. 2017; Cunillera-Montcusí et al. 2020; Lewis-Phillips et al. 2020). À cause de leur taille, ces milieux aquatiques sont particulièrement vulnérables face au réchauffement climatique (Williams et al. 2004; Davies et al. 2010; Clarke 2015). Il est donc nécessaire de comprendre leur importance, d'une part en tant que « *hotspot* » de biodiversité, mais également en tant que sources d'insectes aquatiques émergents, et de saisir tous les rôles écologiques qui leurs sont associés (Fehlinger et al. 2022). Prendre en compte les diptères aquatiques et semi-aquatiques dans les prochaines études sur le paysage pourrait justement permettre de considérer l'ensemble de milieux aquatiques. En effet, en fonction des espèces, les larves de diptères peuvent occuper des milieux temporaires, grâce à leur cycle de vie rapide (Williams 1996) ou à leur résistance à la sécheresse (Lancaster et Downes 2013), des milieux lenticules et lotiques permanents ainsi que des zones humides (Keiper et al. 2002). Ce travail permettrait de mieux comprendre la distribution et le mouvement des insectes aquatiques dans les paysages et plus globalement l'étendu et l'intensité des flux aquatiques-terrestres.

À l'instar des insectes terrestres, les insectes aquatiques subissent de grandes pressions dues à l'agriculture, la pollution, l'anthropisation et le réchauffement climatique (Kaunisto et al. 2016). L'essentiel de la littérature répertoriant les menaces pesant sur les insectes aquatiques concernent leur stade larvaire (Alexander 2018a). Ces menaces peuvent avoir des implications sur les adultes comme la productivité des insectes aquatiques, leur composition taxonomique et leur phénologie d'émergence, affectant directement leurs populations et communautés et donc l'ampleur *subsidies* aquatiques dans les écosystèmes terrestres (Larsen et al. 2016; Nash et al. 2021). Les adultes sont également touchés directement par des stressseurs, notamment la pollution lumineuse (Perkin et al. 2011). Les lumières artificielles ont des effets délétères sur les insectes aquatiques adultes (Owens et al. 2020). Près des rives elles peuvent agir comme une barrière pour la dispersion (Perkin et al. 2014) car les insectes attirés par la lumière restent à proximité de ces sources lumineuses. D'un autre côté, les lumières peuvent aussi attirer des insectes jusqu'à 5 km de la rive (Kovats et al. 1996), ce qui induit un mouvement et par conséquent une dépense d'énergie importante. Les lumières ont donc un effet

## *Limites et perspectives*

barrière et attracteur, perturbant ainsi les mouvements normaux des insectes aquatiques adultes (Owens et al. 2020). Les conséquences sont multiples et peuvent avoir des effets sur les connexions entre les populations, sur leur taille et sur le fonctionnement des écosystèmes (Perkin et al. 2011). Les insectes aquatiques adultes apparaissent plus vulnérables que les insectes terrestres volants (Perkin et al. 2014) car ils dépendent fortement des signaux de lumière polarisée pour localiser les plans d'eau nécessaires à la ponte et à l'accouplement (Horváth et Csabai 2014). Lorsque les objets artificiels (par exemple, l'asphalte, les vitres, les voitures) sont au moins aussi efficaces pour polariser la lumière que les plans d'eau naturels (Horváth et Csabai 2014), les insectes aquatiques peuvent préférer pondre sur ces surfaces où leurs œufs ne peuvent pas éclore (Száz et al. 2016; Fraleigh et al. 2021). Ces menaces risquent de modifier les flux aquatiques-terrestres et l'ensemble des réseaux trophiques riverains (Sullivan et al. 2019). Les modélisations de la distribution des insectes aquatiques et l'étude de leur mouvement ouvrent des perspectives pour prendre en compte ces menaces et proposer des solutions de gestion.

# BIBLIOGRAPHIE

---

- Abelho M, Descals E. Litter movement pathways across terrestrial–aquatic ecosystem boundaries affect litter colonization and decomposition in streams. *Functional Ecology*. 2019;33(9):1785-97.
- Adler PH, Courtney GW. Ecological and Societal Services of Aquatic Diptera. *Insects*. 2019;10(3):70.
- Akamatsu F, Toda H, Okino T. Food source of riparian spiders analyzed by using stable isotope ratios: Food source of riparian spiders. *Ecological Research*. 2004;19(6):655-62.
- Akutsu T, Morse DH. Male morphology, performance and female mate choice of a swarming insect. *Ecological Entomology*. 2020;45(5):1080-7.
- Albrecht GH, Gelvin BR, Hartman SE. Ratios as a size adjustment in morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*. 1993;91(4):441-68.
- Alexander AC. Understanding Perturbation in Aquatic Insect Communities under Multiple Stressor Threat. In: Shah MM, Sharif U, éditeurs. *Insect Science-Diversity, Conservation and Nutrition*. London: IntechOpen; 2018a.
- Alexander DE. A century and a half of research on the evolution of insect flight. *Arthropod Structure & Development*. 2018b;47(4):322-7.
- Alp M, Keller I, Westram AM, Robinson CT. How river structure and biological traits influence gene flow: a population genetic study of two stream invertebrates with differing dispersal abilities. *Freshwater Biology*. 2012;57(5):969-81.
- Alp M, Peckarsky BL, Bernasconi SM, Robinson CT. Shifts in isotopic signatures of animals with complex life-cycles can complicate conclusions on cross-boundary trophic links. *Aquatic Sciences*. 2013;75(4):595-606.
- Amat I, Besnard S, Foray V, Pelosse P, Bernstein C, Desouhant E. Fuelling flight in a parasitic wasp: which energetic substrate to use? *Ecological Entomology*. 2012;37(6):480-9.
- Amédégnato C, Devriese H. Global diversity of true and pygmy grasshoppers (Acridomorpha, Orthoptera) in freshwater. *Hydrobiologia*. 2008;595(1):535-43.
- Andrade VS, Wiegand C, Pannard A, Gagneten AM, Pédrot M, Bouhnik-Le Coz M, et al. How can interspecific interactions in freshwater benthic macroinvertebrates modify trace element availability from sediment? *Chemosphere*. 2020;245:125594.
- Armitage PD. Behaviour and ecology of adults. In: Armitage PD, Cranston PS, Pinder LCV, éditeurs. *The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges*. Dordrecht: Springer Netherlands; 1995. p. 194-224.



## *Bibliographie*

- Arnott A, Emmerson M, Caplat P, Reid N. Aerial invertebrate functional groups respond to landscape composition with only detritivores and predators responding to agri-environment scheme management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2021;322:107664.
- Asplen MK. Dispersal strategies in terrestrial insects. *Current Opinion in Insect Science*. 2018;27:16-20.
- Aspöck U, Plant JD, Nemeschkal HL. Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). *Systematic Entomology*. 2001;26(1):73-86.
- Attisano A, Murphy JT, Vickers A, Moore PJ. A Simple Flight Mill for the Study of Tethered Flight in Insects. *Journal of Visualized Experiments*. 2015;106:e53377.
- Baguette M, Stevens VM, Clobert J. The pros and cons of applying the movement ecology paradigm for studying animal dispersal. *Movement Ecology*. 2014;2(1):13.
- Banks JL, Li J, Herlihy AT. Influence of clearcut logging, flow duration, and season on emergent aquatic insects in headwater streams of the Central Oregon Coast Range. *Journal of the North American Benthological Society*. 2007;26(4):620-32.
- Bartels P, Cucherousset J, Steger K, Eklöv P, Tranvik LJ, Hillebrand H. Reciprocal subsidies between freshwater and terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics. *Ecology*. 2012;93(5):1173-82.
- Battin TJ, Kaplan LA, Findlay S, Hopkinson CS, Marti E, Packman AI, et al. Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks. *Nature Geoscience*. 2008;1(2):95-100.
- Bauernfeind E, Soldán T. *The Mayflies of Europe (Ephemeroptera)*. Leiden: Brill; 2013.
- Baxter CV, Fausch KD, Carl Saunders W. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones: Prey subsidies link stream and riparian food webs. *Freshwater Biology*. 2005;50(2):201-20.
- Belyaev OA, Farisenkov SE. A Study on Allometry of Wing Shape and Venation in Insects. Part 2. Diptera. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 2019;74(1):7-14.
- Bennett AMR. Global diversity of hymenopterans (Hymenoptera; Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*. 2008;595:529-34.
- Berwaerts K, Van Dyck H, Aerts P. Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology*. 2002;16(4):484-91.
- Bhat SS, Zhao J, Sheridan J, Hourigan K, Thompson MC. Aspect ratio studies on insect wings. *Physics of Fluids*. 2019;31(12):121301.
- Bisson A, Boudsocq S, Casenave C, Barot S, Manlay RJ, Vayssières J, et al. West African mixed farming systems as meta-ecosystems: A source-sink modelling approach. *Ecological Modelling*. 2019;412:108803.

## *Bibliographie*

- Boix D, Caria MC, Gascon S, Mariani MA, Sala J, Ruhi A, et al. Contrasting intra-annual patterns of six biotic groups with different dispersal mode and ability in Mediterranean temporary ponds. *Marine and Freshwater Research*. 2017;68(6):1044-60.
- Bomphrey RJ, Nakata T, Henningsson P, Lin HT. Flight of the dragonflies and damselflies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*. 2016;371(1704):20150389.
- Boothby J. Pond conservation: towards a delineation of pondscape. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 1997;7(2):127-32.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. Cluster Analysis. In: Borcard D, Gillet F, Legendre P, éditeurs. *Numerical Ecology with R*. New York: Springer; 2011. p. 53-114. (Use R).
- Boussard H, Baudry J. Chloé4.0: A software for landscape pattern analysis [Internet]. 2017. Disponible sur: <https://www6.rennes.inrae.fr/bagap/PRODUCTIONS/Logiciels>
- Bowden J, Dean GJW. The Distribution of Flying Insects in and Near a Tall Hedgerow. *Journal of Applied Ecology*. 1977;14(2):343-54.
- Bradford MM. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*. 1976;72(1):248-54.
- Briers RA, Cariss HM, Gee JHR. Dispersal of adult stoneflies (Plecoptera) from upland streams draining catchments with contrasting land-use. *Fundamental and Applied Limnology*. 2002;155(4):627-44.
- Burkhardt W, Voshell J, Eldridge J, Oakes T. Dispersal of Radionuclides from a Contaminated Pond by Emerging Aquatic Insects. *Health Physics*. 1983;45(1):222-222.
- Bursell E. Aspects of the metabolism of amino acids in the tsetse fly, *Glossina* (Diptera). *Journal of Insect Physiology*. 1963;9(4):439-52.
- Burt ET, Perry RJO, McLachlan AJ. Feeding and sexual dimorphism in adult midges (Diptera: Chironomidae). *Ecography*. 1986;9(1):27-32.
- Cariou JY. *Histoire des démarches scientifiques: de l'Antiquité au monde contemporain*. Paris: Éditions matériologiques; 2019. (Collection « Histoire des sciences et des techniques »).
- Carlson PE, McKie BG, Sandin L, Johnson RK. Strong land-use effects on the dispersal patterns of adult stream insects: implications for transfers of aquatic subsidies to terrestrial consumers. *Freshwater Biology*. 2016;61(6):848-61.
- Carscallen WMA, Romanuk TN. Structure and robustness to species loss in Arctic and Antarctic ice-shelf meta-ecosystem webs. *Ecological Modelling*. 2012;245:208-18.
- Caudill CC. Measuring dispersal in a metapopulation using stable isotope enrichment: high rates of sex-biased dispersal between patches in a mayfly metapopulation. *Oikos*. 2003;101(3):624-30.

