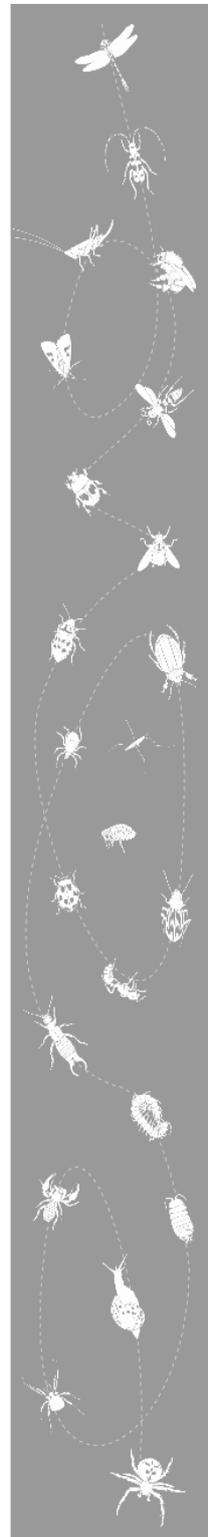


Etude des hyménoptères et des diptères des réserves naturelles du lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique)



Mai 2021

Coordination de l'étude : Franck HERBRECHT.

Inventaires de terrain, pose et récolte des pièges : Philippe GALLAIS, Mael GARRIN, Jean-Marc GILLIER, Franck HERBRECHT, Alexis PARRET, Guillaume RUPAUD, Christophe SORIN.

Tri des récoltes : Florian MONGIN, Alexis PARRET, Guillaume RUPAUD

Déterminations et confirmations : Mael GARRIN, Franck HERBRECHT, Dominique LANGLOIS, Florian MONGIN, Alexis PARRET, Clovis QUINDROIT, Antoine RACINE, Bruno TISSOT (avec la participation de Baptiste HUBERT, Xavier LAIR & Dany WOLFF).

Analyses : Pierre DEVOGEL, Franck HERBRECHT

Rédaction du rapport : Franck HERBRECHT, avec la participation de C. QUINDROIT XXXX

Relecture : XXX

Remerciements : le GRETIA remercie les conservateurs et agents des réserves naturelles nationales et régionales du Lac de Grand-Lieu pour la confiance qu'ils nous ont accordé en nous proposant cette étude et pour leur contribution. Nous remercions aussi chaleureusement l'ensemble des bénévoles ayant participé aux identifications ou ayant assuré leur validation. Enfin, nous remercions les personnes qui nous ont autorisé à utiliser certaines photographies illustrant ce rapport.

Ce rapport doit être référencé comme suit :

HERBRECHT F. (coord.), DEVOGEL P., GARRIN M., LANGLOIS D., MONGIN F., PARRET A., QUINDROIT C., RACINE A. & TISSOT B., 2021.- Etude des hyménoptères et des diptères des réserves naturelles du lac de Grand-Lieu. Rapport d'étude du GRETIA pour la Société Nationale de Protection de la Nature et la Fédération départementale des Chasseurs de Loire-Atlantique : 100 p.

Photographies de couverture : paysage du site (J.-M. Gillier, SNPN) ; *Ancistrocerus sp.* et *Haematopota sp.* (F. Herbrecht).

Sommaire

Sommaire	3
1.- Introduction : contexte et objectifs	5
2.- Matériel et méthodes	6
2.1.- Site étudié.....	6
2.2.- Stations d'échantillonnage	8
2.2.- Groupes étudiés.....	11
2.3.- Piégeage mis en œuvre	12
2.4.- Tri et identifications	13
2.5.- Analyses statistiques	13
2.5.1.- Évaluation de l'effort d'échantillonnage	13
2.5.2.- Indices de diversité et comparaison des richesses entre stations et entre réserves	14
2.5.3.- Similarité des cortèges	14
2.5.4.- Influence de la méthode et de la location d'échantillonnage	15
2.5.5.- Description fonctionnelle des cortèges et regroupement fonctionnel des stations.....	15
2.5.6.- Espèces indicatrices.....	15
3.- Résultats et analyses.....	16
3.1.- Conditions de réalisation du protocole	16
3.2.- Les hyménoptères.....	16
3.2.1.- Chrysidés (Chrysididae)	16
3.2.2.- Sphéciformes (sphégiens, crabroniens et ampulcides)	22
3.2.3.- Pompiles (Pompilidae).....	30
3.2.4.- Autres Vespoidea (Vespidae, Mutillidae, Tiphiidae, Sapygidae).....	34
3.2.5.- Autres hyménoptères.....	39
3.2.6.- Analyse globale sur les hyménoptères	41
3.3.- Les Diptères	56
3.3.1.- Tipules et alliés (Tipulidae, Limoniidae, Ptychopteridae)	56
3.3.2.- Dolichopodidae	59
3.3.3.- Empididae et Hybotidae	63
3.3.4.- Sciomyzidae et Micropezidae	65
3.3.5.- Syrphes (Syrphidae).....	68
3.3.6.- Taons (Tabanidae)	74
3.3.7.- Stratiomyidae et Xylomyidae	77
3.3.8.- Autres diptères brachycères (Asilidae, Therevidae, Conopidae, Opomyzidae, Psilidae, Scathophagidae, Sepsidae, Sphaeroceridae, Rhagionidae).....	80

4.- Synthèse et recommandations.....	86
4.1.- Bilan des apports à la connaissance.....	86
4.2.- Synthèse des espèces remarquables	87
4.3.- Habitats remarquables.....	89
4.4.- Perspectives.....	90
Bibliographie	91

1.- Introduction : contexte et objectifs

Le lac de Grand-Lieu est une des zones emblématiques des Pays de la Loire et, par bien des aspects, unique à l'échelle de la France métropolitaine. Le cœur du site est protégé par deux réserves naturelles complémentaires, l'une nationale gérée par la Société Nationale de Protection de la Nature, l'autre régionale gérée par la Fédération départementale des Chasseurs de Loire-Atlantique.

Les plans de gestion des deux réserves naturelles du lac de Grand-Lieu prévoient d'améliorer les connaissances sur les arthropodes dans le but de mieux apprécier le patrimoine naturel qu'elles accueillent, dans toutes ses composantes, et de mieux comprendre de quels habitats ce patrimoine dépend et les fonctionnalités en œuvre.

Un inventaire préliminaire de quelques groupes d'hyménoptères et de diptères a déjà été effectué sur la Réserve Naturelle Nationale en été 2011 (GRETIA, 2012). Basé sur quelques échantillonnages par piégeage coloré sur 6 stations de la réserve nationale, assortis d'une session de chasse à vue, ce premier inventaire concernait les groupes suivants : Hyménoptères : Symphytes, Pompilidae, Crabronidae, Chrysididae ; Diptères : Syrphidae, Stratiomyidae, Tabanidae, Dolichopodidae, Rhagionidae. Une soixantaine d'espèces avait été recensée dans cette première approche, richesse certes limitée, mais pas anodine compte tenu des milieux représentés et incluant plusieurs taxons emblématiques des milieux palustres et lacustres, mais aussi, localement, des éléments de cortèges de milieux secs ou boisés. Cette étude concluait sur la proposition d'une étude plus approfondie sur les cortèges d'hyménoptères et les diptères des zones humides, en tentant de caractériser les spécificités, le cas échéant, des différents habitats élémentaires (phragmitaie, aulnaie-roselière, phalaridaie, prairie hygrophile, prairie mésohygrophile, mégaphorbiaies et autres ourlets nitrophiles...).

Parallèlement, les gestionnaires ont souhaité développer le protocole Syrph The Net (StN) sur certains habitats des réserves. Il s'agit d'une méthode de diagnostic basée sur des inventaires de Diptères Syrphidae, développée sous la direction de Martin Speight depuis les années 1990. L'objectif de ce diagnostic StN est d'évaluer l'état de conservation des habitats d'un site par l'étude de ses communautés de syrphes.

Dans ce contexte, le GRETIA a donc été sollicité dans un double objectif :

- accompagner techniquement et scientifiquement la réalisation des diagnostics StN par des étudiants de Master
- profiter de cette occasion pour améliorer les connaissances sur les hyménoptères aculéates et les diptères, leur niveau d'intérêt et les habitats associés sur les réserves.

2.- Matériel et méthodes

2.1.- Site étudié

Le lac de Grand-Lieu se situe sur la commune de Saint-Philbert de Grand-Lieu, à moins de 15 km au sud-sud-ouest du cœur de la ville de Nantes, en Loire-Atlantique. Il s'inscrit dans un bassin versant de 830 km² et s'étend sur une superficie très fluctuante selon la saison : entre 2500 ha en étiage jusqu'à plus de 6000 ha en période hivernale (GILLIER & REEBER, 2018).

Il est couvert, à l'exclusion de certaines de ses marges de marais inondables, par deux réserves naturelles, l'une nationale s'étendant sur 2695 ha, l'autre régionale sur 656 ha.

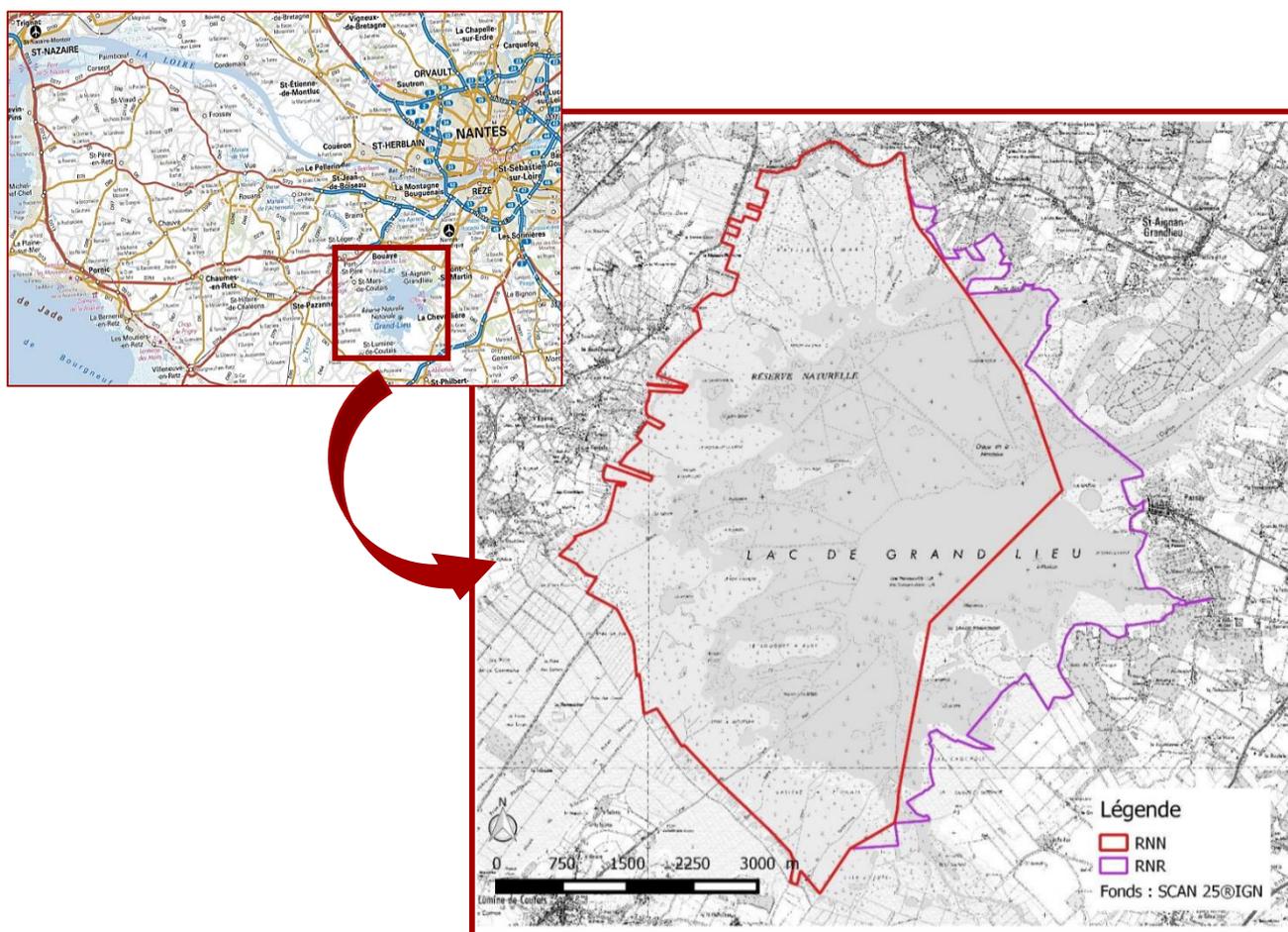


Fig. 1 : Localisation du Lac de Grand Lieu et limites des réserves naturelles nationale (RNN) et régionale (RNR) (sources : Gillier & Reeber, 2018 ; Geoportail)

Pour tout renseignement sur l'historique et les caractéristiques de ce site qui fait figure d'exception dans les plaines françaises, nous renvoyons le lecteur intéressé au plan de gestion de la RNN (GILLIER & REEBER, 2018¹).

¹ Disponible en ligne : https://www.snpn.com/wp-content/uploads/2019/03/PG%20RNN%20Grand%20Lieu%202018_2027_DEF.pdf



Fig. 2. Vues de quatre milieux typiques de Grand-Lieu.

En haut, côté RNN : un levis, mélange de roselières et de magnocariçaises flottantes plus ou moins boisées (cliché J.-M. Gillier) ; un herbier à *Nymphaea alba* (cliché SNPN) ; en bas, côté RNR : une prairie de fauche (cliché A. Parret) ; une grève sablo-graveleuse (cliché F. Herbrecht).



2.2.- Stations d'échantillonnage

Six stations, dont les positions ont été choisies en accord avec les gestionnaires des deux réserves, ont été échantillonnées. Ces stations ont été sélectionnées pour couvrir les principaux habitats représentés sur les réserves de Grand-Lieu et a priori les plus favorables à la présence des syrphidés et autres groupes de diptères et d'hyménoptères visés. Une station d'échantillonnage a été placée dans une chênaie thermophile en zone inondable avec pâturage équin sur la RNN, deux stations en roselières boisées sur la RNN et trois stations en prairie inondable sur la RNR. La carte et le tableau suivants spécifient les localisations et les habitats concernés.

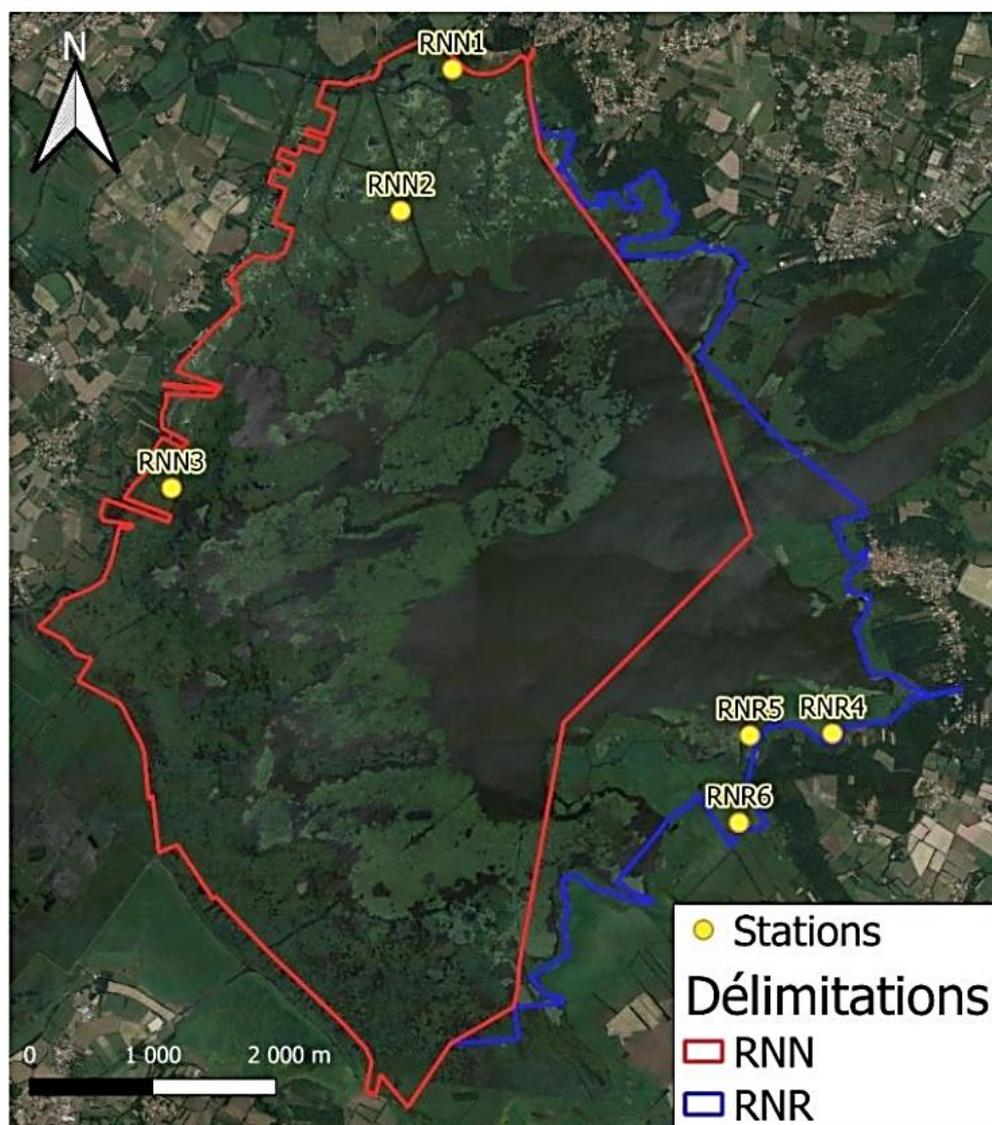


Fig. 3 : localisation des stations échantillonnées (source : Mongin, 2020)

Tableau 1 : présentation des stations (clichés A. Parret et J.M. Gillier – SNPN)

Identifiant station	Toponyme immédiat ou proche	Latitude WGS84	Longitude WGS84
RNN-St1	La Chaussée	47,133	-1,682
Milieux/macrohabitats immédiats : Chênaie thermophile (en lisière), prairie mésotrophe inondable pâturée très extensivement		Milieux/habitats proches : Merlon sableux avec pelouses et fourrés secs, pelouse amphibie, saulaie marécageuse, mare	
			
RNN-St2	Vasière de Mars/canal du Large	47,123	-1,688
Milieux/macrohabitats immédiats : Roselière flottante semi-boisée (levis)		Milieux/habitats proches : Saulaie-aulnaie flottante, magnocariçaie	
			
RNN-St3	Rade Lambourg	47,102	-1,713
Milieux/macrohabitats immédiats : Roselière-magnocariçaie boisée (saulaie marécageuse)		Milieux/habitats proches : Aulnaie marécageuse, vasière, herbiers d'hydrophytes	
			

RNR-St4	Bois de l'Arsangle	47,084	-1,641
Identifiant station	Toponyme immédiat ou proche	Latitude WGS84	Longitude WGS84
Milieux/macrohabitats immédiats : Prairie inondable, chênaie acidiphile		Milieux/habitats proches : Saulaie, cariçaie, phalaridaie. Parcelles voisines : pelouse/prairie sèche sur sols sableux en voie d'abandon + plans d'eau artificiels	
			
RNR-St5	Bois de l'Arsangle	47,084	-1,651
Milieux/macrohabitats immédiats : Prairie à Agrostis et à Carex inondable, bouquet de chênes pédonculés		Milieux/habitats proches : Phalaridaie, caricaie, saulaie rivulaire, haie de chênes. Parcelles voisines : plan d'eau artificiel, bois	
			
RNR-St6	La Grande Bayaille	47,077	-1,652
Milieux/macrohabitats immédiats : Prairie inondable fauchée, « haies » basses de saules, fossés avec hélophytes		Milieux/habitats proches : Cariçaie, phalaridaie, dépression en eau	
			

2.2.- Groupes étudiés

Les diptères et les hyménoptères représentent les deux plus grands groupes d'insectes après les coléoptères. Chacun de ces deux ordres recouvre plus de 100 familles représentées en France métropolitaine et demande, pour être inventorié sur un site, une contribution de plusieurs spécialistes.

En ce qui concerne les hyménoptères, compte tenu de nos compétences, nous nous sommes contentés présentement de nous pencher sur les guêpes au sens large, c'est-à-dire sur les aculéates hors abeilles et fourmis.

En ce qui concerne les diptères, au-delà des syrphes ciblés en première intention, la sélection des familles étudiées est également fonction des compétences disponibles, mais aussi du souhait d'aborder différents groupes intéressants dans le contexte, dont l'écologie et la biologie sont plus ou moins étroitement liées aux milieux lacustres et palustres.

Le tableau suivant précise les groupes taxonomiques pris en compte dans l'étude.

*Tableau 2 : groupes d'hyménoptères et de diptères étudiés et identificateurs.
En gras, les groupes particulièrement ciblés.*

Ordre/sous-ordre	Infra-ordre ou super-famille	Familles	Identificateurs
Hymenoptera/Aculeata	Apoidea sphéciformes	Ampulicidae, Astatidae, Bembecidae, Crabronidae, Mellinidae, Pemphredonidae, Philanthidae, Psenidae, Sphecidae	F. Herbrecht
	Apoidea apiformes	Apidae (<i>pro parte</i>), Halictidae (<i>pro parte</i>)	B. Hubert, M. Garrin
	Vespoidea	Pompilidae, Mutillidae, Sapygidae, Tiphiidae, Vespidae	F. Herbrecht
	Chrysoidea	Chrysididae, Bethyidae	F. Herbrecht
Diptera/Nematocera	Tipulomorpha	Limoniidae, Tipulidae	C. Quindroit
	Ptychopteromorpha	Ptychopteridae	C. Quindroit
Diptera/Brachycera	Asilomorpha	Asilidae (<i>pro parte</i>)	F. Herbrecht, X. Lair, D. Wolff
		Dolichopodidae (<i>pro parte</i>)	B. Tissot
		Empididae (<i>pro parte</i>)	D. Langlois
		Therevidae	F. Herbrecht
	Muscomorpha	Conopidae	F. Herbrecht
		Micropezidae	F. Herbrecht
		Sciomyzidae	A. Racine ; F. Herbrecht
		Syrphidae	F. Mongin, A. Parret, M. Garrin
		Autres (<i>pro parte</i>) : Opomyzidae, Psilidae, Scathophagidae, Sepsidae, Sphaeroceridae	F. Herbrecht, B. Tissot
		Tabanomorpha	Rhagionidae, Tabanidae
Stratiomyomorpha	Stratiomyidae, Xylomyidae	F. Herbrecht	

Au total, ce sont donc 38 familles d'insectes qui ont été prises en compte, certaines de façon très partielle (identification de quelques taxons seulement, de façon opportuniste), d'autres plus systématiquement (détermination de tous les taxons présents dans tout ou partie des échantillons triés : cf. tableau 3, ci-après).

2.3.- Piégeage mis en œuvre

Sur chaque station, deux types de pièges passifs à interception (i.e. pièges fixes capturant les insectes en déplacement) ont été installés : des tentes Malaise (TM) et des pièges cornet (PC). Par ailleurs, deux pièges de type SLAM ont également été posés sur des radeaux, dans des canaux lacustres de la RNN éloignés des 6 stations d'échantillonnage, à titre exploratoire. Les captures réalisées par les pièges SLAM ont été très peu abondantes et n'ont apporté que très peu d'espèces différentes. Elles n'ont donc pas été prises en compte dans les analyses suivantes.

Les tentes Malaise des pièges à interception bidirectionnels, tirant leur nom de leur ressemblance à une tente et du patronyme de leur inventeur (MALAISE, 1937). Les pièges cornet sont également des pièges à interception entomologiques fonctionnant sur le même principe, mais unidirectionnels (SARTHOU 2009). Ces pièges consistent en une structure en tissu dressée installée perpendiculairement (TM) ou face (PC) aux couloirs de vols des insectes pour les intercepter. Cette structure est fermée sur le dessus par un toit en entonnoir aboutissant à son extrémité à un flacon d'alcool à 70 qui recueille et conserve les insectes qui vont s'y diriger par phototropisme positif. Ces pièges ne sont pas sélectifs et permettent de capturer principalement des insectes volants (diptères, hyménoptères, lépidoptères, névroptères...), mais également des arthropodes grimpeurs (arachnides, dermoptères...).

Les tentes Malaise et les pièges cornet ont été disposés sur chaque station à quelques mètres ou dizaines de mètres l'un de l'autre. Chaque piège a été relevé toutes les deux semaines à partir de sa pose jusqu'à la fin du suivi sur un total de 18 semaines, de mi-mai à mi-septembre (tableau 3), afin de couvrir au maximum la période d'activité des imagos tout en s'adaptant aux contraintes techniques (notamment le fait que ces stations soient submergées plus tôt dans l'année).

Des chasses à vue complémentaires de syrphes furent également menées sur les stations et sur la levée près des locaux de la réserve nationale, par les étudiants.



*Fig. 4. Illustrations des pièges in situ :
tente Malaise, piège cornet et piège SLAM sur radeau
(clichés J.-M. Gillier – SNPN)*

2.4.- Tri et identifications

Les arthropodes conservés dans les flacons d'alcool ont été triés par taxon (ordre (pour les lépidoptères, orthoptères, coléoptères, dermoptères, névroptères, hémiptères, odonates, opilions...) ou famille (pour les diptères et hyménoptères) par les étudiants ayant travaillé sur les syrphes, sous coordination du GRECIA. Les tubes et flacons individualisés par ordre ou famille, station, piège et date de récolte ont ensuite été remis au GRECIA qui s'est chargé de les identifier ou de les transmettre à d'autres spécialistes. La plupart des identifications ont été réalisées sur matériel en alcool ou sur matériel piqué. Certaines identifications ont fait l'objet d'un contrôle pour validation ou information par un deuxième déterminateur.

L'identification a été réalisée à l'aide des ouvrages et publications les plus actuelles et complètes.

À ce stade, l'ensemble du matériel récolté n'a pas encore été trié ni donc identifié. Le tableau suivant récapitule les dates de pose et de relèves des différents pièges sur les différentes stations, ainsi que l'état d'avancement du tri et de l'exploitation des prélèvements :

Tableau 3 : dates de pose et de relèves des différents pièges (PC : pièges cornet/TM : tentes Malaise/SLAM : pièges slam - RNN : réserve nationale/RNR : réserve régionale - le chiffre désigne la station concernée) et état d'avancement de l'exploitation des prélèvements (relevés R1 à R9, dans l'ordre chronologique). Les cases en vert désignent les relevés exploités ; les cases en jaune ceux qui ne le sont pas encore.

	Pose	R1	R2	R3	R3	R5	R6	R7	R8	R9
PC-RNN1	13/05/2019	28/05/2019	07/06/2019	21/06/2019	05/07/2019	19/07/2019	02/08/2019	16/08/2019	29/08/2019	13/09/2019
PC-RNN2	13/05/2019	28/05/2019	12/06/2019	25/06/2019	09/07/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	16/09/2019
PC-RNN3	13/05/2019	28/05/2019	12/06/2019	25/06/2019	09/07/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	16/09/2019
PC-RNR4	14/05/2019	27/05/2019	08/06/2019	24/06/2019	08/07/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	16/09/2019
PC-RNR5	14/05/2019	27/05/2019	08/06/2019	24/06/2019	08/07/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	16/09/2019
PC-RNR6	14/05/2019	27/05/2019	08/06/2019	24/06/2019	08/07/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	16/09/2019
TM-RNN1	13/05/2019	28/05/2019	07/06/2019	21/06/2019	05/07/2019	19/07/2019	02/08/2019	16/08/2019	29/08/2019	13/09/2019
TM-RNN2	13/05/2019	28/05/2019	12/06/2019	25/06/2019	09/07/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	16/09/2019
TM-RNN3	13/05/2019	28/05/2019	12/06/2019	25/06/2019	09/07/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	16/09/2019
TM-RNR4	14/05/2019	27/05/2019	08/06/2019	24/06/2019	08/07/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	16/09/2019
TM-RNR5	14/05/2019	27/05/2019	08/06/2019	24/06/2019	08/07/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	16/09/2019
TM-RNR6	14/05/2019	27/05/2019	08/06/2019	24/06/2019	08/07/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	16/09/2019
SLAM1	19/04/2019	06/05/2019	20/05/2019	02/06/2019	12/06/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	13/09/2019
SLAM2	03/05/2019	20/05/2019	12/06/2019	25/06/2019	09/07/2019	22/07/2019	05/08/2019	19/08/2019	02/09/2019	16/09/2019

2.5.- Analyses statistiques

Les analyses statistiques effectuées concernent les hyménoptères des familles spécifiquement ciblées. Ces dernières ont effectivement fait l'objet d'une identification de tous les spécimens issus du tri effectué à ce stade, ce qui n'est pas le cas de tous les diptères, hormis les Syrphidae (détermination seulement partielle pour les Dolichopodidae, les Empididae, les Sciomyzidae...).

2.5.1.- Évaluation de l'effort d'échantillonnage

Afin d'évaluer l'effort d'échantillonnage réalisé, des courbes cumulées d'espèces ont été réalisées à partir des répliques temporelles de chacune des stations, des répliques temporelles et spatiales de chacune des réserves et des répliques temporelles et spatiales de l'ensemble du jeu de données. Ces courbes ont été réalisées via le logiciel Past v4.03.

La richesse spécifique estimée (diversité α théorique) a été calculée. Celle-ci correspond à la moyenne de 3 estimateurs de richesse que nous avons calculés : Chao (CHAO, 1984), Jackknife 1 & 2 (BURNHAM & OVERTON, 1979). Ces calculs ont été menés avec le logiciel R, à l'aide du package « Vegan ».

La richesse observée (=mesurée par piégeage) sur chaque station est divisée par la moyenne de ces estimateurs et permet ainsi de mesurer un indice de complétude révélant l'efficacité de l'échantillonnage.

2.5.2.- Indices de diversité et comparaison des richesses entre stations et entre réserves

Des indices de diversité de Shannon (SHANNON, 1948), de diversité de Simpson (SIMPSON, 1949 ; HURLBERT, 1971) ainsi que d'équitabilité de Piélou (PIELOU, 1966) ont été calculés pour chaque station et sur l'ensemble du site. Ces indices permettent de décrire le degré d'homogénéité d'un peuplement.

L'indice de Shannon (H') varie de 0 à généralement 5, il augmente avec la richesse du peuplement et diminue quand il y a un fort déséquilibre entre les effectifs capturés (ce qui peut être le signe, dans certains cas, d'une perturbation). À noter que l'indice de Shannon est sensible aux variations d'importance des espèces les plus rares c'est-à-dire les moins abondantes dans les captures (Peet, 1974).

$$H' = -\sum p_i \log p_i$$

avec p_i : proportion de l'espèce $i = n_i/N$, n_i étant l'effectif capturé de l'espèce i et N la somme des effectifs capturés toutes espèces confondues.

L'indice de diversité de Simpson (D) peut s'entendre comme une mesure de la probabilité que deux individus sélectionnés au hasard appartiennent à la même espèce. Il varie de 0 à 1. Contrairement à l'indice de Shannon, il est sensible aux variations d'importance des espèces les plus abondantes.

$$D = 1 - \sum [n_i (n_i - 1) / N (N - 1)]$$

avec n_i : nombre d'individus de l'espèce i et N : nombre total d'individus toutes espèces confondues.

L'indice d'équitabilité de Piélou (J) mesure simplement le degré d'équirépartition des effectifs dans les différents taxons, variant de 0 (déséquilibre absolu, théorique) à 1 (parfaite équirépartition des effectifs). Il n'est donc pas influencé par la richesse spécifique. :

$$J = H' / H_{\max}$$

Avec H' = indice de diversité de Shannon et $H_{\max} = \log S$, S étant la richesse spécifique globale constatée.

Les calculs de ces indices ont été réalisés avec la fonction " disponible" dans le package "Vegan" du logiciel R.

Par ailleurs, la comparaison des richesses estimées entre stations et entre les deux réserves a été menée au travers d'une analyse de variance (ANOVA à 1 facteur) réalisée avec le logiciel R et les packages « ggpubr » et « stats ».

2.5.3.- Similarité des cortèges

Une analyse factorielle des correspondances (AFC) a également été réalisée à l'aide du logiciel Past (v. 4.03), afin d'illustrer les éventuelles proximités pouvant exister entre taxons et stations.

2.5.4.- Influence de la méthode et de la location d'échantillonnage

Par la suite, afin d'étudier les variations de composition au sein des communautés échantillonnées par chaque méthode d'échantillonnage, une analyse de variance basée ici sur des matrices de dissimilarités a été réalisée (PERMANOVA). Celle-ci s'est faite sur une matrice de distances de Bray-Curtis (variable : abondance). Afin de visualiser les variations de composition et la structure des communautés, une NMDS (Non-metric multidimensional scaling) a été produite. Il s'agit d'une méthode d'ordination de gradients basée elle aussi sur une matrice de dissimilarités. Une représentation graphique permet de visualiser les différentes communautés. Toutes ces analyses ont été réalisées avec le logiciel « R » et le package « Vegan ».

2.5.5.- Description fonctionnelle des cortèges et regroupement fonctionnel des stations

Les proportions du nombre d'espèces puis des effectifs afférents en fonction des différents comportements de nidification (p. ex. dans des tiges, dans du bois, dans le sol...) ont été illustrées à l'aide de « boîtes à moustache » (*box-plots*). Les modalités retenues pour le comportement de nidification sont les suivantes :

- rubicole (RU) : niche exclusivement dans les tiges de plantes herbacées, creuses ou à moelle. Les taxons nichant spécifiquement dans les phragmites en font partie. Les taxons nichant à l'occasion dans les galles de plantes herbacées (ex : celles de *Lipara lucens*, diptère Chloropidae) ont été inclus dans cette catégorie.
- xylicole (XY) : niche dans les anfractuosités de bois ou dans les anciennes galeries creusées dans le bois par des insectes xylophages ou saproxylophages ou dans des galeries creusées par soi-même dans le bois (certains taxons en sont capables si le bois est suffisamment décomposé). Les taxons nichant à l'occasion dans les galles ligneuses se développant sur les arbres et arbustes (ex : celles d'*Andricus kollari*, hyménoptère Cynipidae) ont été inclus dans cette catégorie.
- indifféremment rubicole et xylicole (RX)
- terricole (TE) : niche dans le sol d'une façon générale. Les sabulicoles (préférentiels ou stricts) sont inclus
- cavicole opportuniste (CO) : peuvent nicher dans des anfractuosités déjà existantes, que ce soit dans les sols, le bois, les murs, les roches....
- nidification aérienne libre (NL) : cas de nombreux Vespidae sociaux
- autres : inconnus et divers (DD)

Ces comportements ont été renseignés pour toutes les espèces identifiées au sein d'une base de traits de vie, à partir du dépouillement de quelques centaines de références bibliographiques.

Un regroupement fonctionnel a été recherché au travers d'une Classification Hiérarchique sur Composantes Principales (HCPC), sur le résultat d'une ACP des stations et de la représentativité des traits fonctionnels de niche que l'on y trouve (en proportion d'abondance dans un premier temps, en abondances dans un second temps), toujours au moyen du logiciel R et en mobilisant les packages "FactoMineR" et "factoextra".

2.5.6.- Espèces indicatrices

Les espèces indicatrices des stations (ou habitat) puis des deux réserves ont été déterminées selon la méthode de l'IndVal (*Indicator Value* : DUFRENE & LEGENDRE, 1997) avec le package « indicpecies » (DE CACERES *et al.*, 2010). Basé sur l'abondance relative et la fréquence relative d'une espèce, il mesure la fidélité et la spécialisation des espèces à un site donné. L'IndVal varie de 0 (non indicatrice) à 1 (indication parfaite). On considère une espèce indicatrice lorsque la valeur de l'indice est de 0,25 ou plus, et ce de façon significative.

3.- Résultats et analyses

3.1.- Conditions de réalisation du protocole

Les relevés ont été effectués, globalement, dans de bonnes conditions. Seul aléa à déplorer : la tempête *Miguel* qui a touché le département comme tout le centre-ouest de la France le vendredi 7 juin 2019. Il n'y a toutefois pas eu de casse importante sur le dispositif de piégeage alors mis en place ; les pièges détachés et les flacons tombés ont été remis en place très rapidement après le passage de la tempête. Au final, cet aléa n'aura impacté, éventuellement, que le deuxième relevé de manière sans doute non significative.

Les prélèvements des deux réserves ont été à peu près triés dans des proportions similaires, avec un léger avantage à ceux issus de la RNN, qui comprenaient un plus grand nombre d'individus globalement.

Les deux pièges SLAM disposés de façon expérimentale sur des radeaux flottants ont donné lieu à des captures assez maigres, ni abondantes, ni diversifiées. Les derniers relevés n'ont donc pas été prioritaires dans la phase de tri. Pour ce qui est des cornets et des Malaise, le tri a été privilégié sur les prélèvements de printemps, de début d'été et de fin d'été, de façon à optimiser l'inventaire au regard de la phénologie des syrphes. Il est donc possible qu'à ce stade, le degré d'exhaustivité de la démarche soit moins important pour d'autres groupes d'insectes dont le pic d'activité se situe au cœur de l'été. C'est le cas de plusieurs familles d'hyménoptères et de quelques diptères (Stratiomyidae, par exemple). Cependant, d'un point de vue qualitatif, l'incidence est ici à relativiser dans la mesure où la plupart des taxons ont une période de vol relativement longue, excédant les quelques semaines au maximum sans relevés exploités, sur certaines stations. Par contre, du point de vue quantitatif, l'incidence sera forcément plus significative dans la mesure où les semaines du cœur de l'été sont les plus productives, tous taxons confondus.

3.2.- Les hyménoptères

3.2.1.- *Chrysididae* (*Chrysididae*)

3.2.1.1.- *Présentation succincte*

Les Chrysididae, ou « guêpes de feu », sont de très élégantes petites guêpes aux couleurs rutilantes. Elles sont toutes cleptoparasitoïdes : incapables de chasser, elles parasitent les guêpes ou les abeilles pour assurer le développement de leurs larves : une sous-famille s'intéresse en particulier aux Tenthredinidae, les autres aux Apoïdes ou aux Vespoïdes. Leur femelle n'aménage d'ailleurs même pas de nids, profitant directement de celui de l'hôte sur lequel elle a jeté son dévolu. Les adultes de chrysididae se trouvent plus classiquement sur les fleurs dont ils exploitent le nectar. La région des Pays de la Loire compte plus de 60 espèces de chrysididae signalées, à ce jour (GRETIA, 2009, mis à jour).



Chrysis viridula, cliché N. Jones

3.2.1.2.- *Remarques sur la systématique et la taxonomie*

L'identification de certains taxons de chrysididae est difficile, d'autant que les travaux récents de morphologie et de génétique ont engendrés d'assez nombreuses modifications dans leur systématique et leur taxonomie telles que de nouvelles mises en synonymie ou la distinction de plusieurs espèces dans un taxon considéré autrefois comme unique. Certaines espèces autrefois considérées comme douteuses ou des sous-espèces ou de simples formes semblent être désormais validées par la majorité

des spécialistes et figurent dans des ouvrages de référence récents, mais ces positions systématiques récentes ne font pas toujours consensus. À noter d'ailleurs que le référentiel national à TaxRef (v.14, 2020) est encore particulièrement lacunaire en ce qui concerne les chrysidés. Quand nous n'avons pu le suivre au risque de pertes d'information (synonyme douteux ou taxon manquant), nous avons suivi la systématique référencée sur le site Chrysis.net et tirée de sources récentes (PAUKKUNEN *et al.*, 2015 ; WIESBAUER *et al.*, 2020).

Dans les taxons qui nous concernent ici, les difficultés d'identification et de nomenclature relèvent surtout de deux groupes d'espèces. Chez les *Hedychrydium* du groupe « *roseum* », la reconnaissance de *H. caputaureum* Trautmann & Trautmann, 1919 ne pose généralement guère de problème, mais sa présence en France est peu mentionnée vu qu'on le considérait autrefois comme une simple sous-espèce ou même comme une variété, de provenance orientale (LINSENMAIER, 1997a). Le taxon *H. roseum* (Rossi, 1790) sensu stricto est par contre très difficilement identifiable à partir des femelles. Nous ne l'avons certifié que pour les mâles, beaucoup plus faciles à distinguer, les femelles restant dénommées *Hedychrydium* gr. *roseum*. Le taxon *Hedychrydium rossicum* Gussakovskij, 1948 (= *H. valesiense* Linsenmaier, 1959), différent des précédents par ses reflets métalliques sur l'abdomen peut être, quant à lui, difficile à séparer de *H. mediocrum* Linsenmaier, 1987, ce que nous n'avons pas réussi, avec assurance, pour 5 mâles.

Les *Chrysis* du groupe « *ignita* » sont globalement difficiles à déterminer en dehors des espèces entièrement bleues et de quelques taxons caractérisés par un caractère tranché. La difficulté vient aussi de la richesse de ce groupe qui comprend pas moins d'une trentaine d'espèces européennes morphologiquement très homogènes. Pour compliquer encore la chose, la connaissance de ces taxons en France métropolitaine est encore très incomplète, avec plusieurs espèces dont la présence n'est ni attestée... ni exclue, à ce stade ! Dans la présente étude, la plupart des individus de ce groupe ont pu être sans problèmes identifiés, appartenant aux espèces les plus aisées à distinguer (*C. indigotea*, *C. fulgida*, *C. angustula*, *C. terminata*). Trois individus ont été attribués au taxon *C. ignita sensu stricto*, mais un autre, une femelle, n'a pu être identifié avec certitude.

3.2.1.3.- Résultats bruts

En définitive, à ce stade, 592 chrysidés ont pu être identifiés au rang d'espèces et 24 au rang de groupe d'espèces intragénérique. Le tableau suivant récapitule ces résultats.

Tableau 4 : effectifs d'hyménoptères Chrysididae capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié et richesse spécifique afférente.

Stations	1	2	3	4	5	6
Cleptinae						
<i>Cleptes nitidulus</i> (Fabricius, 1793)	3♀ 52♂			1♂		1♀
<i>Cleptes semiauratus</i> (Linnaeus, 1760)				10♂	1♀ 3♂	7♂
<i>Cleptes splendidus</i> (Fabricius, 1794)	3♀ 6♂			1♂		1♀
<i>Cleptes striatipleuris</i> Rosa, Forshage, Paukkunen & Soon, 2015				4♂		
Chrysidinae Elampini						
<i>Colpopyga flavipes</i> (Eversmann, 1857)	4♀ 1♂				5♂	3♂
<i>Hedychridium ardens</i> (Coquebert, 1801)	7♀ 2♂			1♀		
<i>Hedychridium gratiosum</i> Abeille de Perrin, 1878	5♀ 23♂					
<i>Hedychridium roseum</i> (Rossi, 1790)	3♂			1♂	1♂	3♂
<i>Hedychridium caputaureum</i> Trautmann & Trautmann, 1919	3♀ 4♂					
<i>Hedychridium rossicum</i> Gussakovskij, 1948	5♂					1♂
<i>Hedychridium mediocrum/rossicum</i>	5♂					
<i>Hedychridium</i> gr. <i>roseum</i>	18♀					
<i>Hedychrum gerstaeckeri</i> Chevrier, 1869	5♀ 5♂					
<i>Hedychrum nobile</i> (Scopoli, 1763)	16♀ 1♂			1♀		1♂

	Stations					
	1	2	3	4	5	6
<i>Hedychrum rutilans</i> Dahlbom, 1854	5♀			1♀ 1♂		1♀ 2♂
<i>Holopyga chrysonota</i> (Förster, 1853)				1♀		
<i>Holopyga generosa</i> (Förster, 1853)	16♀ 3♂			6♀	6♀	2♀
<i>Holopyga inflammata</i> (Förster, 1853)	27♀ 42♂					
<i>Holopyga jurinei</i> Chevrier, 1862	2♂					
<i>Omalus aeneus</i> (Fabricius, 1787)		4♀	7♀		1♀	
<i>Pseudomalus auratus</i> (Linnaeus, 1758)	2♀	9♀	25♀	4♀ 1♂	8♀	4♀
Chrysidinae Chrysidini						
<i>Chrysis angustula</i> Schenck, 1856	1♀	3♀	4♀	1♂	2♀	6♀ 1♂
<i>Chrysis fulgida</i> Linnaeus, 1761	2♀			1♂		
<i>Chrysis ignita</i> (Linnaeus, 1758)			1♀	1♀		1♂
<i>Chrysis indigotea</i> Dufour & Perris, 1840	1♀			1♀		3♀
<i>Chrysis rutiliventris</i> Abeille de Perrin, 1879	8♀ 1♂		2♀	6♀ 5♂		1♂
<i>Chrysis terminata</i> Dahlbohm, 1854					1♂	
<i>Chrysis gr. ignita</i>			1♀			
<i>Chrysis bicolor</i> Lepeletier, 1806				2♂		
<i>Chrysis illigeri</i> Wesmael, 1839	7♀ 7♂			2♀ 2♂	1♂	
<i>Chrysis succincta succinctula</i> Dahlbom, 1854	6♀ 17♂					1♀
<i>Chrysis fasciata</i> Olivier, 1790				2♀		
<i>Chrysis gracillima</i> Förster, 1853	5♀ 18♂			1♀ 2♂	1♂	1♀
<i>Chrysis inaequalis</i> Dahlbom, 1845	1♀					
<i>Chrysura radians</i> (Harris, 1778)				1♀		
<i>Pseudochrysis neglecta</i> (Shuckard, 1836)				1♀		2♀
<i>Trichrysis cyanea</i> (Linnaeus, 1758)	13♀ 18♂		2♀	14♀ 14♂	12♀ 2♂	8♀ 2♂
Effectif	158♀ 215♂	16♀	42♀	43♀ 46♂	30♀ 14♂	30♀ 22♂
Richesse par station	24 (-26)	3	6(-7)	23	11	18
Richesse RNN vs. RNR	27 (-29)			28		

3.2.1.4.- Richesses et compositions comparées, des sites et des stations

Avec 34 espèces identifiées au total, le site de Grand-Lieu s'avère globalement riche, dans la mesure où la chrysidofaune est généralement mieux représentée dans d'autres types de milieux (habitats xériques en particulier). La diversité semble tout à fait comparable entre la partie en RNN et celle en RNR. Par ailleurs, l'originalité relative des deux sites est également comparable avec 8 espèces exclusivement trouvées dans la RNR, 6 dans la RNN et 20 en commun (soit 59 %). Cependant, des différences plus marquées de richesse et de composition apparaissent si l'on compare les stations entre elles.

