



Université Mohammed Seddik Benyahia- Jijel
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département des sciences de l'environnement et des
sciences agronomiques.

جامعة محمد الصديق بن يحيى- جيجل
كلية علوم الطبيعة و الحياة
قسم علوم المحيط و العلوم الزراعية.

Thèse

Présentée par

GUEBAILIA Amina

Pour l'obtention du diplôme de

Doctorat en Sciences

Filière : **Ecologie et environnement**

Thème

**Comportement et succès reproducteur des Libellulidae (genres
Crocothemiset Trithemis) (Odonata : Anisoptera) dans les milieux
lentiques du bassin versant de la Seybouse**

Soutenu publiquement le **09/ 03/ 2017** devant le jury composé de :

Président :	M. LEGHOUCI Essaid	Pr. Université de Jijel
Directeur de thèse :	M. HOUHAMDI Moussa	Pr. Université de Guelma
Co-Directeur de thèse :	M. MAYACHE Boualem	Pr. Université de Jijel
Examineurs	M. MOULAI Riad	Pr. Université de Bejaia
	M. OUAKID Mohamed-Laid	Pr. Université d'Annaba
	M. BOUNAMOUS Azzedine	M.C.A. Université de Mila

Année universitaire : 2016/2017

Numéro d'ordre :....

Remerciements

Je remercie le bon Dieu, grand miséricordieux de m'avoir donné la patience, le courage et la volonté pour réaliser ce travail.

Au terme de ce travail, je tiens à exprimer ma gratitude et présenter mes vifs remerciements à tous ceux qui ont participé de près ou de loin à sa réalisation. Nous rendons un hommage particulier :

*Au président de jury Monsieur **Leghouchi Essaid**, professeur à l'Université de Jijel qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury.*

*A monsieur **Moulai Riad**, professeur à l'Université de Bejaia, à Monsieur **Ouakid Mohamed-Laid** professeur à l'Université d'Annaba, et à monsieur **Bounamous Azzedine**, maitre de conférences à l'Université de Mila pour l'honneur qu'ils me font d'avoir bien voulu accepter d'examiner ce travail.*

*A mon directeur de thèse, monsieur **Houhamdi Moussa** professeur à l'Université de Guelma l'homme de toutes les situations, malgré ses nombreuses obligations et mon co-directeur de thèse, monsieur **Mayache Boualem** professeur à l'Université de Jijel pour l'honneur qu'ils me font d'avoir acceptés de diriger ce travail.*

Un grand merci à toi, Rassim Khelifa pour toute l'aide que tu m'as apportée.

Le travail de terrain n'aurait jamais eu lieu sans l'aide de plusieurs personnes qui sont : Rassim Khelifa, Rabah Zehsa, Hichem Amari, Amin Kahalerras, Nadia Bouiedda, Saida Hadjoudj, Sana Hadjadji et Nedjwa

Boucenna. Qu'ils soient vivement remerciés.

Je remercie, Ahlem, Nour, Nawat, Sihem, Anissa et Zinette pour leur gentillesse et leur générosité.

Je tiens à remercier toute l'équipe du laboratoire LBEE Université 8 Mai 1945 de Guelma.

Enfin, je remercie tous les autres personnes que je n'ai pas citées mais à qui je pense aussi.

Amina Guebailia

Dédicaces

*Je dédie ce travail à mes plus chers êtres au monde, mes parents pour
leur soutien moral et matériel durant toutes mes études.*

A mes frères Hichem et Hassen

A mes sœurs Nabila, Khadidja et Aicha

A ma nièce Meryouma et mes neveux Oussama et Wassim

*A tous mes proches, Mohammed Beloucif et sa famille en particulier
reçoivent une avalanche de bisous.*

A monsieur Rachid Menai qui nous a quittés très tôt

*Et à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin pour que ce projet
soit possible...*

Amina Guebailia

TABLE DES MATIÈRES

Liste des figures

Liste des tableaux

Introduction générale 1

Première partie : Synthèse bibliographique

Chapitre I: Généralités sur les odonates

1. Généralités sur les odonates	5
1. 1. Evolution des odonates	5
1. 2. Systématique et classification	6
1. 2. 1. Les Anisoptères	6
1. 2. 2. Les Zygoptères	7
1. 2. 3. Les Anisozygoptères	8
1. 3. Classification et présentation sommaire de la famille des Libellulidae	9
1. 3. 1. Les caractères d'identification des Libellulidae	10
1. 3. 1. 1. Larves et Exuvies	10
1. 3. 1. 2. Adulte	12
1. 4. Diversité et biogéographie des odonates	14
1. 4. 1. Libellules du bassin Méditerranéen	15
1. 5. Morphologie	17
1. 5. 1. Le stade larvaire	17
1. 5. 2. Le stade adulte « Imago »	19
1. 5. 2. 1. La Tête	19
1. 5. 2. 2. Le thorax	20
1. 5. 2. 3. L'abdomen	20
1. 6. Biologie	22
1. 6. 1. Le développement post-embryonnaire	22
1. 6. 1. 1. Le stade œuf	22
1. 6. 1. 2. Le stade larvaire	25
1. 6. 2. La mue imaginale	26
1. 6. 2. 1. Le sex ratio à l'émergence	28

1. 6. 2. 2. La période de l'émergence	28
1. 6. 2. 3. Les risques	28
1. 6. 2. 4. Le record de distance d'émergence	29
1. 6. 3. La maturation sexuelle	29
1. 6. 4. Le comportement reproducteur	30
1. 6. 4. 1. L'accouplement	30
1. 6. 4. 2. La sélection sexuelle	31
1. 6. 4. 3. La formation du tandem	32
1. 6. 4. 4. La compétition spermatique	32
1. 6. 4. 5. Le retrait du sperme rival	32
1. 6. 4. 6. L'adaptation post-copulatoire	33
1. 7. Dispersion et Migration	34
1. 7. 1. La dispersion	34
1. 7. 2. La migration	34
1. 8. Le réchauffement climatique et les odonates	35
1. 9. Parasitisme et la prédation	36
1. 9. 1. Parasitisme	36
1. 9. 1. 1. Le parasitisme des œufs	36
1. 9. 1. 2. Le parasitisme des larves et des adultes	36
1. 9. 2. Prédation	37
1. 10. Régime alimentaire	38
1. 11. Habitat	38

Deuxième partie : Etude expérimentale

Chapitre II : Description de la zone d'étude

2. Description de la zone d'étude	40
2. 1. Présentation de la région de Guelma	40
2. 1.1. Le Bassin versant de la Seybouse	40
2. 1. 2. Le Sous bassin de Guelma (Zone d'étude)	41
2. 2. Le couvert végétal	42

2. 3. Hydrologie	42
2. 4. La présentation du site d'étude	43
2. 4. 1. La mare Beddoude	43
2. 5. Climatologie	44
2. 5. 1. Le Type de climat	45
2. 5. 1. 1. Les précipitations mensuelles et les régimes saisonniers	46
2. 5. 1. 2. L'étude du régime thermique	46
2. 5. 1. 3. Le diagramme ombro-thermique de Bagnouls et Gausсен	47

Chapitre III : Matériel et Méthodes

3. Matériel et Méthodes	49
3. 1. Description du model biologique.	49
3. 1. 1. <i>Crocothemis erythraea</i> (Brauer, 1868)	49
3. 1. 1. 1. Larve et exuvie.	49
3. 1. 1. 2. Adulte.	50
3. 1. 1. 3. Répartition géographique.	51
3. 1. 2. <i>Trithemis annulata</i> (Palisot De Beauvois)	52
3. 1. 2. 1. Larve et exuvie.	52
3. 1. 2. 2. Adulte.	53
3. 1. 2. 3. Répartition géographique	54
3. 1. 3. <i>Trithemis arteriosa</i> (Burmeister)	55
3. 1. 3. 1. Larve et exuvie.	55
3. 1. 3. 2. Adulte	56
3. 1. 3. 3. Répartition géographique	57
3. 2. Méthodes	58
1. Le pattern de l'émergence.	58
1. 1. La collecte des exuvies.	58
1. 2. La sélection de microhabitat	59
1. 3. Le traitement statistique.	60
1. 4. Le suivi des adultes	61
2. 1. Le comportement reproduction du <i>T.annulata</i> et <i>T. arteriosa</i>	61
2. 1. 1. capture et marquage	61

2. 1. 2. Le succès reproducteur	62
2. 1. 3. La sélection de microhabitat	63
2. 1. 4. L'analyse des données	63
2. 2. 1. La survie et la maturation	64
2. 2. 2. Le comportement reproducteur	64
2. 2. 3. L'analyse des données	64

Chapitre IV : Résultats et discussion

1. Résultat	
1. 1. Le pattern d'émergence	65
1. 1. 1. L'Analyse du choix du microhabitat (AICc)	67
1. 1. 1. 1. La hauteur de l'exuvie	67
1. 1. 1. 2. La densité de végétation	69
1. 2. Suivi des adultes	71
1. 2. 1. <i>Trithemis annulata</i> et <i>Trithemis arteriosa</i>	71
1. 2. 1. 1. La phynologie des adultes	71
1. 2. 1. 2. La taille des adultes	71
1. 2. 1. 3. La sélection de microhabitat	73
1. 2. 1. 4. Le Comportement reproducteur	76
1. 2. 2. <i>Crocothemis erythraea</i>	80
1. 2. 2. 1. Le sex ratio quotidien	80
1. 2. 2. 2. La démographie des adultes	81
1. 2. 2. 3. L'aspect reproductif	82
2. Discussion	84
2. 1. Le paterne de l'émergence	84
2. 2. Le Suivi des adultes	87
2. 2. 1. <i>Trithemis annulata</i> et <i>Trithemis arteriosa</i>	87
2. 2. 2. <i>Crocothemis erythraea</i>	90
Conclusion	93
Références bibliographiques	94
Résumés	
Annexes	

Liste des Figures

Figure 1 : Différentes espèces d'Anisoptères adultes.	6
Figure 2 : Différentes espèces de Zygoptères adultes.	7
Figure 3 : Epiophlebiidae : <i>Epiophlebia superstes</i>	8
Figure 4 : Morphologie des Libellulidae. (a) <i>Orthetrum cancellatum</i> (Exuvie), (b) Masque de <i>Libellula depressa</i> (Larve).	10
Figure 5 : Structure de l'aile chez les Libellulidae.	12
Figure 6 : Carte géographique présentant la diversité des odonates par région biogéographique	14
Figure 7 : Résumé du statut de conservation de toutes les espèces de libellules du bassin Méditerranéen.	16
Figure 8 : Pièces buccales de la larve d'odonate.	18
Figure 9 : Morphologie générale des larves d'odonates.	18
Figure 10 : Extrémité abdominale des larves d'odonates.	19
Figure 11 : Morphologie de la tête d'une libellule.	19
Figure 12 : Morphologie du thorax d'une libellule.	20
Figure 13 : Morphologie générale d'une libellule.	21
Figure 14 : Les appendices anaux des libellules. (A) (B) chez le mâle, (C) (D) chez la femelle.	21
Figure 15 : Différents types de Ponte. (a) oviposition exophitique de <i>Tramea basilaris</i> , (b) et (c) oviposition exophitique	22
Figure 16 : Morphologie de l'œuf. (a) <i>Orthetrum triangulare</i> , (b) <i>Libellula quadrimaculata asahinai</i> , (c) <i>Tramea virginia</i> (d) <i>Pantala flavescens</i> , (e) <i>Calopteryx japonica</i> , (f) <i>Lestes sponsa</i> .	23
Figure 17 : Ponte artificielle d'une femelle d' <i>Orthetrum nitidinerve</i> .	24
Figure 18 : La femelle du Leste vert insère ses œufs sous l'écorce de branchettes.	24
Figure 19 : Étapes de l'émergence de la Libellule fauve (<i>Libellula fulva</i>).	27

Figure 20 : Passage d'une coloration d'immaturation (à gauche) à adulte (à droite) chez l'Agrion nain <i>Ischnura pumilio</i> .	30
Figure 21 : Le cœur copulatoire de : (a) <i>Ischnura elegans</i> ; et (b), <i>Onychogomphus uncatulus</i> .	31
Figure 22 : Prédation des odonates. (A) <i>Crocothemis erythraea</i> capturé par <i>Argiope trifasciata</i> , (B) prédation d' <i>Anax parthenope</i> par <i>Merops apiaster</i> .	37
Figure 23 : Carte géographique représente les différents sous bassins de la Seybouse.	41
Figure 24 : Photo satellite de la mare Beddoude. (1) la mare 1, (2) la mare 2 (Google Earth).	43
Figure 25 : Représentation photographique des sites d'études (Photo prise par Guebailia Amina, 2012).	44
Figure 26 : Variations des précipitations moyennes mensuelles de la station de Guelma période (1994 – 2013).	45
Figure 27 : Variations des températures moyennes mensuelles de la station de Guelma période (1994 – 2013).	46
Figure 28 : Diagramme ombro-thermique de la région de Guelma période (1994– 2013).	47
Figure 29 : Climagramme d'Emberger de la région d'étude.	48
Figure 30 : Exuvies de <i>Crocothemis erythraea</i> : (a) Vue latérale, (b) Vue dorsale,(c) Abdomen vue latérale,(d) Extrémité de l'abdomen, vue ventrale.	39
Figure 31 : Morphologie générale de <i>Crocothemis erythraea</i> (Mâles et Femelles)	45
Figure 32 : Répartition géographique de <i>Crocothemis erythraea</i> en Algérie.	49
Figure 33 : Exuvies de <i>Trithemis annulata</i> : (a) Vue dorsale, (b) Vue ventrale, (C) Vue de profil.	51
Figure 34 : Morphologie générale de <i>Trithemise annulata</i> (Mâles et Femelles)	52
Figure 35 : Répartition géographique de <i>Trithemis annulata</i> en Algérie	53
Figure 36 : Exuvies de <i>Trithemis arteriosa</i> :(a) Vue dorsale, (b) Vue de profil, (C) Vue ventrale.	54
Figure 37 : Morphologie générale de <i>Trithemis arteriosa</i> (Mâles et femelles)	55
Figure 38 : Répartition géographique de <i>Trithemis arteriosa</i> en Algérie	65
Figure 39 : les différentes étapes de la méthode Capture Marquage Recapture.	65
Figure 40 : Abondance des exuvies des mâles et des femelles de <i>Crocothemis erythraea</i>	66

Figure 41: Abondance des exuvies des mâles et des femelles de <i>Trithemis arteriosa</i> .	66
Figure 42 : Abondance des exuvies des mâles et des femelles de <i>Trithemis arteriosa</i> .	66
Figure 43: Relation de la hauteur de l'exuvie et la longueur du corps en fonction de l'espèce et la couleur du support.	68
Figure 44: Relation de la densité de la végétation autour de l'exuvie avec la longueur du corps en fonction de l'espèce et de la couleur du support	70
Figure 45 : Barres d'erreur représentant : (a) Longueurs du corps, (b) Longueurs de l'aile, de <i>Trithemis annulata</i> et <i>Trithemis arteriosa</i> (mâles et femelles).	72
Figure 46: Biplot d'analyse en composantes principales représentant le choix du microhabitat (territoire de reproduction) de <i>Trithemis annulata</i> et <i>Trithemis arteriosa</i> .	74
Figure 47 : Le type de garde de la femelle de <i>Trithemis annulata</i> . (1) sans contact : en absence d'harcèlement dans la zone de ponte, le mâle reproducteur n'est pas proche de la femelle. (2) garde de l'ombre: en présence d'harcèlement le mâle reproducteur est très proche et vole rapidement sous la femelle.	78
Figure 48: le sex ratio quotidien de <i>Crocothemis erythraea</i> des mâles et des femelles dans la mare Beddoude.	80
Figure 49 : Taux de recapture de <i>Crocothemis erythraea</i> dans le site d'étude.	81