## *Bibliographie*

- Chapin FS, Matson PA, Vitousek PM. The Ecosystem Concept. In: Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer New York; 2011. p. 3-22.
- Chen Y, Ma K, Wood RJ. Influence of wing morphological and inertial parameters on flapping flight performance. In: 2016 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS). 2016. p. 2329-36.
- Cheney KN, Roy AH, Smith RF, Dewalt RE. Effects of Stream Temperature and Substrate Type on Emergence Patterns of Plecoptera and Trichoptera From Northeastern United States Headwater Streams. Murphy S, éditeur. Environmental Entomology. 2019;48(6):1349-59.
- Chown SL, Gaston KJ. Body size variation in insects: a macroecological perspective. Biological Reviews. 2010;85(1):139-69.
- Clarke SJ. Conserving freshwater biodiversity: The value, status and management of high quality ditch systems. Journal for Nature Conservation. 2015;24:93-100.
- Collier KJ, Smith BJ. Dispersal of adult caddisflies (Trichoptera) into forests alongside three New Zealand streams. 1998;13.
- Combes SA, Gagliardi SF, Switzer CM, Dillon ME. Kinematic flexibility allows bumblebees to increase energetic efficiency when carrying heavy loads. Science Advances. 2020;6(6):eaay3115.
- Compton S. Sailing with the wind: dispersal by small flying insects. In: Bullock JM, Kenward R, Hails R, éditeurs. Dispersal Ecology: 42nd Symposium of the British Ecological Society. First edition. Malden, MA: Blackwell Pub; 2002.
- Conrad O, Bechtel B, Bock M, Dietrich H, Fischer E, Gerlitz L, et al. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. Geoscientific Model Development. 2015;8(7):1991-2007.
- Coppa G, Tachet H. Liste faunistique des Trichoptères de France [Internet]. 2022 [cité 25 août 2022]. Disponible sur: <https://www.opie-benthos.fr>
- Córdoba-Aguilar A. Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research. Oxford University Press; 2008.
- Courtney GW, Pape T, Skevington JH, Sinclair BJ. Biodiversity of Diptera. In: Footitt RG, Adler PH, éditeurs. Insect Biodiversity. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd; 2017. p. 229-78.
- Cover MR, Resh VH. Global diversity of dobsonflies, fishflies, and alderflies (Megaloptera; Insecta) and spongillafly, nevrorthids, and osmylids (Neuroptera; Insecta) in freshwater. Hydrobiologia. 2008;595(1):409-17.
- Crawford LA, Keyghobadi N. Flight morphology corresponds to both surrounding landscape structure and local patch conditions in a highly specialized peatland butterfly (*Lycaena epixanthe*). Ecological Entomology. 2018;43(5):629-39.

## Bibliographie

- Cunillera-Montcusí D, Boix D, Sala J, Compte J, Tornero I, Quintana XD, et al. Large- and small-regional-scale variables interact in the dispersal patterns of aquatic macroinvertebrates from temporary ponds. *Aquatic Ecology*. 2020;54(4):1041-58.
- Daley JM, Corkum LD, Drouillard KG. Aquatic to terrestrial transfer of sediment associated persistent organic pollutants is enhanced by bioamplification processes. *Environ Toxicol Chem*. sept 2011;30(9):2167-74.
- Datry T, Larned ST, Fritz KF, Bogan MT, Wood P, Meyer E, et al. Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence. *Ecography*. 2014;37(1):94-104.
- Davies BR, Biggs J, Williams PJ, Lee JT, Thompson S. A comparison of the catchment sizes of rivers, streams, ponds, ditches and lakes: implications for protecting aquatic biodiversity in an agricultural landscape. In: Oertli B, Céréghino R, Biggs J, Declerck S, Hull A, Miracle MR, éditeurs. *Pond Conservation in Europe*. Dordrecht: Springer Netherlands; 2010. p. 7-17. (Developments in Hydrobiology 210).
- De Figueroa JMT, Palomino-Morales JA, Luzón-Ortega JM. Spatial distribution on river banks of *Isoperla nevada* (Plecoptera, Perlodidae), *Chloroperla nevada* (Plecoptera, Chloroperlidae) and *Sericostoma cf. vittatum* (Trichoptera, Sericostomatidae). *Italian Journal of Zoology*. 2000;67(4):355-8.
- De Landsheere G. Dictionnaire de l'évaluation et de la recherche en éducation: avec lexique anglais-français. 2<sup>e</sup> éd. Paris: Presses Universitaires de France; 1992.
- De-Freitas I, De Agostini J, Stefani V. The Aquatic Lepidopterans: A Mysterious and Unknown Fauna. In: Del-Claro K, Guillermo R, éditeurs. *Aquatic Insects: Behavior and Ecology*. Cham: Springer International Publishing; 2019. p. 341-7.
- Delettre Y, Tréhen P, Grootaert P. Space heterogeneity, space use and short-range dispersal in Diptera: A case study. *Landscape Ecology*. 1992;6(3).
- Delettre YR. Chironomid wing length, dispersal ability and habitat predictability. *Ecography*. 1988;11(3):166-70.
- Delettre YR, Morvan N. Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in agricultural landscapes. *Freshwater Biology*. 2000;44(3):399-411.
- DeVries PJ, Penz CM, Hill RI. Vertical distribution, flight behaviour and evolution of wing morphology in Morpho butterflies. *Journal of Animal Ecology*. 2010;79(5):1077-85.
- DeWalt RE, Ower GD. Ecosystem Services, Global Diversity, and Rate of Stonefly Species Descriptions (Insecta: Plecoptera). *Insects*. 2019;10(4):99.
- Didham RK, Blakely TJ, Ewers RM, Hitchings TR, Ward JB, Winterbourn MJ. Horizontal and vertical structuring in the dispersal of adult aquatic insects in a fragmented landscape. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*. 2012;180(1):27-40.

## *Bibliographie*

- Dijkstra KDB, Monaghan MT, Pauls SU. Freshwater Biodiversity and Aquatic Insect Diversification. *Annual Review of Entomology*. 2014;59(1):143-63.
- Doucett RR, Marks JC, Blinn DW, Caron M, Hungate BA. Measuring Terrestrial Subsidies to Aquatic Food Webs Using Stable Isotopes of Hydrogen. *Ecology*. 2007;88(6):1587-92.
- Dreyer J, Gratton C. Habitat linkages in conservation biological control: Lessons from the land–water interface. *Biological Control*. 2014;75:68-76.
- Drouin JM, Serres M. *L'écologie et son histoire: réinventer la nature*. Paris: Flammarion; 1993. (Champs).
- Du B, Ding D, Ma C, Guo W, Kang L. Locust density shapes energy metabolism and oxidative stress resulting in divergence of flight traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2022;119(1):e2115753118.
- Dudley R. *The Biomechanics of Insect Flight: Form, Function, Evolution*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press; 2002.
- Duell ME. *Matters of Size: Behavioral, Morphological, and Physiological Performance Scaling Among Stingless Bees (Meliponini) [Thèse]*. Arizona State University; 2018.
- Earl JE, Semlitsch RD. Reciprocal subsidies in ponds: does leaf input increase frog biomass export? *Oecologia*. 2012;170(4):1077-87.
- Ellington CP. The Aerodynamics of Hovering Insect Flight. II. Morphological Parameters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1984;305(1122):17-40.
- Ellington CP. The novel aerodynamic of insect flight: applications to micro-air vehicles. *The Journal of Experimental Biology*. 1999;202(23):3439-48.
- Elliott JM. *British freshwater Megaloptera and Neuroptera: a key with ecological notes*. Far Sawrey, Ambleside, Cumbria, Royaume-Uni de Grande-Bretagne et d'Irlande du Nord: Freshwater Biological Association; 1996.
- Elliott JM, Humpesch UH. *A key to the adults of the British Ephemeroptera with note on their ecology*. Freshwater Biological Association; 1983.
- Elliott JM, Sutcliffe DW. *Freshwater megaloptera and neuroptera of Britain and Ireland: keys to adults and larvae, and a review of their ecology*. Cumbria: Freshwater Biological Association; 2009. (Scientific publication).
- Encalada AC, Peckarsky BL. A comparative study of the costs of alternative mayfly oviposition behaviors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2007;61(9):1437-48.
- Fehlinger L, Misteli B, Morant D, Juvigny-Khenafou N, Cunillera-Montcusí D, Chaguaceda F, et al. The ecological role of permanent ponds in Europe: a review of dietary linkages to terrestrial ecosystems via emerging insects. *Inland Waters*. 2022;1-47.

## Bibliographie

- Fenner N, Freeman C. Carbon preservation in humic lakes; a hierarchical regulatory pathway. *Global Change Biology*. 2013;19(3):775-84.
- Ferrington LC. Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. *Hydrobiologia*. 2007;595(1):447.
- Figueroa JMT de, López-Rodríguez MJ. Trophic ecology of Plecoptera (Insecta): a review. *The European Zoological Journal*. 2019;86(1):79-102.
- Finn DS, Johnson SL, Gerth WJ, Arismendi I, Li JL. Spatiotemporal patterns of emergence phenology reveal complex species-specific responses to temperature in aquatic insects. Bates A, éditeur. *Diversity and Distributions*. 2022;28(8):1524-41.
- Finn DS, Poff NL. Emergence and Flight Activity of Alpine Stream Insects in Two Years with Contrasting Winter Snowpack. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2008;40(4):638-46.
- Foray V, Pelisson PF, Bel-Venner MC, Desouhant E, Venner S, Menu F, et al. A handbook for uncovering the complete energetic budget in insects: the van Handel's method (1985) revisited. *Physiological Entomology*. 2012;37(3):295-302.
- Fraleigh DC, Heitmann JB, Robertson BA. Ultraviolet polarized light pollution and evolutionary traps for aquatic insects. *Animal Behaviour*. 2021;180:239-47.
- Francis TB, Schindler DE, Moore JW. Aquatic insects play a minor role in dispersing salmon-derived nutrients into riparian forests in southwestern Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2006;63(11):2543-52.
- Galic N, Hengeveld GM, Brink PJV den, Schmolke A, Thorbek P, Bruns E, et al. Persistence of Aquatic Insects across Managed Landscapes: Effects of Landscape Permeability on Re-Colonization and Population Recovery. *PLoS ONE*. 2013;8(1):e54584.
- Gende SM, Edwards RT, Willson MF, Wipfli MS. Pacific Salmon in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *BioScience*. 2002;52(10):917.
- Genuer R, Poggi JM. *Random forests with R*. Cham: Springer; 2020. (Use R!).
- Genuer R, Poggi JM, Tuleau-Malot C. VSURF: An R Package for Variable Selection Using Random Forests. *The R Journal*. 2015;7(2):19.
- Giani N, Laville H. Cycle biologique et production de *Sialis lutaria* L. (Megaloptera) dans le lac de Port-Bielh (Pyrénées Centrales). *Annales de Limnologie*. 1973;9(1):45-61.
- Gladyshev MI, Gladysheva EE, Sushchik NN. Preliminary estimation of the export of omega-3 polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems in biomes via emergent insects. *Ecological Complexity*. 2019;38:140-5.
- Goldsworthy GJ, Wheeler CH, éditeurs. *Insect Flight*. Boca Raton: CRC Press; 1989.