La station 1 s'avère la plus riche, ce qui est sans doute à mettre en relation avec des conditions globalement favorables aux hyménoptères aculéates susceptibles d'être parasités par les chrysidés, notamment des fouisseurs grâce à sa digue sableuse (la « Chaussée »), mais aussi des xylocoles et des rubicoles, du fait de la présence conséquente de gros chênes, de bois mort et d'arbustes. Par ailleurs, 6 taxons sur les 35 n'ont été observés que sur cette station, pas ailleurs.

La station 4 montre une richesse comparable à la précédente, mais les chrysidés y semblent moins abondantes et les compositions spécifiques, bien qu'assez ressemblantes, montrent des nuances significatives notamment chez les Cleptinae (parasites de tenthrèdes) et chez les Elampini, qui parasitent majoritairement des hyménoptères aculéates fouisseurs : crabroniens (*Tachysphex*, *Miscophus*, *Philanthus*, *Cerceris*, *Astata*, *Gorytes*...), vespides (*Odynerus*), voire abeilles (*Halictus*, *Lasioglossum*). Ces « coucous » de guêpes et d'abeilles terricoles ne sont pas pour autant totalement absents de cette station 4, ce qui suggère la présence d'un site proche propre à leur offrir les conditions

de substrat sableux particulièrement apprécié de la plupart des hôtes. La parcelle contigue OH-0902 est vraisemblablement un site très favorable à ce sujet. La station 4 présente également, en définitive, une certaine originalité relative, car 5 taxons y sont exclusifs, n'ayant pas été observés par ailleurs.

La station 6 montre une richesse moindre, néanmoins encore assez conséquente, avec 18 espèces observées. Cependant, aucun taxon n'y est exclusif : la moitié des espèces que l'on y a inventoriées est en commun avec les deux autres stations les plus riches et l'autre moitié en commun avec l'une des deux. La similarité globale est donc assez grande entre cette station et les autres, sa composition apparaissant en quelque sorte intermédiaire entre la 1 et la 4.

3.2.1.5.- Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

Huit taxons méritent un commentaire particulier, notamment car ils sont en l'état des connaissances peu fréquents, voire rares, dans le Massif armoricain ou plus largement.

Cleptes splendidus (Fabricius, 1794)

L'absence de reflets métalliques nets sur les derniers segments abdominaux et d'alignement de fossettes à la marge postérieure du pronotum, ainsi qu'une ponctuation double sur le 3^{ème} tergite et une coloration rouge cuivrée sur le pronotum de la femelle sont les critères les plus marquants nous ayant permis d'identifier 11 individus des deux sexes de cette belle espèce, observée dans les stations 1, 4 et 6. Il s'agit d'un taxon réputé peu commun, voire rare, malgré une aire de répartition assez large (ROSA, 2006 ; WIESBAUER *et al.*, 2020 ; BERLAND & BERNARD, 1938, sous le synonyme de *C. consimilis*). Nous n'avions jusqu'alors connaissance que d'une autre observation dans le Massif armoricain, également en Loire-Atlantique, sur la commune de la Haye-Fouassière. Cependant, il s'agit d'une donnée très ancienne (DOMINIQUE, 1895) qui mériterait d'être validée par examen de la collection Jules Dominique, détenue au Muséum de Nantes, dans la mesure où de profondes confusions anciennes et des remaniements systématiques conséquents sont intervenus, depuis, dans le genre *Cleptes*. Il s'agirait donc soit d'une redécouverte, soit d'un nouveau signalement pour le Massif armoricain. En partie au moins du fait de cette rareté, la biologie de *Cleptes splendidus* reste fortement méconnue. Il parasite vraisemblablement des tenthrèdes, à l'instar des autres espèces du même genre, peut être comme le suggère ROSA (2006) des hôtes se développant sur Rosacées. Il est connu par ailleurs pour butiner les fleurs de *Daucus carota* (ROSA, 2006), celles de *Pastinaca sativa* et de *Torilis japonica* (ROSA, 2004), ainsi que les ombellifères et des *Sedum* (LINSENMAIER, 1997a).

Cleptes semiauratus (Linnaeus, 1760)

La fréquence d'observation de cette espèce ouest paléarctique semble être plus conséquente que celle de la précédente (ROSA, 2006 ; WIESBAUER *et al.*, 2020) même si elle est également considérée rare dans le nord de son aire (PAUKKUNEN *et al.*, 2015). Elle serait présente dans toute la France (BERLAND & BERNARD, 1938). Une douzaine de données sont enregistrées à son propos, récentes et anciennes, dans la base du GRECIA, toutes concentrées sur les départements de la Mayenne, du Maine-et-Loire et de Loire-Atlantique. Sa biologie est relativement mieux connue même si la plupart des mentions méritent d'être pris avec circonspection du fait de la confusion avec *Cleptes pallipes*. Elle parasiterait les tenthrèdes des genres *Euura* et affines, et notamment deux taxons qui se développent au détriment des saules : *Euura salicis* et *Euura miliaris* (DE BORMANS, 1887 ; NIELSEN, 1932). Une certaine affinité aux milieux humides lui est donc reconnue (ROSA, 2006) même si elle n'en est pas forcément exclusive.

Holopyga generosa (Förster, 1853)

Ce taxon a été parfois considéré comme sous-espèce de *Holopyga fastuosa* Lucas, 1849 (LINSENMAIER, 1997b), comme c'est encore le cas dans le référentiel TaxRef en sa version actuelle. Pourtant, les auteurs actuels majeurs lui reconnaissent bien le statut d'espèce à part entière et la distribution de l'espèce *fastuosa sensu stricto* serait limitée à l'Afrique du Nord et au sud de la péninsule ibérique (ROSA, 2006). En Italie, *H. generosa* serait à même de se rencontrer aussi bien dans les prairies sèches

que dans les clairières et autres milieux herbacés fleuris plus humides (ROSA, 2006) alors que dans le nord de son aire, elle rechercherait exclusivement les milieux plus secs, notamment sableux (PAUKKUNEN *et al.*, 2015). Elle fréquente diverses plantes à fleurs (ombellifères, crucifères, résédacées, euphorbiacées (INVREA, 1922 ; KUNZ, 1994 ; LINSENMAIER, 1997a ; ROSA, 2004 ; WIESBAUER *et al.*, 2020). L'identité exacte de son ou ses hôtes, par contre, reste inconnue, mais il s'agit sans doute de crabroniens terricole (KUNZ, 1994). Bien qu'accusant une répartition eurasiatique très large, cette espèce a été peu observée dans le Massif armoricain. Dans la base du GRECIA, seules quelques rares observations peuvent s'y rapporter, dans le Morbihan et les autres, sous le binôme *H. fastuosa*, dans le Calvados, en Sarthe et dans les Cotes d'Armor. Il s'agit le plus souvent de sites sableux, quelques-uns assez humides, d'autres secs.

Holopyga chrysonota (Förster, 1853)

Cet autre *Holopyga* a une distribution européo-méditerranéenne large, mais semble très disséminée, du moins en France, alors qu'elle est considérée comme fréquente en Europe centrale (WIESBAUER *et al.*, 2020). À noter qu'elle a pu être aussi jugée particulièrement disséminée en Belgique et même en régression (LECLERCQ, 1988). Dans le Massif armoricain, les données qui s'y rapportent sont très rares : seulement trois mentions récentes dans notre base, l'une dans la Manche, les autres dans le Morbihan et dans le Finistère et aucune recensée par le Muséum de Paris (plateformes INPN et OpenObs). La découverte d'une femelle sur la station 4 constituerait ainsi, en l'état de nos connaissances, une première mention en Pays de la Loire. Le ou les hôtes spécifiques d'*Holopyga chrysonota* semblent inconnus. *Cerceris quadrifasciata* a été cité (MOLITOR, 1935), mais, d'après PAULI *et al.* (2018), ce serait purement spéculatif. D'autres crabroniens du genre *Tachysphex* ont été suspectés par ailleurs, en particulier *T. unicolor* et *T. nitidus*, par SAURE (1998). Cette chryside est connue par ailleurs pour fréquenter les ombellifères (GRAFFE, 1895), mais aucune mention bibliographique de ses préférences écologiques ne semble disponible.

Chrysura radians (Harris, 1778) - new 44

Cette chryside parasite des Megachilidae, en particulier différentes osmies des genres *Hoplitis* et *Osmia*, ce qui est mentionné depuis longtemps (FREY-GESSNER, 1887 ; BUYSSON, 1891-1896) et confirmé par des travaux récents (STECKEL *et al.*, 2014 ; PAULI *et al.*, 2018). Contrairement aux autres *Chrysura*, elle s'intéresse surtout aux osmies qui nichent dans toutes sortes de cavités préexistantes dans des matières minérales (argile, pierre) ou végétales (bois, tiges creuses ou tiges à moelle), mais pas aux taxons qui jettent leur dévolu sur les coquilles vides d'escargots (les osmies dites hélicicoles), ou alors de façon non obligatoire (cas d'*Osmia melanogaster*). *Chrysura radians* est une espèce à répartition paléarctique, présente dans de nombreux pays européens et pouvant y être assez commune, comme en Italie (ROSA, 2006) ou plus rare comme en Europe centrale (WIESBAUER *et al.*, 2020 ; PAUKKUNEN *et al.*, 2015). En France, elle semble rare, mais sans doute reste-t-elle sous-prospectée. Une seule mention nous était connue en Pays de la Loire, dans l'est du Maine-et-Loire, issue d'une capture relativement ancienne de F. Chibaudel (RAINGEARD, 1998). C'est donc une confirmation de sa présence en Pays de la Loire et une belle découverte pour le département de la Loire-Atlantique.

Chrysis tristicula Linsenmaier, 1959 (= *C. succincta succinctula* Dahlbom, 1854)

DAHLBOM (1854), qui a décrit ce taxon, en faisait une espèce à part entière : *C. succinctula*. LINSENMAIER (1959(b)) en a fait une sous-espèce de *Chrysis succincta* Linnaeus, 1767. Cependant, par la suite, ROSA & XU (2015) ont montré que le taxon préalablement nommé par DAHLBOM n'était pas le même que celui de LINSENMAIER, mais se rapportait à *Chrysis germari* Wesmael, 1839. Ces auteurs proposèrent donc de renommer *tristicula* l'espèce considérée par LINSENMAIER. Cette nouvelle synonymie n'est actuellement pas encore prise en compte par le référentiel national TaxRef (v.14). *Chrysis tristicula* a une répartition méditerranéenne au sens large, étant connu d'Autriche, de Suisse, d'Italie, de France, d'Espagne et d'Afrique du Nord (ROSA & XU, 2015), donc beaucoup plus méridionale que *Chrysis succincta*. Elle est vraisemblablement localisée à des sites particulièrement chauds, au moins dans la partie nord de son aire de répartition, mais sa véritable fréquence ne peut être estimée sur la base des

données actuelles du fait des confusions taxonomiques évoquées *supra*. Nous avons enregistré, à ce stade, deux observations dans la base du GRETIA, d'un site des Cotes d'Armor et d'un autre de Vendée et une autre observation dans le Finistère (*leg. et coll.* T. Lepen, 30/05/2020) pourrait s'y rapporter. Ce serait donc un nouveau signalement pour le département de la Loire-Atlantique. *Euodynerus dantici*, euménine non observée ici, a été rapporté comme hôte possible par GAYUBO *et al.* (1987), mais aussi le crabronien *Tachysphex unicolor*, qui a par contre été observé sur 5 des 6 stations échantillonnées. Cette association reste cependant questionable en l'état des connaissances, compte tenu des problèmes taxonomiques évoqués. Nonobstant ces derniers, ce serait un taxon lié à des milieux plutôt sableux et chauds, secs à modérément humides (ROSA, 2005).

Chrysis indigotea Dufour & Perris, 1840 et ***Chrysis fasciata*** Olivier, 1790

Ces deux espèces congénériques sont assez remarquables du fait de leur robe entièrement bleue métallisée. Elles n'appartiennent cependant pas au même groupe d'espèces, la première s'apparentant aux *Chrysis* du groupe « *ignita* » et la seconde à celles du groupe « *smaragdula* », lesquelles se distinguent aisément par la forme de la marge postérieure du troisième tergite.

Chrysis indigotea pourrait parasiter exclusivement l'odynère *Allodynerus rossii*, d'après PAULI *et al.* (2018), bien que deux autres hôtes ont été évoqués (BERLAND & BERNARD, 1938, DUFOUR & PERRIS, 1840) : *Gymnomerus laevipes*, ce qui est plausible et *Ectemnius rubicola*, ce qui est beaucoup plus improbable. Nos observations tendent à valider *Allodynerus*, car les deux taxons ont été capturés sur les mêmes stations 1 et 6 (plus la 4 pour la chryside) alors que *Gymnomerus laevipes* n'a pas été contacté à Grand-Lieu. L'hôte est assez largement distribué en France (GEREYS, 2016) alors que sa chryside est potentiellement plus dispersée ; du moins ne dispose-t-on pas en l'état de nombreuses observations et elle semble également localisée dans d'autres pays d'Europe (WIESBAUER *et al.*, 2020), voire particulièrement rare (PAUKKUNEN *et al.*, 2015 ; ROSA, 2006 ; LINSSENMAIER W., 1997 (b) ; KUNZ, 1994).

Dans le Massif armoricain, peu d'observations de l'espèce ont été enregistrées dans la base du GRETIA - dans le Calvados, le Finistère, le Maine-et-Loire et la Loire-Atlantique - sans préférence de milieux. Elle fréquente effectivement une assez grande variété d'habitats, d'après la littérature, et butine des plantes communes. Elle serait à même de nicher dans toutes sortes de matériaux en bois (TRAUTMANN, 1930 ; ROSA, 2005 ; WIESBAUER *et al.*, 2020) : poteaux et constructions, troncs d'arbres morts, branches...

Chrysis fasciata est reconnue pour parasiter *Gymnomerus laevipes* et d'autres guêpes de la sous-famille des Euménines : *Discoelius dufourii*, *Discoelius zonalis*, *Euodynerus quadrifasciatus*, *Symmorphus murarius* ; *Pareuodynerus spp.* (DUFOUR & PERRIS, 1840 ; TRAUTMANN, 1927 ; BERLAND & BERNARD, 1938 ; LINSSENMAIER, 1959 (a) ; BLÜTHGEN, 1961 (a) ; KUNZ, 1994 ; PAULI *et al.*, 2018) Les mentions d'hôtes se rapportant à quelques crabroniens (*Trypoxylon figulus*, *Pemphredon lethifer*) ou même à une abeille (*Hoplitis tridentata*) sont par contre probablement erronées : la petite taille de ces espèces ne permet vraisemblablement pas le développement de la larve de cette chryside assez grande. Eurytope, elle butine, *a minima*, les apiacées (WIESBAUER *et al.*, 2020) et les euphorbes (LINSSENMAIER, 1959 (a) ; SCHMIDT, 1977). C'est une espèce répartie de l'Asie à l'Europe centrale, occidentale et méditerranéenne, assez peu commune, voire rare localement (ROSA, 2006 ; WIESBAUER *et al.*, 2020). Peu de données sont disponibles en France. Dans le Massif armoricain, il est intéressant de relever que nous ne disposons que de deux mentions de l'espèce dans des sites naturels protégés des Pays de la Loire, l'une en Anjou dans les landes humides du Fuilet, l'autre en Loire-Atlantique, en contact entre la tourbière et la lande tourbeuse de Logné. Sans qu'une affinité particulière ne lui soit reconnue dans la littérature disponible, il n'est donc pas impossible qu'elle montre un penchant pour de tels milieux humides, dans notre région.

3.2.2.- Sphéciformes (sphégiens, crabroniens et ampulicides)

3.2.2.1. - Présentation succincte

Autrefois inclus dans l'unique famille des Sphecidae, puis dans 3 familles rattachées aux Apoidea (Sphecidae, Crabronidae et Ampulicidae), les membres connus en France de ce grand groupe polyphylétique sont désormais distribués dans 9 familles différentes, 7 des 8 anciennes sous-familles de Crabronidae ayant été élevées au rang de famille, suite à des travaux génétiques récents. Leur proximité phylétique avec les abeilles est désormais bien établie, d'où leur rattachement à la super-famille des Apoidea, mais leur mode de vie, avec développement parasitoïde obligatoire, les rapproche de nombreux Vespoidea, de lignée différente. Leurs adultes se nourrissent de nectar. Les hôtes et les modes de nidifications sont très diversifiés dans le groupe. Beaucoup d'espèces sont fouisseuses terricoles, un assez grand nombre aussi sont xylocoles ou rubicoles (nichent, respectivement, dans le bois ou les tiges à moelle). Enfin, quelques autres taxons jettent leur dévolu sur d'autres types de support, pour leur ponte (anfractuosités de falaise, galles...). Deux cent espèces différentes de Sphégiens, environ, ont été observées en Pays de la Loire (GRETIA, 2009, complété).



Mellinus arvensis, cliché F. Herbrecht

3.2.2.2. - Remarques sur la systématique et la taxonomie

Nonobstant les modifications systématiques évoquées *supra*, l'identification des sphéciformes présents dans l'ouest et le nord-ouest de la France pose relativement peu de problèmes majeurs, même si comme chez la presque totalité des insectes, quelques genres ou groupes d'espèces sont plus difficiles à déterminer. Cela est dû en grande partie à des ouvrages récents et de qualité couvrant la France et l'Europe occidentale (notamment les Faune de France : BITSCH & LECLERC, 1993 ; BITSCH *et al.*, 1997, 2001 ; ces ouvrages étant d'ailleurs en train d'être actualisés et étendus à toute l'Europe : BITSCH *et al.*, 2020). De ce fait, la taxonomie est à leur propos également relativement stable, contrairement à bien d'autres groupes d'hyménoptères.

À noter que les *Trypoxylon* du groupe *attenuatum*, notamment ceux de sexe femelle, n'ont pas tous été identifiés au rang d'espèces, car les deux taxons communs concernés (*T. attenuatum* et *T. deceptorium*) existent en très grand nombre et dans les deux sexes sur toutes les stations. Cela aurait été donc très fastidieux de traiter tant de matériel, l'identification des femelles étant par ailleurs très malaisée alors que celle des mâles, par inspection des genitalia, est bien plus sûre. La majorité de ces derniers ont ainsi été déterminés jusqu'à l'espèce alors que les femelles n'ont pas été distinguées.

3.2.2.3. - Résultats bruts

Les sphéciformes, toutes familles confondues, ont été particulièrement bien représentés dans nos échantillons : pas moins de 5631 individus ont été triés dans les échantillons dont 2793 ont été identifiés au rang d'espèces, les 2838 autres appartenant au duo *Trypoxylon attenuatum/deceptorium*. Le tableau suivant récapitule ces résultats.

Tableau 5 : effectifs d'hyménoptères sphéciformes capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié et richesse spécifique afférente

Stations	1	2	3	4	5	6
Ampulicidae						
<i>Dolichurus corniculatus</i> (Spinola, 1808)	1♀ 1♂			3♀ 5♂	1♀ 1♂	5♀
Astatidae						
<i>Astata boops boops</i> (Schrank, 1781)	4♀ 2♂	2♀		2♂	1♀	2♀ 9♂
<i>Astata kashmirensis</i> Nurse, 1909	2♀					1♂
<i>Astata minor</i> Kohl, 1885	10♀ 1♂					1♀
<i>Dryudella tricolor</i> (Vander Linden, 1829)	22♀ 5♂					1♀
Bembicidae						
<i>Alysson spinosus</i> (Panzer, 1801)				1♂		
<i>Argogorytes mystaceus</i> (Linnaeus, 1761)				1♀		
<i>Didineis crassicornis</i> Handlirsch, 1888	23♀ 2♂	4♀	4♀ 3♂	5♀ 1♂	5♀	10♀ 1♂
<i>Didineis lunicornis</i> (Fabricius, 1798)						1♂
<i>Gorytes laticinctus</i> (Lepelletier de Saint Fargeau, 1832)			1♀	1♀		
<i>Harpactus elegans</i> (Lepelletier de Saint Fargeau, 1832)	1♀ 1♂			3♂		
<i>Harpactus laevis</i> (Latreille, 1792)	6♀ 7♂			1♀	1♀ 1♂	1♀ 2♂
<i>Lestiphorus bicinctus</i> (Rossi, 1794)						1♀
<i>Nysson dimidiatus</i> Jurine, 1807				1♂		
<i>Nysson maculosus</i> (Gmelin, 1790)	1♀					
<i>Nysson spinosus</i> (J. Forster, 1771)				1♀		
Crabronidae						
<i>Crabro scutellatus</i> (Scheven, 1781)	30♀					
<i>Crossocerus annulipes</i> (Lepelletier & Brullé, 1835)	1♀ 1♂	9♀ 4♂	8♀	7♀	1♀	1♂
<i>Crossocerus binotatus</i> Lepelletier & Brullé, 1835						1♀
<i>Crossocerus cetratus</i> (Shuckard, 1837)			1♂	1♀		2♀
<i>Crossocerus congener</i> (Dahlbom, 1844)		2♀	3♀		1♀	
<i>Crossocerus distinguendus</i> (A. Morawitz, 1866)			1♀			9♀
<i>Crossocerus megacephalus</i> (Rossi, 1790)						1♂
<i>Crossocerus ovalis</i> Lepelletier & Brullé, 1835	1♀		1♀	2♀ 1♂		
<i>Crossocerus podagricus</i> (Vander Linden, 1829)	5♀		2♀	6♀ 3♂	1♀ 1♂	4♀ 2♂
<i>Crossocerus quadrimaculatus</i> (Fabricius, 1793)	2♀ 1♂					1♀
<i>Crossocerus vagabundus</i> (Panzer, 1798)	1♀ 1♂	3♀	7♀ 1♂			
<i>Dinetus pictus</i> (Fabricius, 1793)	1♀					
<i>Ectemnius cavifrons</i> (Thomson, 1870)		1♂				
<i>Ectemnius cephalotes</i> (Olivier, 1792)		2♀			1♀	1♀
<i>Ectemnius confinis</i> (Walker, 1871)		23♀ 18♂	5♀			
<i>Ectemnius continuus punctatus</i> (Lepelletier & Brullé, 1835)	1♀					
<i>Ectemnius dives</i> (Lepelletier & Brullé, 1835)	1♀ 2♂				2♂	
<i>Ectemnius lapidarius</i> (Panzer, 1804)	3♀ 1♂	3♀ 11♂	1♀ 2♂	1♂	1♀ 2♂	1♂
<i>Ectemnius ruficornis</i> (Zetterstedt, 1838)				1♀		
<i>Entomognathus brevis</i> (Vander Linden, 1829)	1♀					
<i>Lestica clypeata</i> (Schreber, 1759)	3♀	8♀	3♀	4♀ 2♂	10♀ 3♂	8♀
<i>Lestica subterranea</i> (Fabricius, 1775)	22♀ 10♂					
<i>Lindenius albilabris</i> (Fabricius, 1793)	7♀ 1♂					
<i>Lindenius panzeri</i> (Vander Linden, 1829)				2♀ 1♂		
<i>Miscophus bicolor</i> Jurine, 1807						1♀
<i>Miscophus concolor</i> Dahlbom, 1844	1♀					
<i>Nitela spinolae</i> Latreille, 1809			3♀	5♀		3♀
<i>Oxybelus mucronatus</i> (Fabricius, 1793)	2♀					
<i>Oxybelus quatuordecimnotatus</i> Jurine, 1807				1♀	1♀	
<i>Oxybelus uniglumis</i> (Linnaeus, 1758)	1♀ 1♂	1♂	3♂	1♀		1♀
<i>Rhopalum clavipes</i> (Linnaeus, 1758)	1♀	2♀	1♀ 1♂		1♀	2♀
<i>Rhopalum coarctatum</i> (Scopoli, 1763)	6♀	6♀ 2♂	19♀ 28♂	19♀ 7♂	8♀ 6♂	36♀ 31♂
<i>Rhopalum gracile</i> Wesmael, 1852	11♀ 1♂	118♀ 30♂	491♀ 50♂	3♀ 2♂	14♀	4♀ 1♂

Stations	1	2	3	4	5	6
<i>Tachysphex helveticus</i> Kohl, 1885				2♀		
<i>Tachysphex nitidus</i> (Spinola, 1805)	1♀					2♀
<i>Tachysphex obscuripennis</i> (Schenck, 1857)	6♂					
<i>Tachysphex pompiliformis</i> (Panzer, 1805)	5♀ 2♂			1♀		2♀
<i>Tachysphex tarsinus</i> (Lepelletier, 1845)				3♂		
<i>Tachysphex unicolor</i> (Panzer, 1806)	10♀		1♀	2♀ 2♂	1♀	2♀
<i>Tachytes panzeri</i> (Dufour, 1841)	2♀			5♀	2♂	3♀ 1♂
<i>Trypoxylon attenuatum</i> F. Smith, 1851	1♂	3♂	3♂	26♂	17♂	15♂
<i>Trypoxylon deceptorium</i> Antropov, 1991	6♂	19♂	59♂	33♂	28♂	21♂
<i>Trypoxylon</i> gr. <i>attenuatum</i>	145♀	236♀	1726♀ 54♂	241♀	142♀	246♀ 48♂
<i>Trypoxylon beaumonti</i> Antropov, 1991	2♀					
<i>Trypoxylon clavicerum</i> Lep. de St Fargeau & Audinet-Serville, 1828	39♀ 4♂	31♀ 1♂	34♀ 2♂	34♀ 6♂	15♀ 2♂	21♀ 1♂
<i>Trypoxylon figulus</i> (Linnaeus, 1758)	6♀ 1♂	4♀		15♀ 9♂	8♀ 1♂	9♀
<i>Trypoxylon medium</i> Beaumont, 1945	7♀ 11♂	3♀		4♀ 6♂	2♀ 1♂	1♀
<i>Trypoxylon minus</i> Beaumont, 1945	3♀ 1♂			14♀ 7♂	1♀	3♀
Mellinidae						
<i>Mellinus arvensis</i> (Linnaeus, 1758)				1♀ 1♂		
Pemphredonidae						
<i>Diodontus luperus</i> Shuckard, 1837			1♀			
<i>Diodontus minutus</i> (Fabricius, 1793)	7♀ 3♂					1♀
<i>Passaloecus clypealis</i> Faester, 1947		1♀	11♀			1♀
<i>Passaloecus corniger</i> Shuckard, 1837				3♀ 1♂		
<i>Passaloecus gracilis</i> (Curtis, 1834)			2♀	4♀	1♀	
<i>Passaloecus singularis</i> Dahlbom, 1844	1♀	3♀	6♀ 1♂			
<i>Pemphredon inornata</i> Say, 1824	2♀ 1♂	11♀	13♀ 1♂	2♀	1♀ 4♂	5♀
<i>Pemphredon lethifer</i> (Shuckard, 1837)	4♀			1♀	3♀ 2♂	
<i>Pemphredon lugubris</i> (Fabricius, 1793)		2♀	1♀		1♀	2♀
<i>Pemphredon morio</i> Vander Linden, 1829		8♀	4♀			
<i>Spilomena beata</i> Blüthgen, 1953				1♀		
<i>Stigmus solskyi</i> A. Morawitz, 1864		5♀	3♀		1♀	
Philanthidae						
<i>Cerceris arenaria</i> (Linnaeus, 1758)	9♀ 4♂			1♀ 3♂		1♀
<i>Cerceris flavilabris</i> (Fabricius, 1793)	1♀					
<i>Cerceris quadricincta</i> (Panzer, 1799)	1♀ 1♂			1♀	1♀	
<i>Cerceris quinquefasciata</i> (Rossi, 1792)	1♂			1♂		
<i>Cerceris ruficornis</i> (Fabricius, 1793)						1♂
<i>Cerceris rybyensis</i> (Linnaeus, 1771)	16♀ 1♂	1♀		6♂		2♂
<i>Philanthus triangulum</i> (Fabricius, 1775)	4♀			2♀ 1♂	1♀ 2♂	2♀
Psenidae						
<i>Mimesa bruxellensis</i> Bondroit, 1934	2♀ 1♂					
<i>Mimumesa beaumonti</i> (van Lith, 1949)	6♀ 1♂	65♀ 8♂	32♀ 4♂	6♀	4♀	
<i>Mimumesa unicolor</i> (Vander Linden, 1829)		1♂	5♀	1♀ 1♂		2♀ 1♂
<i>Mimumesa wuestneii</i> (Faester, 1951)	1♀	5♀ 10♂	19♀ 1♂			
<i>Psenulus meridionalis</i> Beaumont, 1937	1♂	8♀ 47♂	5♀ 82♂	2♂		
<i>Psenulus pallipes</i> (Panzer, 1798)	2♀ 1♂	11♀ 46♂	13♀ 19♂	22♀ 2♂	5♀ 4♂	10♀ 7♂
Sphécididae						
<i>Ammophila campestris</i> Latreille, 1809					1♀	
<i>Ammophila sabulosa</i> (Linnaeus, 1758)	16♀ 10♂			12♀ 51♂	2♀ 5♂	13♀ 22♂
<i>Isodontia mexicana</i> (Saussure, 1867)	1♀					1♀
<i>Prionyx kirbii</i> (Vander Linden, 1827)	4♀ 5♂					1♂
<i>Sphex funerarius</i> Gussakovskij, 1934				1♀	1♀	4♀
Effectif	468♀ 100♂	576♀ 202♂	2426♀ 315♂	439♀ 191♂	237♀ 84♂	421♀ 171♂
Richesse	59	31	34	50	34	48
Richesse RNN vs. RNR		74			73	

3.2.2.4. - Richesses et compositions comparées, des sites et des stations

Avec 93 espèces identifiées au total, le site de Grand-Lieu s'inscrit globalement dans les sites les plus riches en sphéciformes connus dans le nord-ouest de la France. Cela représente en effet près de 50 % de l'ensemble des espèces de sphéciformes effectivement observées ou signalées dans le Massif armoricain, d'après la base de données du GRETIA², ce qui est considérable.

Toutes les familles de sphéciformes connues d'Europe sont peu ou prou représentées dans nos captures. Certaines peuvent apparaître mal représentées, mais cela s'explique par l'absence ou la faible représentation de certains milieux adéquats, notamment des habitats xériques recherchés par de nombreux fousseurs et par des taxons à affinités méditerranéennes marquées. Remarquons cependant d'emblée que le cortège des crabronides fousseurs (A) n'est pas si mal représenté au regard de ce qui était attendu sur la vaste zone humide et inondable de Grand-Lieu. Nous reviendrons sur ce constat plus loin.

Deux autres cortèges sont quant à eux particulièrement bien représentés en nombre d'espèces comme en effectifs :

- B : celui des Crabronini, dont la plupart des taxons des genres *Crossocerus* (sous-genres *Blepharipus* et *Ablepharipus*) et *Ectemnius* établissent leurs nids dans du bois mort ; ces taxons sont donc logiquement plus diversifiés dans les milieux sylvatiques ;
- C : celui qui associe les Pempredonidae (sauf les *Diodontus*), les Psenidae et certains crabronides (*Nitela*, *Rhopalum*, *Trypoxylon*), taxons nidifiant dans des tiges à moelle ou creuses, parfois dans des galles abandonnées d'hyménoptères Cynipidae ou de *Lipara* (Diptera, Chloropidae). Leur richesse et abondance sont évidemment à mettre en relation avec l'étendue (et peut-être la qualité) des nombreux habitats riches en plantes herbacées hautes (roselières et mégaphorbiaies) ou en ronciers et autres éléments de manteaux/orlets préforestiers. Nous ne connaissons aucun site cumulant, en particulier, 6 taxons de Psenidae (soit près de 30 % de la faune française !), qui plus est dont la moitié est remarquable (cf. *infra*).

À l'instar des chrysidés, les sphéciformes se sont montrés globalement plus diversifiés sur les stations 1 et 4, avec respectivement 59 et 50 espèces recensées, mais ce ne sont pas celles qui ont montré les plus grandes abondances globales. Les raisons de cette richesse sont sans doute les mêmes que dans le cas des chrysidés : la présence d'habitats aptes à satisfaire les *preferenda* de plusieurs espèces fousseuses, plus ou moins sabulicoles dans la recherche de leurs sites de nidification au sol ; ce mode de développement est évidemment défavorisé, voire exclu dans les terrains tourbeux ou argileux fortement inondables. Les stations 1 et 4 sont également celles qui présentent le plus de taxons exclusifs (respectivement 13 et 11) ainsi que 2 taxons en commun, qu'elles sont les seules à détenir, à l'aune de nos captures : *Harpactus elegans* et *Cerceris quinquefasciata*. Tous deux sont fousseurs. Ce sont donc également les stations qui présentent, globalement, la plus grande originalité en termes de composition spécifique, à l'échelle du site.

Les stations 2 et 3 de la RNN sont moins riches, mais cumulent de forts effectifs, surtout la 3 avec 2741 individus capturés dont 1846 *Trypoxylon* (!) contre 778 individus dont 258 *Trypoxylon* pour la 2. Ces deux stations se caractérisent par ailleurs par la grande abondance de Psenidae capturés (respectivement 180 pour la 3 et 199 pour la 2) ainsi que par une bonne représentation des *Rhopalum* (les 3 espèces y sont représentées, avec 158 individus au total dans la station 2 et 590 dans la station

² 206 taxons de rang spécifique (en référence à la nomenclature de TaxRef v.14) sont actuellement enregistrés dans notre base de données (source sans doute la plus à jour en la matière actuellement) à l'échelle des 13 départements concernés par le Massif armoricain.

3). Les stations 2 et 3 présentent peu de taxons exclusifs : le xylicole *Ectemnius cavifrons* pour la 2 et, de façon moins attendue, une espèce terricole pour la 3, *Diodontus luperus*. Elles partagent également deux espèces non observées dans les autres stations : *Pemphredon morio*, une espèce xylicole et *Ectemnius confinis*, un rubicole très associé aux milieux humides, roselières notamment.

Enfin, les stations 5 et 6, côté RNR sont moyennement à assez riches, mais les abondances constatées y sont relativement faibles. Elles ne semblent pas à première vue s'illustrer par des abondances particulières concernant les taxons caractéristiques des 3 cortèges évoqués *supra*. À noter cependant que si les captures de la station 5 n'incluent qu'un taxon exclusif (*Ammophila campestris*), l'assemblage de la station 6 paraît un peu plus original avec 6 espèces exclusives *Crossocerus binotatus*, *Crossocerus megacephalus*, *Lestiphorus bicinctus*, *Miscophus bicolor*, *Cerceris ruficornis* et *Didineis lunicornis* (cette dernière peu commune).

3.2.2.5. - Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

Une vingtaine de taxons appellent un commentaire particulier, soit parce qu'il s'agit d'espèces rares à l'échelle nationale ou armoricaine, soit du fait de leur biologie particulière susceptible d'en faire des espèces très emblématiques des habitats développés à Grand-Lieu, auquel cas les effectifs capturés sont parfois tout à fait hors du commun.

***Astata kashmirensis* Nurse, 1909, et *Dryudella tricolor* (Vander Linden, 1829)**

Si les chasseurs d'homoptères (et notamment de pucerons, psylles et cicadelles) sont nombreux parmi les sphéciformes, ce n'est pas le cas des chasseurs d'hétéroptères (les punaises). Les *Astata* et *Dryudella*, autrefois rassemblés dans un genre unique, s'intéressent spécifiquement à ces proies. Quatre des cinq espèces connues dans le Massif armoricain ont été interceptées sur le site. *Astata kashmirensis* est la plus intéressante : il s'agit d'une espèce eurasiatique plutôt méridionale, assez bien répartie dans la moitié sud France, mais bien plus rare ou absente dans les départements de la moitié nord. Dans notre région, elle se retrouve vraisemblablement en limite nord-ouest de répartition. Seuls trois enregistrements figuraient auparavant dans la base de données du GRETIA, provenant d'observations menées sur un site en Sarthe et deux sites en Loire-Atlantique, tous trois étant plutôt chauds et humides et à substrat sableux, ce qui leur confère une assez grande proximité écologique avec les stations 1 et 6 sur lesquelles l'espèce a été capturée, en petit effectif.

Dryudella tricolor est sans doute plus fréquente à l'échelle des Pays de la Loire et de nombreuses autres régions françaises. Sa répartition, qui va de l'Asie centrale à la péninsule ibérique et au Maroc, est également plutôt méridionale. En France, elle est très présente dans la moitié sud et apparaît en limite nord-ouest de répartition dans les Pays de la Loire. Nous la connaissons effectivement en Anjou, en Vendée et en Loire-Atlantique, surtout au sud du fleuve, mais aussi en quelques localités de la presqu'île guérandaise. Les proies de ce taxon sabulicole sont des punaises Lygéides juvéniles.

***Didineis crassicornis* Handlirsch, 1888 et *Didineis lunicornis* (Fabricius, 1798)**

Les Bembecidae, pour la plupart des genres, sont liés aux habitats minéraux particulièrement secs, soit sableux, soit pierreux. Ils n'ont donc que peu d'opportunités de se développer dans les réserves naturelles de Grand-Lieu. Les *Didineis*, par contre, ne semblent pas associées à de telles conditions xériques.

Didineis crassicornis est généralement l'espèce la plus rarement observée des deux alors qu'elle a été contactée sur toutes les stations étudiées dans le cas présent. D'après BITSCH *et al.* (1997), elle n'était connue que de 4 départements français (capture la plus proche : Royan-17, non daté (avant 1925), coll. J. Pérez/MNHN) et de données antérieures à 1954, mais a également fait l'objet d'une capture en

2009, en Haute-Garonne (BITSCH, 2014) et en Ille-et-Vilaine et dans l'Essonne (LE DIVELEC *et al.*, 2016). Dans le Massif armoricain, nous avons déjà observé cette espèce sur un site sableux de l'estuaire de la Loire, en Loire-Atlantique, en 2010 et en 2012 (*obs. pers.*), puis sur deux sites du département de la Manche en 2018 (*leg.* M. Garrin et B. Lecaplain). Sa biologie précise reste peu connue, mais, à l'aune de nos captures récentes, il apparaît clairement qu'elle apprécie particulièrement les zones humides, sur ou à proximité de sols sableux, même si elle n'en est pas exclusive.

Didineis lunicornis, espèce peu commune voire assez rare en France et dans les pays voisins (BITSCH *et al.*, 1997 ; SCHMID-EGGER, 2010 ; BWARS, 2020) mais plus largement répartie, n'a été contactée dans le cas présent que sous la forme d'un unique individu au niveau de la station 6. Elle serait donc plus localisée dans les réserves voire même ne se développerait qu'aux abords de la RNR. Alors qu'elle était très peu observée autrefois en Grande-Bretagne, le nombre de données récentes suggère qu'elle puisse connaître une actuelle progression de ses populations (BWARS, 2020). Elle serait, d'après la même source, très étroitement liée aux sols argileux bien exposés, avec fentes de dessiccation au niveau desquels les femelles établissent leurs nids, alors que BITSCH *et al.* (2020) l'associe plutôt aux sols sablonneux.

Crabro scutellatus (Scheven, 1781) est un taxon plutôt rare, localisé à des sites sableux. C'est un parasitoïde de Diptères Dolichopodidae qui apprécie, de fait, les milieux humides tels que les landes (BWARS, 2020), notamment quand il y a contiguïté avec des sites sableux propres à héberger ses nids BALDOCK, 2010). Déjà connu précédemment dans les Côtes-d'Armor (BITSCH & LECLERC, 1993), nous l'avons observé plus récemment dans 4 localités de la Manche, du Maine-et-Loire et de Loire-Atlantique.

Crossocerus binotatus Lepeletier & Brullé, 1835, ***Crossocerus distinguendus*** (A. Morawitz, 1866) et ***Crossocerus vagabundus*** (Panzer, 1798)

Ces trois espèces appartiennent à 3 sous-genres différents : *Crossocerus s. s.* pour *distinguendus*, dont les espèces sont fouisseuses, dans le sol ou les vieux murs ; *Acanthocrabro* pour *vagabundus* qui sont des taxons lignicoles et *Cuphopteris* pour *binotatus*, qui rassemble des espèces jetant leur dévolu sur l'un comme l'autre substrat de nidification. Ces trois chasseurs de diptères sont peu fréquemment observés dans le nord-ouest de la France. *Crossocerus vagabundus* est sans doute l'espèce la plus intéressante des trois. Connue déjà du Finistère, nous l'avons observé récemment, à l'échelle armoricaine, uniquement sur deux sites plutôt forestiers en Pays de la Loire, l'un en Anjou, l'autre en Sarthe. C'est donc une nouveauté pour la Loire-Atlantique. En France, elle occupe une bonne partie du territoire, mais semble toujours observée en petits effectifs, l'hypothèse d'une raréfaction n'étant pas exclue (BITSCH & LECLERC, 1993). En Grande-Bretagne, elle serait de fait en net déclin et uniquement présente dans les habitats présentant du bois mort, en zones humides ou du moins lorsque la végétation est luxuriante (BWARS, 2020), ce qui correspond aussi à des milieux riches en Diptères tipulomorphes, ses proies. Un total de 13 individus a été ici contacté, sur les 3 stations de la RNN.

Les deux *Crossocerus* mis par ailleurs en exergue sont également à même d'apprécier les zones humides dans la mesure où entre autres proies, elles chassent en particulier les Dolichopodidae (et les Stratiomyidae pour *C. binotatus*). À noter que dans le Massif armoricain, *Crossocerus distinguendus* n'était connu, à notre connaissance, que dans la réserve régionale des Coteaux de Pont-Barré. C'est donc aussi une nouvelle observation pour la Loire-Atlantique ; si l'espèce ne peut donc plus être considérée comme absente de l'ensemble des départements bordant le littoral atlantique comme le mentionnaient BITSCH & LECLERC (1993), elle semble y être moins fréquente que dans le reste de la France. *Crossocerus binotatus* a pu être observé, quant à lui, sur une bonne partie des départements du nord-ouest de la France

Ectemnius confinis (Walker, 1871)

Surtout méridionale en France, cette espèce est fréquente au bord des lagunes méditerranéennes, mais plus rare voire absente dans de nombreux départements de la moitié nord. Dans le Massif armoricain où s'inscrit son actuelle limite nord-ouest de répartition connue (absent de Normandie, de Grande-Bretagne, du Finistère et des Côtes-d'Armor), elle n'a été observée que dans de rares zones humides, l'une en Ille-et-Vilaine, une autre dans le Morbihan et les trois dernières en Loire-Atlantique, dans l'estuaire de la Loire (sites de Donges-est, île de la Maréchale et île du Massereau). Un bel effectif a été observé ici, sur la station 2. C'est également un chasseur de mouches de familles variées, trouvé en particulier dans les phragmitaies (BITSCH & LECLERC, 1997), ce qui a pu faire supposer différents auteurs que l'espèce nichait exclusivement dans les roseaux (BERNARD, 1936 ; WESTRICH, 1980 ; SCHMIDT, 1980) alors qu'elle a aussi été observée dans des tiges de *Vicia* (GRANDI, 1957, 1961), d'apiacée (GRANDI, 1962) ou de *Sambucus* (JANVIER, 1977).