Liste des Tableaux

Tableau 1 : Précipitations moyenne mensuelles dans l'ensemble des stations (1994-2013)	45
Tableau 2 : Températures moyennes mensuelles de la station de Guelma (1994/2013)	46
Tableau 3 : Le critère d'information d'Akaike (AICc, 1) expliquant la hauteur de l'exuvie au site d'émergence	Annexe
Tableau 4 : Résultats du model à effets mixtes pour la hauteur des exuvies des trois espèces	67
Tableau 5 : Le critère d'informaion d'Akaike (AICc, 2) expliquant la densité de la végétation au site d'émergence	Annexe
Tableau 6 : Résultats du model à effets mixtes pour la densité de la végétation des trois espèces	69
Tableau 7 Les valeurs propres (Eigenvalues), les vecteurs propres (Eigenvectors) et le pourcentage de variance expliqué par les deux premières composantes principales (PC1 et PC2) présentant le choix de microhabitat de <i>Trithemis annulata</i> et <i>Trithemis arteriosa</i> .	73
Tableau 8 Les caractéristiques physiques des territoires de reproduction de <i>T. annulata</i> et <i>T. arteriosa</i> .	75
Tableau 9 : Caractéristiques de certaines composantes comportementales de la reproduction de <i>Trithemis annulata</i> et <i>Trithemis arteriosa</i> enregistrées sur le site d'étude 50	77
Tableau 10 : Caractéristiques de certaines composantes comportementales de la reproduction de <i>Crocothemis erythraea</i> .	83

Introduction

Introduction générale :

Les insectes représentent l'élément prédominant de la biodiversité dans la plupart des écosystèmes (Berenbaum, 2009; Rech & Carde, 2009). Ils sont relativement moins étudiés, que d'autres taxons, principalement les vertébrés. La connaissance du statut des insectes du Maghreb n'a donc pas beaucoup avancé, en comparaison de nombreuses données recueillies sur des groupes plus charismatiques, notamment les oiseaux (Clausnitzer *et al.*, 2012).

D'abord, Les libellules ou odonates sont des insectes fascinantes faciles à observer, de grande taille, souvent parés de vive couleurs. Ils font preuve de prouesse aérienne remarquable, volant durant les journées chaudes et ensoleillées. L'étude des libellules est une activité passionnante car il y a toujours des aspects étonnants à découvrir pour ceux qui souhaitent s'investir dans une observation patiente et consciencieuse (Dijkstra & Lewington, 2006). Le cycle de vie de ce taxon et la diversité écologique des espèces le rendent pertinent à étudier. Il est important de signaler que même si il est intéressant d'étudier les espèces au cas par cas, le taxon des odonates s'appréhende souvent par cortège. En outre, la sensibilité de certaines espèces quant à la qualité des habitats larvaires et de l'eau renforce l'intérêt d'étudier ce groupe (Grand & Boudot, 2006). Les conditions dulçaquicoles des milieux et la végétation aquatique ou semi-aquatique sont généralement responsables des cortèges présents. Les bouleversements sur les habitats ou les pollutions chimiques peuvent influencer généralement sur la présence de certaines espèces. Tous ces critères font des odonates un indicateur stable et sûr de la qualité des hydrosystèmes (D'Amico *et al.*, 2004).

Ensuite, l'inventaire des odonates sur un territoire doit prendre en compte les différentes phases du cycle de vie. Il est préconisé d'étudier à la fois les imagos et les exuvies. L'étude des imagos ne prouve pas l'autochtonie des espèces mais permet d'avoir une bonne image du cortège d'odonates présent de façon assez rapide. L'étude des exuvies quant à elle permet de prouver l'autochtonie des espèces. Elle permet aussi de détecter des espèces dont les imagos sont très difficiles à observer au stade adulte. C'est une méthode d'échantillonnage peu intrusive pour les espèces présentes car aucune capture n'est nécessaire. De plus, les conditions de récoltes sont beaucoup moins exigeantes que les passages pour étudier les imagos. Par contre, certaines espèces ne peuvent pas être identifiées par cette méthode, l'identification et la récolte des exuvies peuvent être longues et fastidieuses. Un aspect qui a rarement été étudié est l'utilisation d'exuvie pour évaluer le choix du microhabitat (Corbet, 1999).

Introduction générale

Les espèces d'odonates ont une gamme limitée d'habitats dans lesquels ils survivent et se reproduisent. Cette gamme peut être grande pour les espèces qui fréquentent les différents types d'habitats, ou petite pour des spécialistes ayant des exigences environnementales spécifiques. La sélection de l'habitat est souvent dépendante de la prédation, les risques de maladie (Hart, 1994; Brown *et al.*, 1999; 2001), la qualité des ressources (Morris & Knight 1996; Morris & Davidson 2000), et la compétition intra et interspécifique (Hensen & *al.*, 1999; Seabloom & *al.*, 2005; Carrete & *al.*, 2006). Dans un petit taxon, il est plus approprié d'utiliser le microhabitat plutôt que l'habitat, parce qu'il vit dans des zones à petites échelles où les conditions environnementales peuvent être considérablement différentes de celles de l'habitat. L'hétérogénéité de l'habitat offre un éventail de microhabitats qui maintient la structure de la communauté et permet aux espèces étroitement liées à la coexistence (Tilman, 1982; Hanski, 1995; Schmitt, 1987; Kaspari, 1996; Schooley *et al.*, 1996; Amarasekare, 2000; Khelifa *et al.*, 2013a).

Comprendre la coexistence des espèces est un défi majeur dans l'écologie des communautés. Lorsque des espèces partagent le même habitat en même temps, ils sont généralement susceptibles d'interagir et de concourir pour des ressources précieuses, comme la nourriture ou l'espace. La Coexistence est encore plus compliquée lorsque les espèces ont un phénotype et un comportement similaire (Chesson, 2000), un scénario écologique qui se produit souvent entre les espèces congénères. Dans de tels cas, certaines espèces peuvent utiliser de différents microhabitats pour réduire le chevauchement de la niche (Rehfeldt & Hadrys, 1988; Khelifa *et al.*, 2013). Par conséquent, afin de comprendre la coexistence des espèces étroitement apparentées, les composantes biologiques, écologiques et comportementales doivent être prises en compte. Chez les odonates, la territorialité est un paramètre liée à la reproduction dans lequel les mâles adultes gardent une zone spécifique dans les zones humides et défendent leurs territoires contre leurs congénères (Suhonen *et al.*, 2008). En fait, les «bons territoires» sont soumis à une forte compétition intra et interspécifique, car ils offrent souvent plus de succès reproducteur pour les mâles en attirant plus de femelles (Irusta & Araújo, 2007). Sachant que la reconnaissance individuelle est basée principalement sur des indices visuels et que la plupart des espèces congénères ont des tailles et des couleurs similaires, la concurrence interspécifique est commune chez les mâles congénères (Tynkkynen *et al.*, 2004, 2005).

Introduction générale

L'Algérie est un vaste pays doté d'une riche palette de zones humides unique au monde, diversifié et riche sur le plan floristique et faunistique mais scientifiquement peu connu. Ces milieux aquatiques représentent un refuge pour les odonates et de nombreux autres insectes qui y vivent et s'y reproduisent. De nombreuses investigations ont été entreprises pour appréhender l'odonatofaune algérienne (Sélys-Longchamps, 1849 ; Sélys, 1865, 1866, 1871, 1902; Kolbe, 1885; McLachlan, 1897; Morton, 1905; Martin, 1910). Après les expéditions françaises du Sahara, de nombreux chercheurs se sont intéressés principalement aux espèces du désert (Le Roi, 1915; Kimmins, 1934; Reymond, 1952; Nilsen, 1956; Dumont, 1978). Bien que ces travaux ont été repris par la suite, contribuant seulement à la mise à jour des espèces algériennes, ces derniers ont su dévoiler d'une manière exhaustive la richesse spécifique des odonates algériennes en se focalisant sur le suivi des habitats majeurs de notre pays qui s'étendent du littoral Méditerranéen jusqu'au Sahara (Menai, 1993; Samraoui & Menai, 1999).

Le bassin de la Seybouse est classé le troisième plus vaste d'Algérie et les études entomologique l'ont commencé que récemment. La caractérisation du peuplement odonatologique du bassin de la Seybouse a été initiée en 2007 (Satha, 2008; Bouchlaghem, 2008; Khelifa & Kahalerras, 2008), de même des études pionnières ont été effectuées au niveau de ce bassin par Khelifa et ses collaborateurs, focalisant ainsi sur la biologie, l'écologie et l'écoéthologie des espèces généralement rares comme l'endémique maghrébine *Calopteryx exul*, menacées d'extinction ou vulnérable comme *Coenagrion mercuriale* et *Gomphus lucasii* et autres comme *Onycogomphus costae*, *Orthetrum cancelatum*, *Orthetrum chrysostigma*, *Orthetrum coerulescens*, *O. nitidinerve*, *Urothemis edwardsii*, *Trithemis annulata*, *Trithemis arteriosa*, *Crocothemis erythraea* (Khelifa et al., 2011, 2012a, 2012b, 2013a, 2013b, 2013c, 2013d, 2013e, 2015, 2016a, 2016b; Hadjoudj et al., 2014; Zebsa et al., 2014a, 2014b, 2015; Mahdjoub et al., 2014, 2015; Guebailia et al., 2016). Cette étude est un suivi de ces travaux dont l'objectif est d'étudier :

- La configuration temporelle de l'émergence et la sélection des microhabitats des exuvies,
- Le comportement et le succès reproducteur des adultes chez trois espèces congénères, représentant du genre *Crocothemis* (*Crocothemis erythraea*) et *Trithemis* (*T. annulata*, *T. arteriosa*) dans les milieux lenticules du bassin versant de la Seybouse (Nord-est algérien).

Introduction générale

Cette thèse est structurée en quatre chapitres : le premier est consacré aux généralités sur les odonates. Le deuxième chapitre décrit les sites d'études. Un troisième chapitre est consacré au matériel et méthodes utilisés, et il est suivi du dernier chapitre qui présentera les résultats et ainsi que leur discussion et on finit par une conclusion.

Chapitre I: Généralités sur les odonates



1. Généralités sur les odonates (Odonata, Insecta) :

1.1. Evolution des odonates :

Les odonates forment un groupe d'insectes bien connu (Corbet, 1999) et sont particulièrement appréciées pour leurs couleurs vives et leurs vols acrobatiques. C'est l'un des plus anciens groupes d'insectes existants aujourd'hui, les libellules ont été traditionnellement regroupé avec les éphéméroptères et plusieurs ordres éteints dans le groupe ancien des paléoptères apparu dans les forêts Carbonifères, il y a 325 millions d'années, bien avant les dinosaures (Silsby, 2001; Corbet & Brooks, 2008), ses premiers fossiles appartenaient au groupe éteint Protoodonata (Brauckman & Zessin, 1989).

Les Protodonata sont des libellules au sein desquelles on trouve des espèces de très grande taille, jusqu'à 70cm d'envergure et elle que *Meganeura monyi*. Elles acquièrent progressivement la structure de la nervation des ailes des libellules modernes (Brongniart, 1885). Au Permien, il y a environ 250 millions d'années apparaissent les odonates, (Miller, 1995; Brooks, 2002), proprement dits, avec des formes primitives correspondants aux Zygoptères, Anisoptères et Anisopzygoptères.

Les odonates modernes acquièrent la structure de leurs ailes dès le Jurassique, il y a 200 millions d'années, et connaissent jusqu'au Crétacé une extraordinaire diversification des formes. Elle forment avec leurs parents disparus un groupe monophylétique bien soutenu (par exemple Kristensen, 1975; Trueman, 1996; Wheeler *et al.*, 2001; Rehn, 2003) partageant plusieurs caractères uniques, notamment la morphologie.

Le terme odonate est dérivé du grec "Odonto" (Tillyard, 1917; Corbet & Brooks, 2008) qui se reflète aux dents présentes sur les mandibules, typique de ces insectes, qu'ils utilisent pour capturer et maintenir leurs proies (Tillyard, 1917).



1. 2. Systématique et classification:

Les odonates ou odonatoptères, forment un ordre d'insectes très diversifié (Corbet&Brooks, 2008), appartient à l'embranchement des Arthropodes, classe des Insectes et Sous-classe des Pterygota, ou "insectes ailés". Cet ordre est traditionnellement divisé en trois sous ordres :

1. 2. 1. Les Anisoptères (Fig. 1) ou « libellules »: Les Anisoptères regroupent les odonates de taille moyenne et grande, à tête sphéroïde, aux yeux globuleux et massifs, à l'abdomen allongé et souvent élargi, au vol puissant et rapide dans la majorité des cas. Au repos, les Anisoptères maintiennent leurs ailes en position horizontale ou subhorizontale.



Libellula depressa (mâle)



Libellula depressa (femelle)



Crocothemis erythraea (mâle)



Crocothemis erythraea (femelle)



Cordulegaster boltonii (mâle)



Cordulegaster boltonii (femelle)

Figure 1: Différentes espèces d'Anisoptères adultes [1].

Chapitre I: Généralités sur les odonates

1. 2. 2. **Les Zygoptères** (Fig. 2) ou « Demoiselles »: sont des odonates aux formes grêles, le plus souvent de petites taille, aux yeux nettement séparés, rejetés aux extrêmes latérales de la tête, à l'abdomen toujours mince, parfois extrêmement long, au vol lent et de faible puissance et portant leurs ailes accolées verticalement au repos (Durand & Léveque, 1981).



Calopteryx splendens (mâle)



Calopteryx splendens (femelle)



Lestes virens (mâle)



Lestes virens (femelle)



Coenagrion puella (mâle)



Coenagrion puella (femelle)

Figure 2 : Différentes espèces de Zygoptères adultes [2].

Chapitre I: Généralités sur les odonates

1. 2. 3. Les **Anisozygoptères** (Fig. 3): (très petit sous-ordre) vont se diversifier très fortement au Jurassique, puis disparaître presque complètement au Crétacé ne laissant aujourd'hui que deux espèces de la famille Epiophlebiidae (au Japon et dans l'Himalaya) (Silsby, 2001; Brooks, 2002; Dijkstra&Lewington, 2006)).



Figure 3: Epiophlebiidae: *Epiophlebia superstes*[3]

Les seuls sous-ordres dominants aujourd'hui sont les **Zygoptères** regroupant 21 familles et les **Anisoptères** qui sont réparties en 11 familles avec la famille d'Epiophlebiidae du sous ordre d'**Anisozygoptères** (Williams & Feltmate, 1992).