## Bibliographie

- Gomes PGS, Lima EL, Silva SR, Juen L, Brasil LS. Does land use and land cover affect adult communities of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (EPT)? A systematic review with meta-analysis. *Environmental Monitoring and Assessment*. 2022;194(10).
- Gounand I, Harvey E, Little CJ, Altermatt F. Meta-Ecosystems 2.0: Rooting the Theory into the Field. *Trends in Ecology & Evolution*. 2018;33(1):36-46.
- Graham SE, Storey R, Smith B. Dispersal distances of aquatic insects: upstream crawling by benthic EPT larvae and flight of adult Trichoptera along valley floors. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 2017;51(1):146-64.
- Gratton C, Donaldson J, Zanden Vander MJ. Ecosystem Linkages between Lakes and the Surrounding Terrestrial Landscape in Northeast Iceland. *Ecosystems*. 2008;11(5):764-74.
- Gratton C, Vander Zanden MJ. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems. *Ecology*. 2009;90(10):2689-99.
- Gravel D, Guichard F, Loreau M, Mouquet N. Source and sink dynamics in meta-ecosystems. *Ecology*. 2010a;91(7):2172-84.
- Gravel D, Mouquet N, Loreau M, Guichard F. Patch Dynamics, Persistence, and Species Coexistence in Metaecosystems. *The American Naturalist*. 2010b;176(3):289-302.
- Greenwood MJ. More than a barrier: The complex effects of ecotone vegetation type on terrestrial consumer consumption of an aquatic prey resource: Riparian Plants Alter Aquatic Prey Supply. *Austral Ecology*. 2014;39(8):941-51.
- Greenwood MJ, Booker DJ. Influence of hydrological regime and land cover on traits and potential export capacity of adult aquatic insects from river channels. *Oecologia*. 2016;180(2):551-66.
- Gregory SV, Swanson FJ, McKee WA, Cummins KW. An Ecosystem Perspective of Riparian Zones. *BioScience*. 1991;41(8):540-51.
- Griffith MB, Barrows EM, Perry SA. Lateral Dispersal of Adult Aquatic Insects (Plecoptera, Trichoptera) following Emergence from Headwater Streams in Forested Appalachian Catchments. *Annals of the Entomological Society of America*. 1998;91(2):195-201.
- Gruła CC, Rinehart JP, Greenlee KJ, Bowsher JH. Body size allometry impacts flight-related morphology and metabolic rates in the solitary bee *Megachile rotundata*. *Journal of Insect Physiology*. 2021;133:104275.
- Guichard F. Recent advances in metacommunities and meta-ecosystem theories. *F1000 Research*. 2017;6:610.
- Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE. *Habitat Suitability and Distribution Models, with Applications in R*. Cambridge: Cambridge University Press; 2017.
- Gullefors B, Petersson E. Sexual dimorphism in relation to swarming and pair formation patterns in leptocerid caddisflies (Trichoptera: Leptoceridae). *Journal of Insect Behavior*. 1993;6(5):563-77.



## Bibliographie

- Gurnell AM, Bertoldi W, Tockner K, Wharton G, Zolezzi G. How large is a river? Conceptualizing river landscape signatures and envelopes in four dimensions: Conceptualizing river landscape signatures and envelopes in four dimensions. *WIREs Water*. 2016;3:313-25.
- Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB. Community Structure, Population Control, and Competition. *The American Naturalist*. 1960;94(879):421-5.
- Hamman EA, McKinley SA, Stier AC, Osenberg CW. Landscape configuration drives persistent spatial patterns of occupant distributions. *Theoretical Ecology*. 2018;11(1):111-27.
- Hampton SE, Strasser CA, Tewksbury JJ, Gram WK, Budden AE, Batcheller AL, et al. Big data and the future of ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*. avr 2013;11(3):156-62.
- Hansen BB, Lorentzen JR, Welker JM, Varpe Ø, Aanes R, Beumer LT, et al. Reindeer turning maritime: Ice-locked tundra triggers changes in dietary niche utilization. *Ecosphere*. 2019;10(4):e02672.
- Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature*. 1998;396(6706):41-9.
- Harbig RR. The role of wing morphology in the aerodynamics of insect flight [Thèse]. Monash University; 2017.
- Haslam SM. The riverscape and the river. Cambridge ; New York: Cambridge University Press; 2008.
- Hassall C. Strong geographical variation in wing aspect ratio of a damselfly, *Calopteryx maculata* (Odonata: Zygoptera). *PeerJ*. 2015;3:e1219.
- Hayduk JL, Hacker SD, Henderson JS, Tomas F. Evidence for regional-scale controls on eelgrass (*Zostera marina*) and mesograzers community structure in upwelling-influenced estuaries. *Limnology and Oceanography*. 2019;64(3):1120-34.
- Hedrick TL, Combes SA, Miller LA. Recent developments in the study of insect flight. *Canadian Journal of Zoology*. 2015;93(12):925-43.
- Henschel JR, Mahsberg D, Stumpf H. Allochthonous aquatic insects increase predation and decrease herbivory in river shore food webs. *Oikos*. 2001;93(3):429-38.
- Hoffsten PO. Site-occupancy in relation to flight-morphology in caddisflies. *Freshwater Biology*. 2004;49(6):810-7.
- Holderegger R, Wagner HH. A brief guide to Landscape Genetics. *Landscape Ecology*. 2006;21(6):793-6.
- Holyoak M, Leibold MA, Holt RD. Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities. University of Chicago Press; 2005.
- Holzenthal RW, Thomson RE, Ríos-Touma B. Order Trichoptera. In: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Elsevier; 2015. p. 965-1002.

## Bibliographie

- Horváth G, Csabai Z. Polarization Vision of Aquatic Insects. In: Horváth G, éditeur. Polarized Light and Polarization Vision in Animal Sciences. Berlin, Heidelberg: Springer; 2014. p. 113-45. (Springer Series in Vision Research).
- Houet T. Jeu de données Drone de la Timbertière (Zone Atelier Armorique) [Internet]. 2022 [cité 5 sept 2022]. Disponible sur: <https://portail.indigeo.fr/geonetwork/srv/eng/md.format.html?xsl=doi&uuid=57833b75-9ed7-4e03-8673-4c48ea7d2159>
- Huneman P. Topological explanations and robustness in biological sciences. *Synthese*. 2010;177(2):213-45.
- Hynes HBN. The Ecology of Stream Insects. *Annual Review of Entomology*. 1970;15(1):25-42.
- Hynes HBN. Biology of Plecoptera. *Annual Review of Entomology*. 1976;21(1):135-53.
- Ironside KE, Mattson DJ, Arundel TR, Theimer T, Holton B, Peters M, et al. Geomorphometry in landscape ecology: Issues of scale, physiography, and application. *Environment and Ecology Research*. 2018;6(5):397-412.
- Iwata T. Linking stream habitats and spider distribution: spatial variations in trophic transfer across a forest–stream boundary. *Ecological Research*. 2007;22(4):619-28.
- Jackson JK, Fisher SG. Secondary Production, Emergence, and Export of Aquatic Insects of a Sonoran Desert Stream. *Ecology*. 1986;67(3):629-38.
- Jackson JK, Resh VH. Distribution and Abundance of Adult Aquatic Insects in the Forest Adjacent to a Northern California Stream. *Environmental Entomology*. 1989;18(2):278-83.
- Jacobus LM, Macadam CR, Sartori M. Mayflies (Ephemeroptera) and Their Contributions to Ecosystem Services. *Insects*. 2019;10(6):170.
- Jannot JE, Brunea E, Wissinger SA. Effects of larval energetic resources on life history and adult allocation patterns in a caddisfly (Trichoptera: Phryganeidae). *Ecological Entomology*. 2007;32(4):376-83.
- Jenerette GD, Lal R. Modeled carbon sequestration variation in a linked erosion–deposition system. *Ecological Modelling*. 2007;200(1):207-16.
- Job P. Intervention des populations de *Plumatella fungosa* (Pallas) (Bryzoaire phylactoleme) dans l'autoépuration des eaux d'un étang et d'un ruisseau. *Hydrobiologia*. 1976;48(3):257-61.
- Johnston CA, Naiman RJ. Boundary dynamics at the aquatic-terrestrial interface: The influence of beaver and geomorphology. *Landscape Ecology*. 1987;1(1):47-57.
- Jonsson M, Stenroth K. True autochthony and allochthony in aquatic–terrestrial resource fluxes along a landuse gradient. *Freshwater Science*. 2016;35(3):882-94.
- Jonsson M, Wardle DA. The influence of freshwater-lake subsidies on invertebrates occupying terrestrial vegetation. *Acta Oecologica*. 2009;35(5):698-704.

## *Bibliographie*

- Kato M, Kakutani T, Inoue T, Itino T. Insect-flower relationship in the primary beech forest of Ashu, Kyoto: An overview of the flowering phenology and the seasonal pattern of insect visits. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University*. 1990;27(4):309-75.
- Kaunisto S, Ferguson LV, Sinclair BJ. Can we predict the effects of multiple stressors on insects in a changing climate? *Current Opinion in Insect Science*. 2016;17:55-61.
- Keiper JB, Walton WE, Foote BA. Biology and ecology of higher Diptera from freshwater wetlands. *Annual Review of Entomology*. 2002;47:207-32.
- Khan HR. Effects of dispersal on community structure of aquatic insects in Arctic lakes and streams. Umea University; 2012 p. 27.
- Kitchell JF, Carpenter SR. Synthesis and new directions. In: Kitchell JF, Carpenter SR, éditeurs. *The Trophic Cascade in Lakes*. Cambridge: Cambridge University Press; 1993. p. 332-50. (Cambridge Studies in Ecology).
- Klemmer AJ, Galatowitsch ML, McIntosh AR. Cross-ecosystem bottlenecks alter reciprocal subsidies within meta-ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2020;287(1929):20200550.
- van Klink R, August T, Bas Y, Bodesheim P, Bonn A, Fossøy F, et al. Emerging technologies revolutionise insect ecology and monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*. 2022;37(10):872-85.
- Kopp D, Allen D. Trait–environment relationships could alter the spatial and temporal characteristics of aquatic insect subsidies at the macrospatial scale. *Ecography*. 2021;44(3):391-402.
- Kovats Z, Ciborowski J, Corkum L. Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshwater Biology*. 1996;36(2):265-76.
- Labat F, Piscart C, Thiébaud G. Invertebrates in small shallow lakes and ponds: a new sampling method to study the influence of environmental factors on their communities. *Aquatic Ecology*. 2022;56:585-603.
- Lafage D, Bergman E, Eckstein RL, Osterling EM, Sadler JP, Piccolo JJ. Local and landscape drivers of aquatic-to-terrestrial subsidies in riparian ecosystems: a worldwide meta-analysis. *Ecosphere*. 2019;10(4):e02697.
- Lancaster J, Downes BJ. *Aquatic Entomology*. Oxford: Oxford University Press; 2013.
- Lancaster J, Downes BJ. Dispersal traits may reflect dispersal distances, but dispersers may not connect populations demographically. *Oecologia*. 2017;184(1):171-82.
- Lancaster J, Downes BJ, Dwyer GK. Terrestrial–aquatic transitions: Local abundances and movements of mature female caddisflies are related to oviposition habits but not flight capability. *Freshwater Biology*. 2020a;65(5):908-19.

