

Étude des facteurs de mortalité dans une population de *Gerris remigis* Say (Heteroptera)

Autor(en): **Matthey, Willy**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **49 (1976)**

Heft 3-4

PDF erstellt am: **25.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-401820>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Etude des facteurs de mortalité dans une population de *Gerris remigis* Say (Heteroptera)

WILLY MATTHEY

Institut de Zoologie, Rue Emile Argand 11, CH-2000 Neuchâtel

Study of the mortality factors affecting a population of Gerris remigis SAY (Heteroptera) - The author has studied the annual cycle of a population of *Gerris remigis* SAY living on beaverponds in the region of Kananaskis (Alberta, Canada). During one generation less than 1% of the potential population (=number of eggs layed) reaches the mature adult stage. Since there are no known natural enemies, control of the population results mainly from winter mortality of the adults and from cannibalism, the latter acting mainly at the level of the larvae. The intensity of this mechanism of selfregulation varies in an inverse relationship with food availability. The presence of spatial refuges on the ponds favours survival of the young larvae.

Le Centre de recherches de Kananaskis (Environmental Sciences Centre Kananaskis, Université de Calgary, Alberta, Canada) a axé pendant plusieurs années une partie de son activité sur l'écologie d'un ensemble de cinq étangs à castors, qui ont été décrits par PRITCHARD et HALL (1971). Les recherches ont porté soit sur la communauté benthique dans son ensemble (HODKINSON, 1975), soit sur des organismes bien précis: *Tipula sacra* ALEXANDER (PRITCHARD et HALL, op. cit.; HALL et PRITCHARD, 1975), *Sialis cornuta* ROSS. (LEISCHNER et PRITCHARD, 1973; PRITCHARD et LEISCHNER, 1973), *Ptychoptera lenis lenis* OSTEN SACKEN (HODKINSON, 1973). C'est dans ce même cadre que nous avons abordé l'étude de *Gerris remigis* SAY. Plusieurs aspects de la biologie et de l'écologie de cette espèce ont été étudiés précédemment (MATTHEY, 1974, 1975, 1976), mais les facteurs de mortalité qui interviennent au cours des différents stades de développement pour maintenir d'une année à l'autre des effectifs comparables d'adultes reproducteurs n'ont pas encore été évoqués. C'est ce que nous nous proposons de faire dans la présente publication.

METHODES

Les recherches ont été effectuées sur deux des cinq étangs mentionnés ci-dessus: le Billabong et l'East Pond. Leurs dimensions sont suffisamment restreintes (surfaces respectives 59 et 119 m²) pour qu'il soit possible de marquer la totalité des adultes et de dénombrer les larves avec une précision satisfaisante. L'observation in situ est relativement aisée et a joué un rôle important dans ce travail. L'expérimentation a été effectuée en laboratoire sur la base des observations de terrain.

Les méthodes d'échantillonnage, de marquage et d'élevage ont été décrites précédemment (MATTHEY, op. cit.).

DONNEES DEMOGRAPHIQUES

En élevage, une femelle pond en moyenne 6 œufs par jour durant sa période de reproduction. Les 40 femelles observées au printemps 1971 sur le Billabong se sont reproduites en moyenne pendant 41 jours sur cet étang. Si leur fertilité est aussi grande dans le terrain qu'en laboratoire, ce sont près de 10000 œufs qui ont été pondus. Au total, 613 adultes ténéraux en sont issus et ont été marqués jusqu'à l'hiver. La mortalité au niveau des œufs et des larves s'élève par conséquent à près de 94% par rapport au nombre initial d'œufs. Au sein de la population d'adultes, la dispersion estivale et la mortalité hivernale réduisent ce nombre à 137 individus reproducteurs qui réapparaissent au printemps 1972. La dispersion printanière ramène ce nombre à 66 sur le Billabong. La population reproductrice en place représente de ce fait moins de 1% de la population potentielle. Cette proportion se retrouve en gros d'une année à l'autre.