- **Classification :**

Règne : Animalia

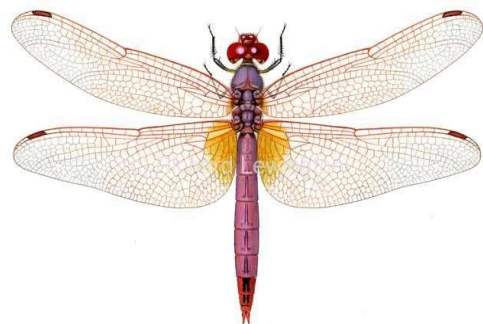
Embranchement : Artropoda

Sous-emb : Hexapoda

Classe : insecta

Sous-classe : Pterygota

Ordre : Odonata



Trithemis annulata, mâle mature [4].

Chapitre I: Généralités sur les odonates

1. 3. Classification et présentation sommaire de la famille des Libellulidae (Percheurs) :

C'est la plus grande famille d'Anisoptère, dans l'ordre des odonates et plusieurs tentatives ont été faites au cours des années pour la diviser en un ensemble significatif de sous-familles (Silsby, 2001).

Cette vaste famille d'Anisoptères a dominé la faune d'odonates dans la plupart des régions du monde, représentée avec plus de 1000 espèces regroupés en plus de 140 genres et répartis en 11 sous-familles (Bridges, 1994).

Dans la région Méditerranéennes, les Libellulidae sont représentés avec 48 espèces.

- **Classification classique :**

Règne : Animalia

Embranchement : Arthropoda

Sous embranchement : Hexapoda

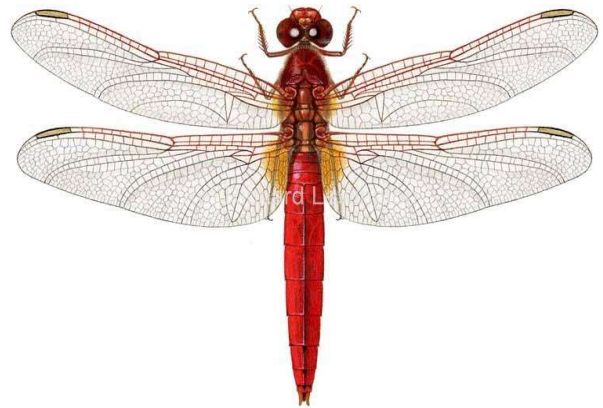
Classe : Insecta

Sous classe : Pterygota

Ordre : Odonata

Sous ordre : Anisoptera

Famille : Libellulidae



Crocotthemis erythraea, mâle mature [5].

1. 3.1. Les caractères d'identification des Libellulidae :

1. 3. 1. 1. Larves et Exuvies :

D'un aspect proche de celle des *Cordulegastridae* et surtout des *Corduliidae*, les larves et les exuvies de cette vaste famille ont des formes plutôt variables mais sont généralement assez trapues (Needham & Westfall, 1954; D'Aguilar & Dommanget, 1985).

Chez les Libellulidae (**Fig. 4a**) la surface granuleuse des yeux est clairement séparée de la majeure partie du vertex, dont la surface est lisse ou montre une granulation plus fine (Heidemann & Seidenbusch, 2002). Prémentum (**Fig. 4b**) en culière recouvrant le labre et atteignant presque la base des antennes (Tachet et *al.*, 2000).

L'abdomen, assez large et légèrement aplati, est nettement plus court que chez les Aeshnidae.

Les larves vivent plus ou moins enfouies dans la vase (*Libellula*) ou sur le fond ou encore sur les plantes aquatiques (*Sympetrum*, etc.). Elles se nourrissent, comme les autres larves d'odonates, d'insectes ou de petits arthropodes. Leur développement s'effectue en 1 à 3 ans selon les espèces, parfois même en quelques mois (*Sympetrum*) (D'Aguilar & Dommanget, 1985).

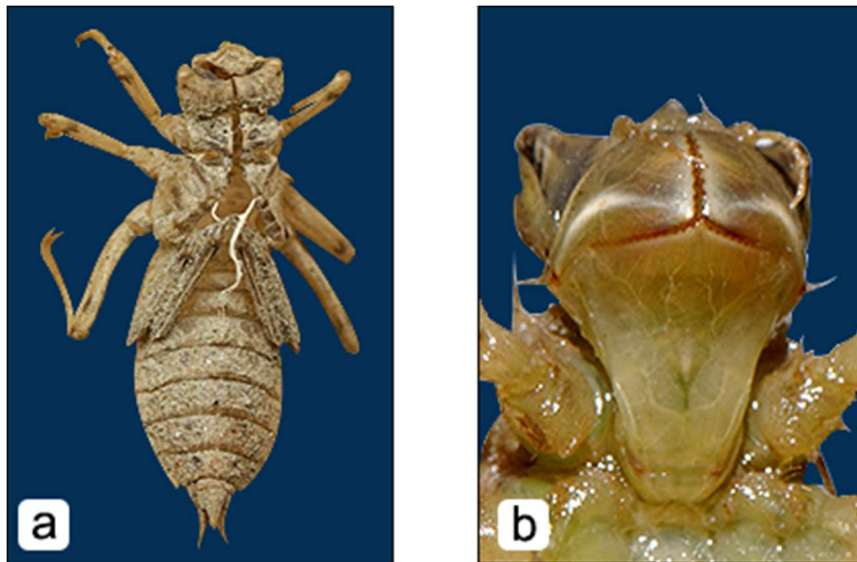


Figure 4: Morphologie des Libellulidae. (a) *Orthetrum cancellatum* (Exuvie) [6], Masque de *Libellula depressa* (Larve) [7].

Chapitre I: Généralités sur les odonates

- **Les sous familles des Libellulidae :**

Les Libellulidae ont été traité comme une famille comprenant plusieurs sous-familles parmi lesquelles: Les Libellulinae, les Macromiinae, les Sympétrinae, les Tritheminae et les Corduliinae.

- **Sous famille Libellulinae :**

Les caractères exclusifs de cette sous famille sont surtout les formes de la tête et des pattes. La tête a l'occiput large; les pattes sont plus grosses et plus velues que chez les autres sous-familles. Les yeux sont petits comparables à ceux des Macromiinae et Corduliinae.

Le futur ovipositeur n'est pas visible de l'extérieur. Les cerques peuvent mesurer jusqu'à trois quarts de la longueur des paraproctes (Heidemann & Seidenbusch, 2002).

- **Sous famille Sympetrinae :**

Les Sympetrinae se distinguent des autres Libellulidae (à l'exception des Tritheminae) par un caractère net et d'autres plus relatifs. Pour le reste, chacune des sous-familles a un point ou un autre en commun avec les Sympetrinae.

La différence nette est l'absence d'un jalon de soies bordant la suture entre le vertex et l'occiput. Les yeux sont plus grands que chez les autres Libellulidae. Les cerques sont en général les plus courts, mais il y a des cas de similitude avec les Libellulinae (Heidemann & Seidenbusch, 2002).

- **Sous famille Macromiinae:**

Cette sous-famille a beaucoup de points communs avec les Cordulinae, mais s'en distingue par le front avec une protubérance en forme de nez. L'arrière de l'occiput est pourvu d'angles très aigus et saillants (Heidemann & Seidenbusch, 2002).

Les pattes postérieures dépassent d'un cinquième la longueur du corps entier.

- **Sous famille Cordulinae :**

La forme de la tête dans cette sous-famille est semblable à celle des Sympetrinae en vue dorsale, les bords latéraux convergent vers l'arrière. Mais les yeux sont plus petits que chez les Sympetrinae. La suture entre le vertex et l'occiput est marquée par un jalon de soies, tout comme les Libellulinae (Heidemann & Seidenbusch, 2002).

Chapitre I: Généralités sur les odonates

1. 3. 1. 2. Adulte :

Les Libellulidae sont facilement reconnaissables, souvent avec des ailes colorées ou à motifs et une série de nervations en forme de botte (anal loop) dans l'aile postérieure (Fig. 5).

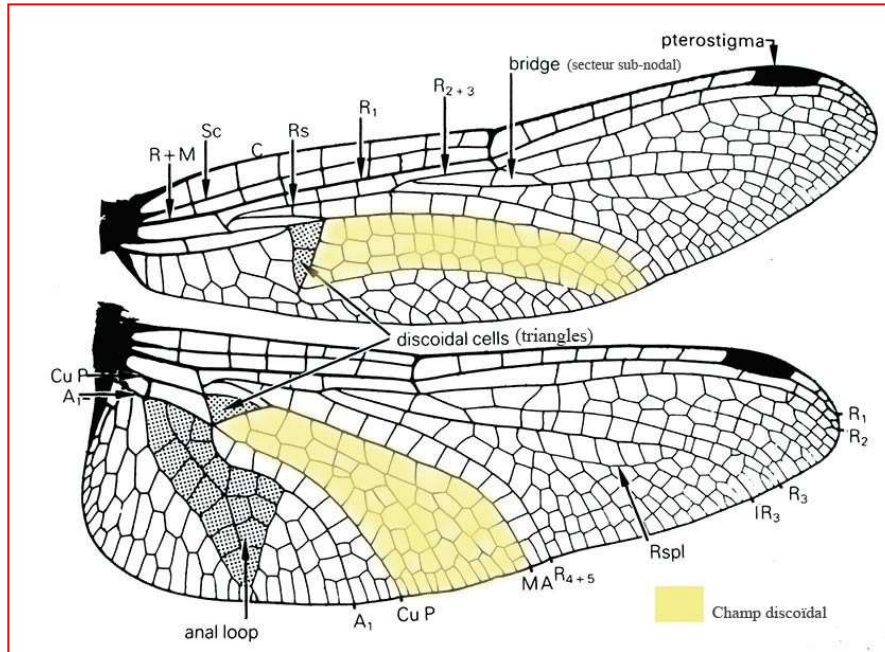


Figure 5 : Structure de l'aile chez les Libellulidae [8].

Ils se reconnaissent aux caractères suivants :

Yeux contigus dépourvus d'indentation bien marquée sur leur bord postérieur.

Cellules discoïdales transversales aux ailes antérieures (bord costal du triangle plus court que son bord proximale), et longitudinales aux postérieures (D'Aguiar & Dommanget, 1985).

L'abdomen est à un sommet en forme de toit le long de sa dorsale médio-dorsale (en particulier sur les segments du milieu), contrairement aux Corduliidae et aux Aeshnidae, qui ont l'abdomen beaucoup plus cylindrique (Jacquemin & Boudot, 1999).

Au repos, les Libellulidés (Libellulidae) tiennent leurs ailes en biais vers l'avant, ce qui permet de les reconnaître (Engelhardt, 1998).

Ces libellules peuvent coloniser des milieux très divers : plaine, on les rencontre sur les eaux stagnantes douces ou saumâtres, acides ou non, parfois dans les microhabitats

Chapitre I: Généralités sur les odonates

(suintements, etc.), ainsi que sur les lacs, les étangs, les tourbières, etc. (D'Aguilar & Dommagnet, 1985).

Après la mue imaginale, les adultes s'éloignent plus ou moins loin des biotopes aquatiques et se tiennent dans les prés, les chemins, les clairières des bois et des forêts, passant la majeure partie de la journée à s'alimenter. Cette période de maturation sexuelle dure une dizaine de jours environ mais dépend en fait des conditions climatiques.

Chez les Libellulidae, le comportement des adultes en matière de reproduction et d'alimentation, le comportement des larves et l'écologie (Corbet, 1999), et la biogéographie (Carle, 1995) varient largement et ont été étudiés de manière intensive (Wareet *al.*, 2007).

Cette famille est représentée en Europe et en Afrique du Nord par 14 genres (D'Aguilar & Dommagnet, 1985).

1. 4. Diversité et biogéographie des odonates :

Les odonates, ou libellules au sens large, constituent un ordre d'insectes relativement limité on en dénombre 6000 espèces décrites dans le monde (Kalkman *et al.*, 2008) avec 642 genres, et vivent, pour la plupart, dans des zones tropicales. Depuis 1950, le taux de descriptions des espèces a été un peu plus élevé (plus de 320 nouvelles espèces par décennie), et dans les années quatre-vingt-dix plusieurs espèces ont été décrites.

La répartition actuelle des odonates reflète des millions d'années d'isolement géographique (De Marmels, 2001) et de dispersion, couplé avec une adaptation de plus de 300 millions d'années de variations climatiques (**Fig. 6**). Cela a contribué à la spéciation et l'endémisme (Samways, 1992, 2006), en particulier dans les régions tropicales.

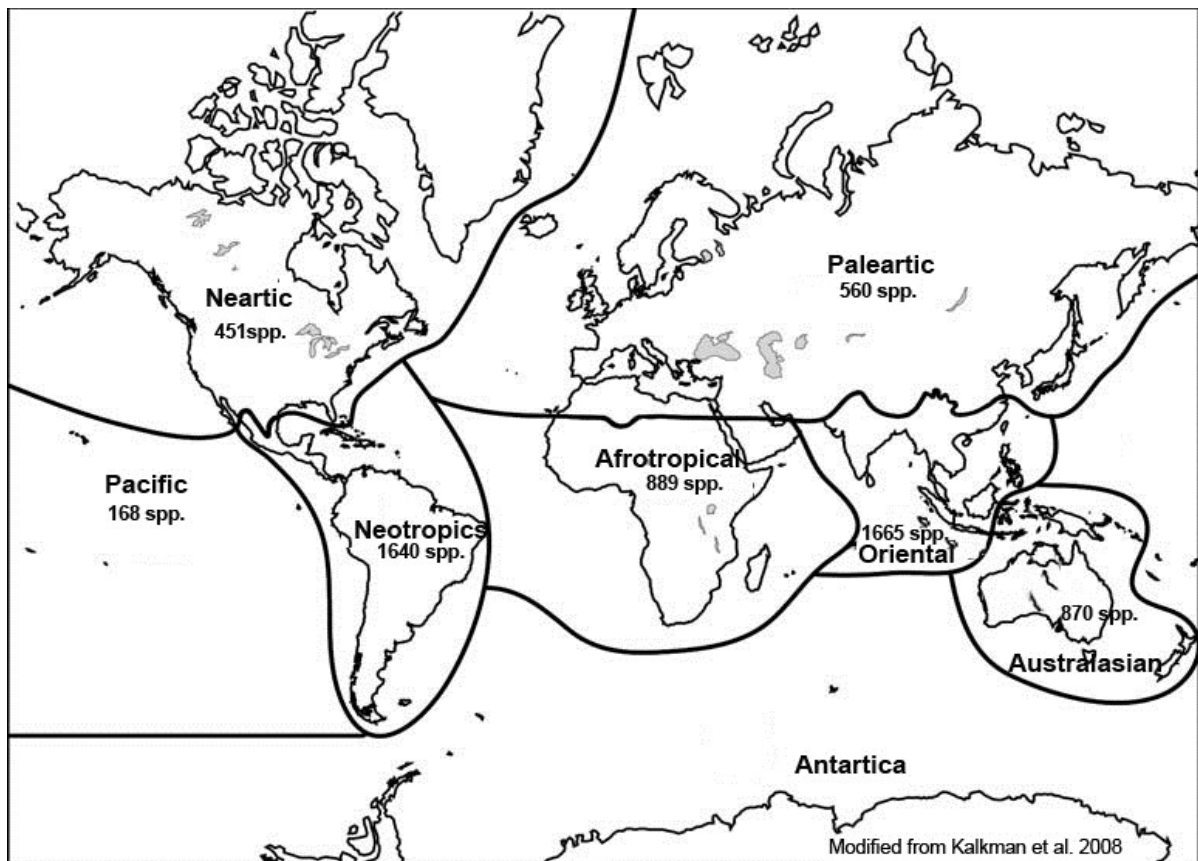


Figure 6: Carte géographique présentant la diversité des odonates par région biogéographique (Sánchez-Herrera & Ware, 2012).