## *Bibliographie*

- Lancaster J, Downes BJ, Lester RE, Rice SP. Avoidance and aggregation create consistent egg distribution patterns of congeneric caddisflies across spatially variable oviposition landscapes. *Oecologia*. 2020b;192(2):375-89.
- Larsen S, Muehlbauer JD, Marti E. Resource subsidies between stream and terrestrial ecosystems under global change. *Global Change Biology*. 2016;22(7):2489-504.
- Larsson P. Transport of PCBs from aquatic to terrestrial environments by emerging chironomids. *Environmental Pollution Series A, Ecological and Biological*. 1984;34(3):283-9.
- Le Doaré J, Ruffoni A, Vinçon G. Liste faunistique des Plécoptères de France [Internet]. 2021. Disponible sur: <https://www.opie-benthos.fr/>
- Le Roy C, Debat V, Llaurens V. Adaptive evolution of butterfly wing shape: from morphology to behaviour. *Biological Reviews*. 2019;94(4):1261-81.
- Lê S, Josse J, Husson F. FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*. 2008;25(1):1-18.
- Lee JC. What We Can Learn From the Energetic Levels of Insects: A Guide and Review. *Annals of the Entomological Society of America*. 2019;112(3):220-6.
- Leroux SJ, Loreau M. Dynamics of Reciprocal Pulsed Subsidies in Local and Meta-Ecosystems. *Ecosystems*. 2012;15(1):48-59.
- Lévêque C. L'écologie est-elle encore scientifique ? Versailles: Editions Quæ; 2013. (Essais).
- Lewis T. The Distribution of Flying Insects Near a Low Hedgerow. *Journal of Applied Ecology*. 1969;6(3):443-52.
- Lewis-Phillips J, Brooks SJ, Sayer CD, Patmore IR, Hilton GM, Harrison A, et al. Ponds as insect chimneys: Restoring overgrown farmland ponds benefits birds through elevated productivity of emerging aquatic insects. *Biological Conservation*. 2020;241:108253.
- Li Y, Pierce AA, de Roode Jacobus C. Variation in Forewing Size Linked to Migratory Status in Monarch Butterflies. *Animal Migration*. 2016;3(1):27-34.
- Liaw A, Wiener M. Classification and Regression by randomForest. *R News*. 2002;2:18-22.
- L'Insee et la statistique publique. La France et ses territoire [Internet]. 2021. (Insee Références). Disponible sur: <https://www.insee.fr/fr/statistiques/5040030>
- Little CJ, Altermatt F. Landscape configuration alters spatial arrangement of terrestrial-aquatic subsidies in headwater streams. *Landscape Ecology*. 2018;33(9):1519-31.
- Little CJ, Rizzuto M, Luhring TM, Monk JD, Nowicki RJ, Paseka RE, et al. Movement with meaning: integrating information into meta-ecology. *Oikos*. 2022;2022(8):e08892.

## *Bibliographie*

- Little CJ, Jackson CA, DeWitt TH, Harwell MC. Linking people to coastal habitats: A meta-analysis of final ecosystem goods and services on the coast. *Ocean & Coastal Management*. 2018;165:356-69.
- Liu H. Integrated modeling of insect flight: From morphology, kinematics to aerodynamics. *Journal of Computational Physics*. 2009;228(2):439-59.
- Loreau M. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2010;365(1537):49-60.
- Loreau M, Mouquet N, Holt RD. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*. 2003;6(8):673-9.
- Machado RJP. Order Mecoptera. In: Hamada N, Thorp JH, Rogers DC, éditeurs. *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. 4<sup>e</sup> éd. Academic Press; 2018. p. 349-51.
- MacLeod M, Nagatsu M. What does interdisciplinarity look like in practice: Mapping interdisciplinarity and its limits in the environmental sciences. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*. 2018;67:74-84.
- Macneale KH, Peckarsky BL, Likens GE. Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors. *Freshwater Biology*. 2005;50(7):1117-30.
- MacSween J, Leroux SJ, Oakes KD. Cross-ecosystem effects of a large terrestrial herbivore on stream ecosystem functioning. *Oikos*. 2019;128(1):135-45.
- Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K. *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. 2021.
- Maino JL, Kearney MR. Ontogenetic and Interspecific Metabolic Scaling in Insects. *The American Naturalist*. 2014;184(6):695-701.
- Malmqvist B. How does wing length relate to distribution patterns of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera)? *Biological Conservation*. 2000;93(2):271-6.
- Malmqvist B. Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology*. 2002;47(4):679-94.
- Marcarelli AM, Baxter CV, Mineau MM, Hall RO. Quantity and quality: unifying food web and ecosystem perspectives on the role of resource subsidies in freshwaters. *Ecology*. 2011;92(6):1215-25.
- Marden JH. Variability in the Size, Composition, and Function of Insect Flight Muscles. *Annual Review of Physiology*. 2000;62(1):157-78.
- Marleau JN, Guichard F. Meta-ecosystem processes alter ecosystem function and can promote herbivore-mediated coexistence. *Ecology*. 2019;100(6):e02699.
- Martin-Creuzburg D, Kowarik C, Straile D. Cross-ecosystem fluxes: Export of polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems via emerging insects. *Science of The Total Environment*. 2017;577:174-82.

## *Bibliographie*

- Massol F, Altermatt F, Gounand I, Gravel D, Leibold MA, Mouquet N. How life-history traits affect ecosystem properties: effects of dispersal in meta-ecosystems. *Oikos*. 2017;126(4):532-46.
- Massol F, Gravel D, Mouquet N, Cadotte MW, Fukami T, Leibold MA. Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology Letters*. 2011;14(3):313-23.
- Mathieu-Resuge M, Martin-Creuzburg D, Twining C, Parmar TP, Hager H, Kainz M. Taxonomic composition and lake bathymetry influence fatty acid export via emergent insects. *Freshwater Biology*. 2021;66(12):2199-209.
- May ML. Dispersal by Aquatic Insects. In: Del-Claro K, Guillermo R, éditeurs. *Aquatic Insects: Behavior and Ecology*. Springer Cham: Springer International Publishing; 2019a. p. 35-73.
- May ML. Odonata: Who They Are and What They Have Done for Us Lately: Classification and Ecosystem Services of Dragonflies. *Insects*. 2019b;10(3):62.
- McKie BG, Sandin L, Carlson PE, Johnson RK. Species traits reveal effects of land use, season and habitat on the potential subsidy of stream invertebrates to terrestrial food webs. *Aquatic Sciences*. 2018;80(2):15.
- McLachlan A. The Relationship between Habitat Predictability and Wing Length in Midges (Chironomidae). *Oikos*. 1985;44(3):391.
- Menge BA, Gouhier TC, Hacker SD, Chan F, Nielsen KJ. Are meta-ecosystems organized hierarchically? A model and test in rocky intertidal habitats. *Ecological Monographs*. 2015;85(2):213-33.
- Meresman Y, Husak JF, Ben-Shlomo R, Ribak G. Morphological diversification has led to inter-specific variation in elastic wing deformation during flight in scarab beetles. *Royal Society Open Science*. 2020;7(4):200277.
- Morange M. *Les secrets du vivant: contre la pensée unique en biologie*. 2<sup>e</sup> éd. Paris: la Découverte; 2012. (La Découverte poche Sciences humaines et sociales).
- Morse JC. Biodiversity of Aquatic Insects. In: Foottit RG, Adler PH, éditeurs. *Insect Biodiversity*. Oxford, UK: Wiley-Blackwell; 2009. p. 163-84.
- Morse JC, Frandsen PB, Graf W, Thomas JA. Diversity and Ecosystem Services of Trichoptera. *Insects*. 2019;10(5):125.
- Moyo S. Preliminary Estimations of Insect Mediated Transfers of Mercury and Physiologically Important Fatty Acids from Water to Land. *Biomolecules*. 2020;10(1).
- Muehlbauer JD, Collins SF, Doyle MW, Tockner K. How wide is a stream? Spatial extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis. *Ecology*. 2014;95(1):44-55.
- Müller K. The colonization cycle of freshwater insects. *Oecologia*. 1982;52(2):202-7.

## Bibliographie

- Müller-Peddinghaus E. Flight-morphology of Central European caddisflies (Insecta: Trichoptera) in relation to their ecological preferences [Thèse]. Duisburg-Essen University; 2011.
- Naiman RJ, Bilby RE, Schindler DE, Helfield JM. Pacific Salmon, Nutrients, and the Dynamics of Freshwater and Riparian Ecosystems. *Ecosystems*. 2002;5(4):399-417.
- Nakata T, Henningsson P, Liu H, Bomphrey RJ. Aerodynamic performance of gliding dragonflies with three-dimensional corrugated wings. *Integrative and Comparative Biology*. 2013;53:E341-E341.
- Nash LN, Antiqueira PAP, Romero GQ, Omena PM de, Kratina P. Warming of aquatic ecosystems disrupts aquatic-terrestrial linkages in the tropics. *Journal of Animal Ecology*. 2021;90(7):1623-34.
- Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, et al. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2008;105(49):19052-9.
- Nathan R, Klein E, Robledo-Arnuncio JJ, Revilla E. Dispersal kernels: review. In: Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM, éditeurs. *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford University Press; 2012. p. 186-210.
- Nespolo RF, Roff DA, Fairbairn DJ. Energetic trade-off between maintenance costs and flight capacity in the sand cricket (*Gryllus firmus*). *Functional Ecology*. 2008;22(4):624-31.
- Nilsson AN. *Aquatic insects of north Europe: a taxonomic handbook*. Stenstrup, Denmark: Apollo Books; 1996.
- Niven JE, Scharlemann JPW. Do insect metabolic rates at rest and during flight scale with body mass? *Biology Letters*. 2005;1(3):346-9.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, et al. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. 2020.
- Oosterbroek P. *The European Families of the Diptera: Identification - Diagnosis - Biology*. The European Families of the Diptera. KNNV Publishing; 2006.
- Owens ACS, Cochard P, Durrant J, Farnworth B, Perkin EK, Seymoure B. Light pollution is a driver of insect declines. *Biological Conservation*. 2020;241:108259.
- Panfilio KA, Angelini DR. By land, air, and sea: hemipteran diversity through the genomic lens. *Current Opinion in Insect Science*. 2018;25:106-15.
- Peckarsky BL, McIntosh AR, Caudill CC, Dahl J. Swarming and mating behavior of a mayfly *Baetis bicaudatus* suggest stabilizing selection for male body size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2002;51(6):530-7.
- Peig J, Green AJ. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos*. 2009;118(12):1883-91.