MORTALITE AU NIVEAU DES ŒUFS

Les observations portent sur 1678 œufs pondus en laboratoire d'avril à juin par six femelles capturées dans le terrain à leur sortie de diapause hivernale. Ces œufs ont été conservés avec leur substrat (pierres ou planchettes) dans des cristallisoirs sans aérateurs où l'eau était changée tous les deux jours. Selon les pontes (ponte = quantité d'œufs pondus en une fois par une femelle), le nombre d'œufs non embryonnés varie de 0 à 30% (en moyenne 15,6%). Les champignons se développent de préférence sur ces derniers, mais ils occasionnent aussi un certain taux de mortalité parmi les œufs embryonnés (Tableau 1). Ce taux est probablement plus élevé en laboratoire que dans le terrain, de même que le nombre d'œufs non fécondés (BRINKHURST, 1966).

Tableau 1: Mortalité des œufs en laboratoire.

Nombre d'œufs observés	1678	100 %
Oeufs non fécondés	262	15,6 %
Oeufs embryonnés tués par les champignons	64	3,8 %
Embryons malformés	27	1,6 %
Eclosions	1325	79 %

En ce qui concerne la prédation, des expériences effectuées en laboratoire montrent que seuls des Coléoptères de la taille de *Graphoderus occidentalis* (HORN) et *Acilius semisulcatus* AUBÉ ont des mandibules assez puissantes pour entamer les œufs. Ces derniers sont attaqués seulement quand les autres sources de nourriture sont insuffisantes. Dans ce cas, un individu de *G. oc-*

cidental a mangé 13 œufs en 19 jours. Les Coléoptères plus petits, comme *Agabus austini* SHARP et *Ilybius angustior* GYLL., ne peuvent entamer le chorion. Ils détachent toutefois les œufs de leur support et les font tomber sur le fond.

Dans l'ouest du continent nord américain, *Patasson gerrisophaga* (DOUTT) (Chalcidoidea, Mymaridae) semble être le seul parasite des œufs de *G. remigis* (USINGER, 1968). Pour notre part, nous n'avons pas constaté de parasitisme dans les pontes recueillies dans le terrain et élevées en laboratoire.

MORTALITE AU NIVEAU DES LARVES

Mortalité résultant de l'éclosion sous l'eau

Du fait de la position des œufs (MATTHEY, 1975), les larves L.1 sont immergées à l'éclosion. Un petit nombre d'entre elles (0,3% en laboratoire) ne parviennent pas à se libérer complètement et meurent en cours d'éclosion.

Dans la grande majorité des cas, lorsque les larves se sont dégagées, elles nagent au hasard dans n'importe quelle direction. L'observation montre qu'elles peuvent alors être la proie de prédateurs de la taille de *Agabus austini*.

La larve sur le point d'émerger aborde la surface par sa face ventrale; elle ramène ses pattes postérieures en avant et, par un violent renversement, rompt la tension superficielle. Elle est sèche au sortir de l'eau et immédiatement active. Lorsque son premier effort est infructueux, elle effectue quatre ou cinq de ces mouvements à la suite. En cas d'insuccès, elle reprend sa nage au hasard. Ses chances d'émerger deviennent alors très faibles, bien qu'une L.1 immergée puisse survivre jusqu'à dix-huit heures. Lorsque la larve est mouillée à l'émersion, elle reste collée sur l'eau. Elle tente alors de sécher ses pattes en les soulevant l'une après l'autre, puis elle essaie de détacher son corps de la surface. Ses chances de survie sont faibles dans la nature, car toute larve qui présente un handicap est rapidement tuée par les autres larves de *Gerris*.

L'obstacle principal à l'émersion des larves est la présence d'un film sur l'eau, dû soit à des dépôts de pollen, soit à des développements bactériens. Le fait a été constaté non seulement en laboratoire, mais aussi dans le terrain. Sur le Billabong, une épaisse couche de pollen a pu être observée du 29 mai au 9 juin 1971, date à laquelle la pluie a nettoyé la surface de l'eau. Un jour plus tard, les premières L.1 sont apparues sur cet étang. Par comparaison, sur l'East Pond et le Lower Pond, qui sont traversés par des courants et où, par conséquent, la couche de pollen ne peut se former, les premières L.1 ont été observées les 2 et 5 juin, soit de cinq à huit jours plus tôt. Ce décalage n'est pas dû à une différence de température entre les étangs, car, à ce point de vue, le Billabong est plus favorable. Il est permis de supposer que les éclosions dans ce dernier étang ont commencé au moins aussi tôt que dans les autres, mais que toutes les L.1 écloses jusqu'au 10 juin sont mortes noyées pour n'avoir pu émerger à travers la couche de pollen.