1. 4. 1. Libellules du bassin Méditerranéen :

Le bassin méditerranéen est l'un des régions les plus riches du monde en termes de faunes et de flores, et est par conséquent considéré comme l'un des 25 point chaud de biodiversité (Medail & Quezel, 1997; Myers et *al.*, 2000).

La région Méditerranéenne abrite 165 espèces parmi lesquelles 61 appartiennent au sous ordre des Zygoptères et 104 appartiennent au sous-ordre des anisoptères. Au total, 11 familles sont présentes dans la région. Les plus grandes familles de libellules sont les Libellulidae (48 espèces), les Coenagrionidae (35 espèces), les Gomphidae (21 espèces) et les Aeshnidae (16 espèces) (Riservato et *al.*, 2009). Près d'un cinquième (19 %) des espèces sont menacées d'extinction (3 % sont En danger critique d'extinction, 8 % En danger et 8 % Vulnérables) (**Fig. 7**). Par ailleurs, 16 % des espèces sont Quasi menacées et 4 % (soit 6 espèces) sont listées dans la Catégorie Données insuffisantes en raison d'un manque d'informations nécessaires à l'évaluation de leur statut, mais celles-ci pourraient également être menacées. La partie sud du bassin Méditerranéen, à savoir l'Afrique du Nord, abrite 83 d'espèces qui représentent 50.3% de l'odonatofaune Méditerranéenne, dont 14.3% sont des Zygoptères et 4,2% des anisoptères endémiques (Samraoui et *al.*, 2010). Compte tenu de la faible connaissance des odonates locales et la pression anthropique croissante sur les habitats naturels, il est nécessaire de réévaluer la répartition et le statut des odonates locales (Khelifa et *al.*, 2016b).

Au sein du bassin Méditerranéen, la Numidie (Nord-est de l'Algérie) se situe au niveau des régions où le taux d'endémisme est le plus élevé (14 %) (Riservato et *al.*, 2009). En plus, la région est une véritable poche d'espèces afrotropicales relictuelles contenant des espèces menacées comme *Urothemis edwardsii* et *Acisoma panorpoides ascalaphoides* (Samraoui et *al.*, 1993; Boudot et *al.*, 2009).

Au cœur de la Numidie se trouve le bassin de la Seybouse, ayant une odonatofaune très riche (60% des espèces Algérienne) (Samraoui & Menai, 1999). Ce bassin a été récemment exploré, 35 espèce sont été recensées, dont trois espèces sont menacés, en voie de disparition (*Calopteryx exul* et *Coenagrion mercuriale*) ou vulnérable (*Gomphus lucasii*) (Khelifa et *al.*, 2011). L'endémique maghrébine *C. exul* n'a pas été enregistré pendant environ un siècle avant 2007, mais les enregistrements récents ont montré qu'il existe une population florissante dans le bassin versant de la Seybouse (Khelifa et *al.*, 2013c, 2016b). Cette espèce

Chapitre I: Généralités sur les odonates

est classée comme espèce en danger et la plupart des populations connues sont probablement éteinte ou en voie d'extinction (Boudot, 2010a).

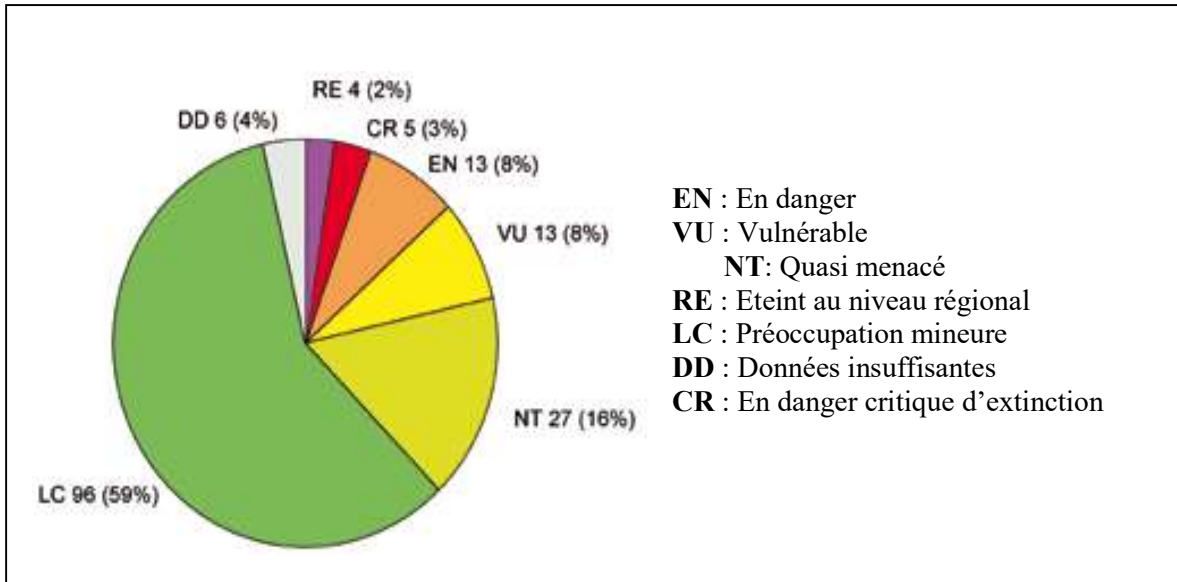


Figure 7: Résumé du statut de conservation de toutes les espèces de libellules du bassin Méditerranéen (Riservato *et al.*, 2009).

1. 5. Morphologie :

1. 5. 1. Le stade larvaire:

Les larves de libellule présentent de notables différences de formes par rapport aux adultes, par leur silhouette plus ramassée et par la forme du labium (**Fig. 8**) transformé en organe préhenseur « masque » qu'elle peut déplier à volonté et qui est pourvu à l'extrémité de deux crocs acérés ou d'autres mécanismes propres à retenir des proies (Durand & Lèveque, 1981).

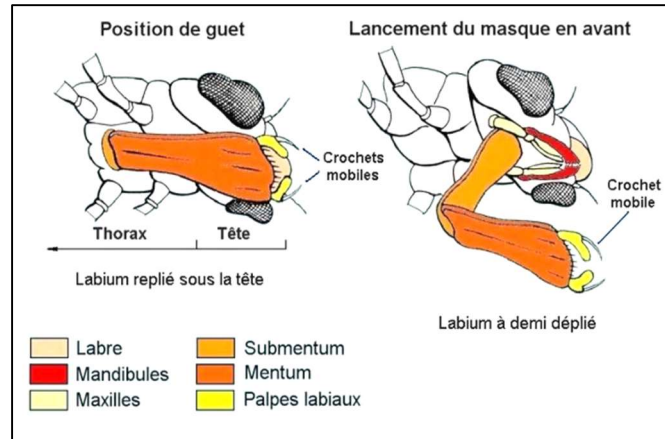


Figure 8 : Pièces buccales de la larve d'odonate [10].

Les yeux forment des protubérances latérales non jointives ; le vertex est bien développé et souvent bilobé. Les antennes proches des yeux sont plus longues et souvent plus massives que chez l'adulte ; elles comportent en générale 7 articles : des exceptions concernant les Gomphidae à 4 articles.

La tête et le prothorax sont mobiles et permettent à la larve de s'orienter en direction des proies. La plus grande partie de la tête est couverte de sclérites, c'est-à-dire de plaques chitineuses plus au moins circonscrites (Heidemann & Seidenbusch, 2002).

La larve a trois paires de pattes qui lui permettent de grimper sur les herbes ou de marcher sur le fond de l'eau ou de s'enfouir dans la vase ou le sable. L'extrémité de l'abdomen est organisée pour attirer de l'eau dans le rectum et, par un mécanisme spécial, elle en soutire l'oxygène dont elle a besoin pour sa vie. Chez les larves de demoiselles, les lamelles qui entourent l'anus captent l'oxygène; chez elles, il n'est pas nécessaire d'aspirer de l'eau dans le rectum en vue de la respiration.

Comme pour les adultes, la forme générale permet de distinguer aisément le sous-ordre auquel appartiennent les larves d'odonates (Zygoptères ou Anisoptères) (**Fig. 9**) :

Chapitre I: Généralités sur les odonates

- Les **Zygoptères**, sont facilement reconnaissable à leur forme fine et grêle terminée par trois lamelles caudales (**Fig. 10**).
- Les larves d'**Anisoptères**, sont trapues, courtes ou allongées, parfois aplaties et pourvues d'appendices anaux, non foliacés.

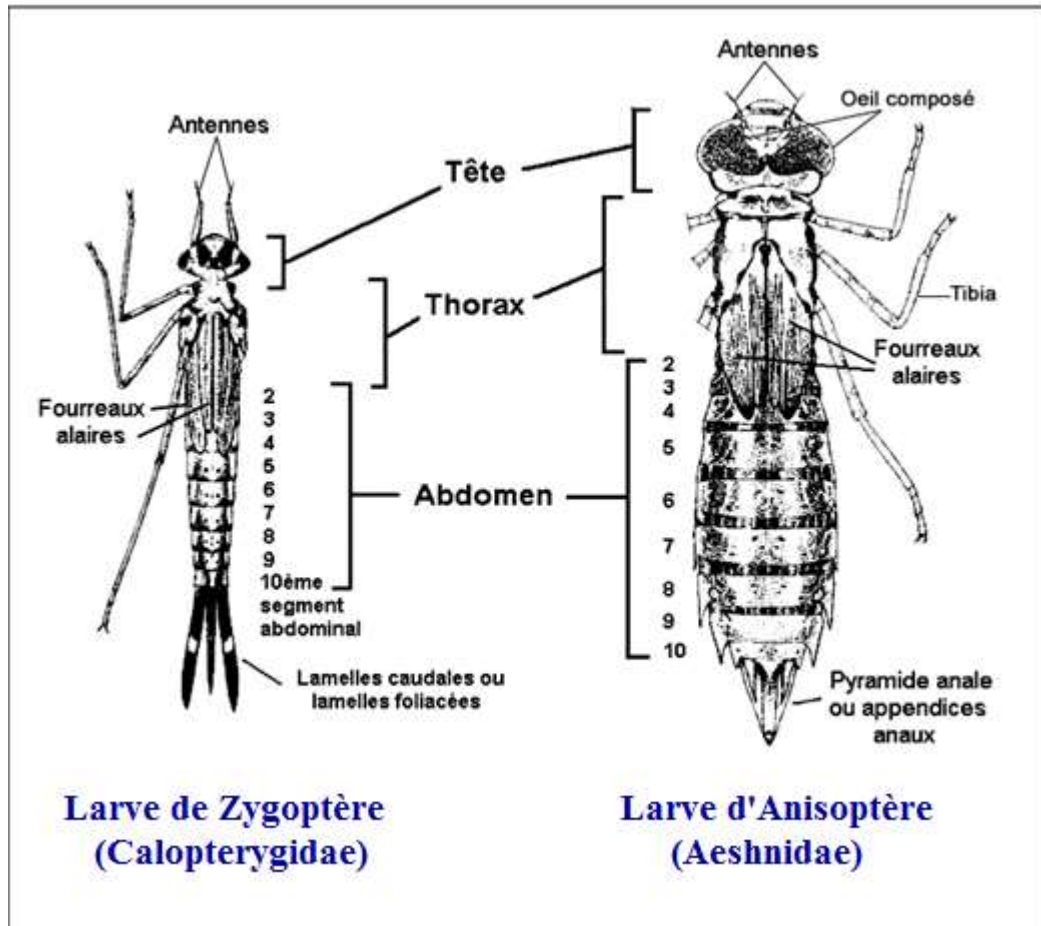


Figure 9: Morphologie générale des larves d'odonates [11].

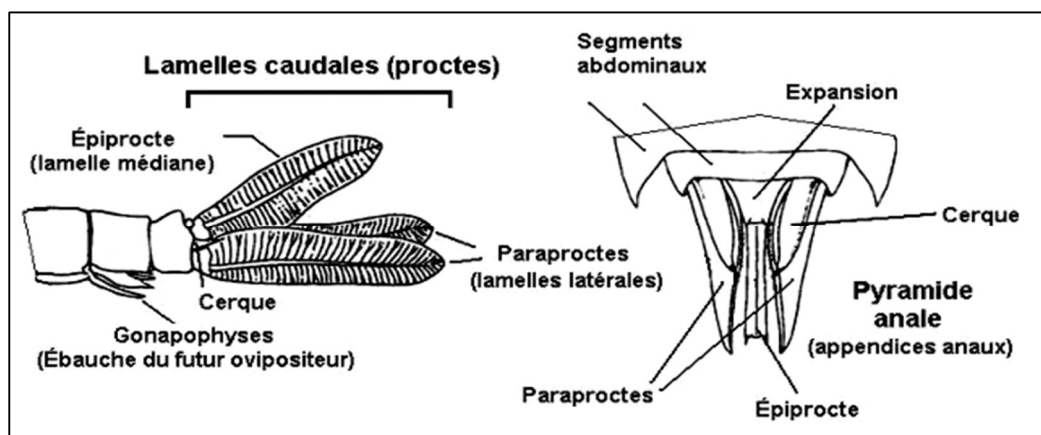


Figure 10: Extrémité abdominale des larves d'odonates [11].

1. 5. 2. Le stade adulte « Imago » :

Les libellules ou odonates forment un groupe d'insectes fort homogènes qui se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent à d'autres insectes. Aussi les libellules sont-elles facilement reconnues même par des gens peu versés en entomologie.

Comme celui des autres insectes le corps des imagos se divise en trois parties : tête, thorax, abdomen :

1. 5. 2. 1. La Tête:

Leur tête arrondie (**Fig. 11**) ou transversale s'attache sur un thorax dont la partie dorsale est partiellement repoussée à l'arrière, ce qui permet aux ailes d'être reliées au corps vers son centre de gravité. Les yeux composés, toujours très grands, recouvrent une partie considérable des côtés de la tête; séparés chez les zygoptères et une famille d'anisoptères : les Gomphidae, ils sont contigus sur une distance variable chez tous les autres Anisoptères d'Afrique. Sur la partie dorsale de la tête, trois autres taches servent à la vision: ce sont les ocelles, toujours disposés en triangle. A la partie inférieure de la tête se trouvent les organes qui servent à broyer les proies vivantes. Une sorte de lèvre antérieure est appelée le labre; de chaque côté se placent les *mandibules*, sorte de pyramides puissamment dentées qui servent à écraser; plus à l'arrière les *mâchoires*, garnies de soies raides, aident à déchirer les proies; enfin au-dessous de la tête, une lame mince joue le rôle de lèvre inférieure, c'est le *labium* ou *masque* (Robert, 1957).