## Bibliographie

- Peredo Arce A, Hörren T, Schletterer M, Kail J. How far can EPTs fly? A comparison of empirical flying distances of riverine invertebrates and existing dispersal metrics. *Ecological Indicators*. 2021;125:107465.
- Perkin EK, Hölker F, Richardson JS, Sadler JP, Wolter C, Tockner K. The influence of artificial light on stream and riparian ecosystems: questions, challenges, and perspectives. *Ecosphere*. 2011;2(11):art122.
- Perkin EK, Hölker F, Tockner K. The effects of artificial lighting on adult aquatic and terrestrial insects. *Freshwater Biology*. 2014;59(2):368-77.
- Petersen I, Masters Z, Hildrew AG, Ormerod SJ. Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use: Dispersal of adult aquatic insects. *Journal of Applied Ecology*. 2004;41(5):934-50.
- Petersson E, Hasselrot AT. Mating and nectar feeding in the psychomyiid caddis fly *Tinodes waeneri*. *Aquatic Insects*. 1994;16(3):177-87.
- Phillipsen IC, Kirk EH, Bogan MT, Mims MC, Olden JD, Lytle DA. Dispersal ability and habitat requirements determine landscape-level genetic patterns in desert aquatic insects. *Molecular Ecology*. 2015;24(1):54-69.
- Pichon CL, Gorges G, Baudry J, Boussard H, Goreaud F, Faure T, et al. Méthodes et outils d'analyse spatiale des habitats des poissons en contexte fluvial anthropisé. 2007;14.
- Pinder LCV. The habitats of chironomid larvae. In: Armitage PD, Cranston PS, Pinder LCV, éditeurs. *The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges*. Dordrecht: Springer Netherlands; 1995. p. 107-35.
- Piscart C, Genoel R, Doledec S, Chauvet E, Marmonier P. Effects of intense agricultural practices on heterotrophic processes in streams. *Environmental Pollution*. 2009;157(3):1011-8.
- Piscart C, Navel S, Maazouzi C, Montuelle B, Cornut J, Mermillod-Blondin F, et al. Leaf litter recycling in benthic and hyporheic layers in agricultural streams with different types of land use. *The Science of the Total Environment*. 2011;409(20):4373-80.
- Polis GA, Anderson WB, Holt RD. Toward an Integration of Landscape and Food web Ecology: The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1997;28(1):289-316.
- Polis GA, Power ME, Huxel GR. *Food Webs at the Landscape Level*. University of Chicago Press; 2004.
- Popova ON, Haritonov AY, Sushchik NN, Makhutova ON, Kalachova GS, Kolmakova AA, et al. Export of aquatic productivity, including highly unsaturated fatty acids, to terrestrial ecosystems via Odonata. *Science of The Total Environment*. 2017;581-582:40-8.
- Post DM. Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology*. 2002;83(3):703-18.

## Bibliographie

- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2021; Disponible sur: <https://www.R-project.org/>
- Raffard A, Bestion E, Cote J, Haegeman B, Schtickzelle N, Jacob S. Dispersal syndromes can link intraspecific trait variability and meta-ecosystem functioning. *Trends in Ecology & Evolution*. 2021;S0169534721003347.
- Rahman MATMT, Negishi JN, Alam MdK, Yiyang G, Tolod JR, Pongsivapai P. Lateral and longitudinal flight dispersals of a stonefly, *Alloperla ishikariana* (Plecoptera, Chloroperlidae), from the hyporheic zone in a gravel-bed river in Japan. *Limnologia*. 2021;89:125886.
- Raitif J, Plantegenest M, Agator O, Piscart C, Roussel JM. Seasonal and spatial variations of stream insect emergence in an intensive agricultural landscape. *Science of The Total Environment*. 2018;644:594-601.
- Raitif J, Plantegenest M, Roussel JM. From stream to land: Ecosystem services provided by stream insects to agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2019;270-271:32-40.
- Raitif J, Roussel JM, Olmos M, Piscart C, Plantegenest M. Assessing spatial deposition of aquatic subsidies by insects emerging from agricultural streams. *Science of The Total Environment*. 2022;837:155686.
- Rivera-Gasparín SL, Ardila-Camacho A, Contreras-Ramos A. Bionomics and Ecological Services of Megaloptera Larvae (Dobsonflies, Fishflies, Alderflies). *Insects*. 2019;10(4):86.
- Riveros AJ, Enquist BJ. Metabolic scaling in insects supports the predictions of the WBE model. *Journal of Insect Physiology*. 2011;57(6):688-93.
- Rosemond AD, Mulholland PJ, Elwood JW. Top-Down and Bottom-Up Control of Stream Periphyton: Effects of Nutrients and Herbivores. *Ecology*. 1993;74(4):1264-80.
- Rouault E, Warmerdam F, Schwehr, Kurt, Kiselev, Andrey, Butler, Howard, Łoskot, Mateusz, et al. GDAL. Zenodo; 2022.
- Roussel JM, Perrier C, Erkinaro J, Niemelä E, Cunjak RA, Huteau D, et al. Stable isotope analyses on archived fish scales reveal the long-term effect of nitrogen loads on carbon cycling in rivers. *Global Change Biology*. 2014;20(2):523-30.
- Ruczyński I, Hałat Z, Zegarek M, Borowik T, Dechmann DKN. Camera transects as a method to monitor high temporal and spatial ephemerality of flying nocturnal insects. *Methods in Ecology and Evolution*. 2020;11(2):294-302.
- Ryo M, Harvey E, Robinson CT, Altermatt F. Nonlinear higher order abiotic interactions explain riverine biodiversity. *Journal of Biogeography*. 2018;45(3):628-39.
- Sane SP. The aerodynamics of insect flight. *Journal of Experimental Biology*. 2003;206(23):4191-208.
- Sarremejane R, Cid N, Stubbington R, Datry T, Alp M, Cañedo-Argüelles M, et al. DISPERSE, a trait database to assess the dispersal potential of European aquatic macroinvertebrates. *Scientific Data*. 2020;7(1):386.

## Bibliographie

- Sartori M, Keller L, Thomas A, Passera L. Flight Energetics in Relation to Sexual Differences in the Mating-Behavior of a Mayfly, *Siphonurus aestivalis*. *Oecologia*. 1992;92(2):172-6.
- Schindler DE, Smits AP. Subsidies of Aquatic Resources in Terrestrial Ecosystems. *Ecosystems*. 2017;20(1):78-93.
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*. 2012;9(7):671-5.
- Serra-Tosio B, Laville H. Liste annotée des Diptères Chironomidés de France continentale et de Corse. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*. 1991;27(1):37-74.
- Sharma S, Sharma G, Pir FA. Diversity and habitat selection of aquatic beetles (Coleoptera). *Journal Of Pharmacy And Biological Sciences*. 2019;14(1):7.
- Shegelski VA, Evenden ML, Sperling FAH. Morphological variation associated with dispersal capacity in a tree-killing bark beetle *Dendroctonus ponderosae* Hopkins. *Agricultural and Forest Entomology*. 2019;21(1):79-87.
- ShIPLEY MM, Wellington K, Rao A, Ritchie T, Vogtsberger RC. Fatty Acid Composition of a Burrowing Mayfly, *Hexagenia limbata* (Ephemeroptera: Ephemeridae), from a North Central Texas Lake. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 2012;85(3):245-58.
- Sitters J, Atkinson CL, Guelzow N, Kelly P, Sullivan LL. Spatial stoichiometry: cross-ecosystem material flows and their impact on recipient ecosystems and organisms. *Oikos*. 2015;124(7):920-30.
- Skowronek P, Wójcik Ł, Strachecka A. Fat Body—Multifunctional Insect Tissue. *Insects*. 2021;12(6):547.
- Smith JT, Kennedy TA, Muehlbauer JD. Building a better sticky trap: description of an easy-to-use trap and pole mount for quantifying the abundance of adult aquatic insects. *Freshwater Science*. 2014;33(3):972-7.
- Soininen J, Bartels P, Heino J, Luoto M, Hillebrand H. Toward More Integrated Ecosystem Research in Aquatic and Terrestrial Environments. *Bioscience*. 2015;65(2):174-82.
- Spiecker B, Gouhier TC, Guichard F. Reciprocal feedbacks between spatial subsidies and reserve networks in coral reef meta-ecosystems. *Ecological Applications*. 2016;26(1):264-78.
- Stenroth K, Polvi LE, Fältström E, Jonsson M. Land-use effects on terrestrial consumers through changed size structure of aquatic insects. *Freshwater Biology*. 2015;60(1):136-49.
- Steyn VM, Mitchell KA, Terblanche JS. Dispersal propensity, but not flight performance, explains variation in dispersal ability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2016;283(1836):20160905.
- Stocks IC. Comparative and functional morphology of wing coupling structures in Trichoptera: Annulipalpia. *Journal of Morphology*. 2010;271(2):152-68.

## *Bibliographie*

- Strahler AN. Hypsometric (area-altitude) analysis of erosional topography. *GSA Bulletin*. 1952;63(11):1117-42.
- Sullivan RT. Insect Swarming and Mating. *The Florida Entomologist*. 1981;64(1):44-65.
- Sullivan SMP, Hossler K, Meyer LA. Artificial lighting at night alters aquatic-riparian invertebrate food webs. *Ecological Applications*. 2019;29(1):e01821.
- Svensson BW. Population Movements of Adult Trichoptera at a South Swedish Stream. *Oikos*. 1974;25(2):157-75.
- Sweaney N, Lindenmayer DB, Driscoll DA. Movement across woodland edges suggests plantations and farmland are barriers to dispersal. *Landscape Ecology*. 2021;37:175-89.
- Száz D, Mihályi D, Farkas A, Egri Á, Barta A, Kriska G, et al. Polarized light pollution of matte solar panels: anti-reflective photovoltaics reduce polarized light pollution but benefit only some aquatic insects. *Journal of Insect Conservation*. 2016;20(4):663-75.
- Tachet H, Richoux P, Bournaud M, Usseglio-Polatera P. *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie*. Paris: CNRS Editions; 2000.
- Terrel MPTG, Veronesi F, Pope TW. Phylogenetic clustering of wingbeat frequency and flight-associated morphometrics across insect orders. *Physiological Entomology*. 2018;43(2):149-57.
- Thomas A. Liste faunistique des Éphémères de France [Internet]. 2021. Disponible sur: <https://www.opie-benthos.fr/>
- Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl KG, Slade NA. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia*. 1983;57(1-2):32-7.
- Tigreros N, Davidowitz G. Chapter One - Flight-fecundity tradeoffs in wing-monomorphic insects. In: Jurenka R, éditeur. *Advances in Insect Physiology*. Academic Press; 2019. p. 1-41.
- Tillier P. Liste faunistique des Mégaloptères & Névroptères à larves aquatiques de France [Internet]. 2018. Disponible sur: <https://www.opie-benthos.fr/>
- Tonkin JD, Altermatt F, Finn DS, Heino J, Olden JD, Pauls SU, et al. The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology*. 2018;63(1):141-63.
- Tonkin JD, Tachamo Shah RD, Shah DN, Hoppeler F, Jähnig SC, Pauls SU. Metacommunity structuring in Himalayan streams over large elevational gradients: the role of dispersal routes and niche characteristics. *Journal of Biogeography*. 2017;44(1):62-74.
- Torgersen CE, Le Pichon C, Fullerton AH, Dugdale SJ, Duda JJ, Giovannini F, et al. Riverscape approaches in practice: perspectives and applications. *Biological Reviews*. 2022;97(2):481-504.