Une surface propre est donc un facteur favorable, de même que la présence de vaguelettes ou de faibles courants au sein de la masse d'eau. On constate en effet que, dans les cristallisoirs avec aérateurs, qui reproduisent le mieux les conditions naturelles, les émersion sont nettement plus nombreuses

par rapport au nombre d'œufs que dans les récipients sans aérateurs, donc sans mouvements d'eau (Tableau 2).

Tableau 2: Influence des mouvements d'eau et de la présence d'un film bactérien sur l'émersion des larves L1.

	Nb. d'œufs embryonnés	Eclosions réussies	Larves noyées	Emersions normales
Bac avec aérateur. Eau propre en surface	101	100	0	100
Bac sans aérateur. Eau propre en surface	109	107	50	57
Bac sans aérateur. Film bactérien à la surface de l'eau	14	12	12	0

Mortalité due aux facteurs climatiques

Dans la région de Kananaskis, les larves écloses dans la seconde moitié d'août n'atteignent pas l'état adulte avant l'hiver qui commence vers la fin de septembre. Il faut admettre que celles qui échappent aux effets du cannibalisme n'entrent pas en diapause et qu'elles sont tuées par le froid, car aucune d'entre elles n'est jamais retrouvée au printemps suivant. Nous avons montré l'importance de ce fait dans la répartition de *G. remigis* en altitude (MATTHEY, 1976).

Cannibalisme

Généralités

Le cannibalisme est une forme de prédation, à la nuance près que proies et prédateurs appartiennent à la même espèce. Il représente un mécanisme d'autorégulation efficace. On pourrait même y voir une forme particulière de comportement social qui réduit le nombre d'individus avant que le manque de nourriture n'affecte l'ensemble de la population (Fox, 1975 b). Chez les Hétéroptères aquatiques, il est en effet possible de montrer (Fox, op. cit.; MATTHEY, 1974) que lorsque la nourriture est abondante, l'intensité du can-

nibalisme reste faible, et qu'elle augmente dans la mesure où les proies à disposition deviennent plus rares.

Les insectes qui tombent sur l'eau des étangs et qui constituent le régime alimentaire normal des Gerris sont préférés probablement parce que faciles à tuer. Les larves de Gerris en cours de mue ou malformées représentent également des proies aisément maîtrisables. Par contre, les larves en conditions normales sont plus difficiles à capturer, et c'est seulement en cas de disette qu'elles sont activement et systématiquement chassées par les individus plus forts et plus âgés.

Modalités du cannibalisme

- Entre larves de même stade

Lors de l'éclosion d'une ponte en laboratoire, on observe parmi les jeunes L.1 quelques individus plus actifs que les autres, de taille légèrement plus forte et qui, de ce fait, sont mieux aptes à se nourrir (nourriture fournie en laboratoire: drosophiles), marquant même une tendance à accaparer les proies. La durée du premier stade, pour ces individus, est plus courte que la moyenne (Tableau 3). Dès qu'ils ont atteint le stade L.2, avec un ou deux jours d'avance sur les autres, ils deviennent capables d'exercer une prédation sur les larves moins avancées dans leur développement, particulièrement au moment de la mue L.1-L.2. Dans 84% des cas observés, ces individus ont un développement complet plus rapide que la moyenne. Le cannibalisme est faible entre eux.

Tableau 3: Durée de développement des larves L1 issues d'une même ponte.

Température de l'élevage (°C)	8	13,5	20
Nb. de larves en expérience	26	20	51
Durée moyenne du développement (j.)	29	13	4,6
Nb. de larves ayant une avance dans leur développement :			
de 1 j sur la moyenne	5	4	21
de 2 j " " "	3	4	2
de plus de 2 j "	4	0	0
Nb. de jours entre la première et la dernière mue L.1 - L.2 parmi les larves en expérience	8	5	4

-Entre les différents stades

Les éclosions commencent en juin et se poursuivent jusqu'en septembre. Ce fait, ajouté aux variations individuelles dans la durée des stades larvaires, a pour conséquence la présence simultanée de plusieurs stades de développement sur les étangs dès la fin du mois de juin.