Rhopalum gracile Wesmael, 1852

Des quatre espèces de *Rhopalum* connues en France (dont 3 à Grand-Lieu !), *Rhopalum gracile* est l'espèce écologiquement la plus orientée : elle ne colonise que les roselières et niche dans les tiges de *Phragmites* ou, plus rarement, dans quelques autres plantes élevées telles que les solidages (BITSCH & LECLERC, 1997 ; LOMHOLDT, 1984). C'est de ce fait une espèce localisée, voire rare à l'échelle européenne malgré une vaste répartition eurasiatique. Dans le Massif armoricain, elle est signalée dans les Cotes d'Armor (BITSCH & LECLERC, 1993) et a été trouvée plus récemment en Ille-et-Vilaine (2 sites différents), dans le Morbihan (1 site) en Maine-et-Loire (1 site), en Vendée (1 site) et en Loire-Atlantique (2 sites). Elle était déjà connue de Grand-Lieu (GRETIA, 2012). En Pays de la Loire, elle est inscrite sur la liste des espèces déterminantes de ZNIEFF. C'est un chasseur de petits diptères divers, surtout de Chironomidae, prélevant également parfois des Psocoptères.

Passaloecus clypealis Faester, 1947, ***Pemphredon morio*** Vander Linden, 1829 et ***Spilomena beata*** Blüthgen, 1953

Ces trois Pemphredonidae sont peu (voire pas) renseignés dans le Massif armoricain et, plus globalement en France (BITSCH *et al.*, 2001), mais leur petite taille et les difficultés d'identification qui peuvent se poser à leur sujet limitent la connaissance que l'on peut en avoir. *Passaloecus clypealis* est observée essentiellement dans les zones humides, surtout sur les roselières, douces comme saumâtres (BWARS, 2020). Le taxon niche d'ailleurs lui aussi dans les tiges de phragmites. Ici, l'essentiel des 13 femelles capturées l'a été sur la station 3, ce qui confirme ces préférences écologiques. C'est une espèce qui niche dans des galeries générées par les coléoptères saproxyliques dans du vieux bois, ou dans des tiges à moelle ou encore dans des galles abandonnées. Les femelles approvisionnent leur nid en pucerons. Initialement connu d'un petit nombre de départements en France (BITSCH *et al.*, 2011), l'espèce n'a été observée que d'un très petit nombre de localités armoricaines : une roselière à Suscinio en 2010 (Morbihan) et par deux fois dans des milieux similaires de l'île de la Maréchale, en estuaire de la Loire, en 2006. Sa découverte à Grand-Lieu est donc très intéressante. La biologie de *Pemphredon morio* est du même ordre, mais ce taxon semble uniquement xylicole. Il n'est pas du tout connu pour être inféodé aux milieux hygrophiles, mais cependant, les quelques données dont nous disposons pour le Massif armoricain (disséminées dans la Manche, le Finistère et la Loire-Atlantique) concernent aussi des habitats humides. La capture d'une femelle de *Spilomena beata* sur la station 4 de la RNR est à notre connaissance la première observation de cette espèce à l'échelle du Massif armoricain. C'est un taxon distribué plutôt en Europe septentrionale et centrale et, à ce titre, pourrait être effectivement très localisé dans l'Ouest de la France. C'est un chasseur de Thysanoptera (Thrips), à mœurs xylicoles ou rubicoles.

Mimesa bruxellensis Bondroit, 1934, ***Mimumesa beaumonti*** (van Lith, 1949), ***Mimumesa wuestneii*** (Faester, 1951) et ***Psenulus meridionalis*** Beaumont, 1937

Une trentaine d'espèces de Psenidae sont connues en Europe, mais la plupart n'y ont été observées que de façon disséminée. Comme nous l'avons mentionné *supra*, le fait d'en avoir capturé pas moins de six d'entre elles sur Grand-Lieu (en dehors du genre *Psen*) nous paraît tout à fait hors du commun. Les quatre taxons mis en exergue étaient tous inconnus ou très peu renseignés dans le Massif armoricain, et même en France. *Mimesa bruxellensis* a été trouvé seulement en petit nombre sur la station de la RNN. L'espèce a été signalée, à notre connaissance, de 5 autres départements français seulement (BITSCH, 2014 ; BITSCH *et al.*, 2001 ; CARMINATI *et al.*, 2019), hors Massif armoricain. Elle est donc nouvelle pour l'ouest de la France. D'après les rares renseignements disponibles, elle ne serait en rien inféodée aux zones humides, colonisant, en Grande-Bretagne en particulier d'après le site BWARS (2020), différents types de milieux relativement ouverts : landes, bois clairs, pelouses dunaires et prairies sèches... La même source rapporte cependant que selon les observations non publiées de BALDOCK, il existerait une assez grande affinité entre cette espèce et les cicadelles du Tremble (*Populus tremula*), sur laquelle reposerait éventuellement sa présence dans certaines zones présylvatiques fraîches ou humides. L'espèce est cependant terricole.

Mimumesa beaumonti n'a semble-t-il pas fait l'objet d'observations publiées depuis son unique signalement en 1979, dans la localité de Bréca en Brière (BITSCH *et al.*, 2001 : J. LECLERCQ *leg.*, BUDRYS dét., coll. Gembloux), mais aurait été toutefois capturée récemment dans quelques autres zones humides en France (BITSCH, comm. pers.). Nous avons également relevé une mention récente dans la réserve P. Constant en Brière (ARVERNSIS, 2012). Sur Grand-Lieu, à l'exception de la station 6, nous avons intercepté l'espèce sur l'ensemble du site, avec des abondances relatives plus importantes dans les stations 2 et 3, ce qui suggérerait une affinité pour les roselières.

Mimumesa wuestneii est une espèce qui n'avait jamais été capturée en France, semble-t-il, bien qu'elle fut mentionnée par erreur dans le Pas de Calais (NICOLAS & VAGO, 2018 ; J.-L. VAGO, comm. pers.), ce qui a été révisé par la suite (LE DIVELEC, 2021). C'est un taxon réputé extrêmement rare, trouvé seulement en quelques pays d'Europe : Autriche, Roumanie et Lituanie (BUDRYS *et al.*, 2019 ; JOZAN, 2011 ; KOFLER, 1972) et également cité de Slovaquie (DEVAN, 2005), mais sans que cela ne soit validé par la suite (VEPREK & STRAKA, 2007). En Roumanie, les quelques captures rapportées ont également eu lieu au sein d'une roselière. C'est donc là une donnée tout à fait exceptionnelle, d'autant que pas moins de 36 individus (dont 25 femelles et 11 mâles) ont été collectés dans notre cas, sur les stations 1, 2 et 3 de la RNN.

Enfin, *Psenulus meridionalis* est peut-être moins rare globalement, mais est tout de même réputée très localisée dans son aire, qui s'étend de l'Europe méridionale et centrale à l'Asie centrale. En France, BITSCH *et al.* (2001) n'en font mention que dans les Pyrénées orientales, sur l'étang littoral de Salses, mais une donnée existe aussi en Camargue, à partir d'une observation de 2009 (*leg.* « Les Amis du marais du Vigueirat », visible sur OpenObs). Il semble donc bien qu'une affinité pour des marais plus ou moins littoraux à phragmites puisse être évoquée à propos de ce taxon, observé ici sur les stations 2, 3 et 4 des deux réserves. À noter qu'en Allemagne, il est rare et également restreint aux lacs avec phragmitaies (SCHMID-EGGER, 2016), affinités également relevées en Pologne (OLSZEWSKI *et al.*, 2013). HERRMANN (2005) pense d'ailleurs que l'espèce niche à même les tiges de roseaux.

3.2.3.- Pompiles (*Pompilidae*)

3.2.3.1. - Présentation succincte

Les pompiles forment une famille proche des guêpes au sens strict (superfamille des Vespoidea). Toutes les espèces sont solitaires et ont la particularité de se développer, sans exception, en parasitoïde d'araignées. Chez la plupart des taxons, la femelle capture une araignée, la paralyse d'une piqûre et l'entraîne vers son nid, avant d'y pondre un œuf et de refermer la cellule. Cette séquence comportementale offre néanmoins de grandes variations selon les espèces et plusieurs sont par ailleurs cleptoparasites obligatoires : les femelles ne chassent pas elles-mêmes leurs proies, mais spolient d'autres espèces. Beaucoup de pompiles sont fouisseurs, notamment sabulicoles. Par ailleurs, une plus grande diversité se trouve, à notre latitude, dans les sites chauds et plus ou moins secs. Les zones humides, certes moins riches, peuvent néanmoins accueillir parfois de beaux effectifs de pompiles, en relation évidemment avec la densité d'araignées. On connaît actuellement 82 espèces de pompiles dans la région des Pays de la Loire (GRETIA, 2009, complété).



Arachnospila minutula, cliché F. Herbrecht

3.2.3.2. - Remarques sur la systématique et la taxonomie

De tout temps, l'identification des pompiles a été considérée comme spécialement ardue par les entomologistes, à l'instar de l'abbé Jules DOMINIQUE (1895) : « Les Pompilides offrent aussi des difficultés désespérantes qui en font généralement délaissé la recherche et l'étude et en limitent la connaissance approfondie à un très petit nombre de spécialistes ». Une des raisons principales à cela tient à la forte homogénéité d'habitus qui existent entre les espèces dans de nombreux genres bien représentés en Europe (*Priocnemis*, *Arachnospila*, *Evagetes*) et même entre différents genres. L'autre raison est due à une systématique longtemps très embrouillée et encore largement perfectible à l'heure actuelle, à mettre sans doute en relation avec l'absence, encore aujourd'hui, d'une clé d'identification couvrant valablement toutes les espèces connues en France.

Les travaux initiés il y a une quinzaine d'années sur les pompiles du Massif armoricain et des départements voisins et depuis plusieurs décennies à l'échelle de l'Europe de l'ouest ont permis néanmoins de considérables progrès dans la connaissance de la chorologie des pompiles de France, même si des problèmes persistent, notamment dans certains genres et surtout pour des taxons montagnards ou méditerranéens.

3.2.3.3. - Résultats bruts

Bien que les milieux échantillonnés sur les réserves n'étaient pas, à première vue, des plus porteurs pour la faune des pompiles, 855 individus de cette famille de guêpes ont tout de même été identifiés au rang d'espèce. Le tableau 6, ci-après, récapitule ces résultats, avec un total de 35 espèces recensées.

À noter qu'une femelle d'*Evagetes* n'a pu être identifiée formellement à l'espèce.

À noter également la capture d'une femelle de *Priocnemis perturbator*, à vue, hors stations, au nord-ouest du bois de l'Arsangle (leg. M. Garrin, le 16/05/2019).

La richesse connue sur les réserves s'établit donc au total à 36 espèces de pompiles.

Tableau 6 : effectifs d'hyménoptères Pompilidae capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié et richesse spécifique afférente

Stations	1	2	3	4	5	6
Pompilidae						
<i>Agenioideus apicalis</i> (Vander Linden, 1827)	1♀					
<i>Agenioideus cinctellus</i> (Spinola, 1808)			1♂	7♂	2♂	1♀ 3♂
<i>Agenioideus sericeus</i> (Vander Linden, 1827)				1♂	1♂	1♂
<i>Agenioideus usurarius</i> (Tournier, 1889)	2♀ 1♂					
<i>Anoplius alpinobalticus</i> Wolf, 1965	15♀ 12♂	7♀ 33♂	3♀ 23♂	1♀ 1♂	1♀ 1♂	4♀ 2♂
<i>Anoplius caviventris</i> (Aurivillius, 1907)	1♀	23♀ 65♂	54♀ 87♂	4♀	1♀ 2♂	5♂
<i>Anoplius concinnus</i> (Dahlbom, 1843)				1♂		
<i>Anoplius infuscatus</i> (Vander Linden, 1827)	2♀ 22♂			3♂		
<i>Anoplius nigerrimus</i> (Scopoli, 1763)	6♀	6♀	4♀ 4♂	3♀ 8♂		
<i>Anoplius viaticus</i> (Linnaeus, 1758)				2♀		
<i>Aporus unicolor</i> Spinola, 1808	2♀				1♂	1♀
<i>Arachnospila anceps</i> (Wesmael, 1851)	2♀ 1♂			7♂		1♀ 8♂
<i>Arachnospila minutula</i> (Dahlbom, 1842)	2♀ 2♂			2♀		2♀ 3♂
<i>Arachnospila spissa</i> (Schioedte, 1837)				1♀ 1♂		
<i>Arachnospila trivialis</i> (Dahlbom, 1843)	6♂	1♀		1♀ 1♂		
<i>Auplopus carbonarius</i> (Scopoli, 1763)	6♀ 1♂			13♀ 6♂	5♀	4♀ 2♂
<i>Caliadurgus fasciatellus</i> (Spinola, 1808)	3♀			2♀ 1♂	1♀	3♂
<i>Cryptocheilus notatus</i> (Rossius, 1792)	2♀			1♀		1♀
<i>Cryptocheilus versicolor</i> (Scopoli, 1763)	9♀ 3♂			3♀ 1♂		5♀ 1♂
<i>Dipogon subintermedius</i> (Magretti, 1886)			1♀	1♂	2♂	1♀ 2♂
<i>Dipogon variegatus</i> (Linnaeus, 1758)	14♀ 5♂		1♀	2♀ 6♂	2♂	7♀ 2♂
<i>Episyrus albonotatum</i> (Vander Linden, 1827)	1♀ 1♂		1♀	1♀ 4♂		1♂
<i>Episyrus arrogans</i> (Smith, 1873)	1♂			3♀ 6♂	1♂	3♂
<i>Episyrus gallicum</i> (Tournier, 1889)	1♂				1♀	1♀
<i>Episyrus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	13♂			2♀ 22♂		2♀ 15♂
<i>Evagetes dubius</i> (Vander Linden, 1827)	15♀ 50♂			1♀ 5♂	2♂	2♀ 4♂
<i>Evagetes elongatus</i> (Lepeletier, 1845)	2♂			1♂		
<i>Evagetes p. pectinipes</i> (Linnaeus, 1758)	4♀ 6♂			2♀ 5♂	1♀	1♀
<i>Evagetes siculus</i> (Lepeletier, 1845)	3♂				1♂	1♂
<i>Evagetes sp.</i>	1♀					
<i>Priocnemis agilis</i> (Shuckard, 1837)	2♀					
<i>Priocnemis fennica</i> Haupt, 1927	3♀ 4♂	3♂		2♂	1♀ 2♂	4♂
<i>Priocnemis hyalinata</i> (Fabricius, 1793)					1♂	
<i>Priocnemis minuta</i> (Vander Linden, 1827)	6♀ 16♂					
<i>Priocnemis parvula</i> Dahlbom, 1845	4♀ 3♂			1♀		1♂
<i>Priocnemis perturbator</i> (Harris, 1780)						
<i>Priocnemis pusilla</i> (Schioedte, 1837)	17♂			1♀ 2♂	1♂	2♂
Effectif	103♀ 170♂	37♀ 101♂	64♀ 115♂	46♀ 92♂	11♀ 19♂	33♀ 63♂
Richesse	29	5	7	27	17	23
Richesse RNN vs. RNR	30			31		

3.2.3.4. - Richesses et compositions comparées, des sites et des stations

Le site de Grand-Lieu s'avère globalement riche en Pompilidae : rares sont les autres sites étudiés en Pays de la Loire qui présentent des diversités supérieures. L'absence de milieux particulièrement secs ou véritablement sylvatiques, porteurs en araignées avec de nombreuses espèces sténoèces et donc en pompiles, modère néanmoins ici la richesse. Cependant, les richesses enregistrées dans certaines stations sont quand même assez conséquentes.

Sans surprise, ce sont les stations 1 et 4 qui, à l'instar de ce que l'on a pu constater pour les sphéciformes et les chrysidés, se révèlent les plus riches, du fait de la présence d'espèces thermophiles et de leurs plus grandes potentialités à l'égard des taxons terricoles (sabulicoles en particulier). Ces stations présentent également 6 espèces exclusives, 3 trouvées uniquement sur chacune d'entre elles, leur conférant une originalité relative. Les stations 2 et 3 présentent des abondances non dénuées d'intérêt, mais des diversités beaucoup plus limitées, composées essentiellement d'espèces hygrophiles telles qu'*Anoplius alpinobalticus* et *Anoplius caviventris* ; nous y reviendrons. Cependant, aucune espèce n'a été trouvée exclusivement sur ces deux stations palustres. Les stations 5 et 6, intermédiaires hébergent moins de pompiles et montrent une richesse moyenne. La station 5, pourtant la moins riche de toutes, présente par ailleurs un taxon exclusif : *Priocnemis hyalinata*.

3.2.3.5. - Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

Quatre espèces de pompiles méritent un commentaire particulier.

Anoplius alpinobalticus Wolf, 1965 et ***Anoplius caviventris*** (Aurivillius, 1907)

Ce sont deux espèces hygrophiles peu communes en Europe et en France en général (NIEUWENHUIJSEN, 2005 ; WAHIS, 2005 ; OEHLKE & WOLF, 1987). *Anoplius alpinobalticus* est plutôt rencontrée au sein de prairies humides assez denses et de mégaphorbiaies. Elle est connue d'une dizaine de pays d'Europe, surtout centrale et occidentale, mais aussi de Finlande et de Russie, ne semblant pas se développer dans les pays les plus méridionaux ni en Grande-Bretagne ou dans une bonne partie de la Scandinavie. Dans le Massif armoricain, elle a été observée dans une bonne trentaine de communes, dans les quatre départements bretons et en Pays de la Loire, à l'exception de la Mayenne. C'est en Loire-Atlantique qu'elle est la mieux renseignée, dans toutes les grandes zones humides (Brière, estuaire de la Loire, marais de l'Erdre, Grand-Lieu où elle avait déjà été notée en 2011), mais aussi sur quelques sites plus modestes (étang de Clégreuc, par exemple). Sa biologie est très peu connue, si ce n'est qu'elle chasse, pour le moins, des Lycosidae et qu'elle niche vraisemblablement dans les crevasses du sol (GROS, 2004). *Anoplius caviventris*, espèce elle aussi déjà capturée auparavant sur Grand-Lieu (GRETIA, 2012), a une répartition proche, mais un peu plus large, concernant également des pays de l'Europe méridionale, la Suède et la Grande-Bretagne. Classée déterminante de ZNIEFF en Pays de la Loire, c'est une espèce réputée particulièrement rare, ce qui peut au moins en partie être attribuée à sa plus forte dépendance pour des zones nettement humides, en premier lieu desquelles des roselières, milieux encore sous-échantillonnés pour les hyménoptères aculéates. Elle reste néanmoins, en l'état des connaissances, particulièrement localisée en France. Dans le Massif armoricain, en particulier, elle n'a pu être observée que sur une quinzaine de sites dans les départements du Calvados, de l'Orne, de la Mayenne, de la Sarthe, de l'Ille-et-Vilaine, du Morbihan et, surtout, de Loire-Atlantique ; ce fut presque toujours dans ou à proximité de phragmitaies ou de phalaridaies, confirmant un *preferendum* connu par ailleurs (WISNIEWSKI, 2009). Selon BWARS (2020) et BALDOCK (2010), l'espèce serait à même de fréquenter, néanmoins, une plus grande gamme de milieux plus ou moins humides : habitats rivulaires, prairies, landes, bois clairs. Elle parasiterait des araignées assez diverses telles que des Thomisidae, des Clubionidae, des Philodromidae du genre *Tibellus* et même des *Dolomedes* (grandes Pisauridae périaquatiques). Sa nidification a été décrite par JULLIARD (1948), au sein de tiges de phragmites. L'espèce

serait toutefois à même d'établir ses nids dans les tiges de diverses autres plantes (*Carduus*, *Cirsium*) voire même dans d'anciennes galeries de coléoptères saproxyliques ou d'anciens nids abandonnés d'autres hyménoptères aculéates, creusés dans le bois mort (BALDOCK, 2010 ; DAY, 1988 ; WISNIOWSKI, 2009 ; PERKINS, 1917 ; RICHARD & HAMM, 1939).

Episyron gallicum (Tournier, 1889)

L'identification des *Episyron* est loin d'être toujours aisée du fait des grandes variabilités de taille et de coloration qu'ils peuvent présenter (avec une grande fréquence de mélanisme voire de rufinisme). *Episyron gallicum* apparaît cependant relativement bien caractérisé. Ce n'est pas une espèce rare au cœur de son aire de distribution, en Europe méridionale et Asie Mineure, mais elle s'avère beaucoup moins fréquente quand on progresse vers le nord : Allemagne et Pologne (BWARS, 2020 ; WISNIOWSKI, 2009 ; OEHLKE & WOLF, 1987). En France, elle a été observée çà et là dans les départements au sud de la Loire, surtout en région méditerranéenne, mais d'anciennes données, qui nécessiteraient prioritairement une validation, existent aussi jusqu'à la Franche-Comté et l'Île-de-France. Dans le Massif armoricain, nous ne la connaissons que dans un site sableux en Maine-et-Loire, mais elle a aussi été observée dans quelques rares stations d'Indre-et-Loire, du Loir-et-Cher et de Charente-Maritime. L'espèce est par ailleurs déterminante de ZNIEFF en Pays de la Loire. C'est donc une belle découverte pour la Loire-Atlantique, qui s'inscrit désormais sur son actuelle limite nord-ouest de répartition, si l'on exclut la seule donnée existant en Angleterre (BWARS, 2020), relative à une surprenante (voire douteuse) observation en 2006 dans une sablière. Particulièrement thermophile, l'espèce est également préférentielle de milieux sableux (WISNIOWSKI, 2009 ; OEHLKE & WOLF, 1987). C'est donc assez logique que nous ayons intercepté un mâle sur la station 1, mais une femelle a également été observée sur la station 6, qui ne présente pas la levée sableuse riche en hyménoptères fouisseurs de la station 1. On peut se demander si le lac ne joue pas ici un rôle de tampon en limitant les gelées hivernales, ce qui pourrait convenir à des espèces qui seraient éventuellement plus cryofuges que littéralement thermophiles ; sans oublier, bien évidemment, les actuelles évolutions climatiques qui peuvent également favoriser l'expansion d'espèces méridionales. Les femelles d'*Evagetes gallicum* chassent des Araneidae qu'elles traînent dans des terriers creusés par elles-mêmes dans les sols sablonneux, à l'instar des autres *Episyron* (Gros, 2004), mais leur biologie reste très mal connue.

Evagetes elongatus (Lepelletier, 1845)

Comme tous les *Evagetes* et des représentants de quelques autres genres de pompiles, il s'agit d'un cleptoparasite : ses femelles ne chassent pas d'araignées à l'attention de leur progéniture, mais les volent à d'autres espèces de pompiles. Jusqu'à la présente étude, nous pensions qu'*Evagetes elongatus* était actuellement localisé, en Pays de la Loire, en des sites de pelouses xérothermophiles que l'on rencontre aux confins des bassins parisien et aquitain : l'espèce n'a été observée dans les dernières décennies qu'en Maine-et-Loire et dans les départements en marge du Massif armoricain (Loir-et-Cher, Indre-et-Loire, Deux-Sèvres, Charente-Maritime), toujours dans ces conditions. La capture sur les stations 1 et 4 des réserves de Grand-Lieu de 3 mâles de ce taxon très caractéristique confirme cependant sa présence actuelle en Loire-Atlantique. Effectivement, le seul témoignage de l'espèce dont nous disposons dans la partie armoricaine de la Région est celui d'un mâle qui aurait été capturé à Arthon-en-Retz, en 1949, visible dans la collection G. Broquet conservée au Muséum d'Histoire Naturelle de Nantes (HERBRECHT, 2019). C'est donc une redécouverte pour la Loire-Atlantique et pour le Massif armoricain, au sens strict du terme, confortant par-là la connaissance de son actuelle limite septentrionale de répartition. L'espèce est effectivement distribuée dans l'ensemble du bassin méditerranéen et au Proche-Orient (SMISSEN, 2003). Sa biologie reste à peu près inconnue. Le remarquable *Batozonellus lacerticida*, pompile chasseur d'argiope, a été évoqué comme hôte potentiel de l'espèce (WOLF, 1971), mais cela est très peu probable, car cette espèce n'est pas connue

au nord de la Charente Maritime ; du moins cet *Evagetes* spolie-t-il sans doute, au moins occasionnellement, d'autres pompiles.

3.2.4.- Autres Vespoidea (*Vespidae*, *Mutillidae*, *Tiphiidae*, *Sapygidae*)

3.2.4.1. - Présentation succincte

Les **Vespidae** sont constituées de deux groupes très différents autrefois distingués au rang de familles (une troisième sous-famille existe en France, mais n'a pas de représentants dans l'Ouest) :

- Les guêpes sociales et leurs coucous, qui rassemblent les frelons (genre *Vespa*) et les guêpes au sens strict (genres *Vespula* et *Dolichovespula*) et les polistes (genre *Polistes*) ;
- Les eumènes et odyneres, ou guêpes maçonnes, groupe très diversifié de guêpes solitaires (genres *Eumenes*, *Ancistrocerus*, *Symmorphus*, *Odynerus*, *Euodynerus*, *Microdynerus*, etc).

Qu'elles soient sociales ou solitaires, toutes les femelles de Vespidae chassent des proies destinées à l'alimentation de leur progéniture.

Chez les guêpes sociales, une colonie est toujours issue d'une jeune reine fécondée qui a passé l'hiver, comme chez les autres hyménoptères sociaux. Mais contrairement aux abeilles et aux fourmis, la colonie ne dure chez les guêpes qu'une saison. Les larves sont toutes nourries d'une bouillie d'insectes que les ouvrières capturent ou, chez les deux espèces de *Vespula* réellement importunes à l'homme, d'autres sources de protéines. Les matières sucrées ou fermentées dont elles sont friandes (fruits, miel, miellats, bières) sont toutes prélevées pour elles-mêmes et non pour les larves.



Polistes nimpha, cliché F. Herbrecht

Les guêpes maçonnes se distinguent des premières par leur mœurs solitaires et leur mode de nidification : elles ne construisent pas un nid fait de cellulose, mais de simples cellules faites de terre chez les eumènes ou un nid aménagé dans le sol ou dans diverses cavités (pierre, bois, tiges) chez les odyneres. Par ailleurs, elles se comportent en parasitoïdes et non en simples prédateurs : les femelles capturent des chenilles ou des larves de coléoptères, les paralysent, les stockent dans une cellule avant d'y pondre et de refermer définitivement le nid. Leurs mœurs sont donc très proches de celles des sphéciformes et des pompiles.



Odynerus spinipes, cliché F. Herbrecht

Environ 50 espèces de Vespidae existent actuellement ou ont été signalées en Pays de la Loire (GRETIA, 2009, complété).

Les **Mutillidae**, ou « fourmis de velours », sont de petites guêpes parasitoïdes d'abeilles sauvages ou d'autres guêpes. Leurs femelles sont démunies d'ailes : elles parcourent donc en marchant les zones à substrat dénudé ou peu végétalisé, à la recherche des nids de leurs hôtes. Les mâles sont eux parfaitement ailés et aptes au vol. Ils peuvent même à l'occasion assurer le transport des femelles d'un site à l'autre, comme dans le cas de quelques autres hyménoptères de la famille des Tiphiidae. Cela est bien pratique pour des parasites d'insectes fouisseurs pionniers. Neuf taxons de



Mutilla europaea, cliché A. Lanzen

Mutillidae seulement sont connus en Pays de la Loire, cette famille montrant beaucoup plus de représentants dans le Bassin méditerranéen.

Les **Tiphiidae** sont des parasitoïdes qui ne font pas vraiment de nids, mais dont les femelles creusent le sol ou les amas de matières organiques (feuilles, bois pourrissant, etc.) à la recherche de ses hôtes, les larves de coléoptères scarabaeoidea (hannetons, cétoines...). Les adultes, à la recherche de nectar comme la plupart des guêpes, sont par ailleurs volontiers anthophiles chez la plupart des espèces. On ne connaît que quatre espèces de Tiphiides en Pays de la Loire.



Tiphia femorata, cliché A. Balodis

Les **Sapygidae**, enfin, constituent une petite famille avec seulement 4 genres en Europe dont 3 sont représentés en France : *Monosapyga*, *Sapyga* et *Sapygina*. Ce sont des parasites d'abeilles Megachilidae, notamment de celles qui nichent dans les trous de bois ou les tiges creuses (Osmia, Heriades, Chelostoma...). Les 3 genres français sont représentés en Pays de la Loire, avec une seule espèce dans chacun.



Sapygina decemguttata, cliché D. Roustide

3.2.4.2. - Résultats bruts

525 individus pour 29 espèces identifiées ont été interceptés sur les 6 stations échantillonnées. Le tableau suivant récapitule les résultats obtenus au sujet des 4 familles taxonomiques concernées.

La richesse globale du site, avec 29 espèces, apparaît relativement conséquente.

Tableau 7 : effectifs d'hyménoptères Vespoidea (hors Pompilidae) capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié et richesse spécifique afférente

Stations	1	2	3	4	5	6
Mutillidae						
<i>Myrmosa atra</i> Panzer, 1801	62♂		1♂	3♂		
<i>Paramyrmosa brunripis</i> (Lepeletier, 1845)	23♂	1♂	2♂	2♂	1♂	
<i>Physetopoda scutellaris</i> (Latreille, 1792)	1♂					
<i>Smicromyrme rufipes</i> (Fabricius, 1787)	16♂			1♂		
Sapygidae						
<i>Sapyga quinquepunctata</i> (Fabricius, 1781)	1♂		1♂	1♀		
<i>Sapygina decemguttata</i> (Jurine, 1807)	1♀ 1♂			2♀	1♂	
Tiphiidae						
<i>Methocha articulata</i> (Latreille, 1792)	2♂					
<i>Tiphia femorata</i> Fabricius, 1775	8♀					
<i>Tiphia minuta</i> Linden, 1827	13♀ 73♂			3♂	2♂	
Vespidae						
<i>Allodynerus rossii</i> (Lepeletier, 1841)	1♀					1♀
<i>Ancistrocerus antilope</i> (Panzer, 1798)				6♀		
<i>Ancistrocerus claripennis</i> Thomson, 1874		1♀				
<i>Ancistrocerus gazella</i> (Panzer, 1798)		1♀				
<i>Ancistrocerus nigricornis</i> (Curtis, 1826)	1♀			1♀		2♀
<i>Ancistrocerus parietinus</i> (Linnaeus, 1760)	2♀			1♀	1♀	1♀
<i>Ancistrocerus parietum</i> (Linnaeus, 1758)		2♀	8♀			
<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> (Müller, 1776)	2♀	18♀	16♀	2♀	1♀	1♀
<i>Eumenes papillarius</i> (Christ, 1791)				1♀		
<i>Microdynerus exilis</i> (Herrich-Schäffer, 1839)	6♀ 10♂					
<i>Microdynerus nugdunensis</i> (Saussure, 1855)	1♀					
<i>Odynerus spinipes</i> (Linnaeus, 1758)				1♀		
<i>Polistes dominula</i> (Christ, 1791)				1♀		
<i>Polistes gallicus</i> (Linnaeus, 1767)	1♀					
<i>Symmorphus bifasciatus</i> (Linnaeus, 1760)	2♀	32♀	24♀	2♀		
<i>Symmorphus gracilis</i> (Brullé, 1832)			4♀			
<i>Symmorphus murarius</i> (Linnaeus, 1758)	1♀ 1♂			1♀		
<i>Vespa crabro</i> Linnaeus, 1758	7♀		2♀	4♀	2♀	1♀
<i>Vespula germanica</i> (Fabricius, 1793)	24♀	18♀	35♀	15♀		11♀
<i>Vespula vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	10♀	1♀	10♀	1♀		
Effectif	80♀ 190♂	73♀ 1♂	99♀ 4♂	39♀ 9♂	4♀ 4♂	17♀
Richesse	21	8	10	18	6	6
Richesse RNN vs. RNR	25			19		

3.2.4.3. - Richesses et compositions comparées, des sites et des stations

La RNN, du fait d'une diversité supérieure sur la station 1, est globalement plus riche que la RNR.

Les constats que l'on peut dresser si l'on compare les stations entre elles sont globalement les mêmes que pour les autres guêpes précédemment évoquées à quelques différences près :

- Les stations 1 et 4 sont les plus riches, car elles accueillent, notamment une variété de Mutillidae, Sapygidae et Tiphidae, taxons préférentiellement liés aux milieux chauds et plus ou moins secs, du fait de leurs exigences biologiques. Ce sont également les stations qui semblent présenter la plus grande originalité dans leur composition spécifique : nous avons enregistré 6 espèces exclusives sur la station 1, 4 sur la 4 et elles partagent entre elles 2 autres taxons non observés dans les autres stations. Par contre, en termes d'abondance, la station 1 se détache largement de la 4 du fait, surtout, des très forts effectifs enregistrés de Mutillidae et de Tiphidae. Rappelons ici que toutes les femelles de la première famille et de la tiphide *Methocha articulata* sont aptères et recherchent leurs hôtes qui nidifient dans des terriers (d'autres hyménoptères aculéates pour les mutilles et de larves de cicindèles pour *Methocha*) en parcourant le sol ; les femelles des autres triphidae, quant à elles, bien qu'ailées, creusent littéralement le substrat pour rechercher les larves hôtes de scarabéidés qui les intéressent. Ces mœurs ne sont bien sûr pas favorisées dans les zones humides ou inondables et c'est encore une fois sur la levée sableuse de la station 1 qu'ils semblent pouvoir le mieux s'exprimer.
- Les stations 2 et 3 ont fait l'objet d'un nombre de captures assez conséquent, notamment en vespides, mais leur richesse est limitée et leurs faunes semblent à première vue relativement similaires. Deux taxons sont exclusifs à la première, un seul à la seconde, et elles ne comptent qu'une seule autre espèce en commun, non capturée ailleurs. Leur originalité semble donc tout de même assez limitée. Elles partagent évidemment beaucoup de taxons qui nichent dans le végétal, soit dans des tiges creuses ou à moelle d'herbacées, soit dans du bois mort. Cependant, elles n'ont pas l'apanage des espèces présentant de telles mœurs, de toute façon très fréquentes chez la majeure partie des odyneres présentes ici (des genres *Allodynerus*, *Ancistrocerus*, *Microdynerus* et *Symmorphus*), d'autant qu'un certain nombre d'espèces se révèlent en fait très opportunistes à cet égard, pouvant nicher dans toutes sortes de cavités préexistantes.
- Les stations 5 et 6 se révèlent les plus pauvres en espèces dans les familles concernées et elles ne présentent ou ne partagent aucune espèce exclusive, témoignant à ce stade de leurs très faibles originalités.

3.2.4.5. - Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

***Paramyrmosa brunnipes* (Lepeletier, 1845)**

Il s'agit d'une espèce méridionale, distribuée en Europe centrale et méditerranéenne, ainsi qu'au Maghreb (INVREA, 1984). En France, elle semble présenter une répartition méditerranéenne atlantique, limitée, au nord, par la Loire. La connaissance actuelle que l'on en a dans le Massif armoricain semble confirmer cette limite septentrionale de répartition : elle a été observée sur huit sites répartis en Maine-et-Loire, Loire-Atlantique et Vendée, l'un des sites angevins étant situé, cependant, dans le Baugeois donc au nord du fleuve. À noter également que BERLAND (1925) la signale aussi de « Bretagne » sans que l'on sache à quel département il est fait référence ni à quelle source il se réfère. Ses hôtes ne sont pas bien connus. Elle semble parasiter avant tout quelques sphéciformes terricoles de taille moyenne tels que *Crabro peltarius* et *Cerceris rybyensis*, mais aussi des abeilles Halictidae du genre *Halictus* et *Lasioglossum* (BOGUSCH, 2006 ; MINKIEWICZ, 1935 ; INVREA, 1984).

***Physetopoda scutellaris* (Latreille, 1792)**

Très peu de renseignements sont disponibles sur ce taxon originellement décrit de l'Angoumois et qui autrefois était considéré comme une simple forme de *Smicromyrme rufipes* (INVREA, 1984). Sa répartition se limite à l'Europe méridionale et centrale, les localités les plus septentrionales citées étant situées au sud de la République tchèque (Moravie), au sud de l'Allemagne et en France. Dans le Massif armoricain, nous ne disposons que de quelques rares données d'observation, sur un site du Calvados (le coteau du Mesnil-Soleil, particulièrement sec pour la latitude), un site du Morbihan, trois sites angevins et un site de Loire-Atlantique. À chaque fois, il s'agissait de milieux sableux ou caillouteux thermophiles. Évidemment, la biologie et l'écologie de ce taxon, aussi peu renseigné, sont très peu connues. BOGUSCH (2006) signale sa rareté en Moravie et Slovaquie où il serait limité à des sites rocaillieux en régions submontagnardes, mais inconnu dans les stations très thermophiles sur substrat sableux, ce qui diffère donc de nos constats. *Physetopoda scutellaris* est classé comme espèce déterminante de ZNIEFF en Pays de la Loire.

***Sapygina decemguttata* (Jurine, 1807)**

Ce taxon est bien présent en Europe centrale, mais paraît de fréquence moindre en France, en particulier dans l'ouest : nous n'avons connaissance que de 3 observations à l'échelle du Massif armoricain, l'une en Vendée, les autres en Sarthe et en Ille-et-Vilaine. Les présentes captures de 4 individus répartis sur les stations 1, 4 et 5 constitueraient donc une découverte pour le département de la Loire-Atlantique. Ses hôtes, les abeilles xylocoles du genre *Heriades* ne sont pourtant pas rares (tout au moins *H. truncorum*). Sa faible fréquence dans nos régions milite ainsi en faveur d'une répartition plutôt continentale, avec une présence qui s'amenuise quand on progresse vers l'ouest de la France, l'espèce étant par ailleurs inconnue de Grande-Bretagne et d'Espagne. D'un point de vue écologique, ce taxon est peu remarquable, sans doute très eurytope, car il peut adopter des nichoirs artificiels dans de simples jardins (obs. D. Roustide, 35-Thorigné-Fouillard).



Sapygina decemguttata, cliché D. Roustide

***Methocha articulata* (Latreille, 1792)**

Il s'agit sans doute d'un des Vespoidea les plus intéressants parmi les taxons détectés. Cette espèce est en effet très disséminée en France et plus généralement en Europe, nonobstant une aire de distribution paléarctique (AGNOLI, 2005) assez large. Sa biologie est remarquable : les femelles, aptères, déambulent à la surface du sol à la recherche de terriers occupés de larves de cicindèles. Une fois détecté un hôte potentiel, elle se laisse capturer par une telle larve, grand prédateur s'il en est, armé de fortes mandibules. Celle-ci l'entraîne au fond de son terrier croyant se délecter d'une nouvelle proie, mais se fait alors paralyser par piqûre. La femelle de *Methocha* a ensuite tout le loisir de pondre son œuf et sa progéniture pourra, à l'éclosion, dévorer la larve de cicindèle. À noter que ces dernières se reproduisent sur des milieux très ouverts, voire dénués de végétation (espèces pionnières ou post-pionnières, selon les taxons). La femelle aptère de *Methocha* ne pourrait à elle seule suivre les populations de ses hôtes pour investir de nouvelles colonies installées de cicindèles. Cela lui est néanmoins possible, car elle se fait transporter par un mâle qui, lui, est bien ailé et donc mobile. Ce comportement est connu chez d'autres hyménoptères, notamment chez certaines mutilles.

Methocha est peut-être sous-prospectée dans la mesure où seuls les mâles sont échantillonnés par les pièges d'interception et les femelles restent discrètes et peu abondantes, seulement visibles au moment où elles déambulent au sein de colonies de larves de cicindèles investies. Les observations sont plus souvent réalisées sur les colonies de *Cicindela hybrida*, espèce strictement sabulicole, grégaire et pionnière dont les stations avec terriers larvaires sont globalement plus faciles à détecter que dans le cas des autres cicindèles, même si ce coléoptère n'est plus très fréquent. Mais *Methocha articulata* est à même de parasiter d'autres espèces de cicindèles, dont *C. campestris*, bien plus commune et ubiquiste. Dans le Massif armoricain, nous n'avons connaissance que de 7 sites où

Methocha a été observé, un seul en Loire-Atlantique : l'ancienne mine d'étain d'Abbaretz et son teruil. En Pays de la Loire, l'espèce est déterminante de ZNIEFF (désignée sous l'ancien binôme : *Methocha ichneumonides* Latreille, 1804).

Tiphia minuta Linden, 1827

Peu de choses sont connues à propos de cette petite espèce de Tiphiide, une famille qui globalement reste trop peu étudiée. L'espèce semble assez largement répartie en Europe et n'est potentiellement pas rare, à l'instar de ce qui est relaté en Grande-Bretagne (ARCHER, 2014 ; BWARS, 2020). Par contre, sa petite taille la fait sans doute très souvent passer inaperçue, ce qui explique peut-être pourquoi nous ne disposons, pour le Massif armoricain, que de trois données récentes, en Mayenne et dans la Manche. BERLAND (1925), avec toutefois un risque de confusion entre espèces, la signale de toute la France et la qualifie pourtant d'assez commune. *Tiphia minuta* occupe différents milieux tels que landes, prairies et pelouses, dunes, bois ouverts (ARCHER, 2014). L'identité exacte de son ou ses hôtes, vraisemblablement des larves de coléoptères *Scarabaeoidea* à développement souterrain comme pour les autres *Tiphia*, reste inconnue.

Symmorphus murarius (Linnaeus, 1758)

Le manque de données est également crucial pour cette espèce, du fait là encore de confusions systématiques chez les auteurs anciens. L'espèce n'existe pas en Grande-Bretagne et serait connue dans 17 départements répartis sur l'ensemble de la France métropolitaine, selon GEREYS (2016). Elle est actuellement très peu renseignée dans le Massif armoricain, avec deux citations anciennes dans la Manche (TUSSAC & CHEVIN, 2003) et en Loire-Atlantique (de Nantes : DOMINIQUE, 1901) et une présence avérée, en 2014, sur un site du Maine-et-Loire, seule donnée contemporaine dont nous disposons. Se pourrait-il que l'espèce soit réellement rare ou pire, en très fort déclin à l'instar de ce qui est connu en Suisse (NEUMEYER, 2019) ? Ses proies sont pourtant fort répandues : larves de chrysomèles appartenant aux genres *Chrysomela* et *Linnaeidea*, qui se développent sur *Salix*, *Populus*, *Alnus* et *Betula* (BERLAND, 1928 ; BUDRIENE, 2003). De plus, l'espèce semble être une cavicole opportuniste : ses nids sont établis dans de vieux murs ou, comme c'est vraisemblablement le cas sur les stations 1 et 4, dans des galeries abandonnées dans du bois mort ou des tiges de roseau (BLÜTHGEN, 1961). Elle accepterait même les nichoirs artificiels (BUDRIENE *et al.*, 2004 ; PÄRN *et al.*, 2015).

3.2.5.- Autres hyménoptères

Les autres groupes d'hyménoptères n'ont pas été ciblés dans la présente étude. Cependant, quelques individus d'abeilles, chalcidiens et Bethylidae ont pu être identifiés, à ce stade. Le tableau suivant recense les taxons concernés.