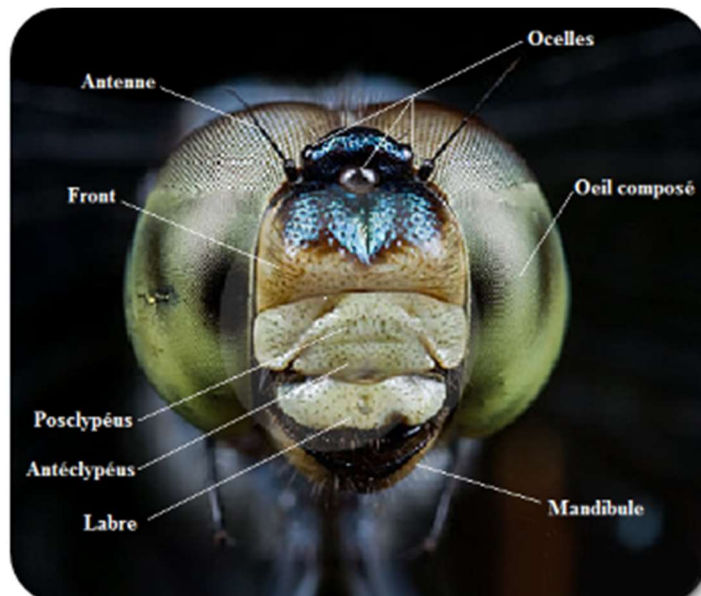


Figure 11 : Morphologie de la tête d'une Libellule [12].

1. 5. 2. 2. Le thorax:

Le thorax (**Fig. 12**) est la partie du corps qui porte les trois paires de pattes et les deux paires d'ailes. A cause du refoulement d'une partie du dos vers l'arrière, le thorax des libellules se compare mal à celui des autres insectes; les pattes sont rapprochées de la tête; elles servent à la libellule pour s'accrocher, mais la libellule les utilise aussi pour attraper des mouches, des papillons, etc. Les ailes ne sont pas au-dessus des pattes mais plus à l'arrière (Robert, 1957).

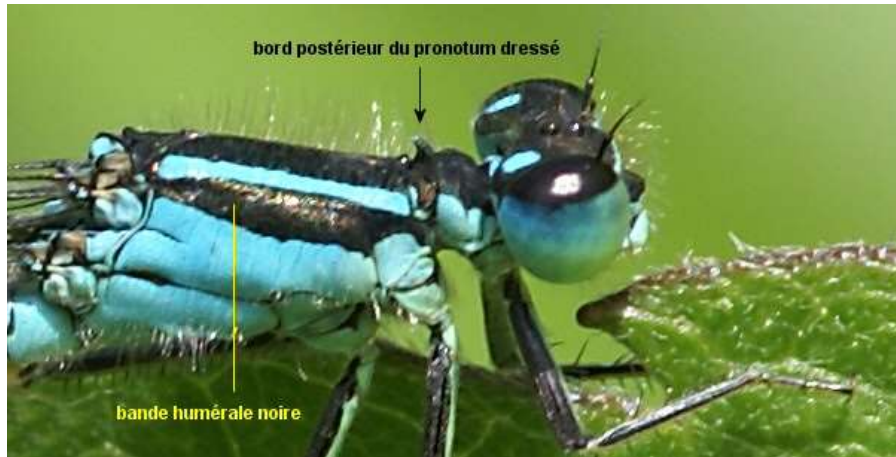


Figure 12 : Morphologie du thorax d'une libellule [13].

1. 5. 2. 3. L'abdomen :

L'abdomen est démesurément allongé et formé de dix segments (**Fig. 13**); le dixième segment, porteur de l'anus, est prolongé par une paire d'appendices dorsaux et un ou deux appendices ventraux, auxquels on applique le terme général *d'appendices anaux* parce qu'ils voisinent l'anus. Chez les mâles, ces excroissances de l'abdomen jouent un rôle dans le rapprochement des espèces; elles agissent comme crochets pour retenir la femelle (**Fig. 14A**). Les mâles possèdent également à la face ventrale du deuxième segment d'autres crochets « pénis » utilisés lors du rapprochement sexuel. Ces crochets varient de forme chez les différentes espèces et sont fréquemment utilisés pour distinguer les libellules les unes des autres (Robert, 1957).

Les organes génitaux de la femelle sont situés sur la face ventrale des segments 8 et 9. Selon les familles, ils présentent soit un ovipositeur (**Fig. 14C**) constitué par trois valves fonctionnelles, permettant à la femelle d'insérer ses œufs dans les tissus végétaux vivants ou morts soit un ovipositeur, dont les valves sont vestigiales, et qui présente qu'une lame vulvaire (**Fig. 14D**).

Chapitre I: Généralités sur les odonates

Les ailes des libellules ne sont jamais plissées; elles sont étalées à plat de chaque côté du corps chez les Anisoptères, ou relevées au-dessus du dos chez les Zygoptères.

Chez tous les odonates, chaque aile porte près du bord antérieur externe un ptérostigma (Tachet *al.*, 2000).

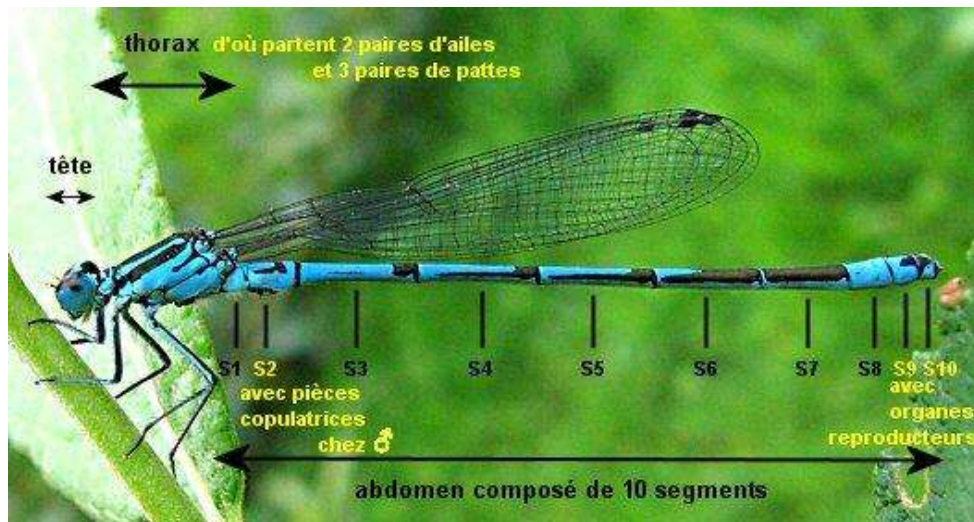


Figure 13: Morphologie générale d'une libellule [14].

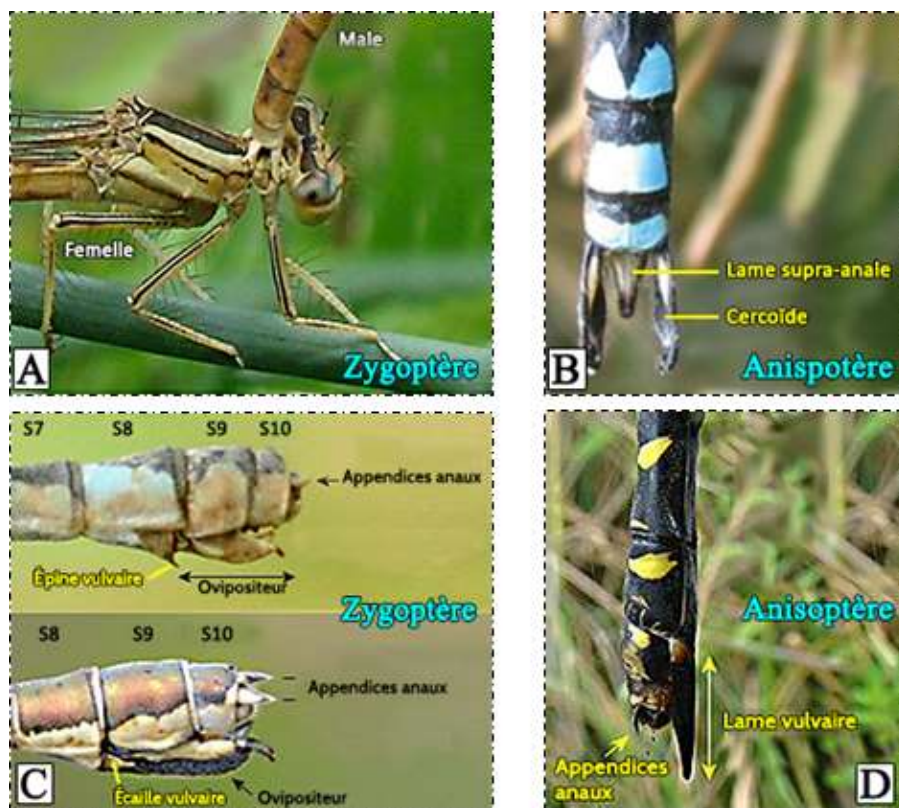


Figure 14: Les appendices anaux des libellules. (A) (B) chez le mâle, (C) (D) chez la femelle [15].

1. 6. Biologie :

1. 6. 1. Développement post-embryonnaire

Les odonates sont des hémimétaboles à larves aquatiques dans leur immense majorité, les larves sont assez différentes et ne mènent pas la même vie que les adultes.

Parmi les trois stades de vie d'une libellule (œuf, larve, adulte), les larves montrent la plus grande diversité dans la morphologie fonctionnelle (Tachet et *al.*, 2000; Resh & Cardé, 2009).

1. 6. 1. 1. Le stade œuf :

Lors de la ponte (**Fig. 15**), la libellule femelle laisse tomber ses œufs dans l'eau, les insère dans le fond ou dans une plante aquatique ou riveraine. Les Zygoptères (Robert, 1958) et quelques familles d'anisoptères (Aeshnidae, Petaluridae) pondent leurs œufs en les insérant dans les tissus végétaux (**ponte endophyte**), tandis que la plupart des familles d'Anisoptères pondent leurs œufs dans l'eau ouverte (**ponte exophytique**) (Resh & Cardé, 2009).

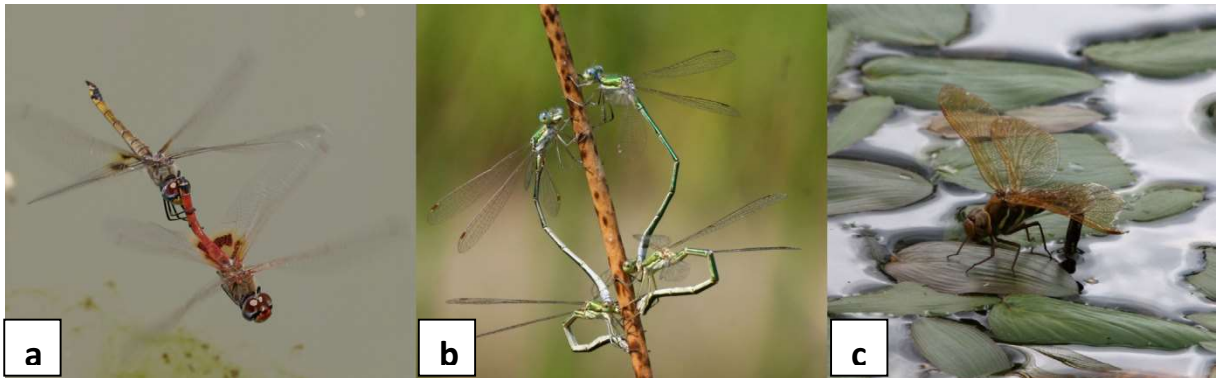


Figure 15: Différents types de Ponte. (a) oviposition exophytique de *Tramea basilaris*, (b) et (c) oviposition endophytique (Sahlén et *al.*, 2015).

Chapitre I: Généralités sur les odonates

La morphologie des œufs (**Fig. 16**) présente une large gamme qui va de la forme allongée (pour ceux insérés dans les végétaux) à la forme arrondie (pour ceux pondus directement dans l'eau) (D'Aguilar & Dommenget, 1985).

Généralement, les œufs posés endophytiquement sont ellipsoïdes ou subsphériques (Corbet, 1999).

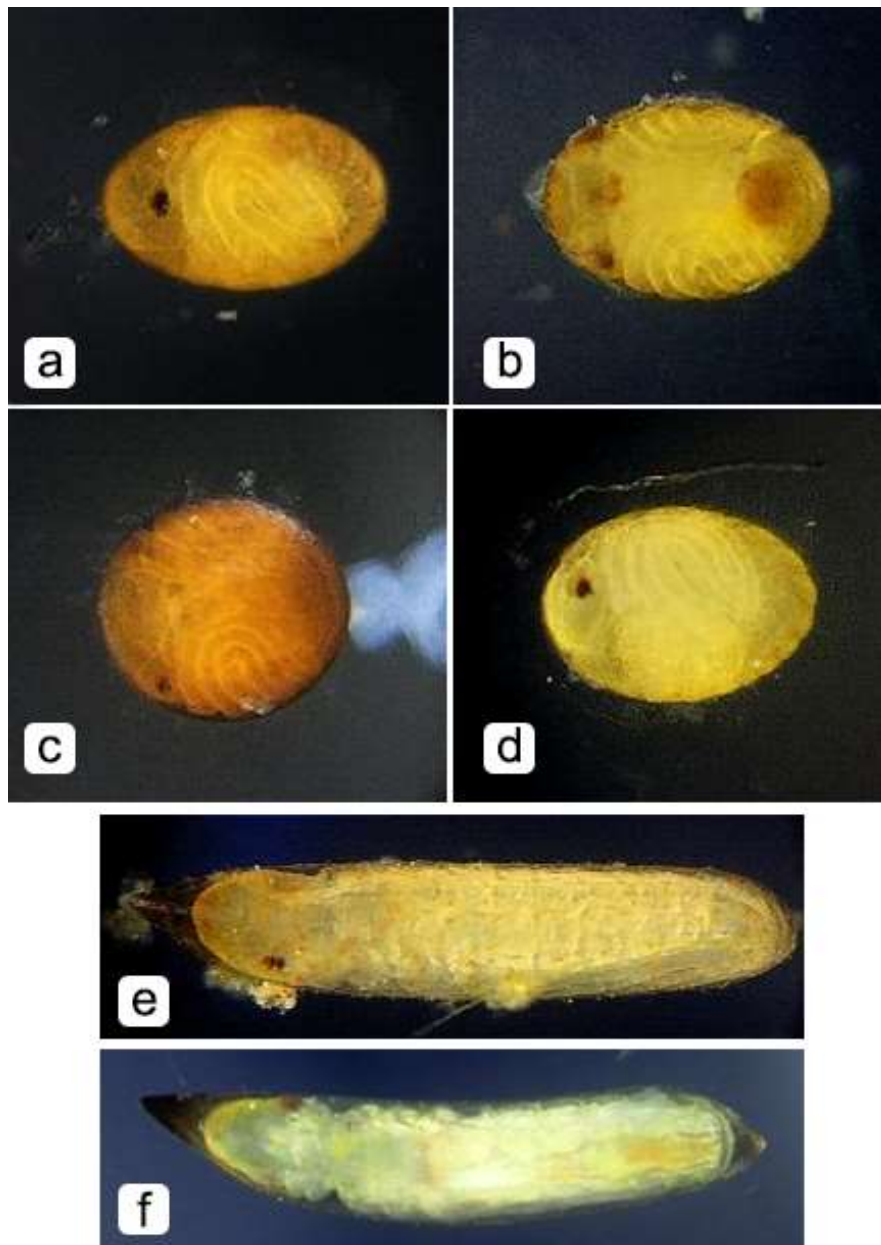


Figure 16: Morphologie de l'œuf. (a) *Orthetrum triangulare*, (b) *Libellula quadrimaculata asahinai*, (c) *Tramea virginia* (d) *Pantala flavescens*, (e) *Caloperyxjaponica*, (f) *Lestes sponsa* [16].