Sur les étangs, les différentes classes d'âge occupent des zones distinctes, ce qui réduit les contacts entre elles et diminue l'intensité du cannibalisme pratiqué par les L.5 et les adultes aux dépens des deux premiers stades (Tableau 4). L.1 et L.2 sont localisées dans les endroits peu profonds, encombrés de débris de bois ou colonisés par une végétation dense (zones-refuges). On les trouve aussi souvent à l'extrême limite de l'eau, et elles se montrent même capables de grimper aux herbes et d'y demeurer suspendues. Les stades L.5 et adulte recherchent également le voisinage de la rive, mais ils se regroupent de préférence dans les zones dégagées ou à végétation clairsemée. Ils ne parcourent le centre des étangs que lorsqu'ils sont à la recherche de proies. Les larves L.3 et L.4 ont une localisation mixte. Elles ont tendance à quitter les zones-refuges pour s'aventurer en eau libre. Elles deviennent ainsi vulnérables, car elles pénètrent dans le territoire occupé par les individus plus âgés. C'est à leur niveau principalement que s'établit dans le terrain un effet de barrage visible sur les pyramides d'âges de la population (MATTHEY, 1976).

Tableau 4: Répartition de *Gerris remigis* sur le Billabong, par catégories d'âges.

	L. 1+2	L. 3+4	L. 5 + Adultes
Zones-refuges	85 %	46 %	2 %
Etang moins zones-refuges	15 %	54 %	98 %

- Influence d'une espèce compétitrice

En conditions normales, aucune des autres espèces prédatrices présentes sur ou dans les étangs n'est assez abondante pour entrer en compétition avec *G. remigis*, à une exception près. En effet, chaque année, dans la seconde moitié d'août, *Notonecta kirbyi* HUNG. forme dans nos stations des populations temporaires importantes au moment de ses migrations. *G. remigis* et *N. kirbyi* sont en compétition directe pour la nourriture sans que, selon nos observations, une des deux espèces soit prédatrice de l'autre. Mais il faut relever que lorsque *G. remigis* et *N. kirbyi* se disputent une proie, c'est généralement la seconde qui l'emporte. En outre, par leurs arrivées et leurs envols incessants, les Notonectes introduisent dans les stations un facteur de perturbation notable pour les organismes de surface.

Cette situation est particulièrement marquée sur l'East Pond. Parallèlement à l'augmentation du nombre de Notonectes, on assiste au départ d'une partie de la population adulte de *G. remigis* qui quitte l'East Pond et se déplace sur des étangs voisins plus favorables. On remarque également une diminution anormale des larves, ce qui traduit une augmentation du cannibalisme due à la raréfaction de la nourriture, principalement aux dépens des larves âgées. Les adultes restants sont repoussés dans les zones-refuges normalement occupées par les jeunes larves seulement. Tous les stades se trouvent ainsi superposés, ce qui provoque une nouvelle intensification du cannibalisme, aux dépens des deux premiers stades surtout (Fig. 1).