Tableau 8 : effectifs d'autres hyménoptères capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié

		1	2	3	4	5	6
Apidae	<i>Epeoloides coecutiens</i> (Fabricius, 1775)	1♀				1♀	1♀
	<i>Eucera nigrescens</i> Pérez, 1879						1♂
Bethylidae	<i>Epyris niger</i> Westwood, 1832	3♂	1♂			1♂	
Chalcididae	<i>Chalcis biguttata</i> Spinola, 1808		1♀				
	<i>Chalcis sispes</i> (Linnaeus, 1760)		15♀ 6♂	7♀ 1♂			

Epeoloides coecutiens est une abeille coucou de la famille des Apidés. Il s'agit de la seule espèce dans le paléarctique d'un genre comprenant seulement deux représentants ; l'autre espèce (*Epeoloides pilosulus*) n'étant présente qu'en Amérique du Nord où elle est par ailleurs en voie d'extinction (MICHENER, 2007 ; COSEPAC, 2010). *Epeoloides coecutiens* parasite exclusivement les espèces du genre

Macropis (Mellitidae) qui sont des abeilles strictement inféodées aux Lysimaques (*Lysimachia spp.*) pour la récolte de pollen et d'huiles végétales qu'elles utilisent pour nourrir leurs larves (MICHEZ & PATINY, 2005). *Macropis europaea* est la seule espèce du genre présente dans le nord-ouest de la France et par conséquent l'unique hôte connu d'*Epeoloides coecutiens* sur ce territoire. Elle est liée aux zones humides (prairies hygrophiles, mégaphorbiaies, cariçaies, roselières) où se développe la Grande lysimaque (*Lysimachia vulgaris*). Les nids, souterrains, sont dissimulés dans la végétation des berges. *Epeoloides coecutiens* ne semble parasiter que les nids situés dans les endroits secs, chauds et bien ensoleillés comme ceux creusés dans les sols sablonneux et bien exposés (BOGUSCH, 2005). La période de vol de cette abeille coucou est comprise entre fin juin et fin août, période correspondant à celle de son hôte, elle-même calée sur la période de floraison de la Grande lysimaque. Du fait de ses exigences écologiques très spécifiques, *Epeoloides coecutiens* est rare, ses stations sont isolées et elle n'est jamais abondante. D'après les données disponibles, on ne dénombre que cinq stations sur l'ensemble du Massif armoricain, dont une seule en Pays de la Loire sur la commune de La Flèche, dans la Sarthe. Du fait de son extrême rareté et de ses exigences écologiques particulières, elle est inscrite à la liste des espèces déterminantes de ZNIEFF des Pays de la Loire. Pour autant elle n'est pas considérée comme menacée à l'échelle européenne (NIETO *et al.*, 2014). Au moins trois femelles ont été collectées sur le site de Grand Lieu en 2019 : station 1 (RNN), le 2 août 2019 en chasse à vue ; station et station 6 (RNR), les 08 juillet et 02 septembre 2019. Notons qu'une petite partie seulement des abeilles collectées par pièges Malaise en 2019 a été examinée et qu'il n'est pas exclu que d'autres spécimens d'*Epeoloides coecutiens* provenant d'autres localités soient présents dans ces prélèvements.



Epeoloides coecutiens, cliché Lisa Hofmann

Epirys niger est un Bethylidae, une famille proche des Chrysididae, mais passant beaucoup plus souvent inaperçue et bénéficiant d'un niveau de connaissance encore plus lacunaire. *Epirys niger* semble en être le représentant le plus largement répandu et un des plus euryèces, mais les données manquent beaucoup, en France, pour en juger réellement. Il est cependant connu de longue date en Loire-Atlantique, près de Nantes (d'après KIEFFER, *in* BERLAND, 1928). Ce serait un parasitoïde de coléoptères Tenebrionidae (hôte(s) spécifique(s) inconnu(s)) dont on peut très occasionnellement voir les femelles en train de parcourir le feuillage des arbres et buissons.

L'immense famille des Chalcididae est d'un abord très difficile pour les non-spécialistes. Il n'y a guère que le genre type *Chalcis* qui ne pose guère de problèmes d'identification. En France, seules 3 espèces de *Chalcis* sont rapportées et il est donc assez remarquable que nous en ayons appréhendé 2 sur Grand-Lieu ; d'autant que si *Chalcis sispes* semble assez largement répandu (J.-L. VAGO, comm. pers.), il n'en est pas forcément de même de *Chalcis biguttata*. Encore récemment inconnu de France, ce taxon n'a, à notre connaissance, fait l'objet que de quelques signalements récents : dans la Manche (LIVORY, 2012 ; LIVORY & SAGOT, 2016) et dans le Pas-de-Calais (DE BLEECKERE & VAGO, 2018). À l'instar des autres *Chalcis*, *C. biguttata* parasiterait les larves aquatiques d'un *Stratiomys* (Diptère Stratiomyidae, voire *infra*). Nous ne savons pas s'il est spécifique d'une espèce en particulier, même si *Stratiomys singularior* a pu être observé concomitamment, aussi bien sur les deux sites connus de la Manche que dans le cas présent.

3.2.6.- Analyse globale sur les hyménoptères

3.2.6.1. - Estimations des richesses et complétude de l'inventaire

Nous présentons ci-dessous les courbes d'accumulations des espèces au fil des prélèvements successifs (pris ici comme répliqués temporels), d'abord pour chaque station (fig 5) puis pour chaque réserve (fig. 6) et enfin à l'échelle de tout le site (fig. 7).

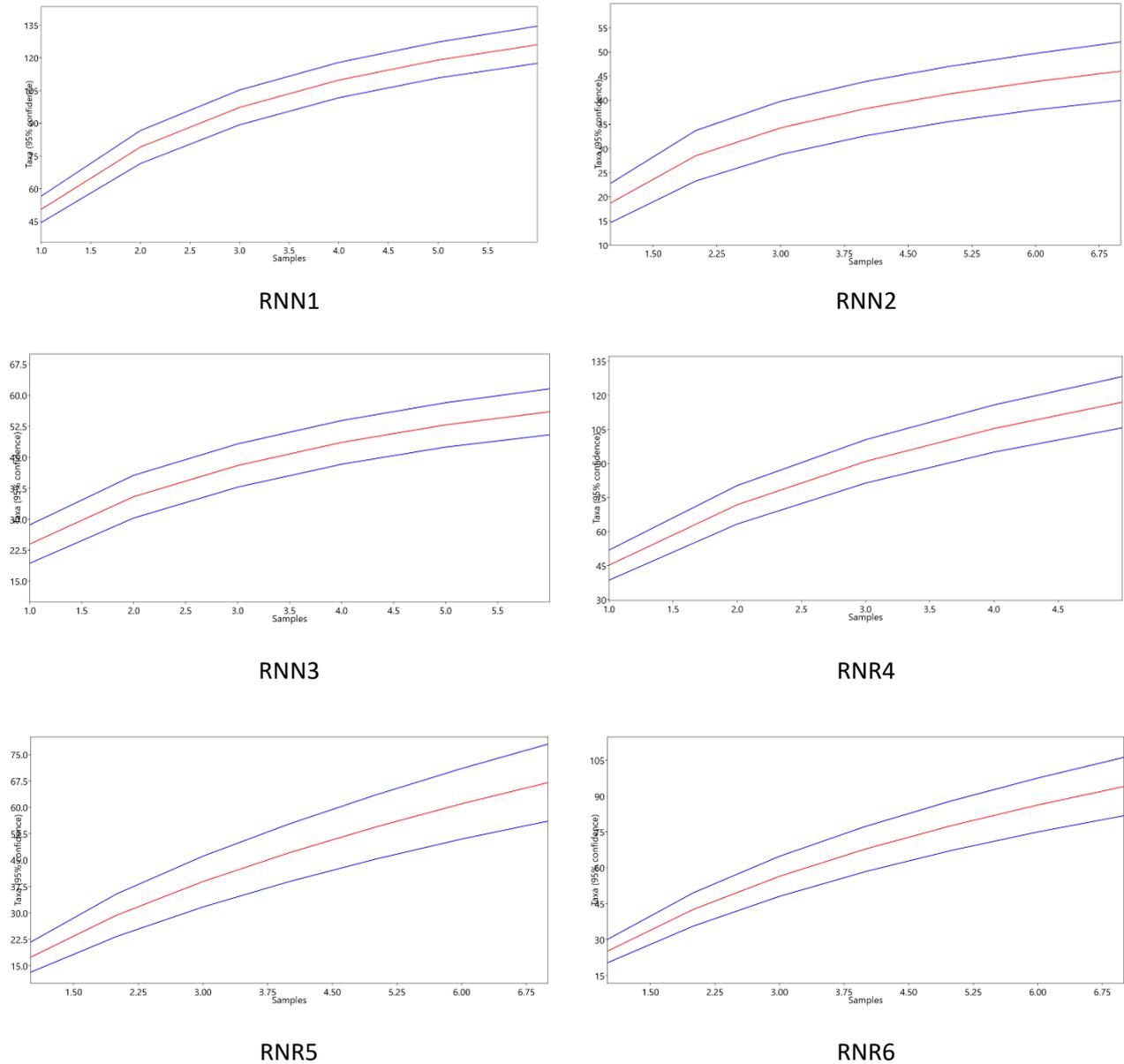


Fig. 5 : courbes d'accumulation des espèces pour les 6 stations échantillonnées

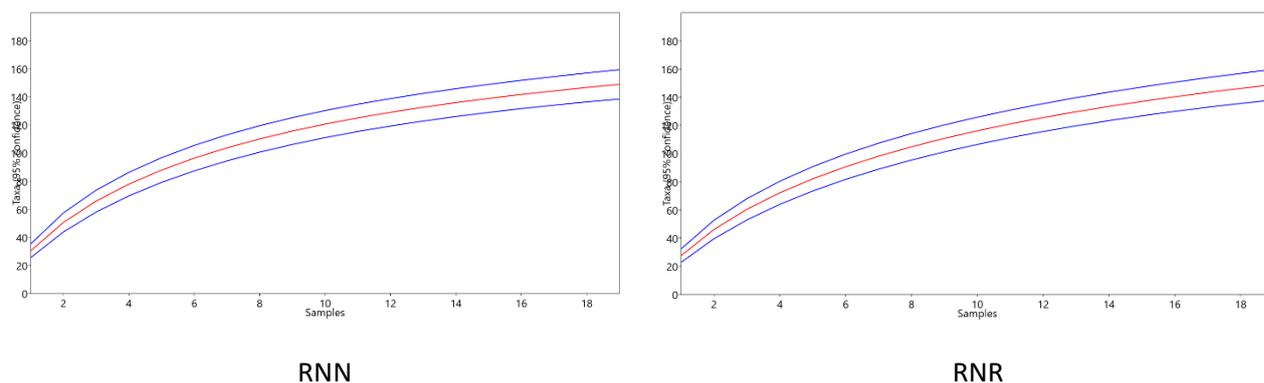


Fig. 6 : courbes d'accumulation des espèces pour les 2 réserves naturelles échantillonnées

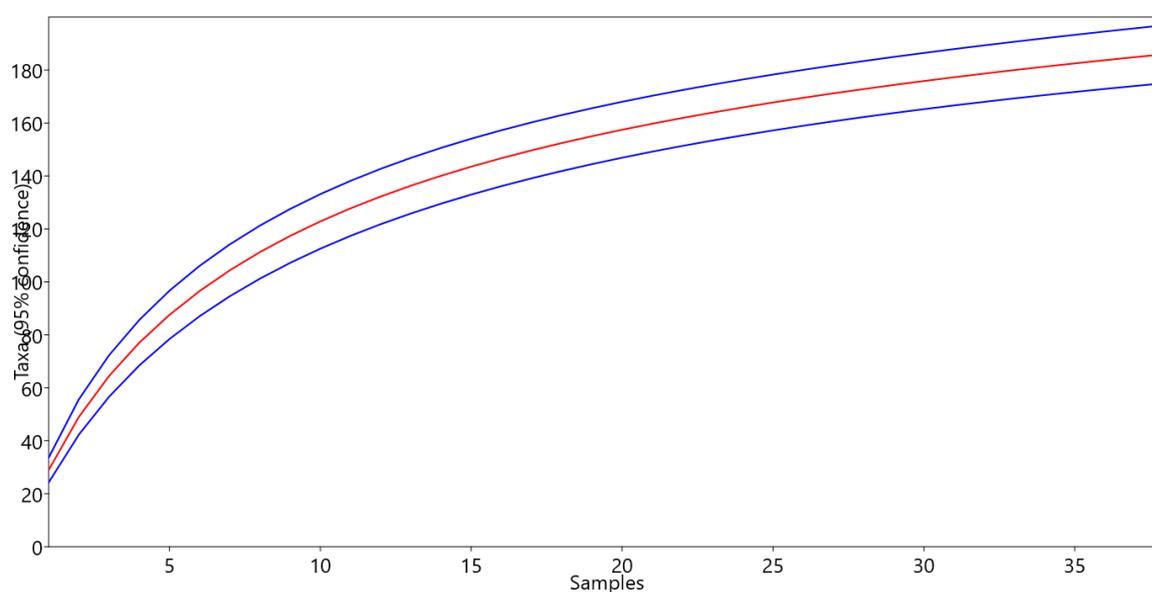


Fig. 7 : courbe d'accumulation des espèces pour l'ensemble du site

Le tableau 9 présente pour chaque station étudiée les valeurs de richesses spécifiques observées et estimées ainsi que la valeur de l'indice de complétude. Dans ces calculs, seuls les taxons de rang spécifique et les données relatives aux piégeages Malaise et cornet effectués sur les 6 stations ont été pris en compte.

Les richesses observées sur la RNN et la RNR montrent une égalité parfaite (avec 80 % de la richesse totale observée), mais l'échantillonnage apparaît plus incomplet sur la RNR où l'on peut attendre 188 à 216 espèces que sur la RNN où les estimateurs donnent une diversité α comprise entre 184 et 207 taxons.

L'échantillonnage est considéré de qualité suffisante quand l'indice est $> 0,7$ (ou 70 %) (Soberón *et al.*, 2007). Les stations 4, 5 et 6 n'atteignent pas ce seuil des 70 % de complétude même si elles s'en rapprochent fortement. Les courbes de la figure 5 l'illustrent par ailleurs : l'asymptote apparaît particulièrement loin d'être atteinte pour ces 3 stations.

Tableau 9 : richesse observée, moyenne des estimateurs de richesse spécifique (diversité α) et évaluation de la qualité de l'échantillonnage (richesse/diversité α).

Stations	1	2	3	4	5	6	RNN	RNR	GL
Richesse observée	126	46	56	117	67	94	149	149	186
Richesse observée sur richesse totale	67,7 %	24,7 %	30,1 %	62,9 %	36,0 %	50,5 %	80,1 %	80,1 %	100,0 %
estimation Chao	148	58	65	163	125	160	184	188	224
estimation Jackknife 1	161	59	72	163	103	140	190	197	228
estimation Jackknife 2	171	65	76	185	125	168	207	216	246
diversité α	160	61	71	171	118	156	194	200	233
Indice de complétude	78,7 %	75,9 %	78,8 %	68,6 %	56,9 %	60,3 %	77,0 %	74,4 %	80,0 %

Ce mauvais indice de complétude sur les stations 4, 5 et 6 peut en partie s'expliquer par une exploitation moins complète du matériel récolté. Cependant, le nombre de prélèvements exploités pour les stations 5 et 6 est le même que celui exploité sur la station 2 (16 prélèvements en tout) et supérieur à celui exploité sur la station 1 (seulement 14). Par contre, il est vrai que c'est la station 4 qui a bénéficié du moins bon taux d'exploitation avec seulement 12 prélèvements exploités sur 18.

Les différences de ratio calculé entre richesse observée et diversité α doivent aussi, au moins en partie, s'expliquer par d'autres facteurs.

La deuxième explication tient à la présence dans les répliquats d'échantillonnage de ces stations d'une fraction non négligeable d'espèces observées via un seul individus (13 pour la station 6). Plus cette fraction est grande et plus la probabilité que de nouvelles espèces auraient pu être captées en augmentant l'échantillonnage est forte. À noter que d'une façon générale, les hyménoptères concernés montrent très souvent, dans la plupart des études, une proportion significative, si ce n'est majoritaire, d'espèces à très faibles effectifs, sans pour autant que cela traduise une perturbation.

Par ailleurs, il est remarquable de constater que si les stations 1 et 4 sont bien les plus riches comme cela a été évoqué *supra* à propos de plusieurs groupes d'hyménoptères, la station 6 et dans une moindre mesure la 5 sont d'une richesse estimée également conséquente, ce qui n'apparaissait pas d'emblée au vu des résultats effectifs. Ces stations sont de nature fort différente des autres, constituées de milieux plus ouverts, prairiaux. Il est donc possible que ces milieux soient relativement riches, mais que la faune circulante y soit plus difficile à étudier dans sa diversité.

La première raison que l'on peut invoquer est le fait que les insectes soient moins « canalisés » au sein de milieux prairiaux ouverts, ce qui impliquerait une efficacité relative moindre des pièges d'interception.

La deuxième raison relève peut-être d'une plus grande dispersion des espèces dans les milieux ouverts, à même d'être investis, même temporairement, par les taxons nichant aux alentours. Par expérience, de nombreuses espèces parmi les groupes considérés semblent effectivement capables de déplacements conséquents, au-delà de ce à quoi on pourrait s'attendre, notamment les mâles qui n'ont pas pour obligation de rechercher des hôtes adéquats dans des milieux ou à proximité de structures aptes à accueillir les nids. Les piégeages d'interception montrent ainsi la possibilité de capturer des individus, notamment de ce sexe, à plusieurs kilomètres de tout habitat de reproduction (*obs. pers.*). Le côté « aléatoire » de ces déplacements d'individus exogènes nécessiterait donc

logiquement un inventaire par interception plus long, dans le temps, si l'on veut accéder à une complétude de la connaissance semblable à celle de milieux plus fermés, à faune globalement plus sédentaire. Le calcul du taux de taxons « rares » sur les stations 5 et 6 milite d'ailleurs en faveur de l'hypothèse d'un plus grand nombre d'espèces capturées de façon aléatoire : en effet, le nombre d'espèces observées dans un seul relevé représente respectivement 54 et 58 % de la richesse totale observée dans les stations 5 et 6 alors que ce taux varie de 32 à 48 % dans les autres stations.

Les calculs précédents confirment par ailleurs que les stations 2 et 3, les plus clairement lacustres ou palustres et donc celles qui présentent les habitats les plus typés, sont aussi les moins riches, même si l'on considère les richesses estimées. Les habitats de ces stations présentent vraisemblablement des potentialités intrinsèquement plus limitées pour les groupes considérés, notamment en ce qui concerne les espèces fouisseuses qui ne pourront guère investir des milieux à substrat vaseux ou tourbeux et/ou à très forte inondabilité. À noter que ces milieux sont également très fermés ce qui limite le potentiel de déplacement des individus, qu'il s'agisse d'ailleurs d'espèces exogènes comme d'endogènes, ce qui évidemment limite la capturabilité des pièges d'interception. Par ailleurs, ils relèvent aussi d'habitats plus « typés » et contraints, laissant peut-être moins de place aux nombreuses espèces eurytopes, mais favorisant les espèces spécialisées, moins nombreuses. À noter cependant qu'à ce stade, on ne peut pas non plus exclure d'emblée l'effet d'autres facteurs altérant l'intégrité écologique des milieux plus centraux, tels que ceux relevant de la forte eutrophisation que l'on connaît sur le lac ou encore de la pression de certaines espèces allochtones.

3.2.6.2. - Indices de diversité et comparaison des richesses entre stations et entre réserves

Ces indices sont à prendre avec précaution dans la mesure où l'inventaire est encore relativement loin de l'exhaustivité. Dans l'absolu, ils ne veulent pas dire grand-chose d'autant que nous n'avons pas la possibilité présentement de les comparer avec ceux d'autres sites analogues. Ils peuvent néanmoins étayer la comparaison entre stations du lac.

Tableau 10 : valeur des indices de diversité et d'équitabilité calculés sur les stations, à l'échelle des réserves et à l'échelle de l'ensemble du site.

Station	ST1	ST2	ST3	RNN	ST4	ST5	ST6	RNR	Ensemble
Indice de Shannon	4,56	3,48	3,56	4,5	4,39	3,71	4,08	4,36	4,59
Indice de Simpson	0,987	0,961	0,959	0,983	0,981	0,957	0,97	0,975	0,982
Indice de Pielou	0,6535	0,6300	0,6137	0,6233	0,7175	0,6115	0,6224	0,6039	0,6088

Les indices de diversité de Shannon sont donc assez conséquents sur les deux réserves, et notamment sur les stations 1, 4 et 6. Cela repose essentiellement sur la grande richesse spécifique mise en évidence sur ces stations et globalement sur les réserves (voir figure 8, ci-après), plus que sur l'homogénéité des peuplements vu que les indices de Pielou sont assez faibles, dans l'ensemble. Les indices de Simpson prennent des valeurs importantes ce qui dénoterait, sur la base de cette métrique, un haut niveau de biodiversité général. Il est surtout notable que les indices varient très peu d'une station à l'autre. Le potentiel de discrimination semble ainsi moins important dans le cas présent que celui de l'indice de Shannon. On peut donc avancer que les peuplements se distinguent plutôt par des variations d'importance dans les espèces à faibles effectifs (dites rares), paramètre influençant plutôt l'indice de Shannon, que des variations d'importance dans les espèces abondantes, paramètre qui aurait plutôt

influencé l'indice de Simpson. Retenons évidemment ici que les espèces rares ne sont pas forcément les mêmes entre les stations, pas plus que les espèces abondantes !

La figure ci-dessous présente :

- a) les richesses spécifiques estimées moyennes sur chaque station
- b) les richesses spécifiques estimées moyennes sur chaque réserve.

Ces moyennes par station sont comparées par ANOVA.

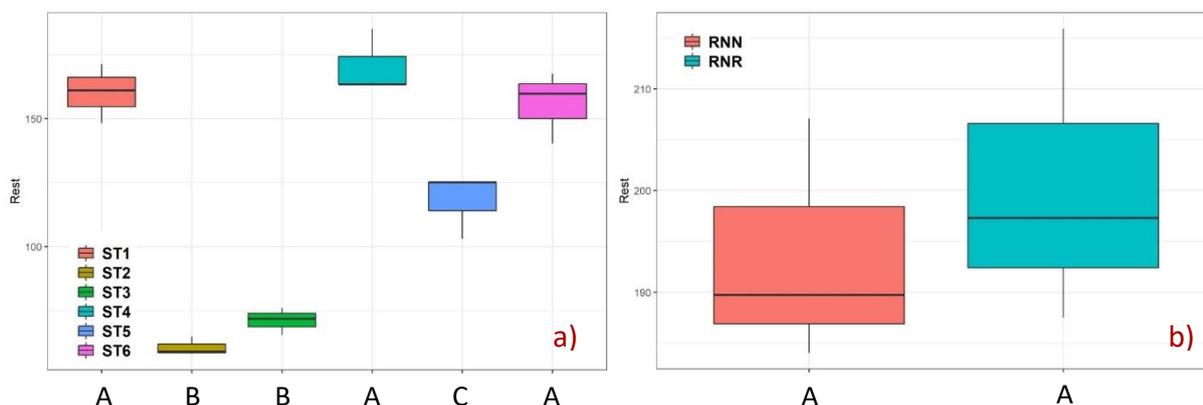


Fig. 8 : Boxplot des richesses moyennes estimées par station (a), à gauche) et par réserve (b), à droite). Une lettre similaire entre deux stations indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les deux moyennes.

Il existe des différences entre certaines stations (ANOVA Df=5, F= 58.78, p= 072e-08) : les stations 2 et 3 comportent un nombre significativement plus restreint d'espèces que les stations 1, 4 et 6 et, dans une moindre mesure, que la station 5. Toutefois, à l'échelle des réserves, la différence de richesse spécifique estimée n'est pas significative (test t, t = -0.61118, F= 3,87, p= 0.5751).

3.2.6.3. - Similarité des cortèges entre stations

La représentation graphique de l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC, figure 9) confirme :

- la proximité des communautés observées sur la station 2 et 3 d'une part,
- la proximité de celles mises en évidence sur les stations 4, 5 et 6 d'autre part
- et l'originalité de la station 1 par rapport aux autres stations.

Le premier plan factoriel représenté ici supporte une bonne part de l'inertie totale : axe 1 : 46,4 %, axe 2 : 25,16 %.

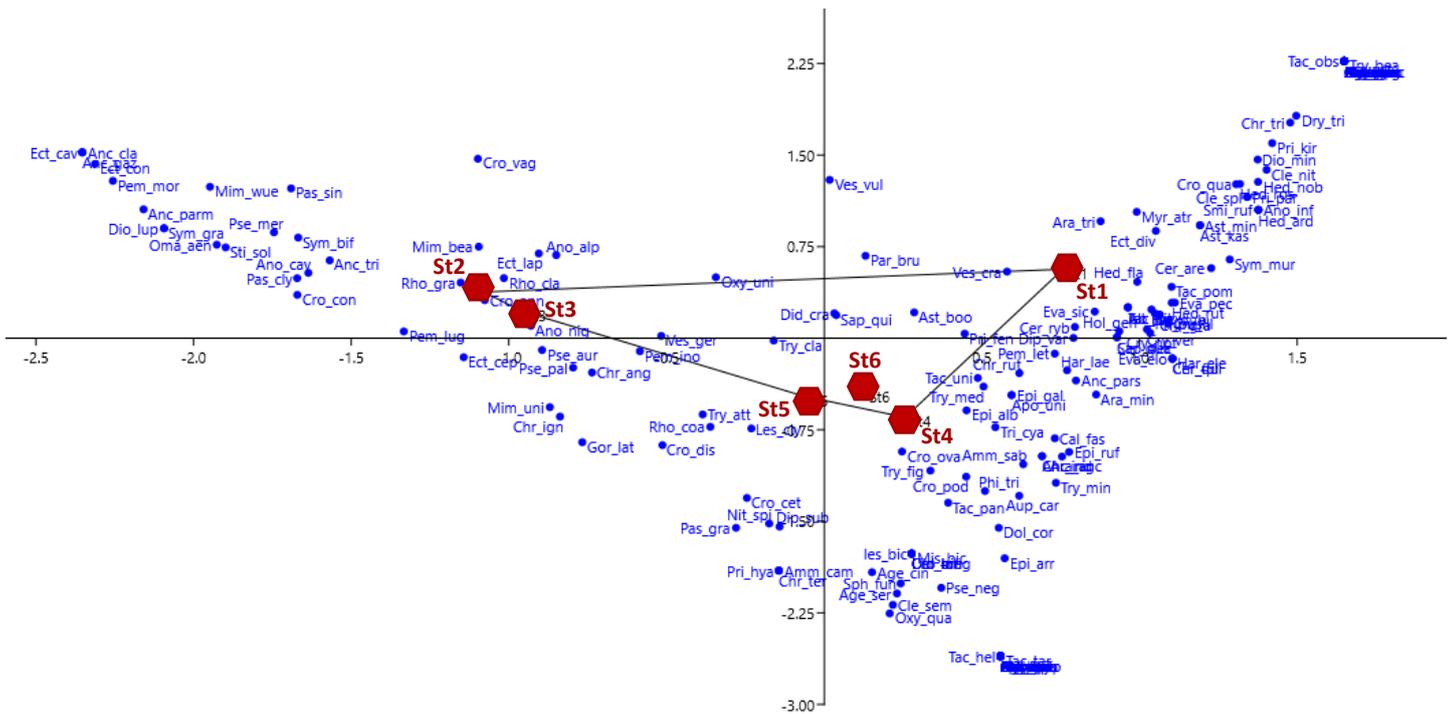


Fig. 9 : Analyse Factorielle des Correspondances des stations (en rouge) et des espèces (en bleu)

3.2.6.4. - Influence de la méthode et de la location d'échantillonnage sur la composition spécifique

Chaque station correspondant à un habitat, ces deux variables sont évidemment totalement dépendantes. On ne pourra pas donc pas évaluer si les variations dans les communautés observées sont plutôt dues à un « effet station » (englobant un ensemble de paramètres tel que le contexte paysager, la surface, la gestion actuelle ou historique, etc.) ou à l'habitat. Toutefois, les méthodes ayant été appliquées de la même manière sur les différentes stations et dans les différentes réserves, il est possible de mesurer et de comparer la capacité explicative de trois variables : méthode, station, réserve.

La PERMANOVA (à 10000 permutations) met en évidence un fort effet lié aux stations :

- une proportion de 45 % de la variance est expliquée par l'identité des stations en elles-mêmes (Permanova, $df=4$, $F=2.47$, $P=0.0071$) ;
- l'identité de la réserve explique quant à elle 21 % de la variance dans l'agencement des communautés, et ce de façon très significative (Permanova, $df=1$, $F=4.67$, $p=0.0016$).
- enfin, la méthode explique en faible proportion et de manière non significative les variations des communautés entre les répliqués (Permanova, $df=1$, $F=2.38$, $p=0.051095$).

Les résidus de cette analyse représentent 23 % de la variance.

La représentation graphique de l'analyse multivariée (NMDS, fig. 10) montre les regroupements entre stations et les distinctions entre réserves, en termes de cortèges d'espèces.

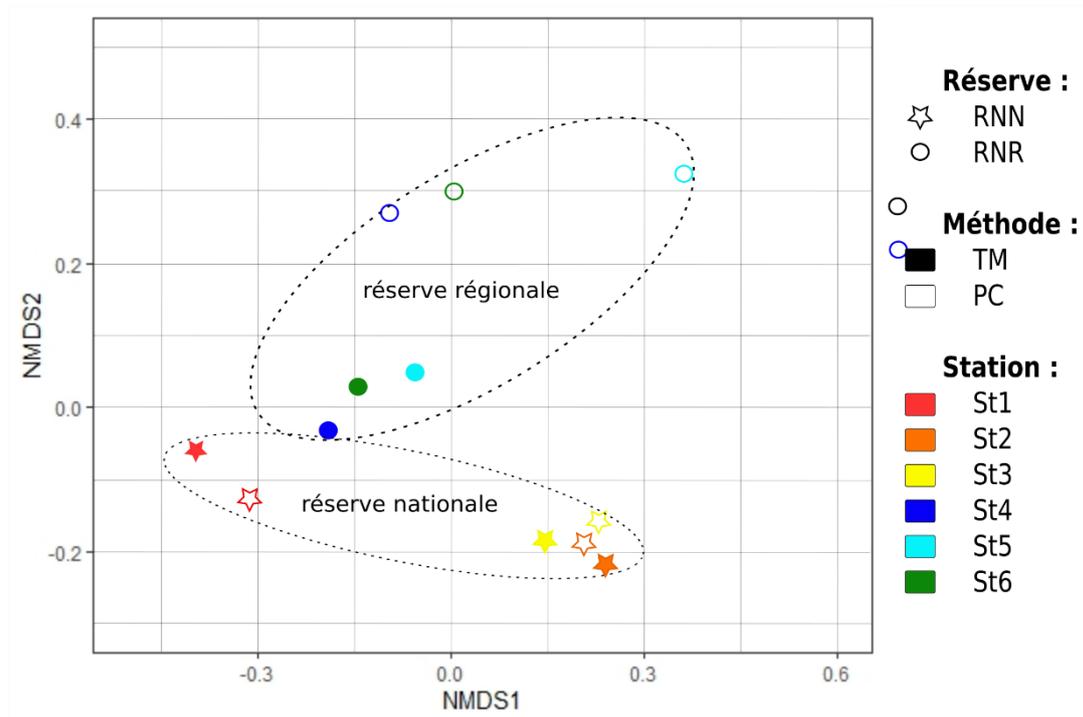


Fig. 10 : ordination de la composition taxonomique des assemblages par NMDS (Non metric dimensional scaling).

3.2.6.5. - Approche fonctionnelle

Description fonctionnelle des cortèges

Les espèces concernées présentent des mœurs biologiques et écologiques très variées et il est difficile de trouver de nombreux points communs à ce sujet.

Une des variables les plus évidentes concerne le support de nidification ; les 7 modalités retenues pour ce trait de vie ont été désignées *supra* (voir § 2.5.5). Une part des espèces reste malheureusement inconnue et quelques autres présentent des mœurs de nidification différentes, ou ne nidifient pas en eux-mêmes (cas de pompiles se développant dans la loge de l'araignée-proie, par exemple).

Cette variable a néanmoins été prise en compte dans une approche fonctionnelle, dans l'optique d'indiquer quels sont les éléments structurels les plus marquants mis à profit par les différentes guildes d'espèces pour assurer leur nidification. Un tel enseignement peut effectivement s'avérer utile en termes de conservation ou de gestion.

La figure 11 illustre les proportions d'espèces et d'abondances d'individus, capturés dans les différentes guildes. Les graphiques sont faits à partir de ces deux variables (nombre d'espèces et nombre d'individus), car l'interprétation peut être différente dans certains cas. On peut par exemple avoir constaté bien plus d'espèces terricoles dans une station donnée, mais représentées par un faible nombre d'individus, la guildes concernée n'ayant ainsi pas forcément un rôle fonctionnel fort sur cette station.

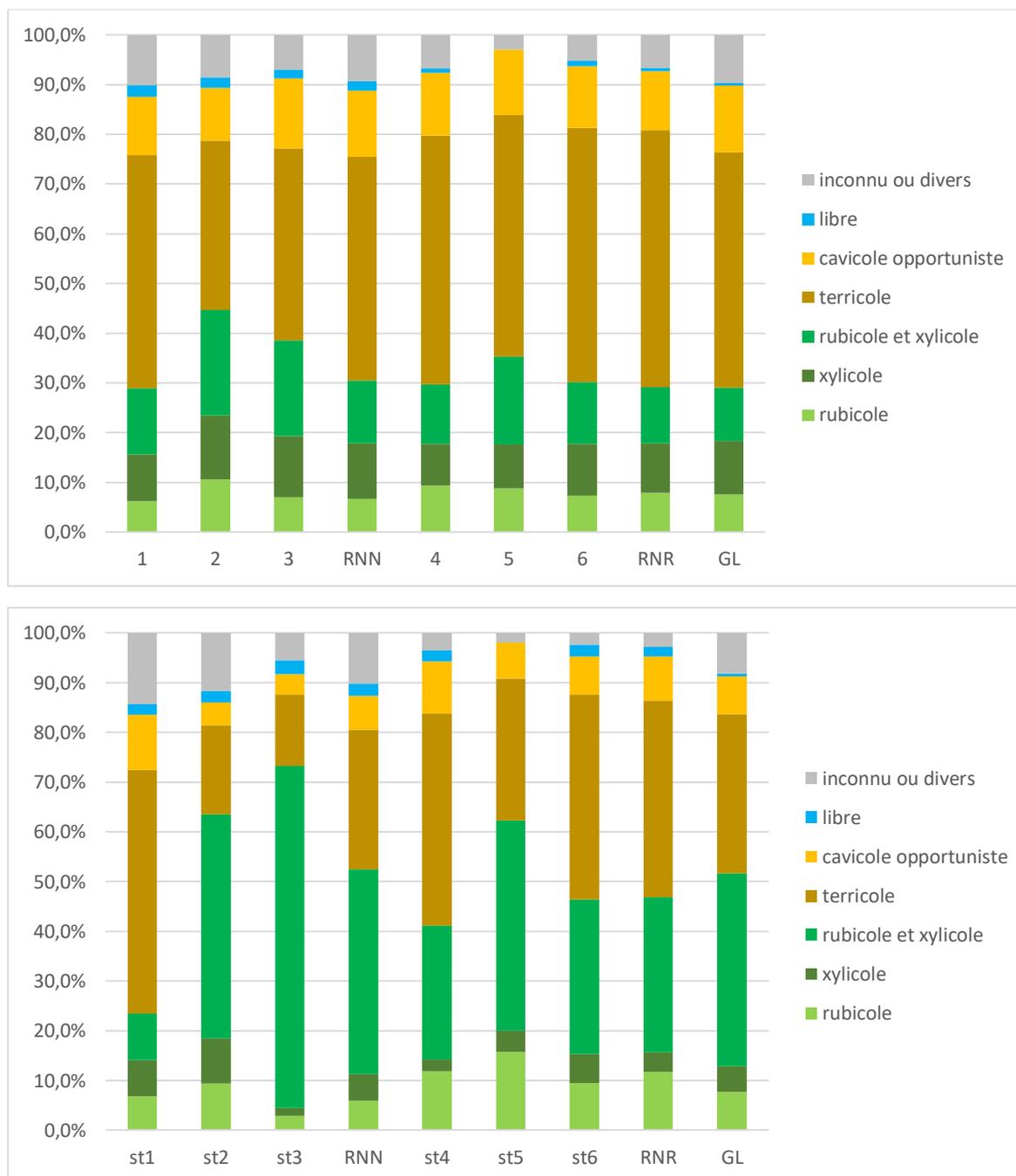


Fig. 11 : proportion d'espèces (en haut) et d'abondances d'individus (en bas) capturés par station (1 à 6), par réserve (RNR vs. RNN) et à l'échelle du site (GL), en fonction de la guildes de nidification.

Les terricoles, globalement plus diversifiés dans les groupes étudiés, représentent une part de la richesse assez importante à très importante, même dans les stations les plus clairement palustres (2 et 3). Si ces espèces sont majoritaires sur les autres stations (1, 4, 5 et 6), on notera que les taxons nichant dans le végétal représentent quand même toujours au moins un tiers des espèces. Au final, il n'y a guère de différences entre les RNR et RNN en termes de présence-absence des représentants de ces différentes guildes.

Les différences sont plus nettes quand on compare les proportions d'effectifs capturés. La part des espèces s'intéressant au végétal devient alors largement prédominante, sauf pour les stations 1 et 4 (elle atteint tout de même 40 % dans ce dernier cas). Les guildes des « rubicoles » ou « indifféremment

rubicoles et xylicoles » incluent effectivement, en particulier, plusieurs crabroniens qui se sont montrés abondants. C'est notamment le cas des Psenidae et des Pemphredonidae qui parasitent divers homoptères (cicadelles, psylles et pucerons en particulier), des *Trypoxylon* qui capturent de petites araignées, des *Rhopalum* qui se développent aux dépens de petits diptères (dont chironomes) et de psocoptères. Tous ces groupes d'hôtes représentent, surtout dans les milieux présents à Grand-Lieu, des abondances considérables logiquement mises à profit par de gros effectifs de parasitoïdes. On peut donc en quelque sorte avancer le fait que sur Grand-Lieu, les terricoles apportent la majeure part de la diversité et les rubicoles et xylicoles la majeure part de l'abondance - vraisemblablement aussi de la biomasse - en hyménoptères aculéates. Dans ce cas, l'intérêt fonctionnel de ces derniers doit donc être important (contrôle des populations de proies, ressource trophique pour d'autres, prédateurs, etc.).

Les proportions moyennes d'espèces et d'individus de chaque guildes peuvent également être représentées par boxplots, ce qui permet d'illustrer la variabilité au cours des relevés dans les différentes stations. Sur la figure 12, page suivante, nous n'avons figuré que les 4 guildes fonctionnellement les plus intéressantes et/ou représentées en termes de richesse spécifique et d'effectifs capturés.

Ces figures permettent de confirmer visuellement que la proportion de terricoles est forte sur les stations 1 et 4, que ce soit en termes de richesse ou d'abondance. Sur la première station, la présence d'un très beau talus sableux explique sans doute en majeure partie ce fait. Sur la station 4, le contexte structurel est différent : il n'existe pas un tel élément marquant sur la station même. Un autre facteur doit alors influencer, ce que nous réaborderons plus loin. On constate par ailleurs, sur ces figures, la dominance des rubicoles sur les stations 2, 3 et des rubicoles et xylicoles sur les stations 5 et 6, ce qui rejoint ce que nous avons mentionné supra. Fait intéressant dévoilé, par contre, par ces nouvelles figures : la nette dominance (en termes de richesse, mais moins d'abondance) de xylicoles stricts sur la station 2, mais pas sur la station 3. Ces deux dernières sont généralement apparues affines dans les analyses précédentes, mais elles semblent se distinguer au moins sur ce point. On touche peut-être là l'intérêt d'une structure particulière présente sur la RNN et échantillonnée sur la station 2 : celle des levis. Ces formations lacustres semi-flottantes combinent effectivement des végétations à hautes herbes (phalaridaies ou phragmitaies en particulier) et des éléments ligneux (aulnaies, fourrés de saules...) dans une composition tout à fait originale. En plus de permettre l'expression d'un cortège spécifiquement lié à ces hautes herbes, ces levis concentreraient également la guildes des xylicoles, ce que l'on aurait pu attendre, de premier abord, plutôt d'habitats plus ou moins boisés périphériques. Il est vrai cependant que ces derniers n'ont été que peu échantillonnés (chênaies inondables, saulaies ripicoles, haies...).

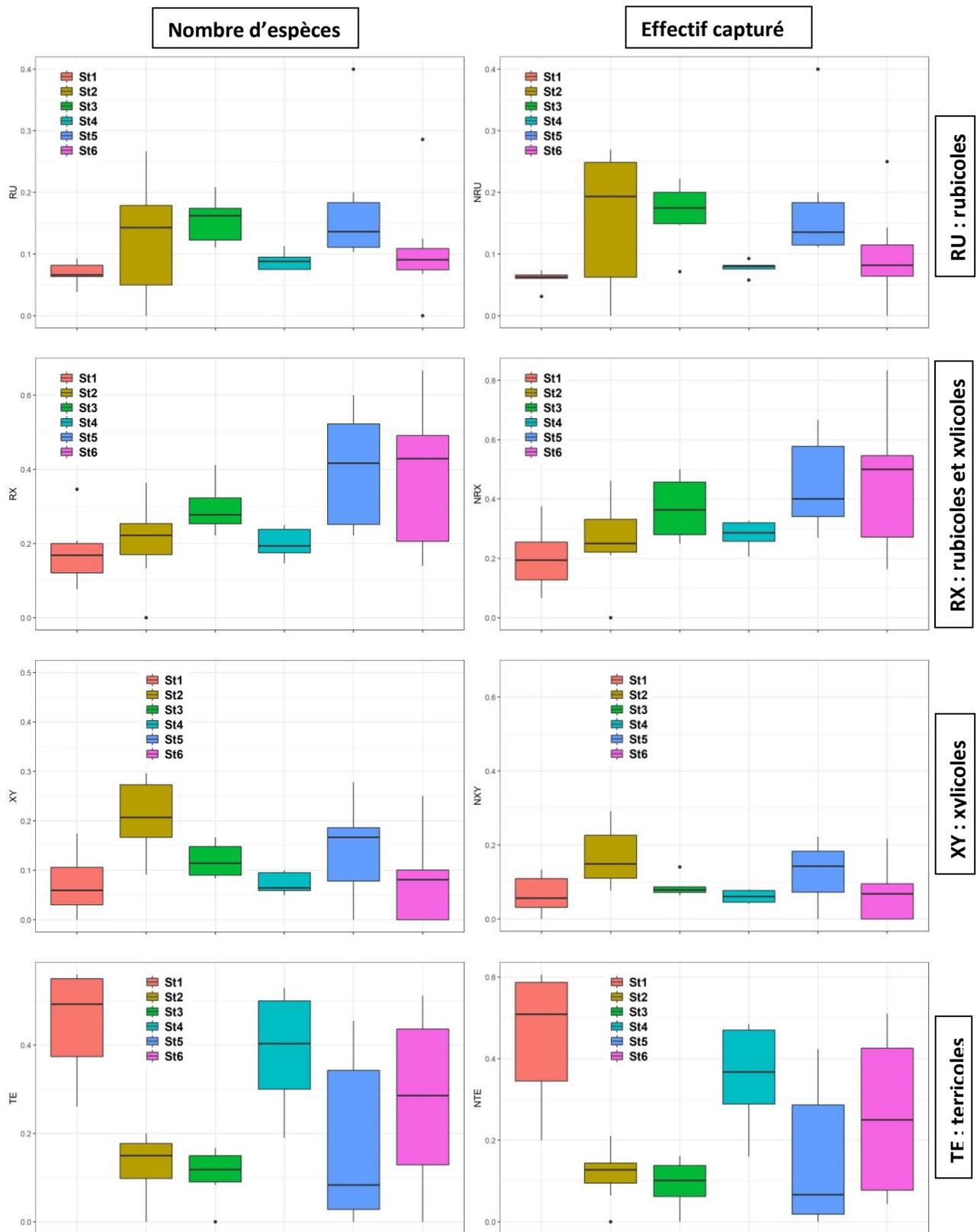


Fig. 12 : Boxplots des proportions d'espèces (à gauche) et d'effectifs capturés (à droite) en fonction de la station considérée et pour les différentes guildes de nidification.