Chapitre I: Généralités sur les odonates

Les œufs, souvent entourés d'une couche plus ou moins épaisse de gelée, sont couramment émis isolément ou en paquet, quelque fois groupés dans une substance mucilagineuse formant parfois un long cordon (**Fig. 17**) qui contient quelques milliers d'œufs (*Orthetrum nitidinerve*) (Khelifa et al., 2012).



Figure 17: Ponte artificielle d'une femelle d'*Orthetrum nitidinerve* (Khelifa et al., 2012).

Lorsqu'ils sont insérés dans les végétaux (**Fig. 18**), l'incision est réalisée par les valves supérieures de l'oviscapte puis agrandie par les valves médianes ; les œufs sont ensuite placés au fond du trou. L'insertion de l'œuf entraîne, dans de rares cas, une réaction végétale aboutissant à une sorte de galle (*Lestes viridis*) (D'Aguilar & Dommenges, 1985).

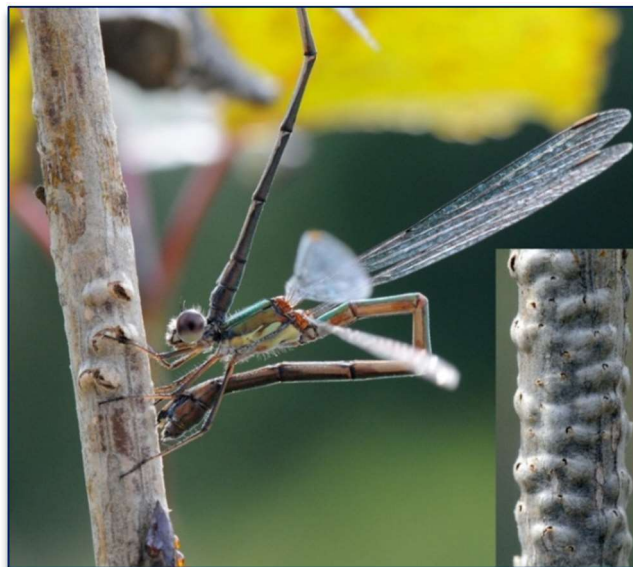


Figure 18: La femelle du Leste vert insère ses œufs sous l'écorce de branchettes [17].

Chapitre I: Généralités sur les odonates

Le développement des œufs peut être de deux types ceux à **éclosion rapide**, de l'ordre de quelques jours à trois semaines :

- *Crocothemis erythrea* au Sud de la France les œufs éclosent en 13 jours.
- *Sympetrum fonscolombii*: 21 jours (Gardner 1915 in Corbet, 1962).
- *Sympetrum meridionale*: 22 jours (Aguesse, 1959).
- *Somatochlora viridiaenea* : de 19 à 21 jours (Miyakawa, 1990), et ceux à **éclosion retardée** qui survient alors plusieurs mois après la ponte (Corbet, 1962; D'Aguilar & Dommenget, 1985).

Le nombre d'œufs peut atteindre 1500 individus, une femelle pouvant produire plusieurs milliers d'œufs pendant son cycle biologique (Corbet, 1999). Les œufs éclosent 7 à 8 jours après la ponte mais l'éclosion peut être délayée de 80 jours (Miller, 1992) et voire 360 jours selon les rapports un cas étudié (Sternberg, 1990).

1. 6.1. 2. Le stade larvaire :

Le premier stade, appelé pronympe, prolarve ou larve primaire. La prolarve fait éclater l'enveloppe - si celle-ci ne s'est pas brisée d'elle-même – à l'aide d'une vessie, remplie de liquide « cœur céphalique », située sur la tête. La larve primaire ne se nourrit pas, ayant des pattes non fonctionnelles. Cette larve encore gorgée de réserves vitellines ne s'alimentera qu'au deuxième ou troisième stade.

Le nombre de stades est très variable, allant de 9 à 17 stades. La classification des stades est particulièrement difficile sur terrain, sauf les trois derniers peuvent généralement être déterminés (Resh & Cardé, 2009).

La durée du stade larvaire varie en fonction de plusieurs facteurs externes tels que :

- **La température** : Les conditions thermiques jouent un rôle essentiel dans le déroulement de la diapause embryonnaire des odonates (Corbet, 1956; Aguesse, 1961; Schaller, 1968).

Les travaux de Schaller sur la ponte d'une femelle d'*Aeshna mixta* ont montré qu'un abaissement de la température suivi d'un réchauffement (choc thermique réactivant) a pour effet non seulement de hâter les éclosions mais encore d'en assurer la synchronisation.

- **La photopériode :**

Une longue photopériode accompagnée d'une température élevée évite l'installation d'une diapause alors qu'une courte photopériode à basse température l'induit (Corbet, 1999).

- **L'altitude :**

Il est connu chez les odonates comme chez d'autres invertébrés que la biologie des espèces varie généralement selon l'altitude.

La plupart des odonates ont une ou deux générations par ans (uni/bivoltine), mais beaucoup d'entre eux sont semivoltines (une génération en deux ans). Le pourcentage le plus élevé d'espèces avec plusieurs générations par ans « multivoltines » se produit dans les régions tropicales que dans les régions tempérées (Corbet et *al.*, 2006).

Les adaptations des odonates à certaines latitudes se traduisent par des interruptions du développement qui affectent l'embryon ou la larve, on a alors la même espèce qui a des caractères d'univoltinisme (une génération par an) ou de multivoltinisme :

Ischnura elegans : Trivoltine à 43°- 44° N

Univoltine à 53°-54° N

Semivoltine 57°- 58° N

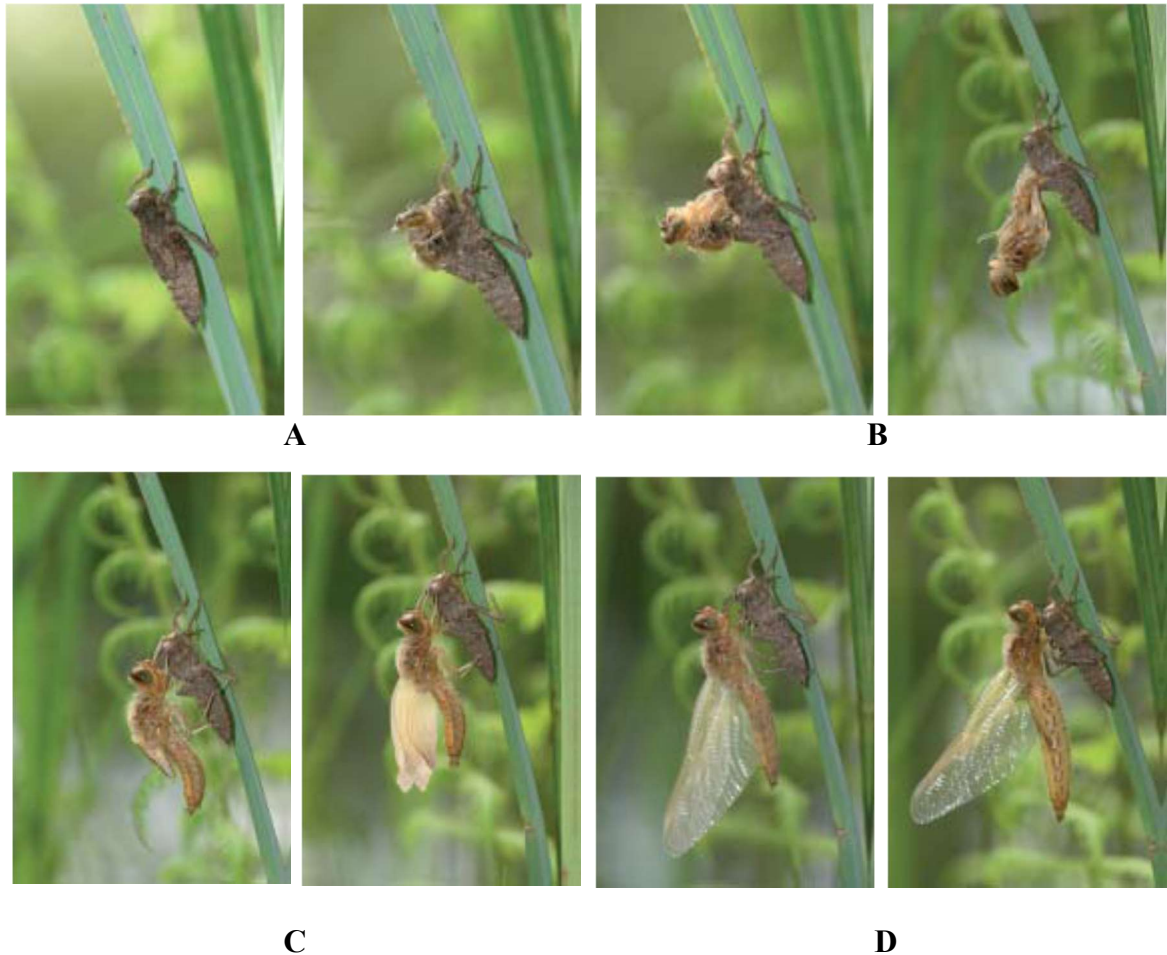
La vraie larve, délivrée de sa dépouille primaire, est bien pourvue pour sa vie de chasse aquatique. Elle respire par des branchies rectales, situées dans la partie terminale des intestins. L'abdomen aspire et rejette l'eau, dont les branchies extraient l'oxygène. Chez les Anisoptères, elles sont foliacées, chez les Zygoptères elles ont la forme de tortillons (Heidemann & Seidenbusch, 2002).

1. 6. 2. La mue imaginale:

A la fin de son évolution la larve effectue une dernière mue ou mue imaginale qui va la transformer en adulte ou imago. La métamorphose (**Fig. 19**) est une étape importante qui se traduit par de profonds changements morphologiques, physiologiques et comportementaux irréversibles s'effectuant durant le stade larvaire final (Corbet, 1999). Quelques jours (parfois quelques semaines) après l'éclosion, la larve commence à quitter l'eau par intervalles de plus en plus longs, respirant progressivement avec les stigmates thoraciques. Puis une dernière fois elle quitte l'élément liquide et se hisse sur un support du voisinage (D'Aguilar & Dommanget, 1985).

Chapitre I: Généralités sur les odonates

La larve se fixe alors dans une position généralement différente selon les espèces (D'Aguilar & Dommaget, 1985). C'est ainsi que les Aeshnidae adoptent pour la plupart la position verticale, tandis que certains Gomphidae, par exemple, émergent sur une surface horizontale.



- A-** La larve quitte le milieu aquatique, choisit un support végétal favorable et se fixe dans une position différente selon les espèces (horizontale ou verticale).
- B-** Le thorax se dilate et la peau se fend entre les deux fourreaux alaires. La déchirure s'agrandit laissant saillir le thorax de l'adulte, la tête apparaît puis les pattes et les ailes.
- C-** Après une phase de repos il se redresse et se raccroche à la partie antérieure et pour qu'il extraire l'abdomen.
- D-** Le jeune adulte enfin dégagé de sa dépouille larvaire, les ailes vont lentement se déployer. Après un desséchement complet, l'insecte peut prendre son premier envol.

Figure 19 : Étapes de l'émergence de la Libellule fauve (*Libellula fulva*) (Jourde, 2009).

1. 6. 2. 1. Le sex ratio à l'émergence :

Les exuvies collectés sur terrain peuvent nous donner une large information sur le sex ratio des odonates et spécialement celui des anisoptères.

Le sex-ratio a attiré l'attention de plusieurs auteurs notamment (Corbet, 1983, 1999; Corbet & Hoess, 1998; Lawton, 1972). La plupart des observations examinées par Corbet (1962) & Lawton (1972) ont été globalement conformes aux conclusions que le sex ratio à l'émergence présente souvent un déséquilibre; et que ce déséquilibre indique un léger excès de femelles chez les Anisoptères que chez les Zygoptères. Dans les régions tempérées, en plus de la photopériode, la température de l'eau joue également un rôle majeur dans le développement larvaire, affectant le taux de croissance, la régulation saisonnière et le voltinisme des larves (Corbet, 1999).

1.6. 2. 2. La période de l'émergence :

La collecte des exuvies sur terrain a montré que les mâles et les femelles n'ont pas la même rapidité d'émergence.

Certaines espèces émergent la nuit, bien que beaucoup émergent à l'aube ou en plein jour. Il existe deux types d'espèces ceux qui ont des émergences synchronisées (espèces printanières) et d'autres qui ont des émergences non synchronisées (espèces estivales). Ces deux catégories sont communes à des latitudes élevées (Corbet, 1999).

- Le Gomphe d'Algérie *Gomphus lucasii* fait partie des espèces printanières (Zebsa et al., 2015a).
- L'Aesche affine *Aeshna affinis* est une espèce de type estival (Jourde, 2009).
L'Anax empereur *Anax imperator* peut être les deux.

1. 6.2.3. Ses risques :

L'émergence est une période critique pour les odonates car durant plusieurs heures leurs corps mou ne leur offre aucune protection. Leur survie est une affaire de chance. Que les conditions météorologiques se dégradent, qu'un prédateur repère la libellule et c'en sera fini du combat pour la vie. Chez certaines espèces d'odonates, des milliers d'individus vont se transformer en quelques jours. Leur présence constitue une véritable manne pour de nombreux prédateurs, qui modifient leurs modes de chasse pour focaliser leur attention sur les odonates (Jourde, 2009).

1. 6. 2. 4. Le record de distance d'émergence :

Il est bien connu que certaines espèces d'odonates peuvent se métamorphoser à l'écart de l'eau. Plusieurs auteurs ont décrit des distances d'émergence parfois considérables. Ainsi, Pickess (1987) puis Jôdicke (1994) avancent une distance de 35 m pour l'*Orthétrum* réticulé *Orthetrum cancellatum*. Busse et Jôdicke (1996) font état d'émergence à 46 m de l'eau pour Sympétrum de Fonscolombe *Sympetrum fonscolombii*. Les données apportées par Siva-Jothy (in Brook & Lewington, 2004) concernant une distance d'émergence de 100 m pour Caloptéryx éclatant *Calopteryx splendens*. Elle semble constituer le record de distance enregistré en Europe.

En Algérie, Hadjoudj (2014) a mesuré une distance moyenne de 101.42 ± 95.99 cm pour l'*Orthetrum cancellatum*.