## Bibliographie

- Tortajada S, David V, Brahmia A, Dupuy C, Laniésse T, Parinet B, et al. Variability of fresh- and salt-water marshes characteristics on the west coast of France: A spatio-temporal assessment. *Water Research*. 2011;45(14):4152-68.
- Turlure C, Schtickzelle N, Van Dyck H, Seymoure B, Rutowski R. Flight Morphology, Compound Eye Structure and Dispersal in the Bog and the Cranberry Fritillary Butterflies: An Inter- and Intraspecific Comparison. *PLoS ONE*. 2016;11(6):e0158073.
- Tussey DA, Aukema BH, Charvoz AM, Venette RC. Effects of Adult Feeding and Overwintering Conditions on Energy Reserves and Flight Performance of Emerald Ash Borer (Coleoptera: Buprestidae). *Environmental Entomology*. 2018;47(3):755-63.
- Twining C, Parmar TP, Mathieu-Resuge M, Kainz M, Shipley J, Martin-Creuzburg D. Use of Fatty Acids From Aquatic Prey Varies With Foraging Strategy. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2021;9:735350.
- Usherwood JR. Inertia may limit efficiency of slow flapping flight, but mayflies show a strategy for reducing the power requirements of loiter. *Bioinspiration & Biomimetics*. 2009;4(1):015003.
- Usherwood JR, Ellington CP. The aerodynamics of revolving wings II. Propeller force coefficients from mayfly to quail. *Journal of Experimental Biology*. 2002;205(11):1565-76.
- Varpe Ø, Fiksen Ø, Slotte A. Meta-ecosystems and biological energy transport from ocean to coast: the ecological importance of herring migration. *Oecologia*. 2005;146(3):443.
- Vigoreaux JO. *Nature's Versatile Engine: Insect Flight Muscle Inside and Out*. Boston, MA: Springer US; 2006. (Molecular Biology Intelligence Unit).
- Vogt JT, Appel AG, S. West M. Flight energetics and dispersal capability of the fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *Journal of Insect Physiology*. 2000;46(5):697-707.
- Warton DI, Duursma RA, Falster DS, Taskinen S. smatr 3– an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*. 2012;3(2):257-9.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2006;81(2):259-91.
- Wesner JS. Seasonal variation in the trophic structure of a spatial prey subsidy linking aquatic and terrestrial food webs: adult aquatic insects. *Oikos*. 2010;119(1):170-8.
- Wetzel PR, van der Valk AG, Newman S, Coronado CA, Troxler-Gann TG, Childers DL, et al. Heterogeneity of phosphorus distribution in a patterned landscape, the Florida Everglades. *Plant Ecology*. 2009;200(1):83-90.
- Wieczorek M, Kötter D, Sahn R, Schulz R. Using stable isotope analysis in stream mesocosms to study potential effects of environmental chemicals on aquatic-terrestrial subsidies. *Environmental science and pollution research international*. 2015;22:12892-901.
- Williams DD. Environmental Constraints in Temporary Fresh Waters and Their Consequences for the Insect Fauna. *Journal of the North American Benthological Society*. 1996;15(4):634-50.

## Bibliographie

- Williams P, Whitfield M, Biggs J, Bray S, Fox G, Nicolet P, et al. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation*. 2004;115(2):329-41.
- Williams WI, Robertson IC. Using Automated Flight Mills to Manipulate Fat Reserves in Douglas-fir Beetles (Coleoptera: Curculionidae). *Environmental Entomology*. 2008;37(4):7.
- Winemiller KO. Spatial and Temporal Variation in Tropical Fish Trophic Networks. *Ecological Monographs*. 1990;60(3):331-67.
- Winkelman C, Koop JHE. The management of metabolic energy storage during the life cycle of mayflies: a comparative field investigation of the collector-gatherer *Ephemera danica* and the scraper *Rhithrogena semicolorata*. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*. 2007;177(1):119-28.
- Winterbourn MJ, Chadderton WL, Entekin SA, Tank JL, Harding JS. Distribution and dispersal of adult stream insects in a heterogeneous montane environment. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*. 2007;168(2):127-35.
- Winterbourn MJ, Crowe ALM. Flight activity of insects along a mountain stream: is directional flight adaptive? *Freshwater Biology*. 2001;46(11):1479-89.
- Wissinger SA. Cyclic Colonization in Predictably Ephemeral Habitats: A Template for Biological Control in Annual Crop Systems. *Biological Control*. 1997;10(1):4-15.
- Wootton RJ. Functional Morphology of Insect Wings. *Annual Review of Entomology*. 1992;37(1):113-40.
- Wootton RJ. Dragonfly flight: morphology, performance and behaviour. *International Journal of Odonatology*. 2020;23(1):31-9.
- Yuval B, Hollidayhanson M, Washino R. Energy Budget of Swarming Male Mosquitos. *Ecological Entomology*. 1994;19(1):74-8.
- Zera AJ, Mole S, Rokke K. Lipid, carbohydrate and nitrogen content of long- and short-winged *Gryllus firmus*: Implications for the physiological cost of flight capability. *Journal of Insect Physiology*. 1994;40(12):1037-44.
- Zera AJ, Sall J, Otto K. Biochemical aspects of flight and flightlessness in *Gryllus*: flight fuels, enzyme activities and electrophoretic profiles of flight muscles from flight-capable and flightless morphs. *Journal of Insect Physiology*. 1999;45(3):275-85.

## **ANNEXES**

---



**ANNEXE 1 PROTOCOLES POUR LES SCIENCES PARTICIPATIVES**

**Protocole « morphométrie »**

**Protocole « énergie »**



















**ANNEXE 2 REFERENCES UTILISEES POUR L'IDENTIFICATION DES  
INSECTES AQUATIQUES ADULTES**

## *Annexes*

### **Éphéméroptère**

Bauernfeind E, Soldán T. The Mayflies of Europe (Ephemeroptera). Leiden: Brill; 2013.

Elliott JM, Humpesch UH. A key to the adults of the British Ephemeroptera with note on their ecology. Freshwater Biological Association; 1983.

### **Plécoptère**

Despax R. Faune de France 65 Plécoptères. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. 1951.

Lubini V, Knispel S, Vinçon G. Die Steinfliegen der Schweiz: Bestimmung und Verbreitung = Les plecopteres de Suisse: identification et distribution. Neuchatel: Schweizerische Entomologische Gesellschaft; 2012. (Fauna helvetica).

### **Trichoptère**

Barnard PC, Ross E. The Adult Trichoptera (caddisflies) of Britain and Ireland. Royal Entomological Society; 2012.

Malicky H. Atlas of European Trichoptera / Atlas der Europäischen Köcherfliegen / Atlas des Trichoptères d'Europe. Dordrecht: Springer Netherlands; 2004.

### **Mégaloptère et Névroptère**

Elliott JM, Sutcliffe DW. Freshwater megaloptera and neuroptera of Britain and Ireland: keys to adults and larvae, and a review of their ecology. Cumbria: Freshwater Biological Association; 2009. (Scientific publication).

### **Diptère**

Nilsson AN. Aquatic insects of north Europe: a taxonomic handbook. Stenstrup, Denmark: Apollo Books; 1996.

Oosterbroek P. The European Families of the Diptera: Identification - Diagnosis - Biology. The European Families of the Diptera. KNNV Publishing; 2006.

Unwin DM. A key to the families of British diptera. Taunton: FSC; 1984. (FSC publication).

### **ANNEXE 3 CATALOGUES DES AILES D'INSECTES AQUATIQUES**

**Planche 1 - Photographies d'ailes d'éphémères**

**Planche 2 - Photographies d'ailes de plécoptères**

**Planche 3 - Photographies d'ailes de trichoptères**

**Planche 4 - Photographies d'ailes de trichoptères (Limnephilidae) et mégaloptères (Sialidae)**

**Planche 5 - Photographies d'ailes de diptères, Chironomidae**

**Planche 6 - Photographies d'ailes de diptères**















**ANNEXE 4 STICKY TRAPS : CONSTRUCTION, TERRAIN ET LABORATOIRE**

**Rédigé par Justine Royer**

## Étapes liées à la campagne de terrain

### Liste de matériels :

- Feuilles A3 en plastique transparent de 0,2 mm d'épaisseur
  - Marqueur permanent indélébile à pointe fine
  - Grand carton
  - Tubes pneumatiques de 8 mm de diamètre et 37 cm de long
  - Perceuse à colonne
  - Agrafeuse murale et recharges d'agrafes (agrafes 10 mm)
  - Maillet
  - Carte indiquant les positions et les orientations des sticky
  - Paire de ciseaux
  - Ôte-agrafes
  - Rouleau de film étirable transparent (pour emballage)
  - Étiquettes désignant les sticky (Position du sticky\_Numéro de session\_Année)
- Plaques de plexiglas au format **A3** de 5 mm d'épaisseur
- Pot de colle « Tangle trap »
  - Couteau à enduire de 20 cm de large
  - Paire de gants en néoprène
  - Trombones
  - Cartons vides
  - Piquets d'au moins 2 cm de large et de 1m50 de hauteur

### A. Préparation des sticky

- 1- Pour délimiter les 4 orientations (Nord-Ouest-Sud-Est), tracer au marqueur permanent indélébile 4 lignes verticales sur une feuille plastique A3, parallèles entre elles. Le premier trait est à effectuer à 6 cm de la marge puis à 10 cm, 10 cm et enfin 10 cm.
- 2- Écrire au marqueur en haut à gauche « HA » pour retrouver le sens du sticky. La face où l'on peut lire « HA » correspond à la face collante.
- 3- Installer un grand carton sur un plan de travail pour le protéger des résidus de colle. Placer la plaque de plexiglas au format A3 sur ce carton. Mettre à proximité le pot de colle « Tangle trap », le couteau à enduire, un carton vide pour y mettre les sticky encollés.
- 4- Mettre les gants en néoprène. Positionner la feuille sur la plaque de plexiglas de façon à ce qu'on puisse lire « HA ». Prendre une dose de colle sur le couteau à enduire et étaler sur la feuille. L'ensemble de la feuille doit être recouvert d'une fine couche de colle homogène (~1mm).

*Eviter de faire trop d'aller-retour avec le couteau à enduire, cela enlève de la colle à chaque fois et il risque de ne plus en avoir assez. Pour vérifier s'il y a assez de colle, toucher à un endroit avec le doigt.*

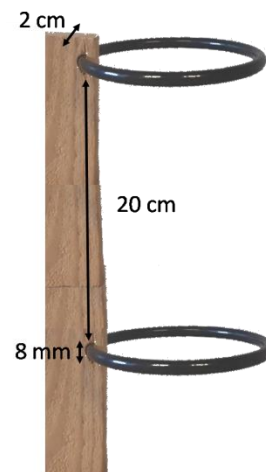
- 5- Former un tube avec le sticky, côté colle à l'intérieur, en joignant sur 1 à 2 cm les extrémités de la feuille. Maintenir ce tube à l'aide d'un trombone. Placer le sticky debout dans le carton vide.

*Pour encoller 5 feuilles il faut environ 20 minutes. Les sticky doivent être préparés 1 ou 2 jours avant la mise en place sur le terrain.*

## Annexes

### B. Préparation du matériel pour le terrain

- 1- À l'aide d'une perceuse à colonne, réaliser 2 trous de 8 mm de diamètre en haut des piquets, dans le sens de la largeur, espacés de 20 cm chacun.
- 2- Découper les tubes pneumatiques pour avoir des longueurs de 37 cm.
- 3- Placer une longueur de tube dans chaque trou pour former un cercle. Maintenir les tubes à l'aide d'une ou deux agrafes. Préparer un nombre de piquets supplémentaire que celui des sticky.
- 4- Préparer dans un carton : un maillet, une paire de gants en néoprène, une agrafeuse, une recharge d'agrafes, une carte indiquant les positions et les orientations des sticky.



### C. Mise en place des sticky sur le terrain

- 1- Planter le piquet à l'aide du maillet selon l'orientation indiquée sur la fiche de terrain. Le haut du piquet doit arriver au niveau de la hanche.
- 2- Prendre un sticky et le centrer sur les tubes avec environ 1 cm des extrémités qui se superposent. Le fixer en mettant une agrafe en haut et une en bas.  
*Si possible, ne pas trop enfoncer les agrafes.*
- 3- Laisser les sticky 15 jours.