Regroupement fonctionnel des stations

L'application d'une classification hiérarchique (HCPC) sur le résultat d'une ACP des stations et de la représentativité des traits fonctionnels de niche que l'on y trouve a été menée en proportion d'abondance dans un premier temps. Les proportions d'abondances correspondent au calcul : *Nombre d'individus de telle guildes fonctionnelle dans un relevé d'une station/nombre total d'individus observés dans ce même relevé.*

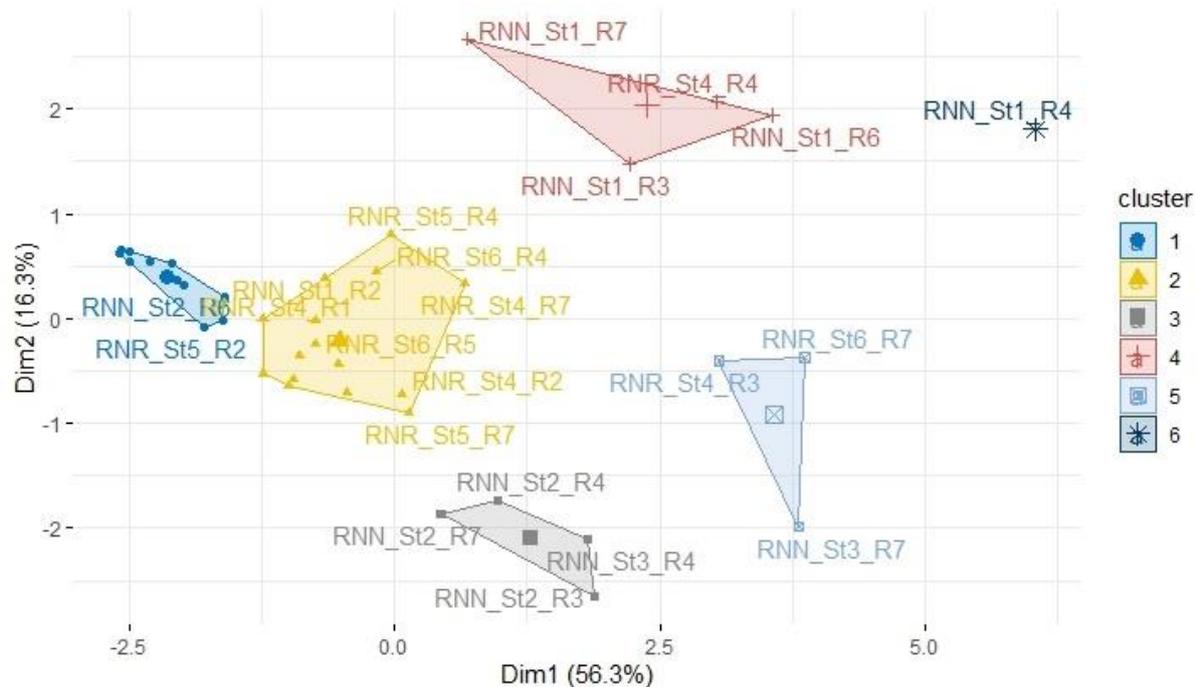


Fig. 13 : analyse en composante principale et arbre hiérarchique obtenus par HCPC sur les proportions d'abondances d'individus capturés au cours des relevés, par guildes fonctionnelles et par station

Dans un deuxième temps, nous avons mené la même analyse directement sur les abondances constatées, sans calculer préalablement de proportions. Les figures suivantes donnent les résultats de ces analyses.

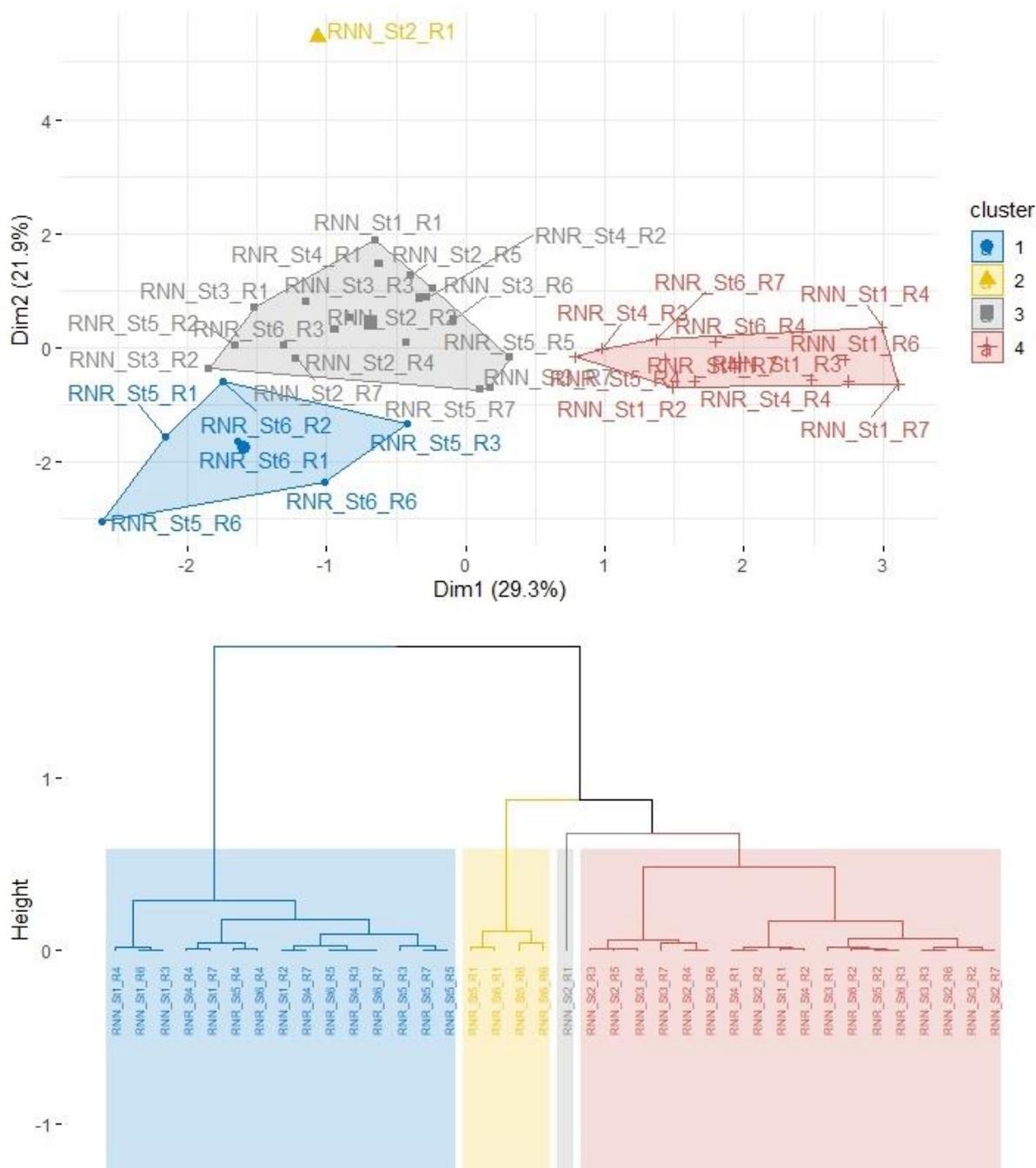


Fig. 14 : analyse en composante principale et arbre hiérarchique obtenus par HCPC sur les abondances d'individus capturés au cours des relevés, par guildes fonctionnelles et par station

La première démarche permet de séparer 6 clusters différents en deux groupes différents. Mais l'un comme l'autre de ces groupes rassemble des relevés en provenance de toutes les stations et donc des deux réserves, rendant le résultat non interprétable.

La deuxième démarche n'aboutit qu'à une distinction de 4 clusters en 3 groupes principaux, le premier (en bleu sur l'arborescence) rassemblant la dominante des relevés des stations 1 (surtout), 4, 5 et 6, le deuxième (en jaune) assez mal individualisé et le troisième (en rouge et en gris) rassemblant la totalité des relevés des stations 2 et 3 et quelques autres. C'est ce groupe qui s'individualise le mieux. Cela tend à confirmer, comme nous l'avons suggéré plus haut, qu'il y a bien au moins 2 cortèges très distants : celui plutôt caractérisé par des espèces à dominante terricole et qui s'exprime mieux sur les

stations 1, 4, 5 et 6 et celui caractérisé par une dominante de rubicoles et/ou xylocoles constatée plutôt sur les stations 2 et 3.

À noter que les premiers axes des deux ACP ne représentent pas une part équivalente de l'inertie totale : plus de 72 % sur l'analyse portée sur la proportion d'abondance contre 51 % seulement pour l'analyse portant directement sur les abondances.

3.2.6.6. - *Espèces indicatrices*

Cette dernière analyse a pour but de mettre en exergue d'éventuelles espèces indicatrices des stations, celles-ci restants assimilées à des habitats. Bien entendu, ce n'est qu'une première démarche exploratoire, l'analyse aurait été beaucoup plus robuste si une réplification dans l'échantillonnage des grands types d'habitats avait pu être opérée (et bien sûr si le tri et donc les identifications avaient pu être menés à bout).

Basé sur l'abondance relative et la fréquence relative d'une espèce, l'*Indicator Value* (IndVal) mesure la fidélité et la spécialisation des espèces à un site donné. L'IndVal varie de 0 (non indicatrice) à 1 (indication parfaite). On considère une espèce indicatrice lorsque la valeur de l'indice est de 0,25 ou plus, et ce de façon significative (DUFRENE & LEGENDRE, 1997).

Cette pure analyse statistique n'a guère de sens si elle n'est pas confrontée à ce que l'on connaît de l'autoécologie des espèces. En effet, un taxon ne peut être réellement considéré comme caractéristique si par ailleurs il se montre très eurytope. Bien au contraire, présent ici de façon anecdotique exclusivement sur une station, il va être affublé d'une haute valeur d'IndVal alors qu'il peut-être tout à fait classique dans différents milieux non échantillonnés, en particulier des habitats banals hors des réserves. Quand par contre un des taxons ressortant de cette analyse est par ailleurs connu pour avoir des affinités plus ou moins exclusives avec l'habitat considéré (espèce préférentielle ou spécialiste), on pourra le considérer comme véritablement caractéristique, l'analyse statistique rejoignant les connaissances acquises par ailleurs.

En mobilisant notre socle de connaissances (bibliographie et constats antérieurs), nous avons ainsi pu distinguer dans le tableau suivant (en rouge et en gras) les taxons qui méritent réellement d'être qualifiés de caractéristiques. Ne pas sélectionner les autres se justifie par un artéfact de l'analyse (p. ex. pas de stations de référence sur des milieux périphériques différents, voire plus banals) ou relève de la méconnaissance que l'on a encore sur l'autoécologie des taxons concernés.

Tableau 11 : résultats de l'IndVal sur les stations.
Sont distinguées en couleur et en gras les espèces qui nous semblent véritablement caractéristiques des habitats présents sur les stations considérées

Résultats généraux		
Nbre Total d'espèces : 186		
Nbre d'espèces sélectionnées : 57		
Nbre d'espèces associées à 1 groupe : 57		
Nbre d'espèces associées à 2 groupes ou plus : 0		
Espèces associées à chaque combinaison :		
<i>Taxon</i>	<i>IndVal</i>	<i>p-value</i>
Groupe Station 1 (28 espèces)		
Priocnemis_minuta	0.913	0.0001***
Hedychridium_gratosum	0.816	0.0002***
Crabro_scutellatus	0.707	0.0055**
Hedychrum_gerstaeckeri	0.707	0.0059**
Holopyga_inflamata	0.707	0.0041**
Lindenius_albilabris	0.707	0.0059**
Microdynerus_exilis	0.707	0.0041**
Priocnemis_parvula	0.705	0.0031**
Anoplius_infuscatus	0.690	0.0034**
Dryudella_tricolor	0.672	0.0075**
Evagetes_dubius	0.670	0.0063**
Chrysis_tristicula	0.667	0.0118*
Prionyx_kirbii	0.653	0.0151*
Vespa_crabro	0.642	0.0067**
Arachnospila_trivialis	0.635	0.0119*
Cleptes_nitidulus	0.631	0.0160*
Hedychridium_roseum	0.623	0.0322*
Hedychrum_nobile	0.622	0.0152*
Dipogon_variegatus	0.613	0.0162*
Cleptes_splendidus	0.610	0.0227*
Evagetes_p_pectinipes	0.606	0.0156*
Priocnemis_pusilla	0.595	0.0237*
Chrysis_gracillima	0.595	0.0197*
Holopyga_generosa	0.578	0.0326*
Cryptocheilus_versicolor	0.577	0.0409*
Vespa_vulgaris	0.576	0.0392*
Myrmosa_atra	0.565	0.0342*
Pemphredon_lethifer	0.556	0.0454*
Groupe Station 2 (3 espèces)		
Ectemnius_confinis	0.687	0.0056**
Pemphredon_morio	0.580	0.0341*
Ectemnius_lapidarius	0.564	0.0447*
Groupe Station 3 (8 espèces)		
Ancistrocerus_parietum	0.805	0.0001***
Anoplius_caviventris	0.697	0.0001***
Psenulus_meridionalis	0.624	0.0153*
Mimumesa_wuestneii	0.614	0.0183*
Symmorphus_bifasciatus	0.596	0.0185**
Ancistrocerus_trifasciatus	0.594	0.0167*
Rhopalum_gracile	0.592	0.0174*
Passaloecus_clypealis	0.564	0.0348*
Groupe Station 4 (17 espèces)		
Auplopus_carbonarius	0.700	0.0027**
Episyrion_rufipes	0.667	0.0082**
Agenioideus_cinctellus	0.652	0.0113*
Episyrion_arrogans	0.643	0.0207*
Ancistrocerus_antilope	0.632	0.0132*
Anoplius_viaticus	0.632	0.0156*
Chrysis_bicolor	0.632	0.0156*
Chrysis_fasciata	0.632	0.0156*
Cleptes_striatipleuris	0.632	0.0156*
Mellinus_arvensis	0.632	0.0137*
Passaloecus_corniger	0.632	0.0132*
Tachysphex_tarsinus	0.632	0.0134*
Crossocerus_podagricus	0.610	0.0187*
Ammophila_sabulosa	0.601	0.0181*
Trypoxylon_medium	0.600	0.0265*
Trichrysis_cyanea	0.588	0.0212*
Trypoxylon_minus	0.582	0.0365*
Groupe Station 5 (aucune espèce)		
Groupe Station 6 (1 espèce)		
Rhopalum_coarctatum	0.556	0.0442*

La même analyse a été portée par comparaison des deux réserves entre elles, mais toujours au regard, évidemment, des résultats obtenus dans les habitats respectivement échantillonnés.

Tableau 12 : résultats de l'IndVal sur les réserves.

Sont distinguées en couleur et en gras les espèces qui nous semblent véritablement caractéristiques des réserves concernées, au regard des habitats qui y ont été échantillonnés

Résultats généraux		
Nbre Total d'espèces : 186		
Nbre d'espèces sélectionnées : 21		
Nbre d'espèces associées à 1 groupe : 21		
Espèces associées à chaque combinaison :		
<i>Taxon</i>	<i>IndVal</i>	<i>p-value</i>
Groupe RNN (nombre d'espèces : 16)		
Rhopalum_gracile	0.790	0.0102*
Ancistrocerus_trifasciatus	0.744	0.0042**
Anoplius_caviventris	0.740	0.0142*
Symmorphus_bifasciatus	0.715	0.0020**
Anoplius_alpinobalticus	0.695	0.0315*
Mimumesa_beaumonti	0.692	0.0099**
Mimumesa_wuestneii	0.688	0.0013**
Psenulus_meridionalis	0.653	0.0060**
Anoplius_nigerrimus	0.629	0.0323*
Ectemnius_lapidarius	0.628	0.0495*
Ancistrocerus_parietum	0.607	0.0075**
Vespula_vulgaris	0.576	0.0319*
Crossocerus_vagabundus	0.562	0.0204*
Pemphredon_morio	0.562	0.0164*
Ectemnius_confinis	0.513	0.0467*
Priocnemis_minuta	0.513	0.0444*
<i>Taxon</i>	<i>IndVal</i>	<i>p-value</i>
Groupe RNR (nombre d'espèces : 5)		
Ammophila_sabulosa	0.716	0.0126*
Trypoxylon_figulus	0.712	0.0149*
Auplopus_carbonarius	0.645	0.0256*
Agenioideus_cinctellus	0.579	0.0302*
Cleptes_semiauratus	0.513	0.0478*

Quelques-unes des espèces ressortant comme caractéristiques sont de plus rares ou localisées, voire associées à un habitat particulier et menacé (cf. monographies §3.2.1. à 3.2.4.). Leur intérêt est donc renforcé par un caractère patrimonial et cela engendre, dans l'absolu, une certaine responsabilité des gestionnaires à leur égard et à l'égard de leur habitat. Nous y reviendrons dans la conclusion du rapport.

3.3.- Les Diptères

3.3.1.- Tipules et alliés (*Tipulidae*, *Limoniidae*, *Ptychopteridae*)

Les représentants de 3 familles ont été interceptés et identifiés sur le site : *Tipulidae*, *Limoniidae* (sous-ordre des *Tipulomorpha*) et *Ptychopteridae* (sous-ordre des *Ptychopteromorpha*).

3.3.1.1. - Présentation succincte

Plus connues sous le nom de « cousins », les tipules sont bien reconnaissables à leurs grandes pattes. À l'état adulte, ils sont surtout actifs en soirée ou en début de matinée. Les œufs sont pondus dans ou en surface du sol. Les larves de quelques taxons décriés, communément appelées « vers gris », se développent sous terre en consommant des racines (notamment de graminées) ou des rhizomes, mais chez la plupart des espèces, elles ont un régime saprophage. Certaines sont semi-aquatiques, d'autres exploitent les litières et les bois cariés. On compte près de 500 espèces de *Tipulidae* en Europe, mais leur connaissance fait encore défaut dans beaucoup de pays, notamment en France.



Tipula sp., cliché F. Herbrecht-GRETIA

Les *Limoniidae* forment une grande famille d'insectes ressemblant globalement aux tipules, mais présentant généralement une taille plus faible et un rostre court. On les trouve dans tout type de milieux, mais leur diversité est plus élevée dans les habitats humides. Plus de 260 espèces de *Limoniidae* sont connues actuellement en France (QUINDROIT, 2019), mais leur connaissance est encore très lacunaire et il est fort possible que la richesse nationale soit en réalité bien supérieure.

Les *Ptychopteridae*, quant à eux, forment une très petite famille d'insectes ressemblant aux tipulomorphes (mais présentant des différences de nervation alaire), avec seulement 7 espèces recensées en France et moins de 100 au niveau mondial. Leur développement larvaire est aquatique, les larves se développant dans les sédiments organiques et étant microphages.

3.3.1.2. - Remarques sur la systématique et la taxonomie

3.3.1.3. - Résultats bruts

Le matériel a été assez important, car pas moins de 2181 individus ont été identifiés, parmi les prélèvements triés à ce stade et concernant les 6 stations de prélèvements, plus quelques captures hors stations, au SLAM ou à vue. Trente-six individus de *Limoniidae* n'ont pu être identifiés qu'au rang du genre (5 genres concernés dont 4 ont néanmoins des représentants identifiés à l'espèce) et les 2145 autres au rang d'espèces voire de sous-espèces (41 taxons).

Tableau 13 : effectifs de tipules et alliés capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié

Stations	1	2	3	4	5	6	hors stations
Limoniidae							
<i>Australimnophila sp.</i>	2♀		3♀	3♀			1♀
<i>Dicranomyia mitis</i> (Meigen, 1830)							1♀
<i>Dicranomyia modesta</i> (Meigen, 1818)	1♂	1♀ 10♂	3♀ 2♂	1♀			
<i>Dicranomyia morio</i> (Fabricius, 1787)			1♀ 5♂				
<i>Dicranomyia sp.</i>	2♀		7♀ 1♂				
<i>Dicranophragma nemorale</i> (Meigen, 1818)		1♀ 1♂					
<i>Erioptera bivittata</i> (Loew, 1873)		1♂					
<i>Erioptera fuscipennis</i> Meigen, 1818		401♂	48♂				

Stations	1	2	3	4	5	6	hors stations
<i>Erioptera fusculenta</i> Edwards, 1938	1♂	62♂	40♂			1♂	
<i>Erioptera nielseni</i> de Meijere, 1921		12♂	8♂				
<i>Erioptera</i> sp.				4♀			1♀
<i>Gonomyia bifida</i> Tonnoir, 1920	17♂	1♀ 198♂	32♂		1♂	3♂	
<i>Gonomyia</i> sp.		5♀		4♀			
<i>Helius longirostris</i> (Meigen, 1818)		5♀ 22♂	2♀ 3♂				
<i>Limonia nubeculosa</i> Meigen, 1804		1♂		1♀			
<i>Limonia phragmitidis</i> (Schränk, 1781)	2♀						
<i>Molophilus griseus</i> (Meigen, 1804)	7♂	4♂	1♂			2♂	
<i>Molophilus pleuralis</i> de Meijere, 1920		31♂	9♂				
<i>Molophilus</i> sp.	2♀		1♀				
<i>Neolimonia dumetorum</i> (Meigen, 1804)				1♀			
<i>Nigrotipula nigra</i> (Linnaeus, 1758)						1♂	
<i>Phylidorea ferruginea</i> (Meigen, 1818)	6♀ 4♂	2♀ 4♂	2♀ 2♂	5♀	2♀	1♀ 3♂	1♀ 1♂
<i>Pilaria discicollis</i> (Meigen, 1818)	1♀	1♀	7♀				
<i>Pilaria fuscipennis</i> (Meigen, 1818)		5♀	11♀	1♀			2♀
<i>Pilaria scutellata</i> (Staeger, 1840)	1♀ 1♂	29♀ 8♂	10♀ 5♂	1♀		1♂	1♀
<i>Pseudolimnophila lucorum</i> (Meigen, 1818)	1♀	4♀	61♀ 3♂				1♂
<i>Pseudolimnophila sepium</i> (Verrall, 1886)	1♀	1♀	61♀ 15♂				
<i>Symplecta stictica</i> (Meigen, 1818)	1♀					1♀	
Ptychopteridae							
<i>Ptychoptera contaminata</i> (Linnaeus, 1758)	6♀	83♀ 114♂	68♀ 82♂	2♀ 3♂			39♀ 40♂
Tipulidae							
<i>Ctenophora elegans</i> Meigen, 1818	1♀						
<i>Molophilus griseus</i> (Meigen, 1804)						1♂	
<i>Nephrotoma a. appendiculata</i> (Pierre, 1919)	2♀ 8♂			4♀		1♀	
<i>Nephrotoma cornicina</i> (Linnaeus, 1758)				1♀			
<i>Nephrotoma crocata</i> (Linnaeus, 1758)				2♀ 1♂	1♀ 1♂	1♂	
<i>Nephrotoma flavescens</i> (Linnaeus, 1758)	5♀ 10♂			1♂			
<i>Nephrotoma flavipalpis</i> (Meigen, 1830)	1♂						
<i>Nephrotoma guestfalica</i> (Westhoff, 1879)	1♂			1♀ 3♂			
<i>Nephrotoma quadrifaria</i> (Meigen, 1804)	1♀ 3♂			1♀ 1♂			
<i>Nephrotoma submaculosa</i> Edwards, 1928	6♀ 17♂						
<i>Nigrotipula nigra</i> (Linnaeus, 1758)				1♀ 4♂		2♂	1♂
<i>Tipula cava</i> Riedel, 1913	1♂						
<i>Tipula fascipennis</i> Meigen, 1818	1♂			1♂			
<i>Tipula marginella</i> Theowald, 1980		3♀ 18♂	12♀ 33♂				1♂
<i>Tipula oleracea</i> Linnaeus, 1758	23♀ 71♂	6♀ 12♂	3♀ 8♂	10♀ 31♂	3♂	1♀ 2♂	10♀ 3♂
<i>Tipula pierre</i> Tonnoir, 1921	7♀ 19♂	11♀ 64♂	10♀ 26♂	1♀ 11♂	1♀ 2♂	2♀ 1♂	1♀ 2♂
<i>Tipula vernalis</i> Meigen, 1804	1♀						
Effectif	71♀ 163♂	158♀ 963♂	262♀ 323♂	44♀ 56♂	4♀ 7♂	6♀ 18♂	57♀ 49♂
Richesse	25	21	20	20	5	13	12
Richesse RNN vs. RNR	36			26			

3.3.1.4. - Richesses et compositions comparées, des sites et des stations

La richesse de tipulomorphes et alliés est donc assez conséquente sur le site avec 42 taxons différents en tout³. Mais elle apparaît inégalement répartie entre les stations de la RNN.

Les relatives richesses des stations 1 et 4 reposent essentiellement sur une plus grande diversité de Tipulidae alors que celles des stations 2 et 3, les plus palustres, reposent logiquement sur une diversité majeure de Limoniidae.

Cependant, même si nous ne disposons pas de réelle référence de comparaison concernant un autre milieu lacustre de plaine en France, la faune mise en évidence peut apparaître légèrement appauvrie, dans la mesure où l'on attendrait, particulier sur ce genre de milieu, une plus grande richesse en Limoniidae, avec environ deux fois plus de taxons dans cette famille que dans celle des Tipules (C. QUINDROIT, com. Pers.). Cependant, la famille des Limoniidae reste encore relativement bien diversifiée localement au vu de nos résultats, en tout cas plus que ce qui a été constaté dans d'autres sites fortement inondables tels que les Basses vallées angevines. À noter que les représentants de cette famille ont une capacité de dispersion généralement bien plus faible que celle des Tipulidae. Cela peut expliquer, au moins en grande partie, que de nombreux Tipulidae présents en petits effectifs dans nos captures sont essentiellement des taxons sans aucun lien avec les milieux humides, souvent communs et euryèces, qui étaient très probablement de passage.

C'est la station 1 qui s'avère la plus originale au regard des captures effectuées, car elle compte 6 espèces exclusives alors que les stations 2, 4 et 6 n'en comptent que 2, la 3 qu'une seule et la 5 aucune.

À noter que le seul individu de *Dicranomyia mitis* a par ailleurs été capturé au piège SLAM (station SLAM1), disposé en habitat lacustre dans la RNN.

3.3.1.5. - Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

Là encore, nous avons peu de recul pour commenter l'inventaire de ce groupe, mais quelques taxons méritent néanmoins une mention particulière.

Tipula marginella est connu pour être une rareté, en Europe (RefXXX). Il a néanmoins également été observé pour la première fois en 2019, dans le Maine-et-Loire, mais c'est une découverte pour la Loire-Atlantique. Il est intéressant de noter que les effectifs capturés dans le cas présent, sur les stations 2 et 3, sont très significatifs, mais un mâle a aussi été intercepté sur la station 6, ce qui rend possible sa présence autochtone dans la RNR en plus d'une autochtonie avérée dans la partie palustre de la RNN. Ce serait un indicateur de bonne qualité de milieux humides (RefXXX).

Parmi les Limoniidae, ***Erioptera bivittata*** apparaît comme une totale nouveauté, au moins pour l'ouest de la France. Sa biologie et son écologie restent fort méconnues bien qu'il soit qualifié de « lié aux zones marécageuses » et de « rare et localisée » en Grande-Bretagne (RefXXX).

Erioptera nielsenii est par ailleurs une autre espèce intéressante intimement associée aux milieux très marécageux.

À noter enfin la présence de ***Molophilus pleuralis*** dont 1 mâle a été capturé sur la station 6. En Grande-Bretagne, l'espèce est connue comme affiliée aux habitats saumâtres (RefXXX). On pourrait sur cette base s'interroger sur la proximité du littoral et l'influence ancienne de la mer, notamment en ce qui concerne les marais de l'Acheneau voisins encore en partie sous influence marine (soumis à la marée dynamique) même si elle est moindre qu'autrefois, avant les aménagements hydrauliques (écluse de

³ si l'on exclu les données d'individus non identifiés à l'espèce à part ceux du genre *Austropotamobius* qui ont tous été identifiés au rang de genre.

Buzay et des Champs-Neufs, Canal maritime). Toutefois, il est à noter que le taxon a également été observé dans le marais de Montreuil-Juigné, en Maine-et-Loire. Son écologie semble donc moins stricte dans la Région qu'elle ne l'est en Grande-Bretagne.

3.3.2.- Dolichopodidae

3.3.2.1. - Présentation succincte

La famille des Dolichopodidés est composée essentiellement de mouches prédatrices et de quelques espèces phytophages (genre *Trypticus*). Les adultes se nourrissent de petits insectes mous et consomment des insectes plus petits : Nématocères (Sciaridés, Ceratopogonidés, Chironomidés), psoques, collemboles, pucerons, etc. Le cycle de vie se déroule dans 3 milieux différents selon le stade physiologique, pour maints taxons connus : lieu d'essaimage, où a lieu la ponte des femelles ; lieu de prédation, domaine de chasse des adultes ; et enfin lieu de reproduction. La dégradation d'un de ces milieux peut donc suffire à compromettre le cycle biologique des espèces, sauf pour les espèces les moins exigeantes qui peuvent s'adapter à la modification du biotope. Les larves évoluent essentiellement dans le sol ou la litière, ou alors dans le bois mort ou les exsudats de sève, pour quelques taxons saproxyliques. Les adultes fréquentent quant à eux les buissons, les sous-bois ou les strates herbacées, souvent dans les lieux humides, plus ou moins proches de l'eau, au bord des lacs et des ruisseaux, pour la majeure partie des espèces.



Poecilobothrus nobilitatus, cliché C. Mouquet

3.3.2.2. - Remarques sur la systématique et la taxonomie

L'identification des Dolichopodides de France a longtemps été basée sur la seule Faune de France de PARENT (1938), remarquable ouvrage qui, cependant, est aujourd'hui dépassé sur le plan de la systématique et incomplet pour la Faune de France, nécessitant l'emploi de diverses autres publications. La Faune de France reste néanmoins valable pour distinguer maints taxons, notamment parmi les plus communs.

3.3.2.3. - Résultats bruts

À ce stade, seulement une moitié des Dolichopodides capturés sur les réserves de Grand-Lieu a pu être identifiée à l'espèce soit 1173 individus des deux sexes.

Tableau 14 : effectifs de Dolichopodidae capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié

Stations	1	2	3	4	5	6	hors stations
Dolichopodidae							
<i>Argyra argyria</i> (Meigen, 1824)				2♂			
<i>Argyra diaphana</i> (Fabricius, 1775)		2♂					6♂
<i>Campsicnemus scambus</i> (Fallén, 1823)	1♂			4♀ 2♂			
<i>Dolichopus andalusiacus</i> Strobl, 1899	10♂	15♂	5♂	4♂	12♂	7♀ 9♂	
<i>Dolichopus campestris</i> Meigen, 1824			1♂				
<i>Dolichopus latilimbatus</i> Macquart, 1827	73♂	62♂	30♂	32♂	15♀ 58♂	4♂	
<i>Dolichopus longitarsis</i> Stannius, 1831			1♂				
<i>Dolichopus nimbatus</i> Parent, 1927		13♀ 11♂	8♀ 2♂				
<i>Dolichopus nubilus</i> Meigen, 1824	11♂	18♂	4♂	2♂	3♀ 4♂	1♂	
<i>Dolichopus pectinitarsis</i> Stenhammar, 1852	6♀ 37♂				3♂		

Stations	1	2	3	4	5	6	hors stations
<i>Dolichopus plumipes</i> (Scopoli, 1763)							1♂
<i>Dolichopus ungulatus</i> (Linnaeus, 1758)	1♂			2♂			
<i>Dolichopus vitripennis</i> Meigen, 1824	18♂	20♂		60♀ 105♂	70♀ 123♂	108♀ 109♂	
<i>Dolichopus wahlbergi</i> Zetterstedt, 1843	1♂						
<i>Gymnopternus aerosus</i> (Fallén, 1823)		1♂		4♂		2♀ 1♂	4♀
<i>Gymnopternus assimilis</i> (Stæger, 1842)					1♂		
<i>Gymnopternus blankaartensis</i> Pollet, 1990				1♂	1♂		
<i>Gymnopternus silvestris</i> Pollet, 1990					1♂		
<i>Hercostomus fuscipennis</i> (Meigen, 1824)					1♂		
<i>Hercostomus nanus</i> (Macquart, 1827)				1♂			
<i>Hydrophorus bipunctatus</i> (Lehmann, 1822)		3♀					
<i>Hydrophorus litoreus</i> Fallén, 1823					2♀		
<i>Nematoproctus distendens</i> (Meigen, 1824)	1♂						
<i>Nematoproctus longifilus</i> Loew, 1857	1♂			3♂		1♂	
<i>Nematoproctus praesectus</i> Loew, 1869	3♂	1♀ 9♂	4♂	1♂			
<i>Rhaphium elegantulum</i> (Meigen, 1824)	2♂	2♂		4♂	5♂		
<i>Rhaphium micans</i> (Meigen, 1824)					1♂		
<i>Rivellia syngenesiae</i> (Fabricius, 1781)					1♀ 1♂		
<i>Sciapus flavicinctus</i> (Loew, 1857)				1♂			
<i>Sciapus platypterus</i> (Fabricius, 1805)				1♂			
<i>Syntormon denticulatum</i> (Zetterstedt, 1843)		2♂		1♂			
<i>Syntormon metathesis</i> (Loew, 1850)					1♂		
<i>Tachytrechus insignis</i> (Stannius, 1831)				1♂			
<i>Tachytrechus notatus</i> (Stannius, 1831)			2♀ 3♂				
<i>Themira minor</i> (Haliday, 1833)		1♂					
<i>Trichopalpus fraternus</i> (Meigen, 1826)		1♂					
Effectif	6♀ 159♂	17♀ 144♂	10♀ 50♂	64♀ 167♂	91♀ 212♂	117♀ 125♂	4♀ 7♂
Richesse	12	13	8	17	14	6	3
Richesse RNN vs. RNR	22			25			

Trente-six taxons en tout ont donc été identifiés à ce stade, ce qui correspond à une richesse assez moyenne. À titre de comparaison, plus de 60 espèces sont connues sur la réserve naturelle du lac de Remoray, dans le Doubs (TISSOT *et al.*, 2015) qui a bénéficié, il est vrai, d'une pression d'inventaire plus importante et répartie sur plusieurs années.

Le taux d'individus capturés a été trop réduit et inégal pour nous permettre des comparaisons entre les stations. Les compositions spécifiques apparaissent effectivement à ce stade très variables, avec une majorité de taxons déterminés dans une seule station seulement.

Tout au plus pouvons-nous exposer le rapport entre richesse spécifique atteinte à ce stade et effectifs identifiés, comme dans le tableau suivant :

Tableau 15 : effectifs de Dolichopodidae identifiés et richesse relative mise en évidence par station, par réserve et globale

		Stations						
		1	2	3	4	5	6	hors stations
Richesse pour 100 individus	Effectif identifié	165	161	60	231	303	242	11
	par station	7,3	8,1	13,3	7,4	4,6	2,5	27,3
	par réserve	5,7			3,2			
	globale	3,1						

On peut donc d'emblée relativiser la légère supériorité en termes de richesse spécifique qui semblait caractériser la RNR (cf. tab. 13) par rapport à la RNN, qui n'est sans doute qu'une conséquence d'un plus grand effectif de Dolichopodides identifiés.

3.3.2.4. - Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

La connaissance des Dolichopodides au niveau régional reste encore très parcellaire. Elle repose essentiellement sur les travaux d'E. BRUNEL, lequel a néanmoins plus souvent officié en Bretagne que dans les Pays de la Loire. À noter par ailleurs que toutes les données issues des identifications d'E. BRUNEL ne sont pas encore saisies dans la base du GRECIA. Cependant, la connaissance des Dolichopodides en Pays de la Loire a néanmoins fait l'objet d'une première synthèse en 2009 (GRECIA, 2009) qui faisait état de 104 espèces seulement connues dans la Région (la faune de Parent en signalait déjà 630 en France métropolitaine). Une synthèse sur la Bretagne a aussi été publiée plus anciennement (BRUNEL, 1995) et sur le département de la Manche, plus récemment (BRUNEL, 2015), faisant état, respectivement, de 237 et 169 espèces. À noter enfin quelques publications existantes à propos d'inventaires localisés, notamment sur la réserve de chasse et de faune sauvage du Massereau (BRUNEL & COZIC, 2009) ou de la tourbière de Logné (HERBRECHT & LAIR, 2012), pour n'évoquer que les plus proches.

Plusieurs captures effectuées présentement constituent des découvertes pour la Loire-Atlantique ou les Pays de la Loire, ce qui mérite évidemment d'être fortement relativisé, dans le contexte de relative méconnaissance évoqué. Par exemple, *Dolichopus unguatus* semble être observé pour la première fois en Loire-Atlantique, mais est connu de nombreux sites de Bretagne, de Normandie ou d'autres départements ligériens.

Quelques taxons, cependant, méritent un commentaire particulier du fait de leurs préférences écologiques ou de leur supposé niveau de rareté :

- *Dolichopus nubilus* et *Dolichopus latilimbatus* sont des espèces hygrophiles eurytopes (POLLET, 2001), assez largement représentées dans le Massif armoricain.
- Toujours d'après POLLET (2001), *Gymnopternus assimilis* serait quant à lui tout à fait caractéristique des roselières. Il était déjà connu de Normandie comme de Loire-Atlantique, en particulier, car découvert au sein d'une mégaphorbiaie à Notre-Dame-des-Landes. Cette espèce est abondamment répartie en Grande-Bretagne et dans les Pays scandinaves.
- *Gymnopternus silvestris* et *Dolichopus longitarsis* seraient plutôt sylvoles, le deuxième même dépendant des canopées (POLLET, 2001). Nous ne disposons pas de données antérieures de *G. silvestris* à l'échelle armoricaine, mais cela est sans doute dû à sa description très récente (cf. *infra*).
- Dans le même cas de figure, *Gymnopternus blankaartensis* n'a été décrite pour la science que trop récemment pour que l'on connaisse à ce stade sa réelle rareté et il se pourrait qu'il soit relativement répandu. Ce taxon se trouve dans divers milieux humides, surtout dans les

tourbières, mais aussi dans d'autres types d'habitats non tourbeux, apparemment à proximité immédiate de l'eau (DRAKE, 2018).

- ***Tachytrechus insignis*** montrerait des affinités plutôt littorales (PARENT, 1938) ce qui semble confirmer les quelques données dont nous disposons en Normandie ou dans les Côtes-d'Armor. Ce serait par contre une découverte pour les Pays de la Loire.
- ***Nematoproctus distendens*** serait peu répandu en France et plutôt septentrional selon PARENT (1938). Il est très dispersé et semble véritablement rare en Grande-Bretagne où il apparaît comme dépendant de milieux particulièrement et longuement ou perpétuellement humides tels que certaines tourbières, prairies de marais et bordures de lacs (DRAKE, 2018). L'espèce ne semblait connue, à l'échelle du Massif armoricain, que d'une localité du Maine-et-Loire ; c'est donc une découverte pour la Loire-Atlantique d'un taxon qui pourrait s'avérer réellement rare, également, à notre échelle d'appréciation.
- ***Nematoproctus longifilus*** et ***Nematoproctus praesectus*** semblent également très rares ou disséminés dans le Massif armoricain, comme semblent le montrer les données dont nous disposons : un individu (seulement) de *Nematoproctus longifilus* avait été capturé sur la réserve de chasse du Massereau (BRUNEL & COZIC, 2009) et *N. praesectus*, pourtant déjà signalé parmi de rares mentions dans le Maine-et-Loire, par Parent (1938), n'aurait été retrouvé que dans la Manche (BRUNEL, 2015). À noter que sur le portail GBIF (<https://www.gbif.org/>), aucune observation de *N. longifilus* n'apparaît et une seule pour *N. praesectus*, en Scandinavie. La première n'existerait effectivement pas en Grande-Bretagne, d'après DRAKE (2018), mais la seconde vient d'y être découverte (Drake, 2019), dans trois stations de bordure de plans d'eau dans deux cas et de rive de ruisseau dans le troisième. À noter qu'à chaque fois, les milieux se caractérisaient par une végétation luxuriante, riche et hétérogène de type mégaphorbiée, la proximité de ligneux (saules, chênes) et, surtout, un intense piétinement engendré par le pâturage. Dans notre cas, l'espèce a été trouvée certes sur les stations 1 et 4 concernées également par le pâturage, mais aussi dans les stations 2 et 3, les plus nettement lacustres, qui ne le sont aucunement.

Sciapus flavicinctus est un des taxons trouvés qui est absent de France d'après Parent (1938) et qui ne semble pas non plus présent en Grande-Bretagne (DRAKE, 2018). Aucune donnée n'est par ailleurs visible sur les portails européens (GBIF, Fauna Europaea) et français (INPN, OpenObs). Ce serait effectivement un taxon typiquement méridional (du moins en Europe occidentale) qui, à l'échelle du Massif armoricain, était déjà signalé dans le Morbihan sur la commune de Guidel et sur l'île d'Hoedic, dans les Cotes-d'Armor sur la commune de Saint-Coulomb et dans la Manche, en baie du Mont-Saint-Michel et sur la commune de La Haye-du-Puits (BRUNEL, 2015 ; + données non publiées). Il s'agissait généralement de sites comprenant des roselières. C'est également le cas de ***Themira minor*** dont nous ne disposons, à l'échelle armoricaine, que d'anciennes données dans le Calvados et dans les Côtes-d'Armor.

Indéniablement, l'apport à la connaissance régionale généré par cet inventaire partiel des Dolichopodides de Grand-Lieu s'avère une nouvelle fois conséquent, avec la découverte de plusieurs taxons remarquables.

À noter que d'autres espèces présentement capturées peuvent sembler rares, mais cela est beaucoup plus logiquement dû à la méconnaissance, car décrites récemment (ex : *Gymnomerus silvestris*) ou sont particulièrement difficiles à capturer à la surface de l'eau donc à échantillonner, même si elles peuvent ne pas montrer de spécialisation écologique particulière (*Hydrophorus bipunctatus*, *H. litoreus*), comme l'évoque DRAKE (2018).

3.3.3.- Empididae et Hybotidae

3.3.3.1. - Présentation succincte

Les Empididae forment une autre famille de mouches asilomorphes même si elles se distinguent assez aisément des Dolichopodidae, ne serait-ce que par leur aspect généralement terne et sombre et la présence d'une trompe bien développée, critères qu'elles partagent avec les Hybotidae, notamment. Assez peu de choses sont connues sur la biologie des larves d'Empididae qui sont en majorité édaphiques (vivent sols et litières), certaines sont cependant aquatiques. Elles sont exclusivement prédatrices. Le stade pupal est très court dans le temps. La biologie des adultes est mieux connue et se caractérise par une grande diversité selon les espèces. Elle a suscité quelques études précises plus particulièrement pour les espèces présentant un comportement d'offrande nuptiale lors de la parade nuptiale. En effet, chez une majorité d'espèces d'Empidinae, un tel comportement peut être observé, et pour certaines un regroupement des adultes en essaim. Le développement de tels comportements s'est parfois accompagné d'une évolution morphologique avec l'apparition d'organes abritant des glandes séricigènes.



Mâle d'*Empis* sp., cliché F. Herbrecht-GRETIA

3.3.3.2. - Remarques sur la systématique et la taxonomie

Il s'agit là encore d'un groupe à identification délicate. Ce sont essentiellement les travaux de CHVALA (1975 ; 1983 ; 1994) qui sont mobilisables à cette fin, assortis de diverses publications portant sur des genres en particulier. Les taxons du genre *Hilara* (qui malheureusement représentaient une part significative des captures sur Grand-Lieu) sont extrêmement difficiles à identifier et il n'existe à notre connaissance aucun spécialiste français totalement compétent pour ce genre, actuellement. Par ailleurs, même dans les Empidinae globalement plus faciles que les *Hilara*, l'identification des femelles peut amener beaucoup d'incertitudes alors que celle des mâles est plus sûre. Elle a donc été privilégiée, ici comme dans la plupart des travaux naturalistes portant sur cette famille.

Les Hybotidae forment une famille très proche systématiquement et morphologiquement des Empididae, mais leur identification s'avère encore plus délicate. Ils n'ont pas fait l'objet d'identification à l'espèce présentement.

3.3.3.3. - Résultats bruts

Le tableau suivant fait état des taxons déterminés parmi les 226 individus d'Empididae et Hybotidae capturés et triés, à ce stade (une bonne moitié restant vraisemblablement à trier puis identifier). Les taxons identifiés seulement au rang de genre sont les *Hilara*, faute de compétences, quelques femelles d'*Empis* en l'absence de mâles ainsi que les Hybotidae.

Avec 11 taxons terminaux identifiés au total (cf. tableau 16, ci-après), la richesse mise en évidence à ce stade au sujet des Empididae et des Hybotidae reste très modeste. À titre de comparaison, la richesse de la réserve naturelle du Lac de Remoray, particulièrement bien échantillonnée à ce sujet, compte plus de 60 espèces d'Empididae sans compter une bonne douzaine d'espèces d'*Hilara* (Tissot *et al.*, 2015).

Il nous est évidemment impossible de mener sur cette maigre base de résultats des comparaisons entre sites et réserves.