Nb. d'insectes

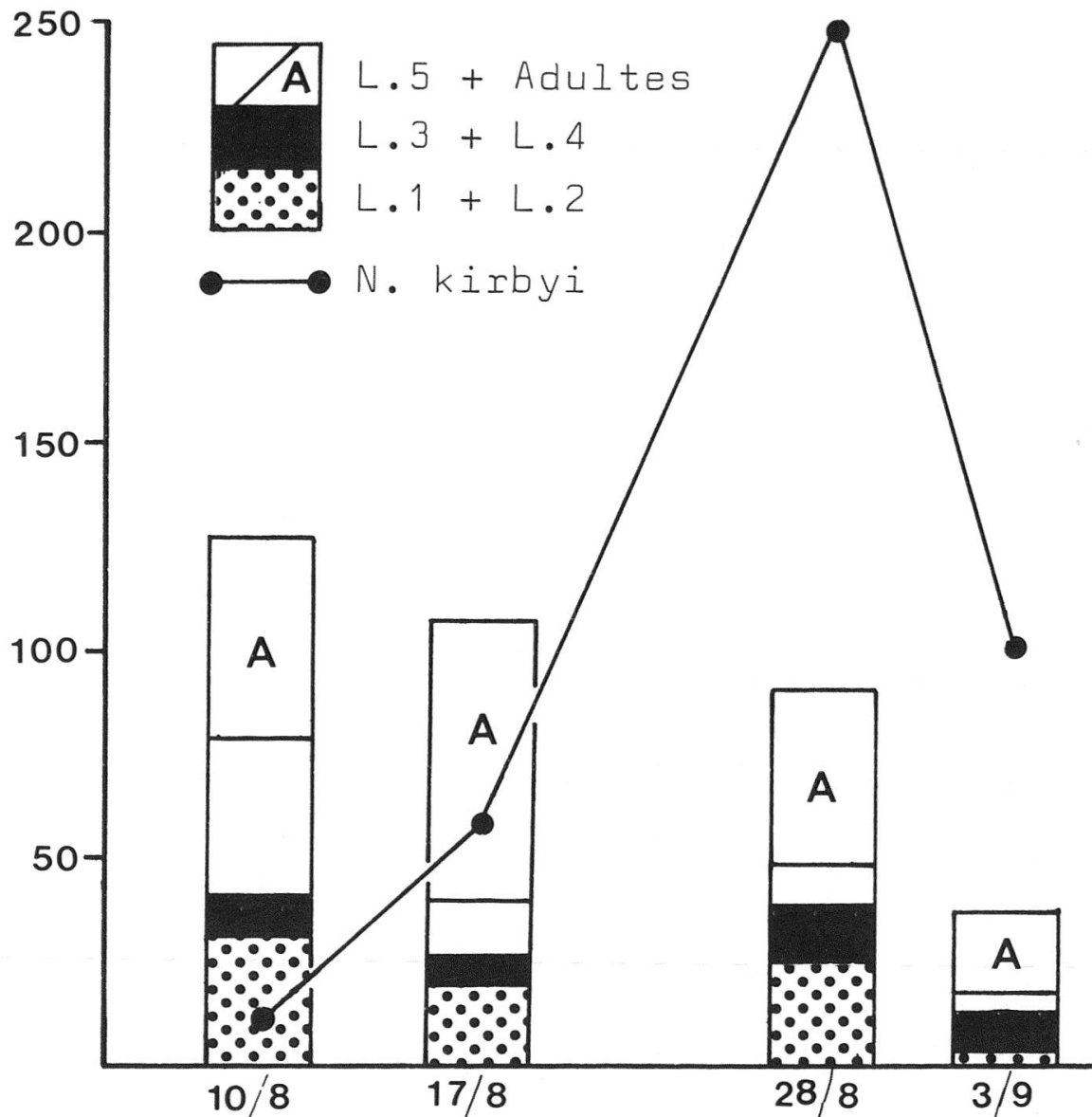


Fig. 1: Effectifs comparés de *G. remigis* et de *N. kirbyi* sur l'East Pond.

MORTALITE AU NIVEAU DES ADULTES

Les Vertébrés prédateurs de Gerris mentionnés dans la littérature (HORION, 1936; CALLAHAN, 1974) n'ont pas d'action perceptible sur nos populations.

Selon Fox (1975 a), *G. remigis* constitue une proportion non négligeable de la nourriture de *Notonecta hoffmani* HUNG., ce qui ne semble pas être le cas avec *N. kirbyi*.

Le cannibalisme, essentiellement au moment de la mue imaginale ou immédiatement après, entraîne la mort de 0,5 à 1% des adultes en laboratoire. Cette proportion peut devenir plus importante dans le terrain.

C'est la mortalité hivernale qui provoque les plus grandes pertes, 62,5% du total des adultes marqués ou 73,3% des individus entrés en diapause (MATTHEY, 1974).