1. 6. 3. La maturation sexuelle:

Dès qu'il est capable de voler, l'imago quitte généralement la proximité du plan d'eau pour une période de maturation. Durant cette période, de quelques jours les libellules terminent les transformations physiologiques (**Fig. 20**) qui leur permettront d'atteindre la maturité. On qualifie ces insectes d'imagos ténéraux. (Durand & Lévesque, 1981).

La période de maturation peut être courte lorsque la température est élevée (Buchholtz, 1951; Corbet, 1962) dans le cas contraire elle est prolongée par une estivation ou une hibernation durant une ou plusieurs semaines.

- *Calopteryx splendens* devient mature en deux jours (Zahner, 1960).
- *Pyrrhosoma nymphula* en 9 à 15 jours (Corbet, 1952, Corbet, 1962).
- *Lestes sponsa* en seize jusqu'à 30 jours (Corbet, 1956, Gross, 1930).

Chez les anisoptères, la période de maturation peut durer au minimum 5 à 7 jours chez *Uropetala carovei* (Wolfe, 1953) et peut aller jusqu'à un mois chez les Gomphidae (Needham & Betten, 1901).



Figure 20: Passage d'une coloration d'imature (à gauche) à adulte (à droite) chez l'Agriion nain *Ischnura pumilio* (Jourde, 2007).

1. 6. 4. Le comportement reproducteur:

1. 6. 4. 1. L'accouplement :

Au terme de la période de maturation, les imagos matures rejoignent à nouveau les rives ou ils peuvent chercher à s'accoupler.

D'un point de vue évolutif, la phase la plus importante de la vie d'un organisme à reproduction sexuée est sans aucun doute l'accouplement. Un individu qui ne se reproduit pas ou qui s'accouple avec de mauvais partenaires (malingres, parasités, etc.) n'engendrera pas de descendance ou engendrera une descendance aux faibles potentialités biotiques (Arnaud, 1999).

La copulation commence soit par une poursuite de la femelle chez *Crocothemis erythraea*, *Trithemis annulata*, *Trithemis arteriosa*, soit par une parade nuptiale chez *Calopteryx haemorrhoidalis* et *C. Exul*.

Pour remplir de spermatozoïdes, le mâle repli son abdomen sur lui-même appliquant l'orifice génital, qui s'ouvre au 9^{ème} segment, contre la cavité copulatrice du 2^{ème} segment.

La femelle recourbe son corps pour joindre son orifice génital aux pièces de l'organe copulateur masculin du 2^{ème} segment. Le couple forme le cœur copulateur (**Fig. 21**).

Chapitre I: Généralités sur les odonates

La fécondation s'opère sur un support chez les Coenagrionidae, Calopterygidae, ou en plein vol chez les Libellulidae. Elle dure de quelques secondes jusqu'à une heure (Corbet, 1962).

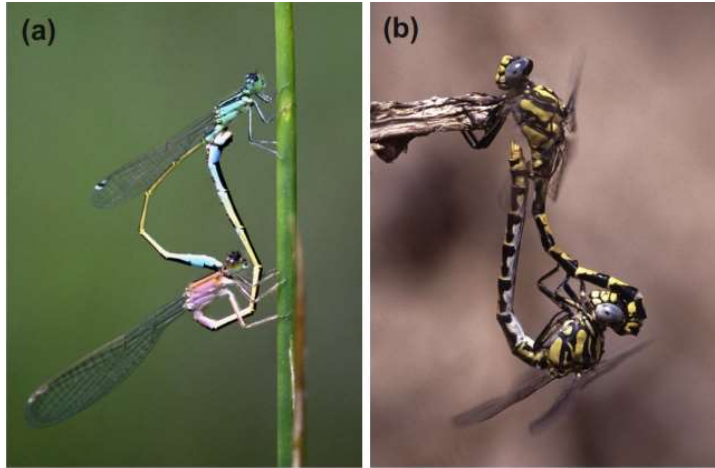


Figure 21 : Le cœur copulatoire de : (a) *Ischnura elegans*; et (b), *Onychogomphus uncatus* (Suhling et al., 2015).

1. 6. 4. 2. La sélection sexuelle :

Les stratégies qui influencent la reproduction doivent dès lors avoir une importance adaptative en augmentant le succès reproducteur des individus (Barth & Lester, 1973). La sélection sexuelle joue un rôle primordial dans l'évolution de l'ensemble de ces stratégies adaptatives.

La sélection sexuelle augmente la capacité d'accouplement des individus mais également après la copulation, elle peut agir sur le succès de fécondation (Parker, 1984; Birkhead & Møller, 1998).

1. 6. 4. 3. La formation du tandem :

Le mâle attrape la femelle entre ces pattes, puis il saisit la femelle dans la région entre la tête et le prothorax (la nuque) à l'aide de ses appendices anaux et le tandem se forme (Corbet, 1999). Le mâle doit être puissant et capable de féconder les œufs de la femelle.

1. 6. 4. 4. La compétition spermatique :

La compétition spermatique (compétition entre les spermatozoïdes de plusieurs mâles pour la fécondation des ovules d'une femelle) (Parker, 1970a) se retrouve dans l'ensemble du règne animal (Smith, 1984 ; Möller & Birkhead, 1989 ; Birkhead & Möller, 1998). Elle est à l'origine de l'évolution du comportement pour l'accouplement (Dewsbury, 1982) et de la morphologie des organes sexuels (Waage, 1986 ; Birkhead & Hunter, 1990). Elle a également entraîné l'évolution et la sélection de stratégies qui augmentent les chances d'un mâle d'engendrer une grande proportion de la progéniture d'une femelle (Birkhead & Hunter, 1990 ; Stockley, 1997). Chez les odonates, la compétition spermatique est très intense.

1. 6. 4. 5. Le retrait du sperme rival :

C'est chez les odonates que cette stratégie d'assurance de la paternité est la mieux connue (Waage, 1979, 1984, 1986; Siva-Jothy, 1987; Siva-Jothy & Tsubaki, 1989; Miller, 1990; Cordero *et al.*, 1995; Hooper & Siva-Jothy, 1996). Elle résulte de l'évolution de la morphologie du pénis qui est parfaitement adaptée à l'anatomie interne des génitalia des femelles ainsi que de structures spécialisées (épines, soies, barbillons) situées au niveau de l'extrémité du pénis, qui permettent aux mâles d'enlever le sperme des mâles précédents avant de transférer leurs propres spermatozoïdes (Waage, 1979, 1984, 1986).

Suivant les espèces d'odonates, les mâles sont capables de retirer le sperme rival de la bourse copulatrice et de la spermathèque comme chez *Ischnura graellsii* (Cordero, Miller, 1992) ou le placer dans une zone de la spermathèque défavorable pour la fécondation des ovules (Waage, 1984) comme chez *Nanophya pygmaea* (Siva-Jothy & Tsubaki, 1994) et *Crocothemis erythraea* (Siva-Jothy, 1988), le mâle s'accouple très rapidement (quelques dizaines de secondes) alors que chez la plupart des autres odonates, l'accouplement dure plusieurs minutes voire plusieurs heures. Durant un si bref moment, le mâle ne peut enlever le sperme rival, dès lors il le déplace puis insémine la femelle (Waage, 1984).

1. 6. 4. 6. L'Adaptation post-copulatoire :

- **Garde de la femelle :**

–*Avec contact physique* : Le mâle reste accroché à la femelle sans qu'il y ait de contact entre leurs appareils génitaux (Parker, 1970c). Après l'accouplement, les mâles d'Odonates adoptent la position dite "en tandem". Le mâle d'*Hetaerina americana* reste accroché à la femelle jusqu'à ce qu'elle soit entrée dans l'eau pour pondre. Par la suite, il reste au-dessus du site de ponte et éloigne tout individu qui s'en approche. Enfin, dès que la femelle sort de l'eau, le mâle adopte à nouveau cette position et ce, tant que la période de ponte n'est pas terminée (Johnson, 1961)

–*Sans contact physique* : Au cours de cette phase de la reproduction, le mâle reste aux côtés de la femelle et éloigne ses rivaux (Parker, 1970a). Le mâle de *Trithemis annuata* garde la femelle et éloigne les mâles qui s'approchent du site de ponte. Ce faisant, les femelles ne sont pas dérangées durant une à deux minutes, alors que les femelles non-gardées ne sont tranquilles que pendant quelques secondes (Waage, 1979). Le mâle et la femelle tirent donc des bénéfices de ce comportement.

1. 7. Dispersion et Migration :

Les odonates sont des insectes très mobiles, et ont des différentes capacités de dispersion (Kormandy, 1961).

1. 7. 1. Dispersion :

La dispersion est un mouvement non orienté, loin de la parcelle d'habitat natal (den Boer, 1990), et est un trait d'histoire de vie qui a de profondes conséquences sur les populations en particulier dans l'habitat fragmenté (Dieckmann et *al.*, 1999).

La dispersion joue un rôle essentiel dans les populations locales et les métapopulations (Thomas & Hanski, 1997), dans la détermination de l'habitat vide et la probabilité d'extinction (Ingvarsson & Whitlock 2000; Ingvarsson, 2001).

A grande échelle, l'expansion dans la distribution des espèces ont eu lieu en réponse à des processus tels que la déforestation et le réchauffement climatique (Sternberg, 1990; Buchwald & Roske, 1989). Ceci suggère que beaucoup d'odonates sont capables de se disperser entre-patch, en particulier les Zygoptères (Parr, 1973; McPeck, 1989; Stettmer, 1996; Conrad et *al.*, 1999, Angilbert & Giani, 2003) même si ces mouvements n'ont pas été directement observé.

Certaines espèces ne se dispersent guère autour de leur lieu de naissance (l'Agrion de Mercure *Coenagrion mercurialene* s'éloigne généralement pas à plus de quelques centaines de mètres de son site d'émergence) (Graham & *al.*, 2003), d'autres peuvent entreprendre de grands déplacements pour coloniser de nouveaux sites de reproduction. Les Aeschnes, la Libellule déprimée et même de petites espèces comme les *Calopteryx* s'observent parfois à des dizaines de Kilomètres de tout point d'eau (Sttitmer, 1996 ; Khelifa et *al.*, 2013c).

1. 7. 2. Migration :

Le massif des Libellules a été enregistré pour la première fois par Hermann Hagen (1861).

Dans le monde, 25-50 des 5000 espèces connues d'odonates ont été considéré migratrices (Korrmondy, 1961), mais le nombre actuel peut être plus de 100 (Dannreuther, 1941).

Chapitre I: Généralités sur les odonates

Corbet (1999) a classé 40 anisoptères et 10 Zygoptères comme espèces migratrices bien connus au monde. Le genre d'Anisoptères le plus représenté est *Anax* (sept espèces classées par Corbet), par exemple, la migration Nord-sud d'*Anax Junius* qui se produit pour la plupart en Amérique du Nord (Russell *et al.*, 1998), et le genre *Tramea* (neuf espèces) (in Khelifa *et al.*, 2008). On trouve aussi *Pantala flavescens*, une grande espèce migratrice et cosmopolite, avec des individus trouvés dans tous les continents sauf l'Antarctique (McLachlan, 1896; Wakana, 1959; Reichlof, 1987; Russell *et al.*, 1998; Corbet, 1999; Srygley, 2003, Feng *et al.*, 2006; Buden, 2010), et beaucoup d'autres incluent les migrateurs fréquents, par exemple, *Sympetrum* (cinq espèces) et *Diplacodes* (quatre espèces).

1. 8. Le changement climatique et les odonates :

Les records d'odonates dans la région Méditerranéenne au cours des dix dernières années (Dijkstra & Lewington, 2006) ont montré que de nombreuses espèces d'odonates thermophiles, dont beaucoup sont originaire de l'Afrique et le Moyen-Orient, ont étendu leur répartition vers le nord en direction de l'Europe. Des exemples de ces espèces comprennent *Crothemis erythraea* (Gonseth & Monnerat, 2003), *Sympetrum fonscolombii* (Lempert, 1997), et *Orthétrum brunneum* (Bernard & Invinskis, 2004).

Wiligalla et Fartman (2012) qui ont mené une étude sur la diversité des espèces dans les grandes villes Européennes, prétendaient que l'effet temporel sur la richesse des espèces est susceptible d'être une conséquence de l'augmentation récente des espèces méditerranéennes associées au réchauffement planétaire. Certains par exemple (Ott, 2001) attribuent ce changement dans la répartition des espèces, au changement climatique.

Malgré la nécessité d'un milieu aquatique pour que les stades larvaires puissent se développer, certains adultes préfèrent des climats chauds, cela a conduit à une certaine forme d'adaptation des larves d'être en mesure de survivre à des climats plus chauds et plus secs.

Le changement dans l'aire de répartition des espèces d'odonates thermophiles a déclenché plusieurs recherches où la variation dans la répartition des libellules a été actuellement utilisée comme un indicateur des changements climatiques (Ott, 2010).

1. 9. Parasitisme et prédation :

1. 9. 1. Parasitisme:

Les libellules sont soumises à la pression des parasites à tous leurs stades de développement.

1. 9. 1. 1. Le parasitisme des œufs :

De petits Hyménoptères, essentiellement des Chalcidoidés, pondent directement dans les œufs de Libellules à ponte endophytique (Corbet, 2004).

1. 9. 1. 2. Le parasitisme des larves et des adultes :

Les odonates sont fréquemment parasitées par des Protozoaires de la classe des Grégarines (Fig. a), qui sont capables de réduire leur longévité en s'attaquant à leur épithélium intestinale (Abro, 1971, 1974; Siva-Jothy & Plaistow, 1999; Cordoba-Aguilar, 2002a, Córdoba-Aguilar, 2003a; D'Aguilar & Dommanget, 1998; Boudot, 2006).

Des études faites sur plusieurs espèces de *Calopteryx* ont montré que les grégarines sont un facteur sélective majeur provoquant un impact négatif sur le fitness des adultes (par exemple Åbro, 1987, 1990; Siva-Jothy & Plaistow, 1999).

Le taux d'infection varie largement, 60 % chez les larves et 100% chez les adultes (Jarry & Jarry, 1961).

Ce taux dans une population de *Enallagma cyathigerum* atteint 100% lors de la période de vol (Abro, 1974).

Les odonates sont également vecteurs de Trématodes et de Cestodes (Oiseaux et Batraciens) (Askew, 2004; Corbet & Brooks, 2008). Enfin, ils sont fréquemment parasités par des Nématodes Mermithidés. Leurs parasites externes sont essentiellement des larves d'Hydracariens, et quelques Diptères Ceratopogonides qui vivent accrochés aux nervures de la base des ailes (Durand & Lévesque, 1981; D'Aguilar & Dommanget, 1998; Heidemann & Seidenbusch, 2002).

1. 9.2. Prédation :

L'action des prédateurs représentait un élément important parmi les facteurs qui, en particulier au moment de l'émergence, jouent un rôle sur la diminution des effectifs, par exemple, Gribbin & Thompson (1990) ont attribué plus de 75% de mortalité à l'émergence dans l'espèce de *Pyrrhosoma nymphula* causée par les Oiseaux, les fourmis et les Araignées, les Araignées capturent souvent les ténérales (Mathaven & Pandian 1977; Larochelle 1978, Bennett & Mill, 1993) ou même les post-ténérales (Robinson & Robinson 1970, Rehfeldt 1992) (**Fig. 22A**).