Tableau 16 : effectifs d'Empididae et d'Hybotidae capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié

Stations	1	2	3	4	5	6	hors stations
Empididae							
<i>Empis aestiva</i> Loew, 1867						1♂	
<i>Empis albinervis</i> Meigen, 1822	5♀ 9♂		2♀	2♀ 1♂		2♀ 9♂	
<i>Empis bicuspidata</i> Collin, 1927	12♂						
<i>Empis livida</i> Linnaeus, 1758	2♂	1♀	1♀			1♀	
<i>Empis nigripes</i> Fabricius, 1794	3♂					2♂	
<i>Empis</i> sp.	2♀					6♀	
<i>Empis stercorea</i> Linnaeus, 1760	1♀ 2♂						
<i>Empis tessellata</i> Fabricius, 1794	1♀				1♀ 1♂	2♀ 2♂	
<i>Hilara</i> sp.	4♀ 1♂		1♀ 8♂	43♀ 46♂	4♀ 7♂	21♀ 15♂	1♀
<i>Rhamphomyia</i> sp.						1♀	
Hybotidae							
<i>Bicellaria</i> sp.			1♀				
<i>Platypalpus</i> sp	1♀					1♀	
Effectif	14♀ 29♂	1♀	5♀ 8♂	45♀ 47♂	5♀ 8♂	34♀ 29♂	1♀
Richesse	8	1	4	2	2	8	1
Richesse RNN vs. RNR	9			8			

3.3.3.4. - Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

La connaissance régionale des Empididae fait énormément défaut. À proximité des Pays de la Loire, seule la Bretagne a fait l'objet de travaux spécifiques, notamment par Paul TREHEN qui fut chercheur à l'Université de Rennes 1 et à longtemps officier sur cette famille, avec l'aide du spécialiste belge P. GROOTAERT. Des données localisées autour du Massif de Paimpont émanent également des travaux de Yannick DELETTRE, de Dominique DUVIARD et de Françoise BLANCHET, ainsi que de la thèse de Nathalie MORVAN menée en 1993-1996, effectués dans le même laboratoire de l'Université de Rennes. Malheureusement, les données issues de ces travaux ne sont pas, pour une bonne part et à ce jour, intégrées à la base du GRECIA ou à d'autres bases de données.

À noter que bon nombre d'espèces d'Empididae sont plutôt liées à des zones boisées, fraîches ou humides et que la richesse globale aurait sans doute été plus conséquente si l'on avait échantillonné plutôt le bocage ou les boisements plus ou moins inondables périphériques au lac, et donc en marge des réserves.

Le niveau de connaissances est tellement lacunaire au niveau des Pays de la Loire et reste encore si peu avancé à l'échelle armoricaine et française qu'il nous est à peu près impossible de mettre en avant certains taxons plus rares ou écologiquement intéressants parmi ceux qui ont pu être identifiés. À l'inverse, nous pouvons relever la présence d'au moins trois taxons qui s'avèrent répandus et communs, généralement, en France et en Europe : *Empis livida*, *Empis stercorea* et *Empis tessellata*.

3.3.4.- *Sciomyzidae et Micropezidae*

3.3.4.1. - *Présentation succincte*

Les Diptères de la famille des Sciomyzidés étaient désignés auparavant sous le terme de Tétanocéridés. Il compte plus de 85 espèces en France pour environ 530 connues dans le monde (VALA *et al.*, 2012). On les trouve sous toutes les latitudes avec néanmoins des genres endémiques. La taille des adultes est de 2-3 mm à 17-20 mm de longueur. On les reconnaît assez facilement sur le terrain à leur habitude de se tenir dans la végétation, la tête en bas. Leurs larves, de type acéphale, vivent aux dépens de mollusques et sont par conséquent terrestres (*Coremacera*, *Euthycera*), semi-aquatiques (*Illione*, *Hydromyza*), voire véritablement aquatiques ; certaines espèces s'attaquent aux œufs de gastéropodes aquatiques.



Un sciomyze : *Trypetoptera punctulata*, cliché F. Herbrecht

Les Micropézides forment une petite famille de diptères comprenant seulement de l'ordre de 500 espèces, essentiellement réparties dans la région néotropicale. Les adultes se caractérisent par leurs pattes remarquablement longues, mais ressemblent, à leur attitude, à ceux des Sciomyzides. Leurs ailes, étroites, sont assez souvent enfumées, mais peuvent être réduites voire absentes chez quelques genres. La biologie larvaire est assez peu connue ; le régime alimentaire est probablement phytophage ou saprophage vu que l'on trouve les larves essentiellement dans les débris végétaux, le bois en cours de saproxylation, les vieux tas de fumiers et composts, les champignons... Les adultes sont quant à eux, pour la plupart, des prédateurs de petits insectes ou sont attirés par les excréments et les fruits pourris.

3.3.4.2. - *Remarques sur la systématique et la taxonomie*

L'étude des espèces françaises et même euro-méditerranéennes de Sciomyzides a été rendue beaucoup plus accessible grâce à la publication d'un remarquable ouvrage récent (VALA, 1989), succédant à l'ancienne Faune de France de SEGUY (1934), aujourd'hui largement dépassée.

Relativement à bien d'autres diptères, l'identification des Sciomyzidae et des Micropezidae susceptibles d'être rencontrés en Pays de la Loire pose assez peu de difficultés, même si quelques genres ou groupes d'espèces apparaissent d'étude plus ardue que d'autres. Dans certains genres, l'identification des mâles sur la base de l'examen de leurs génitalia reste quand même beaucoup plus assurée que celle des femelles.

3.3.4.3. - *Résultats bruts*

Tous les individus de Sciomyzidae et de Micropezidae qui avaient été triés à ce stade ont été identifiés, soit 354 spécimens. Le tableau 17, ci-après, présente les résultats obtenus.

Avec 12 espèces au total (dont une à confirmer, car seul le sexe femelle a été contacté) dont 11 sur la RNN, la richesse peut paraître modeste, mais reste sans doute assez significative. À noter cependant que des sites riches comme la RN du lac de Remoray atteignent quand même la quarantaine d'espèces de Sciomyzides !

Tableau 17 : effectifs de Sciomyzidae et de Micropezidae capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié

Stations	1	2	3	4	5	6	hors stations
Sciomyzidae							
<i>Elgiva cucularia</i> (Linnaeus, 1767)	3♀ 1♂	21♀ 9♂	6♀ 3♂		1♀ 1♂	1♂	
<i>Elgiva solicita</i> (Harris, 1780)		1♀					
<i>Euthycera chaerophylli</i> (Fabricius, 1798)	1♀						
<i>Hydromya dorsalis</i> (Fabricius, 1775)		1♂					
<i>Ilione albiseta</i> (Scopoli, 1763)	5♀ 9♂	1♀		1♂	4♀		
<i>Pherbellia cf. obtusa</i>		1♀					
<i>Pherbina coryleti</i> (Scopoli, 1763)			1♂				
<i>Sepedon spegea</i> (Fabricius, 1775)	4♀	105♀ 91♂	2♀		1♀	1♀	1♀
<i>Sepedon spinipes</i> (Scopoli, 1763)		42♀ 15♂	3♀ 2♂				1♀
<i>Tetanocera arrogans</i> Meigen, 1830		3♀	4♀ 3♂				
<i>Tetanocera ferruginea</i> Fallén, 1820		3♀		1♀			
Micropezidae							
<i>Micropeza lateralis</i> Meigen, 1826					1♀		
Effectif	13♀ 10♂	177♀ 116♂	15♀ 9♂	1♀ 1♂	7♀ 1♂	1♀ 1♂	2♀
Richesse	4	9	5	2	4	2	2
Richesse RNN vs. RNR		11			5		

3.3.4.4. - Richesses et compositions comparées, des sites et des stations

Sans grande surprise, ce sont les stations les plus palustres et lacustres - 2 et 3 - qui montrent la plus grande richesse. Cela tend à indiquer que le cortège mis en évidence est plutôt lié aux mollusques semi-aquatiques, voire aquatiques, qu'aux hôtes terrestres.

Forte de ces stations, la RNN apparaît globalement plus riche, mais c'est aussi sur ce site qu'ont été capturés le plus d'individus, contre seulement 11 dans la RNR. Il apparaît clairement que les prairies pâturées ou fauchées que l'on trouve dans ce contexte sont moins porteuses en Sciomyzides. À noter quand même, même si cela peut paraître anecdotique, que le seul individu de Micropezidae a été intercepté dans la RNR, dans la station 5.

3.3.4.5. - Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

La connaissance des Sciomyzidae est encore largement imparfaite dans la Région, même si les travaux de Vala comportent quelques mentions et, surtout, qu'une synthèse très récente est parue sur le Maine-et-Loire, incluant une large place aux données acquises dans les départements voisins (QUINDROIT, 2021). Avant publication du présent rapport, d'après cette source actualisée, un total de 25 espèces est connu pour la région, dont 15 ont été trouvées en Loire-Atlantique. Une première synthèse des connaissances sur les Sciomyzidae a aussi été menée sur le département de la Manche (LAIR & LIVORY, 2010) et dans quelques autres départements français bien plus éloignés.

Les données de Micropézides restent par contre rares et n'ont pas fait l'objet de publications régionales ou départementales récentes

Quelques taxons trouvés à Grand-Lieu méritent un commentaire particulier :

- ***Elgiva cucularia*** accuse une répartition européenne assez large. Il habiterait exclusivement les milieux humides herbacés à proximité d'une collection d'eau (mare ou canaux à faible courant. Ses larves aquatiques sont prédatrices de limnées, de planorbes et de physes. C'est une espèce fréquente dans le Maine-et-Loire et déjà connue de Loire-Atlantique et d'autres départements du Massif armoricain (QUINDROIT, 2021, LAIR & LIVORY, 2010).
- ***Elgiva sollicita*** présente une répartition encore plus large, mais ce taxon est bien moins renseigné en France. L'espèce serait peu fréquente en Grande-Bretagne et plutôt associée aux fossés et marais de bonne qualité. Elle était connue auparavant par une seule capture en Loire-Atlantique et une seule en Maine-et-Loire, n'ayant pas été observée dans les autres départements du Massif armoricain.
- ***Euthycera chaerophylli*** est une espèce considérée comme plutôt septentrionale ou montagnarde, mais que l'on rencontre en milieux terrestres plus ou moins secs (d'où sa présence, sans doute, sur la seule station 1). Sa larve s'attaque aux limaces. Elle était également connue, auparavant, en Loire-Atlantique et Maine-et-Loire, au travers d'un petit nombre d'observations (QUINDROIT, 2021).
- ***Hydromya dorsalis*** : ce serait une espèce plutôt classique des berges de mares, qui se nourrit de mollusques aquatiques. Elle était déjà connue de la Manche (LAIR & LIVORY, 2010) et de Loire-Atlantique (QUINDROIT, 2021), mais n'a semble-t-il pas fait l'objet de nombreuses observations, au total.
- ***Pherbellia obtusa*** : la capture d'une femelle sur la station 2 serait une découverte pour les Pays de la Loire. Bien que sa distribution globale soit très large (élément holarctique), cette espèce semble par ailleurs inconnue dans les autres départements du Massif armoricain si ce n'est une ancienne donnée provenant du Calvados, à l'embouchure de l'Orne (MERCIER, 1921). Sur le portail du GBIF, elle montrerait en Europe une présence plus conséquente en Scandinavie. Comme beaucoup d'espèces de ce genre, *P. obtusa* fréquente les endroits humides marécageux, permanents ou temporairement en eau. Leurs larves se nourriraient aussi bien de mollusques aquatiques (limnées, planorbes et physes) que de certains gastéropodes terrestres de la famille des Helicidae (VALA, 1989).
- ***Micropeza lateralis*** : ce Micropezidae n'a pas l'air foncièrement rare ni en France ni en Europe, mais nous ne disposons d'aucune donnée à son sujet dans la base du GRECIA ou les publications recensées. Une mention de 2020 sur la commune de Briollay dans le Maine-et-Loire existe néanmoins sur le portail *inaturalist*. L'observation d'une femelle sur la station 5 de la RNR constituerait ainsi la première observation dans le Massif armoricain et la seule, encore à ce jour, en Loire-Atlantique. SUMNER (2021), en Grande-Bretagne, suppose que l'espèce est associée de façon stricte ou préférentielle au Genêt (*Cytisus scoparius*), dont les larves consommeraient les racines. À noter qu'effectivement, plusieurs *Micropeza* se nourrissent, à l'état larvaire, aux dépens du système racinaire des légumineuses. Elles profitent en cela des réserves d'azotes fixées et accumulées grâce aux nodosités symbiotiques que développent les plantes de cette famille botanique. *M. lateralis* serait de plus intimement lié aux sols sableux naturellement pauvres en azote, notamment à proximité d'eau ou d'une zone humide. Sa répartition anglaise apparaît ainsi fortement corrélée au climat atlantique de plaine et même aux zones sableuses avec des aquifères. Toutes ces conditions semblent bien être réunies, localement, à l'est du lac de Grand-Lieu !



Elgiva cf. cucularia, cliché Guido Bohne

3.3.5.- Syrphes (Syrphidae)

3.3.5.1. - Propos liminaires

Comme nous l'avons mentionné *supra*, l'un des objectifs majeurs des captures effectuées dans les réserves naturelles du lac de Grand-Lieu était l'inventaire des syrphes et l'application de la méthode Syrph-The-Net. Les résultats obtenus en cela ont déjà fait l'objet de deux rapports de stage de Master2 (MONGIN, 2000 ; PARRET, 2019) et nous n'y reviendrons pas présentement.

Cependant, il convenait ici de compléter les résultats et analyses effectuées par une approche plus faunistique et patrimoniale. Nous nous sommes donc contentés de poursuivre, d'une part, notre démarche de validation des identifications effectuées dans le cadre de ces stages et, d'autre part, d'approfondir l'analyse qualitative du cortège mis en évidence en mentionnant les taxons les plus dignes d'intérêt.

3.3.5.2. - Actualisation des résultats bruts

À ce stade, 8375 syrphes ont été identifiés au rang d'espèces et validés et 69 individus supplémentaires n'ont pu être identifiés qu'au rang du genre (8 genres concernés dont 7 ont néanmoins des représentants identifiés à l'espèce) ou de groupe d'espèces (1 femelle de *Cheilosia albitarsis/ranunculi*, déterminable à l'espèce). La richesse globale du site est donc conséquente avec 103 espèces identifiées au total, dont 88 piégées sur les stations et les 15 autres uniquement hors stations, essentiellement à vue, sur la digue Guerlain.

Le tableau suivant récapitule les résultats obtenus.

Tableau 18 : effectifs de Syrphidae capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié

Stations	1	2	3	4	5	6	Hors stations
Syrphidae							
<i>Anasimyia interpuncta</i> (Harris, 1778)	3♀	9♀ 7♂	14♀ 11♂	2♀	1♀ 1♂	4♀	7♀ 5♂
<i>Anasimyia lineata</i> (Fabricius, 1787)	47♀ 27♂	393♀ 364♂	365♀ 446♂				5♀ 3♂
<i>Anasimyia transfuga</i> (Linnaeus, 1758)	9♀ 8♂	7♀ 18♂	6♀ 7♂	1♀	3♀ 1♂	1♂	2♀ 3♂
<i>Baccha elongata</i> (Fabricius, 1775)			1♂				
<i>Brachyopa pilosa</i> Collin, 1939							1♀
<i>Brachyopa scutellaris</i> Rob.-Desvoidy in Desm., 1843							3♀
<i>Brachypalpus valgus</i> (Panzer, 1798)	1♂						2♀
<i>Caliprobola speciosa</i> (Rossi, 1790)	1♀			1♀		1♂	1♂
<i>Ceriana conopsoides</i> (Linnaeus, 1758)					1♀		
<i>Chalcosyrphus nemorum</i> (Fabricius, 1805)		4♀ 2♂	70♀ 31♂	2♀ 5♂		1♀	6♀
<i>Cheilosia aerea</i> Dufour, 1848					1♀		
<i>Cheilosia albitarsis</i> (Meigen, 1822)	1♂						2♂
<i>Cheilosia albitarsis/ranunculi</i>				1♀			
<i>Cheilosia bergenstammi</i> Becker, 1894							2♀
<i>Cheilosia illustrata</i> (Harris, 1780)							1♀
<i>Cheilosia sp</i>			1♀				7♀
<i>Cheilosia mutabilis</i> (Fallén, 1817)				1♀			
<i>Cheilosia nebulosa</i> (Verrall, 1871)							1♀
<i>Cheilosia pagana</i> (Meigen, 1822)			3♀				3♀ 4♂
<i>Cheilosia ranunculi</i> Doczkal, 2000							3♂
<i>Cheilosia vernalis</i> (Fallén, 1817)							3♀
<i>Chrysogaster solstitialis</i> (Fallén, 1817)			1♀				1♀
<i>Chrysogaster virescens</i> Loew, 1854							1♀ 1♂
<i>Chrysotoxum cautum</i> (Harris, 1778)							1♂
<i>Chrysotoxum festivum</i> (Linnaeus, 1758)	3♀				1♀ 1♂	1♂	1♀ 2♂

Stations	1	2	3	4	5	6	Hors stations
<i>Chrysotoxum intermedium</i> Meigen, 1822				1♀	3♀	2♀	
<i>Criorhina berberina</i> (Fabricius, 1805)						1♀	
<i>Dasysyrphus albostrigatus</i> (Fallén, 1817)			1♂		2♀		2♀
<i>Epistrophe diaphana</i> (Zetterstedt, 1843)							4♂
<i>Epistrophe eligans</i> (Harris, 1780)		1♂					1♂
<i>Epistrophe nitidicollis</i> (Meigen, 1822)	2♀			2♀ 1♂	1♀		
<i>Episyrphus balteatus</i> (De Geer, 1776)	9♀ 1♂	11♀ 4♂	8♀ 2♂	7♀ 3♂	3♀ 1♂	2♀ 1♂	2♀ 1♂
<i>Eristalinus aeneus</i> (Scopoli, 1763)							3♂
<i>Eristalinus sepulchralis</i> (Linnaeus, 1758)	175♀ 391♂	37♀ 150♂	92♀ 189♂	12♀ 5♂	24♀ 16♂	10♀ 2♂	2♀ 8♂
<i>Eristalis abusiva</i> Collin, 1931		1♀	1♀		1♀		
<i>Eristalis arbustorum</i> (Linnaeus, 1758)	3♀	11♀ 2♂	6♀ 2♂	1♀ 1♂	1♀ 1♂	1♂	3♀ 6♂
<i>Eristalis horticola</i> (De Geer, 1776)		1♀	23♀				1♀
<i>Eristalis intricaria</i> (Linnaeus, 1758)		2♀	8♀ 1♂		3♀ 2♂	1♀ 1♂	3♀
<i>Eristalis pertinax</i> (Scopoli, 1763)		1♂	1♀				2♂
<i>Eristalis picea</i> (Fallén, 1817)	1♀	1♀	6♀				4♀ 2♂
<i>Eristalis similis</i> (Fallén, 1817)	1♂	3♀					3♀
<i>Eristalis tenax</i> (Linnaeus, 1758)					1♀	1♀ 1♂	1♀
<i>Eumerus sp</i>	1♀	1♀			3♀		
<i>Eumerus ornatus</i> Meigen, 1822	1♀						
<i>Eumerus ruficornis</i> Meigen, 1822			1♂				
<i>Eumerus strigatus</i> (Fallén, 1817)				3♀ 2♂		2♂	
<i>Eupeodes corollae</i> (Fabricius, 1794)	37♀ 10♂	136♀ 28♂	94♀ 22♂	84♀ 18♂	94♀ 39♂	29♀ 4♂	2♀ 1♂
<i>Eupeodes goeldini</i> Mazanek, Láška & Bicik, 1999		2♀ 1♂	3♀ 1♂			1♀	
<i>Eupeodes latifasciatus</i> (Macquart, 1829)	21♀	10♀ 5♂	4♀	2♀ 1♂	8♀ 2♂	7♀ 2♂	2♂
<i>Eupeodes luniger</i> (Meigen, 1822)		1♂			1♀	2♀	
<i>Eupeodes sp</i>						1♀	
<i>Ferdinandea cuprea</i> (Scopoli, 1763)	1♀ 1♂			2♀ 1♂	5♀ 3♂		2♀
<i>Ferdinandea ruficornis</i> (Fabricius, 1775)	1♀						
<i>Helophilus hybridus</i> Loew, 1846		1♀	1♀ 3♂	1♀	3♀ 6♂	2♀	1♀ 1♂
<i>Helophilus pendulus</i> (Linnaeus, 1758)	1♀ 1♂	10♀ 4♂	36♀ 27♂		9♀ 4♂		5♀
<i>Helophilus trivittatus</i> (Fabricius, 1805)		3♀	1♂	1♂	2♀		2♀
<i>Heringia heringi</i> (Zetterstedt, 1843)			1♀				
<i>Lapposyrphus lapponicus</i> (Zetterstedt, 1838)		1♂		1♂			
<i>Lejogaster metallina</i> (Fabricius, 1777)	1♀						
<i>Lejogaster tarsata</i> (Meigen, 1822)	11♀ 12♂	127♀ 86♂	628♀ 50♂				10♀ 1♂
<i>Melangyna umbellatarum</i> (Fabricius, 1794)						1♀	1♀
<i>Melanostoma mellinum</i> (Linnaeus, 1758)	42♀ 10♂	36♀ 11♂	16♀ 7♂	51♀ 18♂	8♀ 8♂	3♀ 3♂	3♀ 2♂
<i>Melanostoma scalare</i> (Fabricius, 1794)	4♀	3♀					
<i>Meliscaeva auricollis</i> (Meigen, 1822)	4♀ 1♂		1♂	2♀ 1♂	1♀ 1♂	1♀ 1♂	3♀ 3♂
<i>Merodon equestris</i> (Fabricius, 1794)	1♀			1♀		1♂	3♂
<i>Myathropa florea</i> (Linnaeus, 1758)	1♀		1♀			1♀	3♀ 1♂
<i>Neoascia interrupta</i> (Meigen, 1822)	93♀ 34♂	131♀ 182♂	136♀ 93♂	3♀ 2♂	3♀ 2♂	2♀	11♀ 6♂
<i>Neoascia meticulosa</i> (Scopoli, 1763)			5♀ 6♂				
<i>Neoascia podagrica</i> (Fabricius, 1775)		2♀ 4♂	1♀ 4♂				
<i>Neoascia tenur</i> (Harris, 1780)	3♀	19♀ 27♂	40♀ 75♂				
<i>Neocnemodon sp</i>				1♀			
<i>Orthonevra brevicornis</i> (Loew, 1843)	1♀ 2♂	13♀ 3♂	192♀ 5♂				1♀ 1♂
<i>Orthonevra geniculata</i> (Meigen, 1830)		1♀	5♀				
<i>Paragus haemorrhous</i> Meigen, 1822	6♂		1♂	13♂	3♂	3♂	
<i>Paragus sp</i>	10♀ 1♂		1♀	16♀	4♀ 1♂	6♀	
<i>Paragus pecchiolii</i> Rondani, 1857			1♂	1♂	2♀		1♂
<i>Paragus tibialis</i> (Fallén, 1817)	1♂						
<i>Parhelophilus frutetorum</i> (Fabricius, 1775)			28♀				
<i>Parhelophilus versicolor</i> (Fabricius, 1794)		1♀	6♀		1♀		2♀ 6♂
<i>Pipiza austriaca</i> Meigen, 1822							2♀ 1♂

Stations	1	2	3	4	5	6	Hors stations
<i>Pipizella sp</i>	6♀			1♀	1♀		
<i>Pipizella viduata</i> (Linnaeus, 1758)	2♂	1♂	1♂	6♂		1♂	
<i>Pipizella virens</i> (Fabricius, 1805)							1♂
<i>Platycheirus angustatus</i> (Zetterstedt, 1843)	1♀	2♂	2♀ 3♂	2♀			
<i>Platycheirus clypeatus</i> (Meigen, 1822)		1♀	6♀ 1♂				
<i>Platycheirus fulviventris</i> (Macquart, 1829)	247♀ 78♂	179♀ 59♂	185♀ 49♂	40♀ 21♂	24♀ 7♂	8♀ 7♂	22♀ 12♂
<i>Platycheirus sp</i>		1♀	1♀				
<i>Platycheirus occultus</i> Goeldlin, Maibach & Speight, 1990	4♀	34♀ 10♂	91♀ 15♂	3♀		1♀	4♀ 1♂
<i>Platycheirus scutatus</i> (Meigen, 1822)			3♀	11♀ 4♂	1♀ 2♂		2♀ 2♂
<i>Psilota atra</i> (Fallén, 1817)	1♀						
<i>Psilota sp</i>	4♀						
<i>Pyrophaena granditarsa</i> (Forster, 1771)			1♂				
<i>Pyrophaena rosarum</i> (Fabricius, 1787)	1♀	1♀	2♀				
<i>Riponnensia splendens</i> (Meigen, 1822)	6♀ 1♂	8♀ 5♂	26♀ 6♂				3♀ 3♂
<i>Scaeva dignota</i> (Rondani, 1857)							2♀ 1♂
<i>Scaeva pyrastris</i> (Linnaeus, 1758)			1♂			1♂	
<i>Scaeva selenitica</i> (Meigen, 1822)					2♀	1♀	
<i>Sphaerophoria sp.</i>	1♀						
<i>Sphaerophoria scripta</i> (Linnaeus, 1758)	69♀ 75♂	57♀ 52♂	46♀ 9♂	29♀ 35♂	72♀ 46♂	41♀ 37♂	4♀ 2♂
<i>Sphiximorpha subsecessilis</i> (Illiger in Rossi, 1807)	1♂						
<i>Syrirta pipiens</i> (Linnaeus, 1758)		1♀ 2♂	2♀ 3♂		1♀		1♀
<i>Syrphus rectus</i> Osten-Sacken, 1877		1♀					
<i>Syrphus ribesii</i> (Linnaeus, 1758)	2♀	14♀ 4♂	16♀ 1♂	1♀	8♀ 4♂	5♀ 1♂	3♀
<i>Syrphus vitripennis</i> Meigen, 1822		7♀ 1♂	4♀		2♀		2♀ 1♂
<i>Volucella inflata</i> (Fabricius, 1794)	1♀						2♀ 1♂
<i>Xanthandrus comtus</i> (Harris, 1780)							1♀ 1♂
<i>Xanthogramma dives</i> (Rondani, 1857)	1♀						1♀
<i>Xanthogramma pedissequum</i> (Harris, 1778)				1♂		1♀	2♂
<i>Xanthogramma stackelbergi</i> Violovitsh, 1975				1♂	1♂	2♀	
<i>Xylota segnis</i> (Linnaeus, 1758)	1♀		1♀	1♂			1♀
<i>Xylota sylvarum</i> (Linnaeus, 1758)	1♀						
Effectif	833♀ 666♂	1280♀ 1038♂	2188♀ 1079♂	284♀ 143♂	301♀ 152♂	137♀ 72♂	163♀ 108♂
Richesse	46-50	43-45	53-56	35-37	36-38	34-36	64-65
Richesse RNN vs. RNR		76-82			53-57		

À ces 103 espèces peuvent s'ajouter 5 taxons dont l'identification est encore en cours de validation : *Eumerus sogdianus*, *Eupeodes bucculatus*, *Platycheirus europaeus*, *Sphaerophoria rueppelli* et *Sphaerophoria taeniata*. *Eumerus sogdianus*, *Eupeodes bucculatus*, *Sphaerophoria rueppelli* et *Sphaerophoria taeniata* ont été rapportées dans les mémoires de PARRET (2019) et MONGIN (2020), mais pas *Platycheirus europaeus*. Si la présence de ces espèces est probable, nous avons fait le choix de ne pas les retenir dans la présente liste d'espèce en attendant confirmation.

3.3.5.3. - Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

Avec 103 espèces inventoriées en 2019 et 2020 et actuellement validées, le lac de Grand Lieu abrite une richesse en diptères Syrphidae remarquable à l'échelle de l'Ouest de la France. À titre de comparaison, DUSSAIX (2013) évaluait le nombre d'espèces de syrphes à 273 pour le Grand Ouest (Bretagne, Pays de la Loire, Basse-Normandie). Une synthèse non publiée (Xavier LAIR, inédit), datant de 2017, fait par ailleurs état d'environ 280 espèces sur la même dition et de l'ordre

de 220 espèces pour les seuls Pays de la Loire. SPEIGHT *et al.* (2020) mentionnent quant à eux 550 espèces pour la France (hors Corse) et près de 980 espèces pour l'Europe. Au regard de ces éléments, on peut estimer que le site du lac de Grand Lieu abrite près de la moitié de la syrphidofaune connue en Pays de la Loire, plus des deux tiers de celle du Grand Ouest et près de 20 % de la faune de France !

En l'état actuel des connaissances, 19 espèces sont nouvelles pour la Loire Atlantique. À ce titre, l'apport de ce travail à la connaissance de la syrphidofaune départementale et régionale est conséquent. Par ailleurs 11⁴ espèces sont inscrites sur la liste des espèces déterminantes de ZNIEFF des Pays de la Loire et 20⁵ sont considérées comme menacées ou en déclin en Europe (domaine atlantique) ou en France (les niveaux d'association « maximal » et « modéré » ont été retenus ici pour considérer une espèce comme en déclin ou menacée). La forte proportion d'espèces déterminantes de ZNIEFF, menacées ou en déclin aux différentes échelles géographiques révèle l'importante valeur patrimoniale de la syrphidofaune du lac de Grand Lieu.

Tableau 19 : Statuts de patrimonialité des syrphes remarquables capturés à Grand Lieu

Taxon	Dét. ZNIEFF	Première mention pour la Loire Atlantique	Statut en Europe (domaine atlantique)		Statut en France	
			Menace	Déclin	Menace	Déclin
<i>Anasimyia interpuncta</i> (Harris, 1776)				2		2
<i>Anasimyia transfuga</i> (Linnaeus, 1758)	x			2		1
<i>Brachyopa pilosa</i> Collin, 1939		x	1	3		
<i>Brachypalpus valgus</i> (Panzer, 1798)	x	x	2	2		1
<i>Caliprobola speciosa</i> (Rossi, 1790)	x		1	3		1
<i>Ceriana conopsoides</i> (Linnaeus, 1758)	x			3		2
<i>Cheilosia aerea</i> Dufour, 1848		x				
<i>Cheilosia illustrata</i> (Harris, 1780)		x				
<i>Cheilosia mutabilis</i> (Fallén, 1817)		x				
<i>Cheilosia nebulosa</i> (Verrall, 1871)		x	1	3	3	
<i>Cheilosia ranunculi</i> Doczkal, 2000		x				
<i>Chrysogaster virescens</i> Loew, 1854				2		
<i>Eristalis abusiva</i> Collin, 1931	x				1	2
<i>Eristalis picea</i> (Fallén, 1817)	x		3	1	2	2
<i>Eumerus ruficornis</i> Meigen, 1822		x	3		2	2
<i>Eupeodes goeldlini</i> Mazanek, Láška & Bicik, 1999		x		2		
<i>Ferdinanda ruficornis</i> (Fabricius, 1775)	x		2	2	3	
<i>Helophilus hybridus</i> Loew, 1846	x			2	2	2
<i>Lejogaster metallina</i> (Fabricius, 1781)		x				1
<i>Lejogaster tarsata</i> (Mergel in Meigen, 1822)		x				1
<i>Melangyna umbellatarum</i> (Fabricius, 1794)		x				
<i>Orthonевра brevicornis</i> (Loew, 1843)	x		1	3	1	2
<i>Orthonевра geniculata</i> (Meigen, 1830)	x		2	2	3	
<i>Paragus tibialis</i> (Fallén, 1817)		x				
<i>Parhelophilus frutetorum</i> (Fabricius, 1775)				1		2
<i>Parhelophilus versicolor</i> (Fabricius, 1794)		x				
<i>Pipizella virens</i> (Fabricius, 1805)		x				
<i>Psilota atra</i> (Loew, 1817)	x	x		3		3
<i>Sphiximorpha subsessilis</i> (Illiger in Rossi, 1807)	x	x	3		1	3
<i>Volucella inflata</i> (Fabricius, 1794)				2		
<i>Xanthogramma stackelbergi</i> Violovitsh, 1975		x				2

Codage des statuts de menace et de déclin (Speight *et al.*, 2020) : 3 = association maximale avec ce statut ; 2 = association modérée avec ce statut ; 1 = association mineure avec ce statut

⁴ 12 si *Platycheirus europaeus* venait à être confirmé

⁵ 21, en comptant *Platycheirus europaeus*

Parmi ces espèces nous présentons ci-dessous, sous la forme de courtes monographies, celles qui nous apparaissent comme les plus remarquables tant du point de vue de leur niveau de patrimonialité (espèces nouvelles, rares ou menacées) que de leurs exigences écologiques, notamment les espèces saproxyliques et celles inféodées aux zones humides :

Brachyopa pilosa est une espèce saproxylique qui occupe les forêts de feuillus comportant des arbres sénescents, y compris en contexte alluvial. L'adulte vole dans les petites trouées de lumière à proximité des troncs avec des coulées de sève qui constituent les microhabitats des larves (SPEIGHT, 2020). Il s'agit d'une première mention départementale pour cette espèce qui n'était connue que de trois localités en Pays de la Loire, toutes situées dans la Sarthe (CAVAILLES & DUSSAIX, 2019). Elle est en outre en déclin en Europe dans le domaine atlantique. Un unique individu a été capturé en chasse à vue sur la station de la Chaussée.

Brachypalpus valgus est également une espèce saproxylique des vieilles hêtraies et chênaies. Sa larve est connue pour vivre dans des cavités inondées (dendrotelme) ou des fissures humides des arbres sénescents (*Alnus glutinosa* ou *Quercus suber* plus au sud). Cette espèce déterminante de ZNIEFF en Pays de la Loire n'avait encore jamais été observée en Loire Atlantique bien qu'elle soit présente non loin, dans plusieurs boisements des Mauges. Trois individus ont été capturés sur Grand Lieu, tous en chasse à vue (stations : Chaussée et RNN-CAV1). À l'image de nombreuses espèces saproxyliques, *Brachypalpus valgus* est menacé et en déclin en Europe (domaine atlantique).

Cheilosia nebulosa vit dans les boisements humides comme les saulaies et aulnaies ou encore dans les fourrés humides à *Prunus spinosa*. Cette petite espèce dont la larve n'est pas connue semble très rare dans le Massif armoricain puisqu'elle n'y avait été observée avant sa découverte à Grand Lieu en 2019 que d'une station dans le sud du Finistère et dans les landes du Fület en Maine et Loire. Un seul spécimen a été capturé en chasse à vue sur Grand Lieu sur la station de la Chaussée. L'espèce est considérée comme en déclin en Europe (domaine atlantique) et menacée en France.

Eristalis picea est une espèce typique des forêts alluviales dominées par des saules et des peupliers. Les adultes sont largement arboricoles, mais l'écologie larvaire requiert des mares ou ruisseaux temporaires. Les larves, encore non décrites, se développent probablement sur les sables ou les graviers au fond des eaux temporaires. L'espèce est très rare dans le Massif armoricain, sa présence n'est signalée que de Loire Atlantique (tourbière de Logné) et d'une station en Maine-et-Loire. Elle est menacée dans le domaine atlantique européen et semble également menacée et en déclin en France. Sur le lac de Grand Lieu *Eristalis picea* est bien implantée, une quinzaine d'individus au total ont été capturées en différentes stations (La Chaussée, RNN-PC2, RNN-TM1, RNN-TM3).

Eumerus ruficornis est une espèce typique des prairies humides de plaine non améliorées dans lesquelles se développe *Scorzonera humilis*, sa plante hôte (Speight, 2020). Seules deux données se rapportent à cette espèce en Pays de la Loire (Maine et Loire et Sarthe) où elle est inscrite sur la liste des espèces déterminantes de ZNIEFF. Avec une seule observation entre 1990 et 2010, DUSSAIX (2013) la considérait déjà comme une espèce potentiellement très rare en Sarthe, voire disparue ou tout au moins dans une situation jugée très inquiétante. Cette petite espèce est menacée d'extinction à l'échelle du domaine atlantique européen (menace avérée) ainsi qu'au niveau national (menace potentielle) (SPEIGHT, 2020). Elle est d'autant plus menacée que les prairies à *Scorzonera humilis* sont partout en régression en plaine. Un unique individu mâle a été capturé en 2019 sur la RN dans un piège Malaise (station RNR-TM6).

Eupeodes goeldini est une espèce des zones ouvertes à végétation haute au sein des forêts très humides, notamment à proximité des fourrés de saules. La larve ne semble pas connue chez ce taxon qui connaît un déclin en Europe (domaine atlantique). Sa capture en plusieurs stations du lac de Grand

Lieu (RNN-CAV3, RNN-TM2, RNN-TM3, RNR-CAV6) constitue une première mention pour la Loire Atlantique et seulement la deuxième localité à l'échelle du Massif armoricain (une observation en 2014 dans les landes du Fuilet).

Ferdinandea ruficornis est une espèce forestière que l'on retrouve dans les chênaies et les forêts alluviales de bois dur. L'habitat larvaire de ce diptère saproxylique est mal connu, mais plusieurs observations se rapportent à des trous d'émergence de chenilles du papillon *Cossus cossus* ou à des cavités à coulées de sève sur des arbres sénescents. De fait de la rareté de son habitat larvaire, l'espèce s'en trouve menacée en France. *F. ruficornis* n'est connu que deux localités dans le Massif armoricain auxquelles il faut ajouter celle du lac de Grand Lieu suite à la découverte d'une femelle en 2019 sur la station RNN-CAV1.

Lejogaster metallina occupe une grande variété de milieux humides (mares, étangs, marais, tourbières, prairies naturelles humides, etc.), principalement en contexte ouvert, mais également le long de ruisseaux forestiers sans le sud de l'Europe. La larve, aquatique, est connue pour vivre au niveau des racines, juste sous la surface de l'eau le long des rives des cours d'eau à courant lent (SPEIGHT, 2020). *Lejogaster metallina* n'avait encore jamais été observée en Loire Atlantique et les données régionales se rapportant à cette espèce sont très rares (Maine et Loire et Sarthe) tout comme sa présence sur le lac de Grand-Lieu qui n'est attestée que par un seul spécimen (station RNN-PC1).



Lejogaster metallina, cliché P. Le Mao

Lejogaster tarsata n'avait jamais été mentionné dans les Pays de la Loire avant sa découverte en 2019 sur la RNN de Grand Lieu où il s'agit d'une des espèces de Syrphidae les plus abondamment collectées dans le cadre de cette étude. Elle est par ailleurs très rare à l'échelle du Massif armoricain en témoigne les deux seules mentions connues à ce jour dans le Morbihan (2010) et les Côtes-d'Armor (1999). À ce titre il s'agit certainement d'un des syrphes les plus remarquables du site qui semble abriter une population importante. Espèce des zones humides, sa larve vit parmi la végétation flottante en décomposition dans les étangs, les bas-marais ou les cours d'eau alimentés par des eaux de bonne qualité. Les adultes s'observent sur les marges de ces milieux aquatiques (SPEIGHT, 2020).

Melangyna umbellatarum occupe les boisements humides et notamment les saulaies riveraines. Sa larve aphidiphage se trouve sur différents végétaux comme les grandes apiacées, les oseilles ou les bouleaux. Les données en Pays de la Loire sont rares (une station en Maine et Loire et une autre en Sarthe), tout comme à l'échelle du Massif armoricain. Il s'agit là également d'une première observation pour la Loire Atlantique.

Orthonevra brevicornis et ***Orthonevra geniculata*** sont deux espèces rares qui vivent dans les marécages et les forêts très humides. *O. geniculata* s'observe également dans les tourbières acides, en milieu boisé. Les adultes de cette dernière espèce volent à proximité immédiate des étangs ou des ruisseaux à proximité de sources ou de suintements qui constituent vraisemblablement son microhabitat larvaire (la larve n'est pas connue à ce jour). La larve d'*O. brevicornis* vit quant à elle dans les roselières. Ces deux espèces sont menacées ou en déclin à l'échelle européenne et nationale. *O. brevicornis* a été capturé en abondance dans les pièges Malaise et cornet en plusieurs stations. *O. geniculata* est moins abondante et plus localisée (stations RNN-PC3, RNN-TM2 et RNN-TM3).



Orthonevra geniculata (cliché M. Lagarde)

Parhelophilus versicolor est une autre espèce caractéristique des zones humides. On la trouve dans les marais, les tourbières et les roselières comprenant des trouées d'eaux stagnantes, mais également le long des canaux et fossés (SPEIGHT, 2020). D'après DUSSAIX (2013), on peut l'observer dans des milieux plus ou moins anthropisés (plan d'eau d'un parc urbain dans la Sarthe). L'adulte vole dans les peuplements de grands hélrophytes (*Scirpus*, *Phragmites*) en bordure des zones d'eau libre. La larve est quant à elle connue pour se développer au niveau des rhizomes de *Thypha sp.* en décomposition sous la surface de l'eau (Speight, 2020). Il s'agit d'une première mention départementale pour cette espèce bien distribuée sur le lac de Grand Lieu (stations : La Chaussée, RNN-CAV2, RNN-TM3).

Sphiximorpha subsessilis est une espèce saproxylique qui affectionne les boisements comportant des arbres mûres à submûres, dont les forêts alluviales ou riveraines à saules, aulnes, peupliers ou frênes. La larve se développe dans les exsudats de sève, des cavités humides sur les troncs des vieux arbres et des fissures dans l'écorce, à proximité de coulées de sève. En Pays de la Loire ce syrphé n'avait jamais été observé que dans la Sarthe où DUSSAIX (2013) la considérait comme assez commune bien qu'elle ne soit mentionnée que d'un faible nombre de stations. Au même titre que d'autres espèces saproxyliques, ce diptère est menacé d'extinction à l'échelle du domaine atlantique européen (menace avérée) ainsi qu'au niveau national (menace potentielle) (Speight, 2020). Un seul individu a été capturé sur le site, au niveau de la station RNN-CAV1.

3.3.6.- Taons (*Tabanidae*)

3.3.6.1. - Présentation succincte

Les Tabanidae sont souvent assez connus pour les douloureuses morsures que certaines espèces peuvent infliger à l'homme. Les femelles de ces insectes, effectivement, sont hématophages alors que les mâles sont nectarivores.

Ce sont des insectes pour la plupart d'assez grande taille qui ont été très étudiés, pour certains taxons, en tant que vecteurs potentiels de maladies, mais qui pourtant restent relativement méconnus sur le plan de leur écologie voire de leur biologie.



Tabanus en ponte (cliché : L. Picard-GRETIA)

Selon CHVALA *et al.* (1972), il existe quatre groupes

écologiques de taons basés sur le milieu où évoluent leurs larves : les aquatiques (*Chrysops* et quelques

Hybomitra), les semi-aquatiques (la majorité des espèces paléarctiques), les édaphiques qui se développent simplement dans des sols un peu humides (quelques *Haematopota* notamment) et celles qui se développent en substrats arides. Les larves de Tabanides sont en général prédatrices de vers, de mollusques ou de larves d'autres insectes sauf dans le genre *Chrysops*, saprophage. Les milieux humides sont les plus riches en taons, les espèces montrant pour la plupart des préférences voire une stricte dépendance pour les différents types d'habitats : tourbière, marais, bois humides, cours d'eau, eaux stagnantes, eaux saumâtres...

3.3.6.2. - Remarques sur la systématique et la taxonomie

L'identification des taons n'est pas aisée dans tous les genres, notamment du fait de grandes variations de pattern de couleurs abdominales entre individus et de la perte de couleur voire de pilosités sur des spécimens âgés ou piqués. Quelques imbroglios taxonomiques persistent sur la faune d'Europe, révélant peut-être de nouvelles espèces restant à décrire. L'ouvrage de référence pour l'identification des Tabanides d'Europe est celui de CHVALA *et al.* (1972), dont la clé a été utilisée dans le cadre de la présente étude et complétée par (ou confronté à) quelques autres sources (ARADI, 1958 ; PORTILLO, 2002 ; SEGUY, 1926 ; STUBBS & DRAKE, 2014).

3.3.6.3. - Résultats bruts

L'ensemble des spécimens de Tabanidae actuellement triés ont pu être identifiés à l'espèce, soit 426 individus. Le tableau suivant présente les résultats obtenus.