Chez les vieux adultes des deux sexes, on observe une forte résorption de la musculature thoracique. Ils deviennent de ce fait incapables de se soutenir normalement sur l'eau et éprouvent de grandes difficultés à se déplacer. Les observations de laboratoire, ainsi que les cadavres d'adultes retrouvés dans les étangs, montrent que la plus grande partie d'entre eux se noient à la fin de la période de reproduction.

DISCUSSION

Dans le terrain, deux facteurs indépendants de la densité peuvent provoquer de sévères réductions d'effectifs dans les populations étudiées. Le plus important d'entre eux est incontestablement la mortalité hivernale, qui entraîne la disparition de toutes les larves en début d'hiver et qui atteint 73,3% du nombre d'adultes entrés en diapause sur les bords du Billabong. Cette proportion est plus faible sur l'East Pond (47,7%). Ces pourcentages se retrouvent en gros d'une année à l'autre, car les populations d'adultes ténéaux et de reproducteurs se sont maintenues à des niveaux comparables trois années de suite (1970 à 1972).

En second lieu, il faut considérer la mortalité à l'émersion. Elle n'entre en ligne de compte que sur les étangs plus ou moins stagnants, en l'occurrence sur le Billabong. Si les dépôts de pollen sur l'eau, qui en sont la cause principale, se maintiennent longtemps en l'absence de pluie et de vent, ils peuvent provoquer une mortalité certainement importante parmi les L.1, bien qu'elle soit difficile à estimer. Cette action est cependant limitée dans le temps, puisque les éclosions se poursuivent sur une dizaine de semaines environ, alors que les dépôts de pollen se maintiennent au maximum deux semaines sur l'eau.

C'est le cannibalisme, facteur dépendant de la densité, qui détermine effectivement le niveau des populations de *G. remigis*. Nos étangs sont des milieux relativement fermés où la forme aptère de cette espèce constitue jusqu'à 98% de la faune prédatrice de surface. Ces populations ne sont contrôlées par aucun prédateur ou parasite, si bien que leur ajustement à la capacité du milieu est nécessairement le fait d'un mécanisme compensatoire d'autorégulation: le cannibalisme, qui agit essentiellement au niveau des larves. La quantité de nourriture à disposition et la diversité de l'habitat sont les deux facteurs principaux qui déterminent son intensité. La sous-alimentation n'agit pas directement sur les Gerris, et peu d'entre eux meurent de faim; elle intervient par l'intermédiaire du cannibalisme qui s'intensifie à mesure que la nourriture se raréfie, ce qui diminue le nombre de prédateurs dans la population et réduit du même coup la pression sur les ressources alimentaires du milieu. On est conduit à admettre que les individus survivants ne souffrent pas de disette. La diversité de l'habitat est un facteur essentiel à la survie des premiers stades larvaires. Jusqu'au début de juillet, les larves L.1 et L.2 occupent l'ensemble des rives de l'étang, mais à mesure que les stades plus âgés apparaissent, elles sont refoulées dans les zones-refuges. La ségrégation topographique entre stades jeunes et stades âgés devient très nette dès la fin de juillet. Elle détermine deux niveaux principaux dans le cannibalisme, d'abord au sein des peuplements de jeunes larves regroupées dans les zones-refuges,

puis aux dépens des L.3 et L.4 que leur comportement expose à l'action prédatrice des individus plus âgés. L'intensité maximum s'observe quand tous les stades se trouvent mélangés, c'est-à-dire lorsque les individus âgés sont repoussés dans les zones-refuges par une espèce compétitrice comme *N. kirbyi*.

Les adultes se reproduisent jusqu'à fin juillet, et on observe l'apparition des larves L.1 jusqu'à mi-août, voire, selon les années, jusqu'en septembre. Ces larves tardives, dont le développement est ralenti par l'abaissement de la température en fin de saison, n'ont aucune chance d'atteindre l'état adulte avant l'hiver. Elles ne représentent plus, pour l'espèce, qu'une réserve de nourriture à disposition des derniers adultes actifs.

Le cannibalisme au sein d'une même classe d'âge a non seulement pour effet de réduire la population, mais il prend aussi une valeur sélective indéniable.