### D. Récupération des sticky

- 1- Avant d'aller sur le terrain, préparer dans un carton : une paire de gants en néoprène, une paire de ciseaux, un ôte-agrafes, une carte indiquant les positions et les orientations des sticky, un rouleau de film étirable transparent, des étiquettes prédécoupées désignant les sticky. Préparer également un carton vide pour entreposer les sticky.
- 2- Sur le terrain, dégrafer le sticky à l'aide du ôte-agrafes ou de la paire de ciseaux.
- 3- Placer l'étiquette correspondante sur le sticky et l'enrouler dans du film étirable plastique.
- 4- Mettre le sticky à plat dans le carton vide.
- 5- Pour la dernière session de l'année, enlever les piquets.

*Si possible, ne pas récupérer les sticky par temps de pluie.*

### E. Stockage des sticky

- 1- Dès le retour du terrain, stocker les sticky au congélateur.



## Étapes liées au laboratoire

### Liste de matériels :

- Feuille récapitulative indiquant les orientations des sticky
- Étiquettes désignant les sticky (Position du sticky\_ Numéro de session\_Année\_Orientation\_Catégorie de tri)
- 4 grandes boîtes de pétri en verre correspondant aux 4 orientations (~15cm de diamètre)
- Pince rigide et pince souple
- Paire de ciseaux
- Cutter
- Patron en carton de 7,5cm x 50 cm
- Eppendorf / tubes de 1,5mL à 5mL
- Rouleau de scotch
- Poubelle
- Cahier
- Stylo
- 7 boîtes de pétri en verre (~8cm de diamètre)
- Blouse
- Masque à gaz
- Paire de gants néoprène ou latex
- Bidon de terpène (Terpène D limonène, marque Terpor)
- Bidon d'alcool 96°
- 2 pissettes
- 1 récipient en plastique pour recueillir les déchets solides souillés au terpène (récipient poubelle solide)
- 1 récipient plastique pour recueillir les déchets liquides de terpène (récipient poubelle liquide)
- 1 récipient en verre pour recueillir le terpène réutilisable
- Porte tube
- 4 morceaux de tissu de moustiquaire (8 x 12 cm pour la catégorie « Gros diptères », 8 x 10 cm pour « Petits diptères », 8 x 8 cm pour « Autres », 8 x 8 cm pour « Aquatique »)
- Essuie-tout
- Loupe ou loupe de botanique
- Bidon pour déchets liquide (terpène)
- Bidon pour déchets solides souillés au terpène
- Élastiques
- Boîtes en plastique
- Cartons vides pour le rangement

## I. Étapes à effectuer en dehors de la sorbonne

### A. Préparation du plan de travail

- 1- Prévoir un grand plan de travail et mettre à disposition : une feuille indiquant les orientations des sticky, les étiquettes de sticky avec orientations et catégories de tri (Position du sticky\_Numéro de session\_Année\_Orientation\_Catégorie de tri), 4 boîtes de pétri en verre correspondant aux 4 orientations (~15cm de diamètre), une pince rigide, une paire de ciseaux, un cutter, un bout de carton de 7,5cm x 50 cm pour servir de patron, des eppendorf / tubes de 1,5mL à 5mL, du scotch, une poubelle, un cahier, un stylo.

### B. Préparation du sticky

- 1- Prendre un sticky dans le congélateur et regarder ses orientations sur la feuille récapitulative.
- 2- Placer les 4 boîtes de pétri d'orientations dans l'ordre correspondant.
- 3- Découper le surplus du film étirable autour du sticky.

*Cette étape peut être réalisée sur tous les sticky à la suite plutôt qu'individuellement.*

- 4- Regarder le sticky une première fois pour repérer les insectes aquatiques volants.
- 5- Écrire dans un cahier le nom du sticky avec ses orientations et indiquer pour chacune d'elle : « Gros diptères », « Petits diptères », « Autres » et s'il y a des insectes aquatiques volants « Aquatiques »

*Un exemple ci-dessous où il y a seulement des insectes aquatiques volants pour les orientations Ouest et Nord du sticky A01\_Se1\_2020 :*

## Annexes

*A01\_SE1\_2020\_Ouest*

*Gros diptères*

*Petits diptères*

*Autres*

*Aquatiques*

*A01\_SE1\_2020\_Sud*

*Gros diptères*

*Petits diptères*

*Autres*

*A01\_Sel\_2020\_Est*

*Gros diptères*

*Petits diptères*

*Autres*

*A01\_Sel\_2020\_Nord*

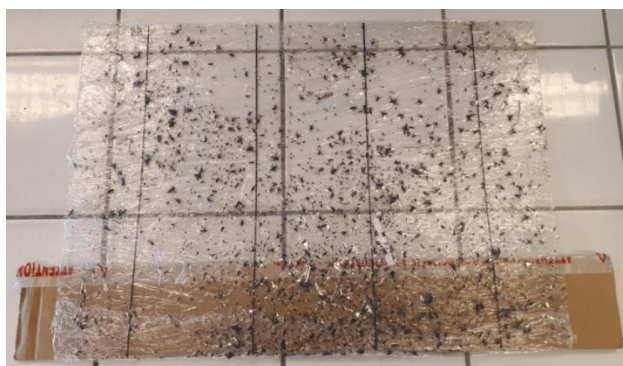
*Gros diptères*

*Petits diptères*

*Autres*

*Aquatiques*

- 6- Découper le quart bas du sticky à l'aide du patron en carton.



- 7- Découper ce quart bas en suivant les traits d'orientations et placer chaque section dans les boîtes de pétri d'orientations correspondantes. On a donc 2 petites sections de 6cm dans la 1ère boîte de pétri et 1 section de 10cm dans les 3 autres boîtes.
- 8- S'il reste des insectes aquatiques volants sur les  $\frac{3}{4}$  restants du sticky, les découper au cutter et les placer dans les boîtes de pétri d'orientations correspondantes.
- 9- S'assurer que l'étiquette identifiant le sticky est restée sur les  $\frac{3}{4}$  restants ou bien la rajouter.
- 10- Placer ces  $\frac{3}{4}$  restants au congélateur.
- 11- A l'aide d'une pince rigide, décoller délicatement le film étirable des sections du sticky et le mettre à la poubelle. Si des invertébrés restent accrochés sur le film de la face collante, les décoller pour les remettre sur la section de sticky.

### C. Préparation des étiquettes

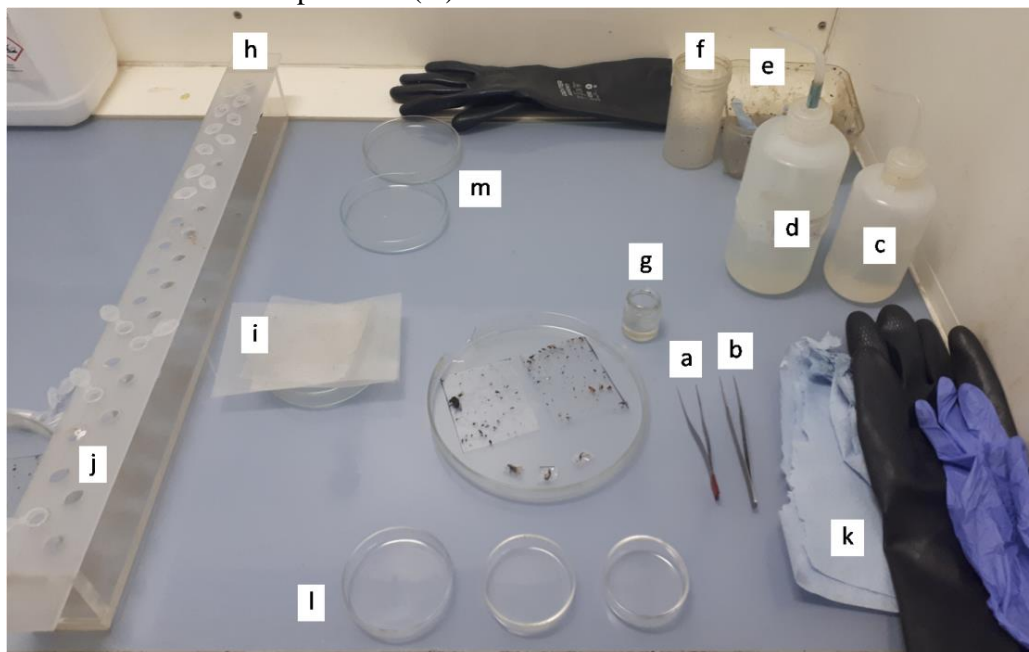
- 1- Placer devant chaque boîte de pétri d'orientations 3 ou 4 tubes/ependorf en fonction de l'absence ou la présence d'insectes aquatiques volants (3 ou 4 catégories de tri). Le choix du volume des tubes/ependorfest à faire selon la quantité et la taille des invertébrés sur les sections de sticky.
- 2- Découper et coller les étiquettes à l'aide de scotch sur chaque tube.



## II. Étapes à effectuer sous la sorbonne

### A. Préparation du plan de travail

- 1- Placer les boîtes de pétri d'orientations avec les tubes sous la hotte en conservant l'ordre d'orientation comme écrit sur le cahier.
- 2- Mettre une blouse, un masque à gaz et une paire de gants.
- 3- Remplir une pissette d'alcool et une pissette de terpène.
- 4- Mettre du terpène sur les 2 premières sections de sticky dans la première boîte de pétri d'orientation. Le terpène doit s'étaler sur l'ensemble de la section de sticky sans déborder dans la boîte de pétri.
- 5- Laisser agir le terpène au moins 2 minutes et préparer le plan de travail en attendant : mettre à disposition sous la sorbonne une pince souple (a), une pince rigide (b), une pissette de terpène (c), une pissette d'alcool 96° (d), un récipient en plastique pour recueillir les déchets solides souillés au terpène (récipient poubelle solide) (e), un récipient plastique pour recueillir les déchets liquides de terpène (récipient poubelle liquide) (f), un récipient en verre pour recueillir le terpène réutilisable (g), un porte tube (h), 4 morceaux de tissu de moustiquaire (i). Mettre les tubes de la première boîte de pétri d'orientation dans le porte-tube (j). Découper des morceaux de essuie-tout et les conserver (k). Disposer 3 ou 4 boîtes de pétricorrespondant aux catégories « Gros diptères » - « Petits diptères » - « Autres » - « Aquatiques » (l). Disposer plus loin 2 ou 3 boîtes de pétri qui serviront de supports pour sécher les invertébrés plus tard (m).



- 6- Mettre du terpène dans les 3 ou 4 boîtes de pétri de tri pour recouvrir les invertébrés. Cela permettra d'enlever la colle des individus.

## Annexes

### B. Extraction des invertébrés

- 1- Descendre la vitre de la sorbonne au plus bas et l'ouvrir à l'horizontal. Selon les étapes et la préférence de chacun, travailler debout ou assis.
- 2- Décoller les invertébrés de la première orientation à l'aide d'une pince souple puis les placer dans les boîtes de tri correspondantes.

2 méthodes au choix pour décoller et dénombrer les invertébrés :

- 1) Décoller tous les individus d'une même catégorie de tri à la suite et retenir le nombre final. Noter ce nombre dans le cahier. Effectuer la même étape pour les autres catégories.
- 2) Décoller 10 individus d'une même catégorie et les placer dans la boîte de tri correspondante. Cela forme des tas de 10 dans les boîtes de pétri, il suffit de compter ces tas à la fin pour obtenir le nombre final d'invertébrés par catégorie. Noter ce nombre dans le cahier.