Tableau 20 : effectifs de Tabanidae capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié

Stations	1	2	3	4	5	6	hors stations
Tabanidae							
<i>Chrysops caecutiens</i> (Linnaeus, 1758)						1♀	
<i>Chrysops viduatus</i> (Fabricius, 1794)	32♀	29♀ 1♂	13♀				
<i>Haematopota bigoti</i> Gobert, 1880	1♀	4♀ 2♂	29♀ 1♂	2♀			1♀
<i>Haematopota grandis</i> Meigen, 1820				2♀ 1♂	2♀		
<i>Haematopota pluvialis</i> (Linnaeus, 1758)	5♀	23♀ 1♂	44♀ 5♂	7♀ 3♂	7♀ 1♂	11♀ 5♂	
<i>Hybomitra bimaculata</i> (Macquart, 1826)	2♀		31♀		1♀		
<i>Hybomitra ciureai</i> (Séguy, 1937)	3♀	19♀ 3♂	3♀				
<i>Tabanus autumnalis</i> Linnaeus, 1760	18♀ 14m	43♀ 10♂	11♀ 4♂	2♀ 1♂	6♀ 1♂	1♀ 1♂	1♀ 1♂
<i>Tabanus bromius</i> Linnaeus, 1758	1♂	5♀ 1♂	5♀ 1♂			2♀	
<i>Tabanus eggeri</i> Schiner, 1868		2♀					
Effectif	61♀ 15♂	125♀ 18♂	136♀ 11♂	13♀ 5♂	16♀ 2♂	15♀ 6♂	2♀ 1♂
Richesse	7	7	7	4	4	4	2
Richesse RNN vs. RNR	8			7			

3.3.6.4. - Richesses et compositions comparées, des sites et des stations

Il est difficile à ce stade de faire des comparaisons fines entre stations, mais il est intéressant de noter que les deux réserves semblent assez nettement distinctes sur le plan de leur composition spécifique en Tabanides. En effet, alors que leurs richesses globales respectives apparaissent similaires et somme toute assez limitées, plusieurs taxons n'ont été observés que dans l'une et pas l'autre, à savoir *Chrysops viduatus*, *Hybomitra ciureai* et *Tabanus eggeri* dans la RNN et *Chrysops caecutiens* et *Haematopota grandis* dans la RNR. On ne peut écarter ici, bien sûr, un artéfact lié à un échantillonnage insuffisant (d'autant que tous les prélèvements n'ont pas encore été exploités).

3.3.6.5. - Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

La faune locale et régionale des Tabanides est encore bien imparfaitement connue, mais il convient de noter que le grand spécialiste belge Marcel LECLERC (1924-2008) s'est rendu plusieurs fois en Bretagne « historique » (Loire-Atlantique comprise) dont il a établi une liste de 32 espèces de taons. À la lueur de ce socle de connaissance et des renseignements enregistrés dans la base de données du GRETIA et d'autres sources d'information, 5 taxons méritent un commentaire particulier.

On dispose de peu de données de *Chrysops viduatus* au niveau régional. En Loire-Atlantique, il n'a été signalé que de Brière (LECLERCQ & DOBY, 1987, LECLERC, 1991) et de la commune de Plessé (PERNOT-VISENTIN & BEAUCOURNU-SAGUEZ, 1974) et n'aurait été observé qu'une seule fois en Vendée (information tirée du site insecte.org). Ce peu de mentions relève sans doute de la méconnaissance encore existante des tabanidés dans la Région, car il est connu et bien présent dans de nombreuses autres régions françaises, dont la Normandie et la Bretagne. Peut-être est-il quand même plus localisé dans le nord-ouest de la France qu'ailleurs, comme cela est sous-entendu par LAIR *et al.* (2010), qui relatent très peu d'observations dans la Manche. L'espèce présente une écologie assez large, fréquentant les bois humides, les marais et toutes sortes de plans d'eau, ses larves se développant dans la litière humide.

Les données d'*Hybomitra ciureai* restent rares à l'échelle armoricaine, concernant les départements de la Manche, des Cotes d'Armor, du Morbihan, de Loire-Atlantique (Grande Brière : LECLERCQ & DOBY, 1987 ; LECLERC, 1991) et de Vendée, à la lueur desquelles sa répartition armoricaine serait surtout littorale. Mais le taxon est aussi présent dans d'autres sites français de marais « intérieurs », comme ceux de Lavours (ROMAN & PICHOT, 1976), ainsi qu'en Camargue (où il est apparu comme une des espèces dominantes d'après RAYMOND, 1978) et même dans plusieurs sites hors zones humides. C'est une espèce qui apparaît également essentiellement littorale en Grande-Bretagne où elle est rare, mais qui se développerait toujours en eau douce, à proximité d'habitats pâturés (STUBBS & DRAKE, 2001).

Tabanus eggeri présente essentiellement une répartition méditerranéenne, mais cette espèce, absente des îles britanniques, de Belgique, d'Allemagne, etc. « remonte » jusqu'à la côte Ouest du département de la Manche (LAIR *et al.*, 2010) et la Picardie (visible sur Openobs). L'espèce a par ailleurs été observée en Ille-et-Vilaine et dans le Morbihan (LECLERCQ, 1991, 1993), en Vendée, en Maine-et-Loire et en Loire-Atlantique, département dans lequel nous n'avons connaissance que d'une mention bibliographique (LECLERC, 1957) et d'une observation contemporaine à Sainte-Pazanne (visible sur le site www.insecte.org). Elle ne semble pas abondante et bien répartie sur les abords du lac de Grand-Lieu au regard de notre étude, n'ayant (à ce stade) été notée que sur la station 2 de la RNN, avec seulement deux femelles capturées.

D'après les renseignements disponibles, l'observation d'*Haematopota bigoti* sur les 3 stations de la RNN, mais aussi sur la station 4 de la RNR constituerait les premières mentions de l'espèce à l'échelle des Pays de la Loire, cette dernière ayant par ailleurs été mentionnée anciennement dans les Côtes-d'Armor (LECLERC, 1957). Au-delà, elle semble encore actuellement peu renseignée en France, mais il est intéressant de relever que les rares données disponibles sur les portails internet (openobs.mnhn.fr et insecte.org) font état de sa présence en Camargue (commune d'Arles), site dans lequel ce taxon était par ailleurs déjà signalé (ROMAN, 1937 ; LECLERCQ, 1961). Il apparaît néanmoins assez largement réparti et observé en Europe, au-delà de la France (portail GBif). Ses femelles s'attaquent aussi bien aux chevaux qu'aux bovins et à l'homme (PORTILLO, 2002). Son écologie est peu connue. Ce serait une espèce plutôt littorale, mais le fait qu'elle se reproduise également dans les eaux douces est déjà mentionné en Grande-Bretagne (STUBBS & DRAKE, 2014). C'est sans doute l'espèce de taon la plus intéressante de cet inventaire.

Dans le Massif armoricain, *Haematopota grandis* n'avait été cité, à notre connaissance, que de Loire-Atlantique (LECLERC, 1957) et du Maine-et-Loire (SEGUY, 1926), mais elle est désormais connue au

travers d'observations récentes de tous les départements méridionaux de Bretagne (Morbihan) et des Pays de la Loire (Loire-Atlantique, Maine-et-Loire et Vendée). Elle est connue également en Brenne, pour citer une autre zone humide d'importance nationale (d'après le portail Openobs). Sa répartition n'est cependant pas strictement méridionale, car elle est signalée également en Grande-Bretagne où elle se développe quasi exclusivement dans les marais salés côtiers, contrairement aux pays d'Europe continentale (STUBBS & DRAKE, 2014). En Espagne, elle est connue pour fréquenter essentiellement les abords des lacs et rivières (PORTILLO, 2002).

3.3.7.- *Stratiomyidae et Xylomyidae*

3.3.7.1. - *Présentation succincte*

Les Stratiomyidae offrent une belle diversité de formes et de taille, celle-ci variant de 2 mm à 2 cm pour les espèces françaises. Ils arborent généralement des couleurs vives et contrastées, jaune ou blanc - parfois vert clair - et noir ou alors une robe entièrement métallique. Leur abdomen est souvent aplati dorso-ventralement, et élargi comme dans le genre *Stratiomys*. Leurs mœurs sont tout aussi diversifiées avec des taxons à développement aquatiques – les plus nombreux – et d'autres à développement terrestre. Dans le premier cas, les larves sont carnivores ou phytophages, dans le second, elles sont saprophages ou phytophages, parfois coprophages ou prédatrices. MARTINEZ (1986) avait recensé 72 espèces pour la faune française sur les 127 signalées en Europe (ROZKOSNY, 1982, 1983). Les régions tropicales ou subtropicales sont bien plus riches en Stratiomyides.



Un Stratiomyide : *Stratiomys singularior*, cliché C. Quindroit

Les Xylomyidae sont une famille systématiquement proche des Stratiomyidae, mais montrent une apparence assez différente. Ces insectes au vol lent fréquentent essentiellement les milieux boisés. Ils ont une particularité très rare dans cet ordre : ils sont capables d'émettre des stridulations. Leurs larves, prédatrices ou saproxylophages se développent dans le terreau ou le bois en décomposition. Seulement 8 espèces réparties en 2 genres sont représentées en Europe, dont 3 sont observables en France.



Un Xylomyide : *Solva marginata*, cliché P. Le Mao

3.3.7.2. - *Remarques sur la systématique et la taxonomie*

L'identification des insectes de ces deux familles ne pose pas de problèmes majeurs pour ce qui est des espèces que l'on peut rencontrer dans le Massif armoricain.

Les ouvrages de ROZKOSNY (1982, 1983) sont très importants pour l'étude des Stratiomyidae alors que l'ouvrage de référence en Grande-Bretagne (STUBBS & DRAKE, 2014) s'avère incomplet pour notre région. Quelques clés additionnelles plus pertinentes sont aussi utiles pour certains genres.

Les Xylomyidae sont quant à eux tellement peu nombreux que l'ancienne faune de France de SEGUY (1926) permet encore de distinguer nos espèces.

3.3.7.3. - Résultats bruts

À ce stade, 247 individus de Stratiomyidae ont été identifiés dans les captures effectuées, pour 9 espèces différentes auxquelles s'ajoute une espèce de Xylomyidae (26 individus capturés).

Tableau 21 : effectifs de Stratiomyidae et de Xylomyidae capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié

Stations	1	2	3	4	5	6	hors stations
Stratiomyidae							
<i>Chloromyia formosa</i> (Scopoli, 1763)						1♀	
<i>Microchrysa flavicornis</i> (Meigen, 1822)	4♀		1♂				
<i>Microchrysa polita</i> (Linnaeus, 1758)	2♀	1♀					
<i>Odontomyia angulata</i> (Panzer, 1798)		79♀ 29♂	55♀ 37♂		1♂		
<i>Odontomyia cf. argentata</i> (Fabricius, 1794)		1♀					
<i>Odontomyia ornata</i> (Meigen, 1822)	1♂						
<i>Odontomyia tigrina</i> (Fabricius, 1775)	1♀ 3♂	9♀ 3♂	1♀ 2♂				1♀
<i>Oplodontha viridula</i> (Fabricius, 1775)	1♀	5♀ 3♂	4♀ 1♂				
<i>Stratiomys singularior</i> (Harris, 1778)			1♂				
Xylomyidae							
<i>Solva marginata</i> (Meigen, 1820)	13♀ 1♂	1♀ 2♂		6♀ 1♂	1♀	1♀	
Effectif	21♀ 5♂	96♀ 37♂	60♀ 42♂	6♀ 1♂	1♀ 1♂	2♀	1♀
Richesse	6	6	5	1	2	2	1
Richesse RNN vs. RNR	9			3			

3.3.7.4. - Richesses et compositions comparées, des sites et des stations

La richesse mise en évidence concernant les mouches de cette famille est donc relativement conséquente sur la RNN, mais très faible sur la RNR. Il est de plus notable que la seule espèce spécifique à la RNR soit la très commune et eurytope *Chloromyia formosa*.

Sans surprise, ce sont les stations 2 et 3, les plus lacustres et palustres qui s'avèrent les plus riches ; les taxons concernés se développent effectivement surtout aux dépens de mollusques aquatiques.

Le fait de n'avoir capturé aucun individu du genre *Sargus* nous interroge, tout au moins en ce qui concerne les espèces communes de ce genre comme *Sargus bipunctatus*. Peut-être que les piégeages ont été arrêtés trop tôt pour nous permettre de capturer ce taxon des plus tardif ?

3.3.7.5. - Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

Là encore, la connaissance fait encore trop défaut pour pouvoir rendre compte du degré de rareté pour la plupart des espèces, notamment aux niveaux national, armoricain et régional, et ce en dépit de la synthèse faunistique sur les Stratiomyidae de France, publiée par MARTINEZ, en 1986. Nous évoquerons donc ci-dessous une courte monographie sur 7 espèces parmi les 9 qui ont été capturées, écartant les 2 taxons les plus communs.

Microchrysa flavicornis était déjà signalée en Loire-Atlantique ainsi que de quelques sites en Bretagne et Normandie. MARTINEZ (1986) la considère comme assez rare en France alors qu'elle semble être l'espèce la mieux représentée du genre dans les îles Britanniques, d'après STUBBS & DRAKE (2014). Ses larves se développent notamment les bouses de vaches et de chevaux, en milieux terrestres.

D'une façon générale, les larves d'*Odontomyia* vivent dans les eaux stagnantes des étangs, lacs et marais. Les adultes se rencontrent sur divers végétaux à proximité de l'eau et sont souvent floricoles.

Odontomyia angulata, bien que déjà signalée de Grand-Lieu ainsi que de Saint-Nazaire (visible sur insecte.org) et du nord d'Ille-et-Vilaine, ne semble pas être fréquente dans le Massif armoricain. Elle serait par contre assez commune à l'échelle française, d'après MARTINEZ (1986). Ses larves ont été observées dans des végétations en eau très peu profonde et il est donc possible qu'elles soient plus amphibies que strictement aquatiques si les collections d'eau concernées s'assèchent durant l'été (STUBBS & DRAKE, 2014).



Odontomyia angulata, cliché P. Le Mao

Odontomyia argentata : pour cette espèce également, peu de données sont actuellement disponibles en France bien qu'elle est considérée comme assez commune dans notre Pays, par MARTINEZ (1986). La seule observation armoricaine enregistrée antérieurement à cette étude, dans la base du GRECIA, concernait le département de la Manche. Ce serait donc une nouveauté pour les Pays de la Loire. Sa répartition concerne l'Europe centrale et septentrionale : elle est bien présente en Grande-Bretagne, au Benelux et dans le Sud de la Scandinavie. Ses larves auraient été trouvées dans le bois d'aulne en décomposition, dans des laisses d'inondation, des mousses et des mares de marais alluviaux qui s'assèchent, en été et les adultes fréquenteraient également des fossés peu profonds, offrant possiblement d'autres habitats larvaires (STUBBS & DRAKE, 2014).

Odontomyia ornata présente aussi une large répartition en Europe et semble également bien répartie en France, mais n'a été observé qu'en de rares occasions dans le Massif armoricain, en Normandie et à deux reprises en Pays de la Loire, une fois en Maine-et-Loire et l'autre fois en Vendée. Ce serait donc une nouveauté pour le département de Loire-Atlantique. D'après STUBBS & DRAKE (2014), ses larves évoluent librement dans l'eau des fossés, notamment de marais pâturés peu perturbés, avec une préférence pour les canaux assez larges pourvus d'une abondante végétation d'hydrophytes diversifiés. Cela en ferait une espèce indicatrice de qualité pour cet habitat. Les adultes fréquentent volontiers les inflorescences d'*Ceanothe crocata*.

Odontomyia tigrina est bien présent dans le nord-ouest de l'Europe et dans une bonne partie de la France. Il a été signalé en quelques stations de la Manche, une seule en Anjou et a été récemment trouvé par le GRECIA le long de la Loire à proximité de Nantes. Il est donc possible que l'espèce soit moins fréquente dans le nord-ouest de la France qu'elle ne l'est au niveau national, où elle est qualifiée de commune par MARTINEZ (1986). Elle apparaît d'ailleurs également localisée en Grande-Bretagne où ses larves, très difficiles à trouver, se développent dans des fossés largement envahis par des héliophytes bien plus souvent que dans des canaux larges et ouverts (STUBBS & DRAKE, 2014).

Par contre, le fait que les présentes captures d'***Oplodontha viridula*** dans les stations 1, 2 et 3 constitueraient aussi une découverte de l'espèce en Loire-Atlantique nous semble totalement imputable au manque de connaissances vu qu'il s'agit d'une espèce très présente en Europe et en France (MARTINEZ, 1986), par ailleurs déjà connue au travers de plusieurs observations dans la Manche, le Maine-et-Loire et la Sarthe. Elle apparaît néanmoins également localisée en Grande-Bretagne où on l'observe dans diverses zones humides, y compris côtières, à végétation luxuriante, mais ensoleillée : zones alluviales, zones de sources, marais maritimes, tourbières (STUBBS & DRAKE, 2014). Ses larves y montrent une grande tolérance au taux de salinité et se trouvent aussi bien dans des eaux assez profondes et végétalisées que dans des petits habitats boueux.

Stratiomys singularior n'est pas le plus commun des *Stratiomys* dans le Massif armoricain, mais était déjà connu de la Manche, des Côtes-d'Armor, du Maine-et-Loire et de Loire-Atlantique (observé dans l'estuaire de la Loire, à Frossay et à Donges). Il est majoritairement littoral, du moins dans l'ouest de la France, mais sa répartition régionale actuellement connue semble aussi suivre le couloir ligérien. Les larves de *Stratiomys* sont typiquement aquatiques ; elles évoluent dans les eaux stagnantes peu profondes, soit saumâtres, soit douces. Les adultes sont particulièrement attirés par les ombellifères en fleurs. En Grande-Bretagne, celles de *Stratiomys singularior* se trouvent essentiellement dans les marais saumâtres où elles évoluent dans les fossés envahis de scirpes maritimes (*Bolboschoenus maritimus*), mais la valence écologique de l'espèce est plus grande sur le continent (STUBBS & DRAKE, 2014).



Stratiomys singularior en ponte, cliché C. Mouquet

3.3.8.- Autres diptères brachycères (*Asilidae*, *Therevidae*, *Conopidae*, *Opomyzidae*, *Psilidae*, *Scathophagidae*, *Sepsidae*, *Sphaeroceridae*, *Rhagionidae*)

3.3.8.1. - Présentation succincte

Cet ensemble regroupe des familles très différentes, non spécifiquement visées initialement. Les prélèvements sur Grand-Lieu ont été à ce stade très partiellement exploités, à leur sujet.

Les *Asilidae* et les *Therevidae* présentent des ressemblances morphologiques avec leur corps généralement allongé et plus ou moins étroit. Ce sont des mouches prédatrices qui, en majorité, affectionnent les endroits chauds et secs.

Les ***Asilidae*** (plus de 550 espèces signalées en Europe) chassent leur proies au vol, en fondant dessus à partir d'un poste de guet pour de nombreuses espèces. Ils capturent toutes sortes d'insectes, parfois beaucoup plus grands qu'eux, sauf quelques genres de prédateurs moins véloces comme les *Leptogaster* qui jettent leur dévolu sur de petits diptères ou des hémiptères. Leur trompe est fortement chitinisée, capable de perforer la chitine la plus dure, ce qui leur permet de tuer puis de consommer immédiatement leur proie après l'avoir interceptée. Après accouplement, la ponte est effectuée selon les genres sur la végétation (genre *Dioctria*, par exemple), dans les mousses ou lichens, en surface du sol, dans le bois vermoulu ou autre matière organique en décomposition où vivent d'autres larves d'insectes. Les larves sont toujours terrestres, saprophages, saproxylophages, phytophages, voire carnivores.



Philonicus albiceps, cliché F. Herbrecht

Les ***Therevidae*** (plus de 100 espèces connues en Europe) semblent, à l'état adulte, moins actifs, mais leur vol est tout de même assez rapide et leur permet de capturer différents insectes. Moins bien armés, ils s'intéressent plutôt à des proies à corps mou. Leurs larves sont généralement saprophages ou prédatrices.



Thereva nobilitata, cliché F. Herbrecht-GRETIA

Les **Conopidae** (plus de 80 espèces connues en Europe) sont des mouches plutôt colorées et à pilosité assez faible. Plusieurs taxons ressemblent à des guêpes par leur couleur ou à certains syrphes par leur forme. Ce sont pour la plupart des parasitoïdes d'abeilles ou de guêpes, solitaires ou sociales, mais certains genres se développent aux dépens d'orthoptères ou d'autres diptères. Les adultes fréquentent les lieux où évoluent ces hôtes potentiels, mais sont aussi de grands butineurs ; ces mouches participent donc activement à la pollinisation des plantes à fleurs. Les femelles déposent leur œuf directement sur un hôte en vol. La larve à l'éclosion pénètre dans le corps de l'hôte et se développera en le dévorant de l'intérieur.



Zodion cinereum, cliché P. Le Mao

Les **Opomyzidae** (environ 35 espèces en Europe) forment une petite famille de quelque 45 espèces, en majorité à répartition européenne. Ce sont des mouches de petite taille aux ailes plus ou moins ponctuées ou maculées. Leurs larves se développent dans la base des graminées, quelques espèces ayant de ce fait une incidence agronomique en s'attaquant aux cultures de céréales. Plusieurs espèces, néanmoins, préfèrent les zones humides et notamment les roselières.



Geomyza sp., cliché F. Herbrecht

Les **Psilidae** (environ 50 espèces connues en Europe) constituent une autre petite famille de diptères à régime larvaire phytophage. Elles se développent en majorité dans l'appareil souterrain des ombellifères (berces, anthesisques, ciguës...), certaines espèces engendrant occasionnellement des dégâts aux cultures de panais, carottes, céleri. Les représentants de cette famille en France ont fait l'objet d'une mise au point toute récente (WITHERS & CLAUDE, 2021), une démarche si utile, mais encore tellement rare dans notre pays, qu'il convient de saluer ! Selon cette publication, 37 taxons sont actuellement connus en France métropolitaine.



Chamaepsila sp., cliché P. Le Mao

Les **Scatophagidae** (plus de 150 espèces connues en Europe) sont des diptères de taille petite ou moyenne. C'est une famille comprenant une grande diversité de formes et de mœurs et représentée essentiellement dans les régions septentrionales. Le régime alimentaire des adultes comme des larves est très variable : phytophage, saprophage, coprophage ou entomophage. La plupart des espèces se rencontrent dans les prairies ou dans les endroits marécageux, sur les fleurs ou la végétation ou sur les excréments des grands vertébrés. Le très commun Scatophage stercoraire ou « mouche à merde » (*Scathophaga stercoraria*) est, du fait de sa coprophilie et de l'abondance qu'il peut montrer sur les bouses fraîches dans les pâtures et à proximité des bâtiments d'élevage, le représentant de la famille de loin le plus connu de tous.



Cordilura pubera, cliché C. Quindroit

Les **Sepsidae** (environ 50 espèces connues en Europe) sont de petites mouches très peu velues et au tégument plus ou moins brillant. Sur le terrain, on les repère assez aisément, car les individus déambulent le plus souvent sur le feuillage d'un pas rapide en battant incessamment des ailes. De nombreuses espèces se développent dans les excréments de divers animaux, dans des cadavres de vertébrés ou d'invertébrés, dans les eaux usées, dans des composts, des fruits ou des champignons pourrissants, des nids d'oiseaux... Ils ont donc un important rôle de « nettoyeurs » dans les écosystèmes.



Sepsis sp., cliché F. Herbrecht

Les **Sphaeroceridae** (plus de 250 espèces en Europe) sont également de petits diptères coprophages, nécrophages ou saprophages pour la plupart, phytophages, mycétophages ou commensaux d'insectes sociaux pour d'autres. Leurs pattes sont relativement longues et robustes et leur antennes affublées d'une longue arista. Certaines espèces sont fréquentes dans les endroits marécageux. D'autres évoluent plutôt dans les prairies et pelouses ouvertes et d'autres encore en milieux forestier.



Sphaeroceridae Limosininae sp., cliché G. Bohne

Les **Rhagionidae** (plus de 80 espèces connues en Europe) rassemblent également des mouches qui se développent en saprophages ou en prédatrices, selon les espèces, mais beaucoup de choses restent à connaître au sujet de leur biologie et leur écologie.. Ces mouches de taille moyenne sont généralement assez allongées et plusieurs arborent des ailes plus ou moins enfumées voire marbrées.



Rhagio tringarius, cliché F. Herbrecht

3.3.8.3. - Résultats bruts

Le tableau suivant récapitule les 27 taxons identifiés dans ces familles de diptères (plus un *Thereva* indéterminé), à partir des 555 spécimens récoltés et triés.

Tableau 22 : effectifs des autres diptères capturés dans chaque station, par sexe et par taxon identifié

Stations	1	2	3	4	5	6	Hors stations
Asilidae							
<i>Choerades femorata</i> Meigen, 1804	2f	1f	3f3m	1f	1f		
<i>Dioctria</i> cf. aff. <i>flavipennis</i> 2	3f2m			4f9m	1f	21f65m	
<i>Dioctria hyalipennis</i> (Fabricius, 1794)	2f4m						
<i>Leptogaster cylindrica</i> (De Geer, 1776)	22f61m	3f1m		58f43m	1f1m	90f32m	
<i>Leptogaster pumila</i> (Macquart, 1834)	8f1m					1m	
Conopidae							
<i>Conops scutellatus</i> Meigen, 1804						1m	
<i>Thecophora atra</i> (Fabricius, 1775)	2f						
<i>Thecophora</i> cf. <i>cinerascens</i>	1 m						
<i>Thecophora distincta</i> (Wiedemann in Meigen, 1824)	1f						
<i>Zodion cinereum</i> (Fabricius, 1794)					1 m		

Ephydriidae							
<i>Ochthera sp</i>			1f2m				
Opomyzidae							
<i>Geomyza tripunctata</i> Fallén, 1823						1 m	
Psilidae							
<i>Chamaepsila nigricornis</i> (Meigen, 1826)	1f						
Rhagionidae							
<i>Chrysopilus cristatus</i> (Fabricius, 1775)			1f				
<i>Rhagio lineola</i> Fabricius, 1794				2f			
<i>Rhagio scolopaceus</i> (Linnaeus, 1758)	1f		1f	13f6m	1f1m	1f2m	
<i>Rhagio tringarius</i> (Linnaeus, 1758)	2f2m			2f			
Scathophagidae							
<i>Cleigastra apicalis</i> (Meigen, 1826)				1m			
<i>Cordilura albipes</i> (Fallén, 1819)	1 m						
<i>Cordilura picipes</i> (Meigen, 1826)					1m		
<i>Cordilura pubera</i> (Linnaeus, 1758)				1m			
<i>Cordilura pudica</i> (Meigen, 1826)	1f1m		1f	7f9m	6f18m	2f6m	
<i>Trichopalpus fraternus</i> (Meigen, 1826)		2f2m					
Sepsidae							
<i>Themira minor</i> (Haliday, 1833)							1m
Sphaeroceridae							
<i>Sphaerocera curvipes</i> Latreille, 1805						1m	
Therevidae							
<i>Thereva nobilitata</i> (Fabricius, 1775)				1f	1f		
<i>Thereva plebeja</i> (Linnaeus, 1758)	1f						
<i>Thereva sp</i>	1f						
Effectif	47f73m	7f5m	6f3m	88f69m	11f22m	114f109m	1 m
Richesse	14-15	4	4	10	8	8	1
Richesse RNN vs. RNR	17-18			16			

3.3.8.5. - Aspects patrimoniaux et apports à la connaissance régionale

Ces groupes sont, actuellement et pour la plupart, encore si peu explorés en Pays de la Loire que l'apport à la connaissance est indubitablement important, bien que la liste des espèces soit réduite (l'identité d'un mâle de *Thecophora* demandant par ailleurs à être confirmée). Nous n'avons pas assez de recul, globalement, pour avancer la réelle rareté de ces espèces et nous contenterons donc de formuler les quelques remarques suivantes.

Seuls les individus appartenant aux genres d'Asilidae intrinsèquement liés aux prairies et autres milieux frais ou humides ont été exploités à ce stade. Les autres (sous-famille des Asilinae) étant plutôt orientés vers des milieux plus secs seront identifiés ultérieurement.

Les *Leptogaster* sont de petits asilidae peu véloces à long et étroits abdomen et qui évoluent généralement dans les strates herbacées, parfois en grand nombre au printemps. Parmi plus de 300 individus de *Leptogaster cylindrica*, un taxon très commun, une dizaine de spécimens de ***Leptogaster pumila*** ont été récoltés sur les stations 1 et 6 donc sur les deux réserves. Cette espèce est actuellement très peu renseignée dans notre pays, sans doute en partie du fait de sa petite taille et des difficultés d'identification qu'elle posait en l'absence d'une clé actualisée pour ce genre en France (risques de confusion avec *L. pubicornis* Loew, 1847. Cependant, en 2019, quelques captures en petits effectifs ont déjà eu lieu dans des terrains sableux et plus ou moins humides de bord de la Loire, dans l'agglomération nantaise, au Pellerin, à Basse-Goulaine et à Couëron (leg. T. CHERPITEL-GRETIA, det et coll. F. HERBRECHT & X. LAIR). Il n'est pas impossible qu'il s'agisse là d'une spécificité locale. L'espèce était connue surtout du sud de la France d'après les anciennes citations (SEGUY, 1927), mais l'ensemble des captures concernées mériteraient d'être ré-identifié. À noter que de petits *Leptogaster* auraient fait l'objet d'autres captures récentes ça-et-là en France (X. LAIR, comm. pers) et aussi dans le Maine-et-Loire (C. QUINDROIT, comm. pers) qui semblent devoir être attribués à *L. pumila*.



Leptogaster cf. pumila
(cliché F. Herbrecht)

Un *Dioctria* assez semblable à *D. flavipennis*, capturé en assez gros effectifs sur les stations 1, 4 et 6 nous a également posé quelques difficultés d'identification, dans la mesure où la pubescence portée sur la mésopleure ne correspondait en rien aux espèces incluses dans la majorité des clés disponibles. Des individus similaires à quelques variations de coloration thoracique près, qui posaient les mêmes problèmes de détermination et ont été capturés très récemment en France dans les départements du Doubs, de Haute-Saône, de Saône-et-Loire et de la Manche ont donc été rassemblés aux nôtres pour un envoi à Danny WOLFF, spécialiste allemand et co-auteur de la récente faune des Asilidae d'Allemagne (WOLFF *et al.*, 2018). À l'examen du matériel, ce dernier nous a confirmé que nos individus n'étaient effectivement ni des *flavipennis*, ni des *humeralis* mais qu'on devait les assimiler à ce que F. GELLER-GRIMM avait baptisé ***Dioctria aff. flavipennis 2*** (désignation que nous avons donc reprise), c'est-à-dire un taxon approchant de *flavipennis*, mais très certainement non décrit actuellement⁶. D. WOLFF nous a par ailleurs signalé qu'il était quasi-certain, désormais, que les individus provenant d'Allemagne et détenus par eux relevaient de la même espèce que la française.

À noter pour mémoire, toujours concernant les Asilidae, que le taxon ***Choerades femorata*** identifié ici (avec une grande assurance) se rapporte au *Choerades dioctriaeformis* que l'on trouve encore dans de nombreuses clés récentes bien que cette mise en synonymie, qui fait peu de doute (X. LAIR, comm. pers.) n'ait jamais été publiée. Il y a une grande confusion taxonomique entre *C. marginata* (ce dernier existant bien en tant qu'espèce valide), *C. dioctriaeformis* et *C. femorata*, notamment du fait de l'acceptation parfois erronée qu'en faisait les auteurs anciens, en premier lieu desquel L. SEGUY, auteur de la Faune de France (SEGUY, 1927).

Les 5 taxons de Conopidae (dont un restant à valider) sont tous communs ou vraisemblablement communs. *Thecophora cinerascens* (Meigen, 1804) peut paraître très peu renseigné à l'heure, mais cela provient sans doute du fait de la confusion qui était faite, cette fois, entre deux taxons du groupe *pusilla* (Meigen, 1824), récemment révisé par STUKE (2006).

⁶ voir [<http://www.geller-grimm.de/asilidae.htm>]

La rareté des données dans l'ouest de la France de *Chamaepsila nigricornis* est sans aucun doute due au manque de travaux sur les Psilidae, car l'espèce est commune et répandue en Europe centrale et occidentale et polyphage, attaquant même des plantes cultivées comme les chrysanthèmes et les carottes.

Chez les Scathophagidae, parmi les *Cordilura* inventoriés, c'est sans doute ***Cordilura picipes*** qui est l'espèce la plus intéressante. C'est une espèce typiquement liée aux landes humides et aux marais (BALL, 2014), plutôt répartie en Europe du Nord et vraisemblablement localisée en France. Elle est présente dans les marais de Lavours, dans l'Ain (WITHERS, 2014). Il semblerait que ce soit une nouvelle mention pour le Massif armoricain voire pour tout l'ouest de la France ; elle n'a en tous les cas pas été mentionné par QUINDROIT (2020) en Pays de la Loire, ni sur les principaux forum et bases de données en ligne. Remarquons que nous n'avons pas non plus relevé, à ce jour, la présence de ***Cordilura pudica***, mais cette dernière, bien qu'également assez septentrionale, doit être plus commune comme c'est le cas Grande-Bretagne (BALL, 2014).

De la même façon, ***Thereva plebeja*** n'était pas mentionnée en Pays de la Loire, mais était connue de Normandie. Nous ne savons rien du statut de rareté à attendre actuellement, pour cette espèce, dans la Région, dans la mesure où en Grande-Bretagne elle aurait fortement régressé sous la pression de l'intensification agricole (STUBBS & DRAKE, 2014).

4.- Synthèse et recommandations

4.1.- Bilan des apports à la connaissance

Au niveau du site, les connaissances antérieures dont nous disposions relèvent de l'inventaire préliminaire que nous avons mené sur la réserve naturelle nationale (GRETIA, 2012). Cette première approche était basée sur quelques échantillonnages, par emploi de 6 pièges jaunes sur 6 stations différentes et en 4 sessions de 2 à 3 jours, entre début août et fin septembre 2011, auxquels se rajoutait une seule séance de chasses à vue sur la digue de la Chaussée, le 29 septembre 2011. L'effort de prospection et le niveau de connaissance en résultant étaient donc très limités, à l'échelle du lac et de ses abords.

Parmi les hyménoptères aculéates identifiés alors, 11 espèces de pompiles, 11 espèces de sphéciformes et 1 espèce de chryside avaient été notées. Une seule espèce n'a pas été retrouvée dans le cadre de la présente étude, *Nysson trimaculatus* (Bembecidae), mais il s'agit d'un taxon commun à l'échelle nationale, comme régionale ou départementale et que l'on trouve assez fréquemment, notamment sur les sites sableux. Il n'a aucune raison d'avoir disparu du site et en particulier des abords de la digue de La Chaussée. Par ailleurs, deux espèces de pompiles communs – *Agenioideus cinctellus* et *Dipogon subintermedius* - également notés en cette localité en 2011, n'ont pas été recapturés en 2019 dans la station 1 de la présente étude, mais l'ont été sur d'autres stations du lac.

Il en est de même parmi les syrphes : sur les 9 espèces seulement inventoriées en 2011, 7 ont bien été recapturées en 2019, en particulier sur la station 1 et les deux autres, *Chalcosyrphus nemorum* et *Helophilus hybridus*, l'ont été sur les autres stations (voir tableau 17).

Le cas des Dolichopodidae est plus inattendu, car sur les 18 espèces recensées en 2011, seules 6 font partie des 36 taxons inventoriés en 2019. Rappelons ici, toutefois, que seule une moitié environ des Dolichopodidae issus des échantillons triés a été identifiée, à ce stade, contrairement aux hyménoptères. Bien que cela représente tout de même déjà 1173 individus, il existe encore une bonne probabilité que les espèces contactées en 2011 soient bien représentées dans les échantillons non exploités. Par ailleurs, nous rappellerons que certaines stations piégées en 2011 ne l'ont pas été en 2019, comme notamment celle de la Douve de la Vergne (WGS84/47.132127/-1.686691) qui s'est montrée la plus riche à l'époque. Cette station peut ne pas paraître très éloignée de la station 1 de la présente étude, mais est fort différente du point de vue écologique et de petits diptères tels que les Dolichopodidae ne sont sans doute pas amenés à effectuer des déplacements conséquents, à l'instar de certains aculéates. Enfin, on se doit aussi d'évoquer ici les deux approches méthodologiquement très différentes, l'une basée sur un piégeage attractif coloré en fin d'été, l'autre basée sur un piégeage d'interception sur une saison, ce qui peut aussi expliquer des différences considérables de résultats.

En définitive, l'apport à la connaissance engendré par cette étude sur les taxons étudiés reste conséquent à la fois pour les réserves naturelles, mais aussi à des niveaux supérieurs (voir tableau 23, ci-après).

Tableau 23 : synthèse des apports à la connaissance :

Ordre	Famille	Nbre de taxons connus antérieurement	Nbre de taxons observés dans cette étude	Nombre de taxons connus à l'issue de l'étude	Nouvelle mention à l'échelle :			
					Départementale	régionale	armoricaine	française
Hymenoptera	Chrysididae	1	34	34	2	2		
	sphéciformes	11	93	94	2		3	1
	Pompilidae	11	35	35	1			
	Autres Vespoidea	5	29	30	2			
	Autres Hymenoptera	6	5	11		2		
Diptera	Tipulidae et alliés	0	41	41	2		1	
	Dolichopodidae	18	36	48	2	3	2	
	Empididae et Hybotidae	0	11	11	?	?	?	
	Sciomyzidae et Micropezidae	0	12	12	1	1		
	Syrphidae	9	103	105	19			
	Tabanidae	0	10	10		1		
	Stratiomyidae et Xylomyidae	1	10	10	3			
	Autres Diptera Brachycera	1	26	27	?	? (1)	? (2)	
Total		63	445	468	>34	>10	>6	1

4.2.- Synthèse des espèces remarquables

Les chapitres précédents ont évoqués, sous forme de monographies, un certain nombre de taxons remarquables, car considérés rares voire menacés, même si en l'occurrence ils ne bénéficient pas de statuts « officiels », ce qui est de toute façon très rares dans les deux ordres échantillonnés, en l'absence de listes rouges ou de protection réglementaire.

Le tableau suivant récapitule néanmoins les taxons, au nombre de 68, qui nous semblent les plus marquants et que nous considérons pouvoir être pris en compte par les gestionnaires dans les futures approches d'évaluation patrimoniale.

Tableau 24 : liste récapitulative des espèces remarquables
(statut de rareté proposé en l'état des connaissances : PC : peu commun ; AR : assez rare ; R : rare ; RR : très rare)

Taxon	rareté à l'échelle nationale ou régionale	espèce déterminante de ZNIEFF	présence RNN	présence RNR
<i>Cleptes splendidus</i> (Fabricius, 1794)	AR à R		✓	
<i>Holopyga chrysonota</i> (Förster, 1853)	AR à R (en déclin ?)			✓
<i>Chrysura radians</i> (Harris, 1778)	PC à AR			✓
<i>Chrysis indigotea</i> Dufour & Perris, 1840	PC à AR		✓	✓
<i>Chrysis fasciata</i> Olivier, 1790	PC à AR			✓
<i>Astata kashmirensis</i> Nurse, 1909	PC à AR		✓	✓
<i>Didineis crassicornis</i> Handlirsch, 1888	AR à R		✓	✓
<i>Didineis lunicornis</i> (Fabricius, 1798)	PC à AR (en progression ?)			✓
<i>Crabro scutellatus</i> (Scheven, 1781)	PC à AR		✓	
<i>Crossocerus vagabundus</i> (Panzer, 1798)	AR à R (en déclin ?)		✓	
<i>Ectemnius confinis</i> (Walker, 1871)	PC à AR		✓	
<i>Rhopalum gracile</i> Wesmael, 1852	PC à AR	✓	✓	✓
<i>Passaloecus clypealis</i> Faester, 1947	AR à R		✓	✓
<i>Pemphredon morio</i> Vander Linden, 1829	PC à AR		✓	
<i>Spilomena beata</i> Blüthgen, 1953	AR à R			✓

Taxon	rareté à l'échelle nationale ou régionale	espèce déterminante de ZNIEFF	présence RNN	présence RNR
<i>Mimesa bruxellensis</i> Bondroit, 1934	AR à R		✓	
<i>Mimumesa beaumonti</i> (van Lith, 1949)	AR à R		✓	✓
<i>Mimumesa wuestneii</i> (Faester, 1951)	R à RR		✓	
<i>Psenulus meridionalis</i> Beaumont, 1937	AR à R		✓	✓
<i>Anoplus alpinobalticus</i> Wolf, 1965	PC à AR		✓	✓
<i>Anoplus caviventris</i> (Aurivillius, 1907)	PC à AR	✓	✓	✓
<i>Episyron gallicum</i> (Tournier, 1889)	AR à R	✓	✓	✓
<i>Evagetes elongatus</i> (Lepelletier, 1845)	AR à R		✓	✓
<i>Physetopoda scutellaris</i> (Latreille, 1792)	PC à AR	✓	✓	
<i>Methocha articulata</i> (Latreille, 1792)	AR à R	✓	✓	
<i>Epeoloides coecutiens</i> (Fabricius, 1775)	AR à R	✓	✓	✓
<i>Symmorphus murarius</i> (Linnaeus, 1758)	AR à R (en déclin ?)		✓	✓
<i>Chalcis biguttata</i> Spinola, 1808	PC à R (?)		✓	
<i>Tipula marginella</i> Theowald, 1980	AR à R		✓	✓
<i>Erioptera bivittata</i> (Loew, 1873)	AR à R		✓	
<i>Nematoproctus distendens</i> (Meigen, 1824)	PC à R (?)		✓	
<i>Nematoproctus longifilus</i> Loew, 1857	PC à R (?)		✓	✓
<i>Nematoproctus praeseetus</i> Loew, 1869	PC à R (?)		✓	✓
<i>Sciapus flavicinctus</i> (Loew, 1857)	PC à R (?)			✓
<i>Elgiva sollicita</i> (Harris, 1780)	PC à AR		✓	
<i>Pherbellia obtusa</i> (Fallen, 1820)	PC à AR (?)		✓	
<i>Anasimyia interpuncta</i> (Harris, 1776)	PC à AR, en déclin	✓	✓	✓
<i>Anasimyia transfuga</i> (Linnaeus, 1758)	PC à AR, en déclin		✓	✓
<i>Brachyopa pilosa</i> Collin, 1939	AR à R, en déclin	✓	✓	
<i>Brachypalpus valgus</i> (Panzer, 1798)	PC à AR, en déclin	✓	✓	
<i>Caliprobola speciosa</i> (Rossi, 1790)	PC à AR, en déclin	✓	✓	✓
<i>Ceriana conopsoides</i> (Linnaeus, 1758)	PC à AR, en déclin			✓
<i>Cheilosia nebulosa</i> (Verrall, 1871)	AR à R, en déclin		✓	
<i>Chrysogaster virescens</i> Loew, 1854	PC à AR, en déclin	✓	✓	
<i>Eristalis abusiva</i> Collin, 1931	PC à AR, en déclin	✓	✓	✓
<i>Eristalis picea</i> (Fallén, 1817)	AR à R, en déclin		✓	
<i>Eumerus ruficornis</i> Meigen, 1822	R à RR, en déclin		✓	
<i>Eupeodes goeldini</i> Mazanek, Láska & Bicik, 1999	AR à R, en déclin	✓	✓	✓
<i>Ferdinandeia ruficornis</i> (Fabricius, 1775)	AR à R, en déclin	✓	✓	
<i>Helophilus hybridus</i> Loew, 1846	PC à AR, en déclin		✓	✓
<i>Lejogaster metallina</i> (Fabricius, 1781)	AR à R		✓	
<i>Lejogaster tarsata</i> (Mergel in Meigen, 1822)	R à RR		✓	
<i>Melangyna umbellatarum</i> (Fabricius, 1794)	AR à R	✓	✓	✓
<i>Orthonevra brevicornis</i> (Loew, 1843)	AR à R, en déclin	✓	✓	
<i>Orthonevra geniculata</i> (Meigen, 1830)	AR à R, en déclin		✓	
<i>Parhelophilus frutetorum</i> (Fabricius, 1775)	PC à AR, en déclin		✓	
<i>Pipizella virens</i> (Fabricius, 1805)	PC à AR	✓	✓	
<i>Psilota atra</i> (Loew, 1817)	PC à AR, en déclin	✓	✓	
<i>Sphiximorpha subsessilis</i> (Illiger in Rossi, 1807)	PC à AR, en déclin		✓	
<i>Volucella inflata</i> (Fabricius, 1794)	PC à AR, en déclin		✓	
<i>Xanthogramma stackelbergi</i> Violovitsh, 1975	PC à AR, en déclin			✓
<i>Hybomitra ciureai</i> (Séguy, 1937)	PC à AR		✓	
<i>Haematopota bigoti</i> Gobert, 1880	AR à R		✓	✓
<i>Haematopota grandis</i> Meigen, 1820	PC à AR			✓
<i>Odontomyia cf. argentata</i> (Fabricius, 1794)	PC à R (?)		✓	
<i>Dioctria aff. flavipennis</i> 2 sensu Geller-Grimm	PC à R (?)		✓	✓
<i>Leptogaster pumila</i> (Macquart, 1834)	PC à R (?)		✓	✓
<i>Cordilura picipes</i> (Meigen, 1826)	AR à R			✓

58 de ces taxons ont été observés dans la RNN et 37 dans la RNR, les deux réserves partageant 27 d'entre eux. Le lac de Grand-Lieu est donc sans conteste un site d'une valeur patrimoniale majeure à ce propos.