REMERCIEMENTS

Ces recherches ont pu être réalisées grâce à une subvention du Conseil national de la Recherche du Canada. Je remercie le Dr. J.B. CRAGG, Killam Memorial Professor et ancien Directeur du Centre de Kananaskis, pour l'intérêt qu'il a manifesté à l'égard de ce travail. Je remercie également le Dr. G. PRITCHARD qui m'a apporté son aide sous de multiples formes, ainsi que M. C. JAMES, qui a poursuivi l'observation des populations après mon départ.

RESUME

L'auteur a étudié l'évolution annuelle d'une population de *Gerris remigis* SAY vivant sur des étangs à castors près de Kananaskis (Alberta, Canada). Au cours d'une génération, les adultes reproducteurs représentent moins de 1% de la population potentielle (= nombre d'œufs pondus). En l'absence de prédateurs, le contrôle de la population est dû principalement à deux facteurs de mortalité: la mortalité hivernale des adultes et le cannibalisme. Ce dernier agit surtout au niveau des larves et représente un mécanisme d'autorégulation dont l'intensité varie en raison inverse de l'abondance de nourriture. La présence de zones-refuges sur les étangs favorise la survie des premiers stades larvaires.

BIBLIOGRAPHIE

- BRINKHURST, R.O. 1966. *Population dynamics of the large pond skater Gerris najas Degeer* (Hemiptera - Heteroptera). J. Anim. Ecol. 35: 13-25.
- CALLAHAN, J.R. 1974. *Observations on Gerris incognitus and Gerris gillettei* (Heteroptera: Gerridae). Proc. Ent. Soc. Washington 76: 15-21.
- FOX, L.R. 1975 a. *Some demographic consequences of food shortage for the predator Notonecta hoffmanni*. Ecology 56: 868-880.
- FOX, L.R. 1975 b. *Factors influencing cannibalism, a mechanism of population limitation in the predator Notonecta hoffmanni*. Ecology 56: 933-941.
- HALL, H.A. & PRITCHARD, G. 1975. *The food of larvae of Tipula sacra Alexander in a series of abandoned beaver ponds (Diptera: Tipulidae)*. J. Anim. Ecol. 44: 55-65.
- HODKINSON, I.D. 1973. *The immature stages of Ptychoptera lenis lenis (Diptera: Ptychopteridae) with notes on their biology*. Can. Ent. 105: 1091-1099.
- HODKINSON, I.D. 1975. *A community analysis of the benthic insect fauna of an abandoned beaver pond*. J. Anim. Ecol. 44: 533-551.
- HORION, A. 1936. *Käfer aus Forellenmagen*. Entomol. Blätter 32: 37.
- LEISCHNER, T.G. & PRITCHARD, G. 1973. *The immature stages of the alderfly Sialis cornuta (Megaloptera: Sialidae)*. Can. Ent. 105: 411-418.

- MATTHEY, W. 1974. *Contribution à l'écologie de Gerris remigis Say sur deux étangs des Montagnes Rocheuses*. Bull. Soc. Ent. Suisse 47: 85-95.
- MATTHEY, W. 1975. *Observations sur la reproduction de Gerris remigis Say (Hemiptera, Heteroptera)*. Bull. Soc. Ent. Suisse 48: 193-198.
- MATTHEY, W. 1976. *Observations sur l'écologie de Gerris remigis Say (Heteroptera): durée de développement larvaire et colonisation de différents types d'étangs dans les Montagnes Rocheuses canadiennes (Alberta)*. Revue suisse Zool. 83 (2): 405-412.
- PRITCHARD, G. & HALL, H.A. 1971. *An introduction to the biology of crane flies in a series of abandoned beaver ponds, with an account of the life cycle of Tipula sacra Alexander (Diptera: Tipulidae)*. Can. J. Zool. 49: 467-482.
- PRITCHARD, G. & LEISCHNER, T.G. 1973. *The life history and feedings habits of Sialis cornuta Ross in a series of abandoned beaver ponds (Insecta: Megaloptera)*. Can. J. Zool. 51: 121-131.
- USINGER, R.L. 1968. *Aquatic insects of California*. Univ. of Calif. Press, Berkeley et Los Angeles, 508 p.