*Pour les 2 méthodes, le mieux est de commencer par les « Gros diptères ». Pour les petits invertébrés, grâce à la pince souple il est possible d'en prendre plusieurs en même temps sans les abîmer.*

- 3- Lorsqu'il n'y a plus aucun invertébré sur la section de sticky, mettre le bout de sticky dans le récipient poubelle solide à l'aide de la pince solide.
- 4- Mettre du terpène sur la section de sticky de la seconde orientation.
- 5- Nettoyer la première boîte de pétri d'orientation grâce à l'essuie-tout et mettre celui-ci dans le récipient poubelle solide.

*Il reste souvent du terpène au fond des boîtes de pétri d'orientation. Si le liquide n'est pas souillé (couleur jaunâtre ou résidus), il peut être placé dans un récipient en verre pour être utilisé à nouveau. S'il n'est pas réutilisable, le verser dans le récipient poubelle liquide.*

- 6- Faire sécher les invertébrés grâce au tissu de moustiquaire. Placer au-dessus d'une boîte de pétri en verre un bout de tissu. Verser le contenu de la première boîte de tri (invertébrés + terpène). Placer ensuite ce tissu sur une autre boîte de pétri plus loin pour laisser sécher les individus. Répéter ces étapes pour les autres catégories avec les autres bouts de tissu disponibles.

*Pour enlever le surplus de terpène et faire sécher les individus plus vite, racler le tissu sur le rebord de la boîte de pétri et passer un essuie-tout par-dessous le tissu.*

*Si le terpène recueilli dans la boîte de pétri n'est pas trop usagé (couleur jaunâtre) il peut être placé dans un récipient en verre pour être utilisé à nouveau. S'il n'est pas réutilisable, le verser dans le récipient poubelle liquide.*

- 7- Remettre du terpène dans les boîtes de tri.
- 8- Décoller et dénombrer les invertébrés de la seconde orientation. Noter le nombre d'invertébrés pour chaque catégorie dans le cahier.
- 9- Mettre du terpène sur la section de la troisième orientation.
- 10- Mettre les invertébrés séchés de la première orientation dans les tubes correspondants. S'aider de la pince souple pour les placer dans les tubes. Ajouter de l'alcool 96° dans les tubes et les refermer.

*Certains petits invertébrés peuvent rester accrochés dans les mailles du tissu, une pince rigide peut alors être pratique dans ces cas-là.*

- 11- Mettre à sécher les individus de la seconde orientation.
- 12- Répéter les étapes B.2 à B.11 pour les sections des troisième et quatrième orientations.

## Annexes

### C. Nettoyage du matériel et stockage

- 1- A la fin d'un sticky, nettoyer à l'aide d'essuie-toutles boîtes de pétri en verre qui ont été utilisées et les tissus de moustiquaires pour enlever tous les résidus.

*Ne pas hésiter à changer les tissus de moustiquaires dès qu'ils deviennent trop usagés.*

- 2- Une fois le sticky traité, à l'aide d'un élastique on regroupe les tubes « Gros diptères » et « Autres » des 4 orientations puis ceux des « Petits diptères ». Les tubes « Aquatiques » ne sont pas regroupés mais placés librement dans une boîte en plastique. On place l'ensemble de ces tubes dans des cartons annotés.
- 3- A la fin de la journée, vider le récipient poubelle solide et liquidedans des bidons dédiés à ces déchets.

### Autres conseils et astuces :

- Pour les premiers sticky, utiliser une loupe ou une loupe de botanique pour observer certains critères sur les invertébrés (ex : nombre de paires d'ailes).
- Le traitement entier d'un sticky peut aller de 2h à 4h selon la présence et la quantité des insectes aquatiques volants, l'épaisseur de colle, l'état du sticky (recouvert de boue, pollens...) et l'état des invertébrés (parfois altérés à cause des conditions météorologiques).
- En moyenne, 3 sticky peuvent être traités en une journée.
- S'il y a beaucoup de colle sur une section de sticky, mettre davantage de terpène.

**ANNEXE 5 PROJET EUROPONDS**



## Annexes

Le projet Europonds regroupe de jeunes chercheurs en écologie aquatique issus des quatre coins de l'Europe (<https://europonds.jimdofree.com>). Ce projet est une collaboration de 33 équipes (69 participants au total) venant de 14 pays différents. Il a commencé au printemps 2020 et finira à l'hiver 2022-2023. Europonds est soutenu par l'« *European Federation for Freshwater Science* ». Les objectifs sont d'étudier la taxonomie, la biomasse, les réserves énergétiques (la quantité de lipides) et la qualité nutritionnelle (contenu en acide gras) des insectes aquatiques émergents des étangs permanents. L'hypothèse de ce travail est que la biodiversité et la qualité nutritionnelle des insectes aquatiques sont plus élevées dans les étangs peu productifs que ceux très productifs, mais que la biomasse d'insectes est plus faible.

Cette collaboration européenne a permis de suivre l'émergence des insectes aquatiques dans 52 étangs partout en Europe à l'aide de tente à émergence (voir Figure S1). À chaque saison, les tentes à émergence ont été placées sur des étangs permanents pendant six jours. Les insectes ont été récoltés deux fois, après trois et à la fin des six jours. De plus, certaines équipes ont prélevé des macro-invertébrés et de l'eau pour analyse de l'ADN environnemental. Après identification à la famille et comptage, chaque équipe a lyophilisé les insectes émergents puis ils ont été envoyés à la meneuse du projet pour extraction des acides gras. Les échantillons pour l'analyse de l'ADN environnemental ont également été envoyés à un laboratoire pour extraction.

Notre équipe rennaise a suivi deux étangs, un étang « semi » urbain sur le campus de Beaulieu à Rennes et un étang de la forêt de Rennes. Les résultats d'Europonds, en cours d'analyse, seront exploités sous la forme de trois articles. De plus une revue de littérature (voir ci-dessous) sur l'importance des étangs permanents a été publiée en 2022 dans *Inland water* par une partie des membres d'Europonds.

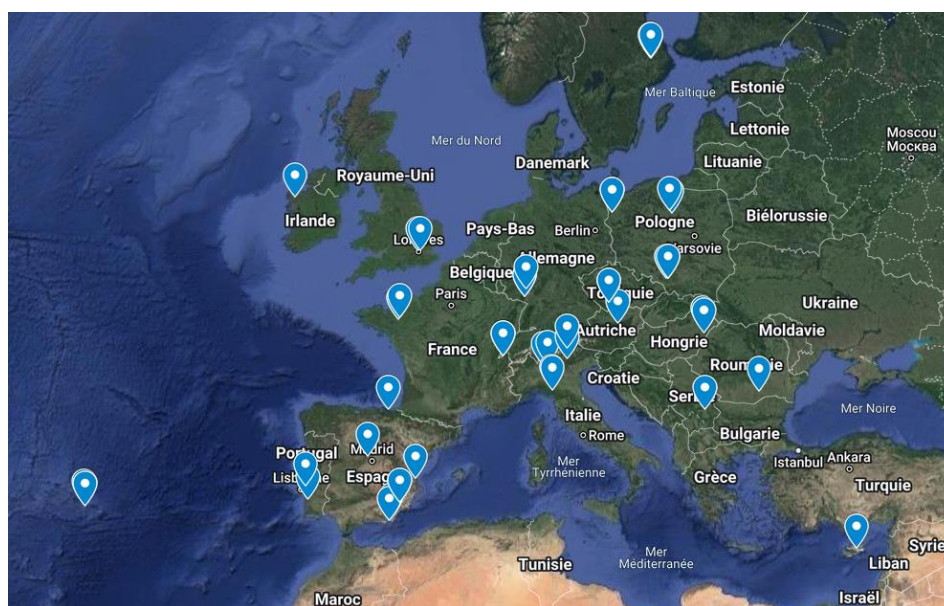


Figure S1 Emplacement des étangs échantillonnés dans le cadre du projet Europonds

**Titre : Mouvements des insectes aquatiques dans les environnements terrestres : influence de la morphologie, des réserves énergétiques et du paysage**

**Mots clés :** méta-écosystème, dispersion, imago, connexion aquatique-terrestre, vol des insectes

**Résumé :** Les écosystèmes sont connectés par des flux de matière, d'organismes et d'énergie : on parle de méta-écosystème. Les milieux aquatiques ont longtemps été considérés comme récepteurs des flux terrestres. Mais ils sont également émetteurs de flux, notamment au travers des insectes qui émergent des milieux aquatiques. Les rôles des insectes aquatiques adultes dans les environnements terrestres ont été récemment mis en évidence. Ils constituent une importante biomasse et sont des proies d'une qualité nutritionnelle supérieure aux invertébrés terrestres pour de nombreux consommateurs terrestres. Ils sont également pollinisateurs, fertilisants et participent au maintien des ennemis naturels des ravageurs de cultures. Néanmoins le stade imaginal des insectes aquatiques reste peu étudié et il existe un manque de connaissances important sur leur biologie, leur vol et leurs mouvements. Comprendre comment ils se déplacent permet donc de mieux appréhender l'ensemble de leurs rôles dans les écosystèmes terrestres.

Afin d'affiner ces connaissances, nous nous sommes intéressés aux réserves énergétiques et à la morphologie des insectes aquatiques adultes, deux traits biologiques liés au vol des insectes. Nous avons mis en évidence que ces traits sont partiellement reliés aux stratégies de dispersion et de reproduction. Nous avons également analysé l'influence des facteurs paysagers sur leurs mouvements. À partir de l'ensemble des milieux aquatiques (rivière, étangs, fossés) dans une zone de 140 ha et de facteurs liés à l'eau, aux boisements et à l'ensoleillement, nous avons pu prédire la distribution des éphémères et des plécoptères dans un paysage agricole. En fonction des ordres, les insectes aquatiques occupent jusqu'à 33 % du territoire. Nous avons proposé le terme d'« *aquaticscape* » pour prendre en compte tous les milieux aquatiques et leur emprise sur les écosystèmes terrestres *via* les insectes aquatiques adultes.

**Title: Movement of aquatic insects in terrestrial environments: influence of morphology, body stores, and landscape**

**Keywords:** meta-ecosystem, dispersal, imago, aquatic-terrestrial linkage, subsidies, insect flight

**Abstract:** Ecosystems are connected by flows of materials, organisms, and energy within meta-ecosystems. Aquatic environments have long been considered recipients of terrestrial flows. But they are also sources of flow, notably through insects emerging from aquatic environments. The roles of adult aquatic insects in terrestrial environments have recently been highlighted. They constitute important biomass and are nutritionally superior to terrestrial invertebrates for many terrestrial consumers. They are also pollinators, and fertilizers and contribute to maintaining populations of natural enemies of crop pests. Nevertheless, adult aquatic insects remain poorly studied and there is a significant lack of knowledge about their biology, movements, and flight. Understanding how they move would provide a better comprehension of their overall roles in terrestrial ecosystems.

We focused on the body stores and morphology of adult aquatic insects, two biological traits related to insect flight. We showed that these traits are partially linked to dispersal and reproduction strategies. We also analyzed the influence of landscape factors on their movements. Based on all the water bodies in a 140 ha area (river, ponds, ditches) and factors related to water, woodland, and insolation, we were able to predict the terrestrial distribution of mayflies and stoneflies. Depending on the order, the extent of aquatic insects occupies up to 33% of the area, underlining the strong influence of aquatic environments on terrestrial environments. We proposed the term "aquaticscape" to take into account all aquatic ecosystems and their impact on terrestrial ecosystems *via* adult aquatic insects.