4.3.- Habitats remarquables

La grande valeur révélée des réserves naturelles à l'aune des groupes taxonomiques étudiée tient évidemment à la présence d'habitats et de conditions écologiques remarquables. Toutefois, en l'absence de connaissance sur les préférences ou les exigences écologiques d'une grande proportion des espèces observées, y compris les taxons les plus remarquables, il est difficile de rationaliser la mise en lumière des habitats les plus emblématiques.

Les **roselières** ou apparentées semblent supporter une bonne part de ces richesses ; nombreux sont les taxons présentés qui s'y développent, voire qui niche à même les phragmites. Certes, il n'existe plus guère de grandes phragmitaies homogènes à Grand-Lieu, telles que l'on peut encore en voir dans l'estuaire de la Loire ou en Grande Brière mottière, par exemple. Mais les roselières de levis, mélanges de phragmitaies à *Thelypteris*, magnocariçaies et mégaphorbiaies plus ou moins boisés, semblent jouer un rôle considérable en supportant une forte diversité structurelle et fonctionnelle. La valeur des Phragmitaies à *Thelypteris* est bien sûr mise en avant dans le Plan de gestion de la RNN (GILLIER & REEBER, 2018), en tant qu'habitat de premier plan dans l'évaluation patrimoniale. En parallèle, les deux plans de gestion constate le déclin de cet habitat (même si imparfaitement mesuré) et l'altération de sa dynamique, vraisemblablement en conséquence de la pression exercée par certaines espèces et de l'évolution de la qualité de l'eau et de certains paramètres hydrosédimentaires. Des tests de réimplantation de jeunes individus de *Phragmites australis* et de protection de placettes de roselières par mise en place d'enclos sont d'ailleurs deux opérations intégrées au Plan de gestion de la RNN, destinées à mieux comprendre la faible dynamique actuelle que montre cet habitat. Nous ne pouvons qu'appuyer de telles expérimentations. À noter que si le Phragmite peut être concurrencé par la Jussie dans certaines conditions, par le Phalaris dans d'autres, ses peuplements ne semblent pas globalement menacés par le développement des ligneux (aulnes et saules), si ce n'est très ponctuellement. Nous avons montré que le riche peuplement d'hyménoptères que l'on constate des les habitats de roselières repose aussi sur des espèces xylocoles qui pourraient pâtir stationnellement d'une élimination des arbres, notamment des vieux sujets ou des sujets morts.

Les **habitats sableux**, notamment quand ils sont bien exposés et génèrent des pelouses plus ou moins sèches, sont par ailleurs les milieux à mettre en avant au regard de notre étude, du fait des potentialités qu'ils offrent à une riche hyménoptérofaune fouisseuse. Certes, entre les sables cénomaniens qui occupent une grande partie de la Sarthe et du Baugeois, les sables pliocènes que l'on trouve en de maints endroits de et les sables modernes qui constituent nos dunes, la Région des Pays de la Loire ne manque pas de sites avec pelouses sabulicoles et cortèges d'hyménoptères associés. Cependant, les habitats sableux en contact de zones humides dulcicoles restent rares alors qu'elles semblent comporter une diversité et des abondances d'aculéates prédateurs et parasitoïdes particulières. Les taxons montrant une préférence ou une exigence pour cette juxtaposition de milieux sont évidemment les espèces fouisseuses sabulicoles qui se développent aux dépens d'insectes particulièrement abondants dans les zones humides : pucerons ou psylles, diptères, etc. Cela a été évoqué, par exemple, à propos de *Crabro scutellatus* (BALDOCK, 2010), un chasseur de Dolichopodidae. On peut rappeler également le potentiel qu'offrent de tels milieux pour certains abeilles sabulicoles, telles que la Mélitte de la Lysimaque (*Macropis europaea*) et son rare coucou, observé à Grand-Lieu, *Epeoloides coecutiens*. L'hôte est volontiers sabulicole, mais se révèle peu exigeant sur son site de nidification, qui doit avant tout être choisi à proximité d'un peuplement de lysimaques (DIDIER & GADOUM, 2009). *Epeoloides coecutiens*, par contre, ne parasiterait que les nids situés dans les sols sablonneux secs, chauds et bien ensoleillés (BOGUSCH, 2005). Dans les alentours des zones d'échantillonnage, les deux stations sableuses qui se sont avérées remarquables sont :

- la digue-chaussée au nord de la RNN : bien que complantée de chênes, elle comporte encore des zones bien exposées à substrat très sableux. Le pâturage équin qui y est mené nous semble

- y permettre le maintien ou le renouvellement de petites zones écorchées favorables à de nombreux fouisseurs, tout en limitant le développement des prunelliers et autres ligneux. Tout l'enjeu consiste ici à maintenir le « bon » niveau de perturbation au travers de ce pâturage ;
- la parcelle OH-0902 (actuellement en cours d'abandon ou entretenue très extensivement ?), limitrophe à notre station de piégeage n°4 côté RNR, mais en dehors de l'espace protégé, que nous pensons être le site de nidification des nombreux hyménoptères sabulicoles capturés localement. On ne peut que suggérer ici l'acquisition de cette parcelle ou le conventionnement en gestion, pour en assurer la conservation et le maintien des fonctionnalités associées.

Les cortèges mis en évidence au niveau des **prairies naturelles fauchées** situées au sein de la RNR se sont révélés moins typés à ce stade. Cependant, comme nous l'avons vu, la complétude de notre inventaire reste ici plus limitée que dans le cas des autres types de milieux (de l'ordre de 60 % de la richesse estimée sur les stations 5 et 6 : cf.§ 3.2.6.1) et ces milieux ont également montrés qu'ils accueilleraient une faune diversifiée, agrémentée de quelques espèces remarquables. Les prairies sont évidemment intéressantes pour les ressources qu'elles proposent en termes de nectar et pollen recherchés par de nombreux hyménoptères et diptères, en plus d'offrir un potentiel de développement pour des espèces phytophages, liées aux graminées ou à la flore compagne. On ne peut que suggérer ici de chercher à maintenir le plus d'hétérogénéité possible dans ces prairies de fauche, en maintenant notamment en pourtour des zones fauchées tous les petits éléments structurels qui engendrent cette hétérogénéité et garantissent la diversité associée : petits talus ou levées, bermes de chemins, dépressions ou fossés, bout de haies, vieilles souches, etc.

4.4.- Perspectives

Il serait évidemment très utile de finir le tri des relevés de piégeage de 2019 et d'identifier les insectes récoltés, pour améliorer encore la connaissance de l'entomofaune des réserves naturelles. Cela peut permettre également d'améliorer la compréhension de certaines fonctionnalités, moyennant de reprendre quelques analyses une fois que les données seront plus complètes.

Un suivi de l'ensemble des taxons pris en compte dans cette étude n'est évidemment pas concevable. Néanmoins, une prise en compte dans des expérimentations ou des suivis déjà en cours ou projetés semble plus envisageable, par exemple en ce qui concerne les phragmitaies.

Une attention particulière mérite aussi d'être prolongée sur les stations sableuses, en concevant par exemple un suivi du rapport entre zones écorchées et zones végétalisées, zones ombragées et zones ensoleillées, tout en tentant de vérifier, avec une périodicité de 5 à 10 ans, par exemple, si les espèces les plus caractéristiques de ces milieux se maintiennent.

Bibliographie

AGNOLI G.L., 2005.- The genus *Methocha* in Europe: a discussion on taxonomy, distribution and likely origin of its known species and subspecies (Hymenoptera Tiphidae Methochinae). *Bulletin of Insectology*, 58(1): 35-47.

AMIET F., HERRMANN M., MÜLLER A. & NEUMEYER R., 2007.- Apidae 5 – *Ammobates*, *Ammobatoides*, *Anthophora*, *Biastes*, *Ceratina*, *Dasypoda*, *Epeoloides*, *Epeolus*, *Eucera*, *Macropis*, *Melecta*, *Melitta*, *Nomada*, *Pasites*, *Tetralonia*, *Thyreus*, *Xylocopa*. Fauna Helvetica 20, version pdf, info fauna CSCF & SEG, Neuchâtel.

ARADI M.P., 1958.- Tabanidae. In : Fauna Hungariae, vol. XIV, Diptera 1, fascicule 9. Akademiai Kiado, Budapest : 43-74.

ARCHER M.E., 2014 - The Vespoid Wasps (Tiphidae, Mutillidae, Sapygidae, Scoliidae and Vespidae) of the British Isles. Handbooks for the Identification of British Insects. Vol. 6 Part. 6. Royal Society of Entomology, National Museum Wales, Field Studies Council : 82 p.

ARVENIS, 2012.- Les Arthropodes du Parc Naturel Régional de Brière. Contribution et synthèse des connaissances de la faune des Arthropodes de la Réserve Pierre Constant - Inventaire préliminaire des Aranéides de la vallée du Mès et complément d'inventaire sur la Butte Bombardant. Rapport d'étude de l'Association Arvensis, Janvier 2012 : 40 pp.

BALDOCK D.W., 2010 - Wasps of Surrey. Surrey Wildlife Trust, Woking (GB) : 335 p.

BALL, S.G., 2014.- Key to the British Scathophagidae (Diptera). Version 4.1. Document non publié, en ligne [http://scathophagidae.myspecies.info/files/scathophagid_key.pdf]

BARBIER Y., 2013.- Fauna Europaea : Crabronidae. In: Mitroiu M.-D., 2013.- Hymenoptera. Fauna Europaea version 2017.06.

Bees, Wasps & Ants Recording Society (BWARS), 2020.- *Didineis lunicornis*. <http://www.bwars.com/wasp/crabronidae/nyssoninae/didineis-lunicornis>.

BERLAND L., 1925.- Hyménoptères vespiformes I : Sphegidae, Pompilidae, Scoliidae, Sapygidae, Mutillidae. Faune de France vol.10. Office Central de Faunistique. Fédération Française des Société des Sciences Naturelles. Le Chevalier, Paris : 364 p.

BERLAND L., 1928.- Hyménoptères vespiformes II : Eumenidae, Vespidae, Masaridae, Bethyridae, Dryinidae, Embelomidae. Faune de France vol.19. Office Central de Faunistique. Fédération Française des Société des Sciences Naturelles. Le Chevalier, Paris : 208 p.

BERLAND L. & BERNARD F., 1938.- *Hyménoptères vespiformes. III. (Cleptidae, Chrysidae, Trigonalidae)*. Faune de France vol. : 34. Office Central de Faunistique. Fédération Française des Société des Sciences Naturelles. Le Chevalier, Paris : 145 pp.

BERNARD F., 1936.- Hyménoptères nouveaux ou peu connus de France. 5ème note. Remarques sur la faune des étangs méditerranéens littoraux. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 41 : 285-288.

BIOTOPE, 2015. Réserve naturelle régionale « Lac de Grand-Lieu » (44). Plan de gestion 2015 –2020. Rapport Biotope/FDC 44 : 285 pp.

BITSCH J. & LECLERCQ J., 1993.- Hyménoptères Sphecidae d'Europe occidentale, Volume 1. Faune de France vol. 79. Fédération Française des Société des Sciences Naturelles, Paris : 325 pp.

BITSCH J., 2014.- Sphéciformes nouveaux ou peu connus de la faune de France et d'Europe occidentale (Hymenoptera, Aculeata). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 119 (3) : 391-419.

BITSCH J., BARBIER Y., GAYUBO S. F., SCHMIDT K. & OHL M., 1997 - Hyménoptères Sphecidae d'Europe occidentale, Volume 2. Faune de France n°82, Fédération Française des Société des Sciences Naturelles, Paris : 429 p.

BITSCH J., DOLLFUSS H., BOUCEK Z., SCHMIDT K., SCHMID-EGGER C., GAYUBO S. F., ANTROPOV A. V. & BARBIER Y., 2001 - Hyménoptères Sphecidae d'Europe occidentale, Volume 3. Faune de France n°86, Fédération Française des Société des Sciences Naturelles, Paris : 459 p.

BITSCH J., BARBIER Y., GAYUBO S. F., JACOBS J., LECLERCQ J. & SCHMIDT K., 2020 - Hyménoptères sphéciformes d'Europe, Volume 1. Généralités, Heterogynaeidae, Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae (1ère partie). Faune de France n°101. Fédération Française des Société des Sciences Naturelles, Paris : 370 pp.

BLÜTHGEN P., 1961.- Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diploptera). *Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 2: 7-240.

BOGUSCH P., 2005.- Biology of the parasitic bee *Epeoloides coecutiens*. *Journal of the Kansas Entomological Society* 78 : 1-12.

BOGUSCH P., 2006 - The velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae) of the Czech Republic and Slovakia: an identification key and annotated checklist. *Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae* (Brno) 91: 103-148.

BRUNEL E. & COZIC Y., 2009.- Les diptères Dolichopodidés des roselières de la réserve de chasse et de faune sauvage du Massereau (Loire-Atlantique) et découverte d'une nouvelle espèce pour la faune de France : *Ludovicus impar* Rondani, 1843. *Invertébrés Armoricains – Les cahiers du GRETIA*, 3 : 61-68.

BRUNEL E., 1995.- Premier inventaire des Diptères Dolichopodidae Westwood, 1840 capturés en Bretagne. *Bull. Soc. Scient. Bretagne.*, 96 (1-4) : 87-97.

BRUNEL E., 2015.- Les Diptères Dolichopodides du Massif armoricain. 1.- Inventaire des Dolichopodides du département de la Manche. *Invertébrés Armoricains – Les cahiers du GRETIA*, 12 : 49-57.

BUDRIENE A., 2003.- Prey of *Symmorphus* wasps in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica*, 13(3) : 306-310.

BUDRIENE A., BUDRYS E. & NEVRONYTE Z., 2004.- Population size assessment using mark-release-recapture of 12 species of Orthoptera, Diptera and Hymenoptera : a comparison of methods. *Latvijas Entomologs*, 41 : 32-43.

BUDRYS E., ORLOVSKYTE S., PETRASIUNAS A. & BUDRIENE A., 2019,- First records of *Mimumesa wuestneii* (Faester, 1951) and other rare apoid wasps in Lithuania (Hymenoptera: Psenidae, Crabronidae, Bembecidae). *Bull. of the Lithuanian Entomological Society*, 3(31) : 118-123.

BURNHAM K.P. & Overton W. S., 1979.- Robust Estimation of Population Size When Capture Probabilities Vary Among Animals. *Ecology*, 60(5) : 927-936. <https://doi.org/10.2307/1936861>

BUYSSON R. du, 1891 (1891-1896) - Les Chrysidés. In: *Species des Hyménoptères d'Europe et Algérie.* , vol. 6. Ed. André E.: 758 pp + 32 pl.

BWARS (Bees, Wasps & Ants Recording Society), 2020.- Species account. <https://www.bwars.com/>.

CARMINATI J., MORA F. & CRETIN J.-Y., 2019. Liste commentée des Hyménoptères Sphéciformes de Franche-Comté (Ampulicidae, Crabronidae, Sphecidae). Rapport Conservatoire Botanique National de Franche-Comté - Observatoire régional des Invertébrés : 33 pp.

CAVAILLES S. & DUSSAIX C., 2019.- Application de la méthode Syrph the Net aux habitats de la réserve naturelle régionale « Coteau et prairies des Caforts » (72). Rapport d'étude non publié pour le Conservatoire d'Espaces Naturels Pays de la Loire : 33p.

CHAO A., 1984.- Non-parametric estimation of the classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11(4) : 265-270. <https://doi.org/10.2307/4615964>

- CHVALA M., 1975.- The Tachydromiinae (Dipt. Empididae) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, vol. 3. Scandinavian Science Press LTD, Klampenborg, Denmark : 336 pp.
- CHVALA M., 1983.- The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark II. General part. The families Hybotidae, Atelestidae and Microphoridae. *Fauna Entomologica Scandinavica*, vol. 12. Scandinavian Science Press LTD, Klampenborg, Denmark : 279 pp.
- CHVALA M., 1994.- The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark III : Genus *Empis*. *Fauna Entomol. Scand.*, 29 : 1-192.
- CHVALA M., LYNEBORG L. & MOUCHA J., 1972.-The horse flies of Europe (Diptera, Tabanidae). Entomological Society, Copenhagen : 500 pp.
- COSEPAC, 2010.- Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur l'abeille-coucou poilue (*Epeoloides pilosulus*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa : 28pp.
- DAHLBOM A.G., 1854.- Hymenoptera Europaea praecipue borealia, formis typicis nonnullis specierum generumve Exoticorum aut Extraneorum propter nexum systematicum associatis, per familias, genera, species et varietates disposita atque descripta. 2. *Chrysis in sensu Linnæano*. Friedrich Nicolai, Berlin : XXIV + 412 pp. + 12 pls.
- DAY M.C., 1988 - Spider Wasps. Hymenoptera: Pompilidae, Handbooks for the Identification of British Insect. *Royal Entomological Society of London*, 6(4) : 1-60.
- DE BLEECKERE P. & VAGO J.-L., 2018.- Observation de *Chalcis biguttata* Spinola, 1808 dans le Pas-de-Calais (Hymenoptera, Chalcididoidea, Chalcididae). *Bull. Soc. Entomol. Nord de la Fr.*, 369 : 1-3.
- DE BORMANS, 1887.- Notes sur les Chrysidides des environs de Bruxelles. *Annales de la Société entomologique de Belgique*, 31 : XX-XXIII.
- DE CACERES M., LEGENDRE P. & MORETTI M., 2010.- Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, 119(10) : 1674-1684. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x>
- DEVAN P., 2005.- Blanokrídlavce (Hymenoptera). pp 59-60. In: GAJDOŠ D., DAVID S. & PETRO-VIČ F. (eds) : Národná prírodná rezervácia Parížske močiare, krajina, biodiverzita a ochrana prírody. [National nature reserve Parížske močiare, landscape, biodiversity and protection of nature]. Ústav krajinej ekológie SAV, Bratislava, Štátna ochrana prírody Slovenskej republiky, Banská Bystrica, Katedra ekológie a environmentalistiky Fakulty prírodných vied Univerzity Konštantína Filozofa v Nitre, Nitra (in Slovak).
- DIDIER B. & GADOUM S., 2009.- Insectes pollinisateurs : la Mélitte de la lysimaque. *Insectes*, 153 : 33-34.
- DOMINIQUE J. 1895.- Contributions au catalogue des Hyménoptères fouisseurs de la Loire-Inférieure. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France*, 5 : 123-136.
- DOMINIQUE J., 1901.- Contributions au catalogue des Hyménoptères fouisseurs de la Loire-Inférieure - 2ème liste. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France*, 2ème série, t. 1 : 505-507.
- DRAKE C.M., 2018.- A review of the status of the Dolichopodidae flies of Great Britain - Species Status No.30. Natural England Commissioned Reports, Number195 : 178 pp.
- DRAKE C.M., 2019.- *Nematoproctus praeseclus* Loew (Diptera, Dolichopodidae) new to Britain, found together with *N. distendens* (Meigen), and notes on their habitat preferences. *Dipterists Digest*, 26 : 151-160.
- DUFOUR L. & PERRIS E., 1840 - Mémoire sur les Insectes Hyménoptères qui nichent dans l'intérieur des tiges sèches de la Ronce. *Annales de la Société Entomologique de France*, 9 : 5-53.
- DUFRENE M., & LEGENDRE P., 1997.- Species Assemblages and Indicator Species : The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs*, 67(3) : 345. <https://doi.org/10.2307/2963459>

DUSSAIX C., 2013.- Syrphes de la Sarthe : éthologie, écologie, répartition et développement larvaire (Diptera, Syrphidae). *Invertébrés armoricains, les Cahiers du GRETIA*, 9 : 284pp.

FREY-GESSNER E., 1887 - Fauna Insectorum Elvetiae. Hymenoptera. I. Chrysididae (Die Goldwespen). Schaffausen 1887 : 90 pp., 3 tav.

GAYUBO S.F. & TORRES F. & MINGO E., 1987 - Efecto de la presión urbana sobre abejas y avispa en Salamanca. II. Mutillidae y Chrysididae. *Graellsia*, 43: 193-204.

GELLER-GRIMM F., non daté.- Robber Flies (Asilidae). Site dédié en ligne comprenant notamment des clés d'identification [<http://www.geller-grimm.de/asilidae.htm>].

GEREYS B., 2016.- Vespidae solitaires de France métropolitaine. Faune de France n°98, Fédération Française des Sociétés des Sciences Naturelles, Paris : 330 pp.

GILLIER J.-M. & REEBER S., 2018. Réserve naturelle nationale du Lac de Grand-Lieu. Plan de Gestion 2018-2027. Rapport de la Société Nationale de Protection de la Nature : 345 pp.

GRAFFE E., 1895 - Prospetto delle Crisidi di Trieste e de' suoi dintorni. *Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste* : 9.

GRANDI G., 1957 (a) - Contributi alla conoscenza biologica e morfologica degli Imenotteri melliferi e predatori. Indice analitico dei Contributi I - XXVII. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna*, 22: 307-398.

GRANDI G., 1961.- Studi di un entomologo sugli imenotteri superiori. Bolletino dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna 25 : 661 pp.

GRANDI G., 1962.- Contributi alla conoscenza degli Imenotteri Aculeati. XXXI. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna*, 26 : 55-102.

GRETIA (collectif), 1998.- Premier inventaire de la faune entomologique du Grand Loc'h (Guidel, Morbihan). Rapport du GRETIA pour la Fédération Départementale des Chasseurs du Morbihan : 50 p.

GRETIA, 2009.- Etat des lieux des connaissances sur les invertébrés continentaux des Pays de la Loire ; bilan final – version Avril 2010. Rapport du GRETIA pour le Conseil Régional des Pays de la Loire : 395 p.

GRETIA, 2010.- Inventaires entomologiques sur la Réserve Naturelle Régionale de la tourbière de Logné (communes de Sucé-sur-Erdre et Carquefou, 44) ; Année 2010. Rapport du GRETIA pour Bretagne Vivante : 63 p.

GRETIA, 2012.- Inventaire préliminaire des Hyménoptères et des Diptères de la Réserve Naturelle Nationale du lac de Grand-Lieu. Rapport du GRETIA pour la SNPN : 14 p.

GROS E., 2004.- Notes comportementales sur 23 espèces de Pompilides de la faune franco-ibérique (Hymenoptera Pompilidae). *Bull. Soc. Ent. de Fr.*, 109(4) : 387-408

HERBRECHT F. & LAIR X., 2013.- Actualisation des connaissances et compléments d'inventaires sur les invertébrés de la Tourbière de Logné (Loire-Atlantique) – Année 3 (2012) : Diptères, Hyménoptères, Coléoptères et Hétéroptères aquatiques, Coléoptères carabiques et Araignées. Rapport du GRETIA pour Bretagne-Vivante : 64 p.

HERBRECHT F., 2019 - Inventaire des pompiles détenus au Muséum d'Histoire Naturelle de Nantes et capturés en France métropolitaine (Hymenoptera Pompilidae). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* (N.S.), 41 (3-4) : 108-117.

HERRMANN M., 2005.- Neue und seltene Stechimmen aus Deutschland. *Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart*, 40 : 3-8.

HURLBERT S.H., 1971.- The Nonconcept of species diversity : a critique and alternative parameters. *Ecology* 52(4) : 577-586.

INVREA F., 1922 - Crisidi della valle del Pesio e della Vermenagna. Notedi corologia. *Bollettino della Società entomologica italiana*, LIV: 129-133.

INVREA F., 1984 - Mutillidae – Myrmosidae. Fauna d'Italia vol. V. Ed Calderini, Bologna (I) : 300 pp.

JANVIER H., 1977.- Comportement des Crabroniens (Hymenoptera). Ouvrage en reprographie, édité par l'auteur, 2 : 272 pp.

JOZAN Z., 2011.- Checklist of Hungarian Sphecidae and Apidae species (Hymenoptera, Sphecidae and Apidae). *Natura Somogyiensis*, 19: 177-200.

JUILLARD C., 1948- Les nids de l'*Anoplius caviventris* Auriv. (Hym. Pompilidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 21(1) : 149-158.

KOFLER A., 1972.- Die Grabwespen Osttirols (Insecta: Hymenoptera, Sphecidae). *Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck*, 59: 103-118.

KUNZ, P.X., 1994.- Die Goldwespen (Chrysididae) Baden-Württembergs. Taxonomie, Bestimmung, Verbreitung, Kartierung und Ökologie. *Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg*, 77 : 1-188.

LAIR X. & LIVORY A., 2010.- Sciomyzidae et Phaeomyiidae de la Manche. Premier catalogue. *L'Argiope*, 67 : 4-25.

LAIR X., LIVORY A. & SAGOT P., 2010.- Inventaire préliminaire des taons de la Manche (Diptera Tabanidae). *L'Argiope*, 70 : 12-40.

LECLERCQ M., 1957.- Révision systématique et biogéographique des Tabanidae (Diptera) de France. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 32 : 303-327 et 398-425.

LECLERCQ M., 1961.- Tabanidae (Diptera) de France, VII. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 36 (1-2) : 135-142.

LECLERCQ J., 1988 - *Atlas provisoires des insectes de Belgique (et des régions limitrophes) (Hymenoptera Chrysididae)*. *Notes faunistiques de Gembloux*, 15 : 1-39.

LECLERCQ M., 1991.- Tabanidae (Diptera) de la Bretagne. 3-Addition de trois espèces : *Atylotus loewianus* (Villeneuve), *Tabanus darimonti* Leclercq, *Haematopota csikii* Szilady. *Bulletin de la Société Française de Parasitologie*, 9(2) : 233-236.

LECLERCQ M., 1993.- Tabanidae (Diptera) de la Bretagne. 4-Addition de deux espèces : *Tabanus cordiger* Meigen et *Tabanus regularis* Jaennicke. *Bulletin de la Société Française de Parasitologie*, 11(1) : 119-122.

LECLERCQ M. & DOBY J.-M., 1987.- Introduction à l'étude des Tabanidae (Diptera) de la Bretagne. *Bulletin de la Société Française de Parasitologie*, 5(1) : 145-154.

LE DIVELEC R., 2021.- Sur la présence en France de certaines espèces d'Apoïdes (Hymenoptera, Andrebnidae, Colletidae, Megachilidae, Psenidae). *Bull. Soc. Entomol. Fr*, 126(1) : 103-122.

LE DIVELEC R., CHAPELIN-VISCARDI J.-D. & LARIVIERE A., 2016.- Etude des Sphécides en grandes cultures dans la moitié Nord de la France : apports entomologiques et méthodologiques (Hymenoptera Ampulicidae, Crabronidae et Sphecidae). *L'Entomologiste* 72(2) : 93-110.

LINSENMAIER W., 1959 (a) - Revision der Familie Chrysididae (Hymenoptera) mit besonderer Berücksichtigung der europäischen Spezies. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 32: 1-232

- LINSENMAIER W., 1997 (a) - *Altes und Neues von den Chrysididen. (Hymenoptera, Chrysididae). Entomofauna*, 18(19) : 245-300.
- LINSENMAIER W., 1997 (b) - *Die Goldwespen der Schweiz. Veröffentlichungen aus dem Natur-Museum Luzern*, n° 9, 140 pp
- LIVORY A. & SAGOT P., 2016.- Chalcididae de la Manche : trois nouvelles espèces ! *L'Argiope* 92-93 : 57-61.
- LIVORY A., 2012.- Les Chalcididae de la Manche. Une espèce nouvelle pour la France. *L'Argiope*, 75 : 29-41.
- LOMHOLDT O., 1984.- The Sphecidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomol. Scand.*, 4 [second edition] : 452 pp.
- MALAISE, R., 1937.- A new insect-trap. *Entomologisk Tidskrift*, 58 : 148-60.
- Martinez M., 1986.- Les diptères Stratiomyidae. 2^{ème} partie et fin. *Cahiers de liaison de l'OPIE*, 20(4), n°63 : 3-10.
- MERCIER L., 1921.- Diptères de la côte du Calvados. IIe liste. *Ann. Soc. ent. Belgique*, 61 : 162-164.
- MICHENER C.D., 2007.- *The Bees of the World*. 2nd Edition, John Hopkins University Press, Baltimore : 972pp.
- MICHEZ D. & PATINY S., 2005.- World revision of the oil-collectingbee genus *Macropis* Panzer 1809 (Hymenoptera: Apoidea : Melittidae) with a description of a new species from Laos. *Annales de la Société Entomologique de France*, 41(1) : 15-28.
- MINKIEWICZ R., 1935 - *Myrmosa brunnipes* Lepel. et autres Hyménoptères Aculéates méridionaux ou rares, trouvés en Pologne centrale. *Fragmenta Faunistica Musei Zoologici Polonici*, 2: 189-227.
- MOLITOR A., 1935 - Notizen betreffend Vorkommen, Ökologie und Phaenologie der Chrysididen Niederosterreichs und des Burgenlandes. *Konovia*, XIV: 1-7.
- MONGIN F., 2020.- Application de la méthode Syrph the Net sur une zone humide d'exception. Mémoire de stage de Master 2^e année B2E, parcours Dynamique et Conservation de la Biodiversité, Université de Bourgogne Franche-Comté : 24 pp + annexes.
- NEUMEYER R., 2019.- Vespidae. *Fauna Helvetica* 31. CSCF ed, Neuchâtel (CH) : 381 pp.
- NICOLAS B. & VAGO J.-L., 2018.- Aperçu du peuplement en Hyménoptères d'une zone de dunes grises sur le Mont Saint-Frieux (Pas-de-Calais, France). Suite au numéro 366. *Bull. Soc. Ent. Nord de la Fr.*, 367 : 7-16.
- NIELSEN E.T., 1932.- Sur les habitudes des Hyménoptères aculéates solitaires. I. (Bethyridae, Scolidae, Cleptidae, Psammodontidae). *Ent. Meddelelser*, XVIII: 1-57.
- NIETO A., ROBERTS S.P.M., KEMP J., RASMONT P., KUHLMANN M., GARCIA CRIADO M., BIESMEIJER J.C., BOGUSCH P., DATHE H.H., DE LA RUA P., DE MEULEMEESTER T., DEHON M., DEWULF A., ORTIZ-SANCHEZ F.J., LHOMME P., PAULY A., POTTS S.G., PRAZ C., QUARANTA M., RADCHENKO V.G., SCHEUCHL E., SMIT J., STRAKA J., TERZO M., TOMOZII B., WINDOW J. AND MICHEZ D., 2014.- European Red List of bees. Luxembourg : Publication Office of the European Union : 84pp.
- NIEUWENHUIJSEN H., 2005 - Determinatietabel voor de nederlandse spinnendoders (Hymenoptera Pompilidae). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* n°22, 27-90.
- OEHLKE J. & WOLF H., 1987 - Beiträge zur insekten-fauna der DDR: Hymenoptera - Pompilidae. *Beiträge zur Entomologie*, 37 : 279-390.
- OLSZEWSKI P., WISNIOWSKI B., KOSTRO-AMBROSIK A., PAWLIKOWSKI T. & PIEKARSKA-BONIECKA H., 2013.- *Psenulus meridionalis* Beaumont, 1937, a digger wasp species new to the fauna of Poland (Hymenoptera, Crabronidae). *Fragmenta Faunistica* 56(1) : 39-42.

- PARENT O. (1938). - Diptères Dolichopodides. Faune de France n° 35. Office Central de Faunistique. Fédération Française des Société des Sciences Naturelles. Le Chevalier, Paris : 720 pp.
- PÄRN, M., SOON, V., VALLISOO, T., HOVI, K. & LUIG, J., 2015.- Host specificity of the tribe Chrysidini (Hymenoptera: Chrysididae) in Estonia ascertained with trap-nesting. *European Journal of Entomology*, 112 : 91–99.
- PARRET A., 2019.- Inventaire des Diptères Syrphidés du lac de Grand-Lieu et mise en application de la méthode Syrph The Net. Mémoire de stage de Master2^e année Gestion Evolution Biodiversité, Université de Lille : 48 pp.
- PAUKKUNEN J., BERG A., SOON V., ØDEGAARD F. & ROSA P., 2015.- An illustrated key to the cuckoo wasps (Hymenoptera, Chrysididae) of the Nordic and Baltic countries, with description of a new species. *Zookeys* 548 : 1-116.
- PAULI T., CASTILLO-CAJAS R.F., ROSA P., KUKOWKA S., BERG A., BERGHE E. V.D., FORNOFF F., HOPFENMÜLLER S., NIEHUIS M., PETERS R.S., STAAB M., STRUMIA F., TISCHENDORF S., SCHMITT T. & NIEHUIS O., 2018.- Phylogeny and host associations of cuckoo wasps. Supplementary File 4, 33 pp attachées à : Phylogenetic analysis of cuckoo wasps (Hymenoptera: Chrysididae) reveals a partially artificial classification at the genus level and a species-rich clade of bee parasitoids. *Systematic Entomology*, 44(2) : 322-335 + fichiers annexes.
- PEET R. K., 1974.- The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5 : 285-307.
- PEETERS T.M.J., NIEUWENHUIJSEN H., SMIT J., VAN DER MEER F., RAEMAKERS I.P., HEITMANS W.R.B., VAN ACHTERBERG C., KWAK M., LOONSTRA A.J., DE ROND J., ROOS M. & REEMER M., 2012. De Nederlandse bijen (Hymenoptera: Apidae s.l.). – Natuur van Nederland 11, Naturalis Biodiversity Center & European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden : 544pp.
- PERKINS R.C.L., 1917.- *Pompilus cardui*. *Entomologist's Monthly Magazine* : 11.
- PERNOT-VISENTIN O. & BEAUCOURNU-SAGUEZ F., 1965.- Les Tabanidae (Diptera) de France. *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon*, 43(5) : 142-155.
- PIELOU E.C., 1966.- An introduction to Mathematical Ecology. Witley-Interscience ed., New York : 294 pp.
- POLLET M., 2001.- Dolichopodid biodiversity and site quality assessment of reed marshes and grasslands in Belgium (Diptera: Dolichopodidae). *Journal of Insect Conservation*, 5: 99-116.
- PORTILLO M.R., 2002. Diptera Tabanidae. Fauna Iberica vol. 18. Ramos M.A. et al. eds, Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC, Madrid : 309 pp.
- PULAWSKI W.J., 2003.- Catalog of Sphecidae *sensu lato*. <https://www.calacademy.org/scientists/projects/catalog-of-sphécidae>
- QUINDROIT C., 2019.- Nouvelles espèces de la famille des Limoniidae pour la faune de France. *Invertébrés armoricains, les Cahiers du GRETIA*, 20 : 11-13.
- QUINDROIT C., 2020.- Que sait-on des Scathophagidae (Diptera) dans les Pays de la Loire ? *Anjou-Nature* 7 : 1-6.
- QUINDROIT C., 2021.- Où en est-on sur les Sciomyzidae (Diptera) dans le Maine-et-Loire ? Avec quelques notes sur les autres départements des Pays de la Loire. *Anjou-Nature* 8 : 1-11.
- RAINGEARD J., 1998 - *Les chrysidés de la collection F. Chibaudel (Hymenoptera, Chrysididae)*. *Bulletin de l'Entomologie Tourangelle*, 19(1-2) : 14-21.
- RAYMOND H.L., 1978.- Contribution à l'étude des Tabanidae (Diptera) de Camargue. *La Terre et la Vie*, 32 : 291-303.

- RICHARDS O.W. & HAMM, 1939 - The biology of the British Pompilidae (Hymenoptera). *Transactions of the Society for British Entomology*, 6 : 51-114.
- RICHARDS O.W., 1980.- Scoliidea, Vespoidea and Sphecoidea (Hymenoptera, Aculeata). Handbooks for the identification of British insects 6(3b): 118 pp.
- ROMAN E., 1937.- Sur quelques Arthropodes vulnérants récoltés en Camargue. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 42 (9) : 131-136.
- ROMAN E. & PICHOT J., 1976.- Remarques systématiques et biogéographiques sur quelques Diptères Tabanidae de France et de localités suisses voisines. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 45(9) : 297-303.
- ROSA P., 2004.- *Alcune osservazioni sulle relazioni tra Vegetazione e Crisidi in Italia (Hymenoptera, Chrysididae)*. *Giornale Italiano di Entomologia, Cremona*, 11(52) : 79-90.
- ROSA P., 2005.- I Crisidi (Hymenoptera, Chrysididae) della Romagna. Stato attuale delle conoscenze. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Ferrara*, 6 (2003): 29-40.
- ROSA P., 2006.- *I Crisidi della Valle d'Aosta (Chrysididae)*. *Monografie 6*. Museo Regionale di Scienze Naturali di Saint-Pierre : 400 pp.
- ROSA P., XU Z.-F., 2015.- Annotated type catalogue of the Chrysididae (Insecta, Hymenoptera) deposited in the collection of Maximilian Spinola (1780–1857), Turin. *ZooKeys*, 471: 1-96.
- ROZKOSNÝ, R., 1982.- A Biosystematic study of the European Stratiomyidae (Diptera). Vol. 1. W. Junk, The Hague-Boston-London : 401 pp.
- ROZKOSNÝ, R., 1983.- A Biosystematic study of the European Stratiomyidae (Diptera). Vol. 2. W. Junk, The Hague-Boston-London : 431 pp.
- FRANCO M., ROZKOSNY R. & HAUSER M., 2009.- A review of the soldier flies (Diptera: Stratiomyidae) of Sardinia. *Zootaxa*, 2318 : 507-530.
- SARTHOU J.-P., 2009.- Le piège cornet unidirectionnel, nouveau piège entomologique d'interception. *L'Entomologiste*, 65(2) : 107-108.
- SAURE C., 1998 - Beobachtungen und Anmerkungen zur Wirtsbindung einiger Goldwespenarten im nordostdeutschen Raum (Hymenoptera: Chrysididae: Chrysidinae). *bembiX*, 10: 15-18.
- SCHMID-EGGER C., 2010.- Rote liste der Wespen Deutschland. *Ampulex*, 1 : 5-40.
- SCHMID-EGGER C., 2016.- The *Psenulus pallipes* species group in Central Europe (Hymenoptera, Crabronidae). *Ampulex*, 8 : 34-38.
- SCHMIDT J., 1977 - Die Chrysididen der Türkei, insbesondere Anatoliens. *Linzer Biologische Beiträge*, 9: 91-129.
- SCHMIDT K., 1980.- Materialien zur Aufstellung einer Roten Liste der Sphecidae (Grabwespen) Baden-Württembergs. II. Crabronini. *Veröff. Nat.schutz Landschaftspflege Bad.-Württ.*, 51/52: 309-398.
- SEGUY E., 1926.- Diptères Brachycères (Stratiomyidae, Erinnidae, Coenomyiidae, Rhagionidae, Tabanidae, Codidae, Nemestrinidae, Mydidae, Bombyliidae, Therevidae, Omphralidae). Faune de France n°13. Office Central de Faunistique. Fédération Française des Société des Sciences Naturelles. Le Chevalier, Paris : 188 pp.
- SEGUY E., 1927.- Diptères Asilidae. Faune de France n°17. Office Central de Faunistique. Fédération Française des Société des Sciences Naturelles. Le Chevalier, Paris : 188 pp.
- SEGUY E., 1934.- Diptères Brachycères (Muscidae, Acalypterae et Scatophagidae). Faune de France n°28. Office Central de Faunistique. Fédération Française des Société des Sciences Naturelles. Le Chevalier, Paris : 864 pp.

- SHANNON C.E., 1948.- A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27: 379-423 et 623-656. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- SIMPSON E.H., 1949.- Measurement of diversity. *Nature*, 163 : 688.
- SMISSEN J. V.D., 2003 - Revision der europäischer und türkischen Arten der Gattung *Evagetes* Lepeletier, 1845 unter Berücksichtigung des Geäderabweichungen. Mit zwei spractigem Schlüssel zur Detrmination (Hym. : Pompilidae). *Verh. Ver. Naturw. Heimatforsch. Hamburg*, 42 : 253 pp.
- SOBERON J., JIMENEZ R., GOLUBOV J., & KOLEFF P., 2007.- Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography*, 30(1): 152-160. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04627.x>
- SPEIGHT M.C.D., 2020.- Species accounts of European Syrphidae, 2020. Syrph the Net, the database of European Syrphidae (Diptera), vol. 104. Syrph the Net publications, Dublin : 314 pp.
- SPEIGHT M.C.D. & CASTELLA E., 2020.- StN Database : Content and Glossary of terms, 2020. Syrph the Net, the database of European Syrphidae (Diptera), Vol. 107. Syrph the Net publications, Dublin : 98 pp.
- STECKEL J., WESTPHAL C., PETERS M.K., BELLACH M., ROTHENWOEHRER C., ERASMI S., SCHERBER C., TSCHARNTKE T. & STEFFAN-DEWENTER I., 2014.- Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biological Conservation*, 172 : 56-64.
- STUBBS A.E. & DRAKE M., 2014 (2^e edition). British soldierflies and their allies : an illustrated guide to their identification and ecology. British Entomological and Natural History Society ed., Reading : 528 pp.
- STUKE J.H., 2006.- *Thecophora pusilla* auct. - ein Artenkomplex. *Beitr. Ent.*, 56(2) : 269-279.
- SUMNER D.P., 2021.- Biogeography, population dynamics and status of *Micropeza lateralis* Meigen, 1826 (Diptera, Micropezidae) in Europe. Organiser UK Recording Scheme: Stilt & Stalk Flies (Micropezids and Tanypezids) : 11 p. [article non publié, en ligne : <https://www.researchgate.net/publication/>].
- TISSOT B., MAZUEZ C., CLAUDE J. & GENS H., 2015.- Plan de gestion 2016 –2025 de la Réserve Naturelle du lac de Remoray. Les amis de la réserve naturelle du lac de Remoray, Labergement-Sainte-Marie : 148pp.
- TRAUTMANN W., 1927 - Die Goldwespen Europas. Uschman, Weimar. 194pp.
- TRAUTMANN W., 1930 - Fam. Chrysididae. In: Schmiedeknecht (Ed.). Die Hymenopteren Nord und Mittel Europas. Jena. 1062 pp.
- TUSSAC H. & CHEVIN H., 2003.- Contribution à la connaissance des Hyménoptères du département de la Manche : les Eumenidae(Eumènes,Odynères). *L'Argiope*, 40 : 38-47.
- VALA J.C., 1989.- Diptères Sciomyzidae euroméditerranéens. Faune de France n°72. Fédération Française des Société des Sciences Naturelles, Paris : 300 pp.
- VAN VEEN M. P., 2004.- Hoverflies of Northwest Europe : identification keys to the Syrphidae. KNNV Publishing, Utrecht : 256pp.
- VANAPPELGHEM C., VANDEWEGHE R., DEBAIVE N., CLAUDE J., DUSSAIX C., GARRIGUE J., GAUDET S., LANGLOIS D., MAILLET G., SARTHOU V., SARTHOU J.-P., SOISSONS A., SPEIGHT M., TISSOT B., TOP D., TOURDIAT S. & VALLET A., 2020.- Guide technique de mise en œuvre d'une étude Syrph the Net. Retours d'expérience de l'Atelier du groupe inter-réseaux Syrphes. Réserves naturelles de France : 121pp.
- VEPREK D. & STRAKA J., 2007.- Apoidea: Spheciformes (kutilky), *Acta Emtomologica Musei Nationalis Pragae*, supp. 11 : 191-239.

- WAHIS R., 2005 - Sur quelques Pompilides nouveaux ou rares en France avec description d'un Dipogon nouveau : *Dipogon fonfria* sp. n. et présence du genre *Telostegus* Costa (Hymenoptera : Pompilidae). *Notes fauniques de Gembloux*, 58 : 37-56.
- WESTRICH, P., 1980.- Die Stimmen (Hymenoptera Aculeata) des Tübinger Gebietes mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergs. *Veröff Nat.schutz Landschaftspflege Bad-Württ.*, 51/52: 601-680.
- WIESBAUER H., ROSA P. & ZETTEL H., 2020.- *Goldwespen mitteleuropas*. Ulmer, Stuttgart, Germany : 256 pp.
- WISNIEWSKI B., 2009 - Spider-hunting wasps (Hym. : Pompilidae) of Poland. Ojcow National Park, Poland : 432 pp.
- WITHERS P. & CLAUDE J., 2021.- Les Psilidae de France (Diptera : Acalyptrata) : checklist et clés de détermination des genres et des espèces. *Naturae*, 9 : 115-135.
- WITHERS P., 2014.- Le marais de Lavours, une zone humide majeure pour la faune des diptères. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, hors-série 3 : 153-168.
- WOLF H., 1971.- Prodrömus der Hymenopteren der Tschechoslowakei, pars 10 : Pompiloidea. *Acta faunistica entomologica Musei Nationalis Pragae*, 14 (Supplement 3) : 1-76.
- WOLFF D., GEBEL M. & GELLER-GRIMM F., 2018.- Die Raubfliegen Deutschlands. Entdecken - Beobachten - Bestimmen. Quelle & Meyer : 339 pp.