Les hydracariens consomment les œufs des espèces à ponte exophytique et peuvent, semble-t-il, avoir un impact certain sur la productivité des Libellules (Proctor & Pritchard, 1989).

Les odonates, à tous les stades, servent d'aliment aux poissons, aux oiseaux (**Fig. 22B**) et aux insectes aquatiques (D'Aguilar & Dommanget, 1985).



Figure 22: Prédation des odonates. (A) *Crocothemis erythraea* capturé par *Argiope trifasciata*, (B) prédation d'*Anax parthenope* par *Merops apiaster* (Suhling & al., 2015).

1. 10. Régime alimentaire :

Les adultes se nourrissent en vol et essentiellement d'insectes de petite taille (diptères surtout). Les Aeshnidae et les Libellulidae de grande taille peuvent consommer des Zygoptères.

Les larves sont elles aussi carnassières et éventuellement cannibales et bien qu'elles s'adressent à des proies mobiles. Au cours des tout premiers stades, elles consomment essentiellement des proies unicellulaires et des éléments zooplanctoniques de petite taille, puis le spectre alimentaire s'élargit rapidement vers des proies plus grandes et plus diverses. Il existe une bonne corrélation entre le mode de vie des larves et leur mode de détection des proies : les fouisseurs les détectent à la fois par des moyens tactiles et visuels, les grimpeurs et marcheurs utilisent surtout le repérage à vue (Durand & Lèveque, 1981).

Dans l'analyse du contenu de l'estomac d'une *Somatochlora arctica* en Norvège, la nourriture consistait en 58% de larves de chironome, 40% de puces d'eau, et les 2% restants d'hydrachnidia.

1. 11. Habitat :

La majorité des espèces sont inféodées soit aux eaux courantes (ruisseaux, rivières), soit aux eaux stagnantes (mares étangs, lacs). Cette stricte dichotomie se fait souvent à l'échelle de la famille. Ainsi, les Platycnemididae et les Gomphidae fréquentent presque tous des eaux courantes alors que les Coenagrionidae et les Libellulidae préfèrent les eaux stagnantes. Les différences de peuplement sont induites par le taux d'oxygène dissous et le type de substrat.

Dans les zones tempérées du globe, les libellules interviennent surtout dans la gestion des milieux naturels et sont souvent considérées comme des espèces indicatrices clés pour la qualité de l'environnement et la gestion de la biodiversité. Leur sensibilité à la qualité de l'habitat (Moore, 1997; Chovannec & al., 2001, 2004, 2005 ; Schmidt, 1985; Castella, 1987; Oertli & al., 2005; Indermuhele & al., 2008) (par exemple les couverts forestiers, la chimie de l'eau, la structure des rivières et des rives), leur caractère amphibien et leur identification relativement simple procurent aux Libellules le statut d'indicateur fiable pour l'évaluation des changements environnementaux sur le long terme (biogéographie, climatologie) et le court terme (conservation de la biologie, pollution des eaux, altération de la structure des eaux

Chapitre I: Généralités sur les odonates

courantes et stagnantes), bien qu'elles ne soient pas aussi vulnérables que d'autres invertébrés benthiques (Riservato & *al.*, 2009).

Chapitre II :

Description de la zone d'étude

Chapitre II: Description de la zone d'étude

2. Description de la zone d'étude:

2.1. Présentation de la région de Guelma :

La wilaya de Guelma est située au Nord-Est de l'Algérie à 60 km environ de la Méditerranée. Elle est limitée au Nord par la wilaya d'Annaba, au Nord-Ouest par la wilaya de Skikda, au Nord-Est par la wilaya d'El Tarf, à l'Ouest par la wilaya de Constantine et au Sud-Est par la wilaya de Souk Ahras et Oum-El Bouagui. Elle s'étend sur une superficie de 3686.84 Km² (DPAT, 2008).

2.1.1. Bassin versant de la Seybouse:

Le bassin versant de la Seybouse est situé dans la région Nord-Est de l'Algérie occupant une superficie de 6471 km². Il est limité au Nord par la mer Méditerranée, à l'Est par le prolongement oriental du système aquifère Annaba-Bouteldja et les monts de Nador et N'bail, à l'Ouest par le massif de l'Edough, les monts de Houara et Débagh et au Sud par les monts de Mahouna, Ain larbi et Sedrata (Mouchara, 2009).

Le cours d'eau principal, l'Oued Seybouse, naît dans les hautes plaines semi-arides de l'est algérien. Depuis sa source de la haute plaine de Sellaoua et de Heracta, la Seybouse draine des reliefs assez simples avec des écoulements très longs et finit dans la plaine littorale d'Annaba pour se jeter en Méditerranée. Il est formé par la confluence des oueds Charef et Bouhamdane au niveau de Madjez Amar et il reçoit deux autres affluents d'importance inégale : l'Oued Mellah et l'Oued Ressoul (Mouchara, 2009).

Il occupe la troisième place après Oued El Kebir du Rhumel et Medjerdah-Mellegue. Il couvre 68 communes dans 7 Wilaya : Annaba, Tarf, Souk Ahras, Skikda, Guelma, Oum El Bouaghi, Constantine, ses eaux représentent une source fondamentale de vie dans la région.

Le bassin de la Seybouse est divisé en 03 parties :

- La haute Seybouse.
- La moyenne Seybouse.
- La basse Seybouse.

La zone d'étude se situe dans la partie Nord-est de l'Algérie, elle appartient au bassin de la Seybouse en amont (moyenne Seybouse).

Le sous bassin de la moyenne Seybouse est une région montagneuse formée d'une chaîne imposante, au relief accidenté, c'est l'Atlas Tellien.

Chapitre II: Description de la zone d'étude

2.1.2. Le Sous bassin de Guelma (Zone d'étude) :

Le bassin de Guelma s'étend sur la totalité de la wilaya de Guelma, il appartient à la moyenne Seybouse dans sa partie Nord-Est et à la haute Seybouse dans sa partie Sud. Il est d'extension Nord-sud d'une quarantaine de kilomètres de long et d'une vingtaine de kilomètres de larges pour une superficie de 770.91 km² (Fig. 23).

Le bassin est limité au Nord par les monts de Houaras et Béni Ahmed, au Sud par la Mahouna, Ain Larbi et Sedrata, au Sud-ouest par les monts de Sellaoua, à l'Est par les monts de Nador, N'bail et à l'ouest par les monts Débagh (Brahmia, 2009).

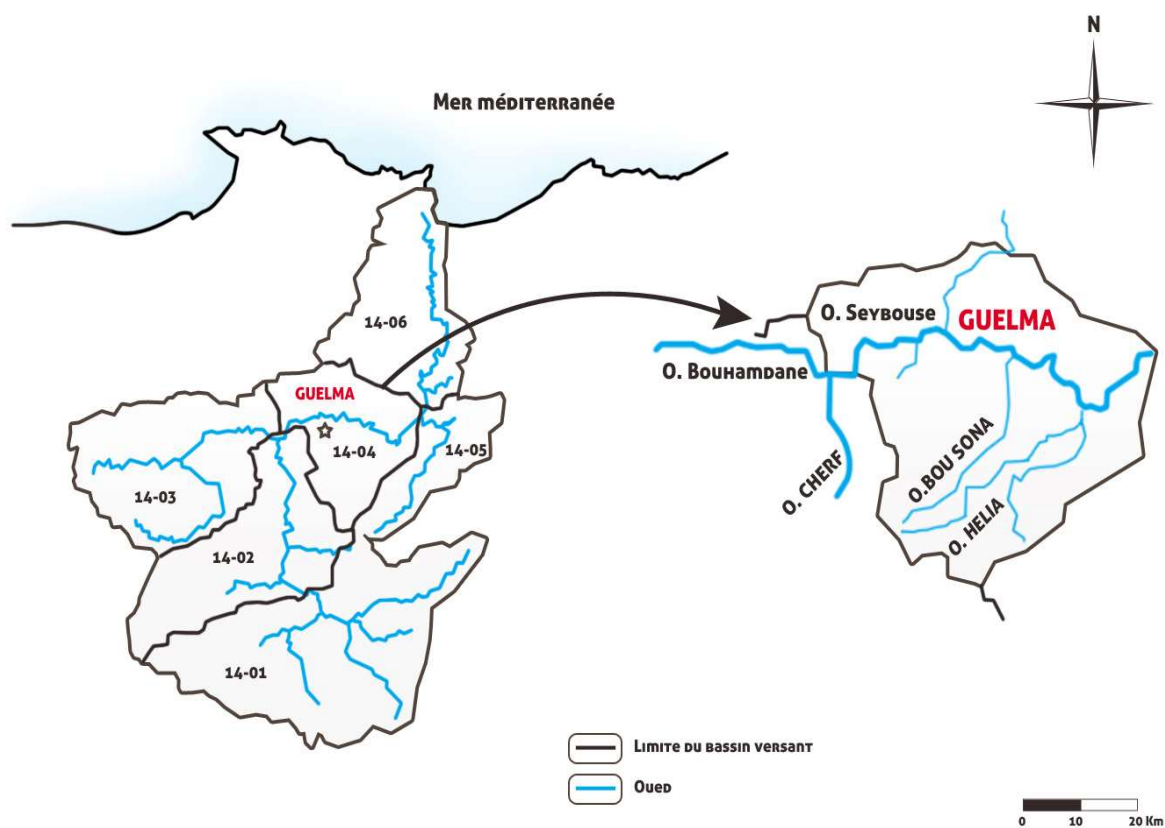


Figure 23: Carte géographique représente les différents sous bassin de la Seybouse (Reggam, 2015 modifiée)

Chapitre II: Description de la zone d'étude

2.2. Le couvert végétal :

Le couvert végétal ainsi que les facteurs orographiques et climatiques ont une influence directe sur l'écoulement fluvial (Ghachi, 1986).

La résistance à l'écoulement est d'autant plus grande que le couvert végétal est plus dense. Dans le bassin d'étude, les aires agricoles sont localisées essentiellement dans la plaine alluviale. Les cultures pratiquées sont dominées par des cultures maraîchères et quelques vergers d'agrumes et d'arbres fruitiers. Les forêts, les maquis et les broussailles occupent pratiquement toute la bande des monts.

2.3. Hydrologie:

Le réseau hydrographique se définit comme l'ensemble des cours d'eau naturels ou artificiels, permanents ou temporaires, qui participent à l'écoulement.

Le réseau hydrographique est sans doute une des caractéristiques les plus importantes du bassin. Le réseau hydrographique peut prendre une multitude de formes. La différenciation du réseau hydrographique d'un bassin est due à quatre facteurs principaux : **la géologie, le climat, la pente du terrain et la présence humaine.**

Le réseau hydrographique du secteur d'étude draine une superficie de l'ordre de 770.91 km². Il est caractérisé par un réseau hydrographique dense au Nord et un autre lâche au sud.

Le cours d'eau principal, Oued Seybouse, prend naissance dans les hautes plaines de Heracta et de Sellaoua et finit dans la plaine littorale d'Annaba pour se jeter en Méditerranée. Le réseau hydrographique est composé de l'oued Seybouse et de ses affluents (oueds : Bouzitoune, El maiz, Zimba, Bradaa et Berdia) auxquels s'ajoute de nombreux ruisseaux.

Le débit moyen annuel de la Seybouse et de ses principaux affluents, s'accroît progressivement de l'amont à l'aval. Le débit de l'Oued Seybouse est en moyenne de 13,2 m³/s. Les Oueds Charef et Bouhamdene à leur confluence à Medjaz Amar transitent respectivement à un débit de 2,27 m³/s (17 % du débit total) et 3,79 m³/s (soit 28,6%), l'Oued Mellah à Bouchegouf débite 3,41 m³/s soit 25,7% du module global de la Seybouse. l'Oued Meboudja, le dernier affluent de l'Oued Seybouse, assure la vidange du lac Fetzara par un canal d'assèchement de 14 km (ABH, 2002).

Chapitre II: Description de la zone d'étude

2.4. Présentation du site d'étude:

2. 4. 1. La mare Beddoude

L'étude a été réalisée dans deux mares artificielles (**Fig. 24**) d'une superficie de 0,4 ha, situés à 3 km au Nord-ouest de la province d'El Fedjoudj, Guelma, Algérie (Hadjoudj et *al.*, 2014).



Figure 24: Photo satellite de la mare Beddoude. (1) la mare 1, (2) la mare 2 (Google Earth).

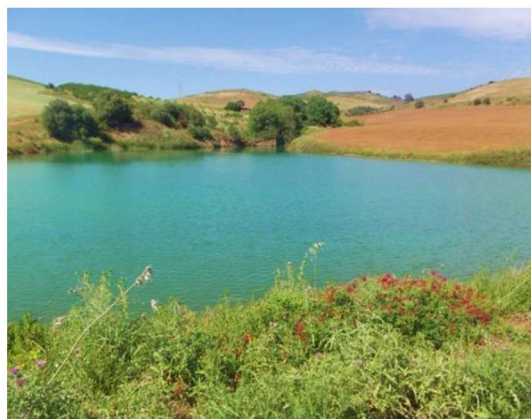
La principale différence physique entre les deux mares est la présence de la végétation en banque dans la mare 1 et elle est absente dans la mare 2 (milieu ouvert). Les espèces végétales dominantes sont limitées. Elles sont composées principalement par des îlots de *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Cyperus longus* et *Paspallum distichum*. La végétation terrestre est principalement herbacée, dominée par *Dittrichia viscosa* et *Lythrum junceum*.

Ces mares (**Fig. 25**) dépourvues de poissons sont un refuge pour plusieurs espèces d'Anisoptères comme : *Anax imperator*, *A. parthenope* (des grands prédateurs aquatiques de la famille des Aeshnidae), *Trithemis annulata*, *Trithemis arteriosa*, *Crocothemis erythraea* et *Orthetrum cancellatum* (la plus grande espèce de la famille des Libellulidae), et des Zygoptères comme : *Erythromma lindenii*, *Coenagrion puella* et *Coenagrion scitulum*.

Chapitre II: Description de la zone d'étude



Mare 1



Mare 2

Figure 25: Représentation photographique des sites d'étude (Photos prises par Guebailia Amina, 2012).

2. 5. Climatologie :

Les caractéristiques climatiques sont prises en considération afin de mieux prendre connaissance des conditions naturelles de la région d'étude.

Selon les données climatiques, La région Nord-est de l'Algérie est caractérisée par un climat Méditerranéen tempéré qui se distingue des autres types de climat par l'abondance d'une saison pluvieuse pendant les mois froids et d'une saison sèche pendant les mois chauds.

En effet, les conditions climatiques influent sur les caractéristiques hydrologiques et physicochimiques des milieux aquatiques naturelles et par conséquent, sur la qualité biologique de ces derniers. Il convient alors de les intégrer comme éléments d'interprétation des résultats analytiques notamment des eaux des surfaces.

2. 5. 1. Type de climat :

2. 5. 1. 1. Les précipitations mensuelles et les régimes saisonniers :

La répartition mensuelle des précipitations dans l'année et ses variations conditionne, en relation avec les facteurs thermiques, l'écoulement saisonnier et par là – même le régime des cours d'eau, l'érodabilité des sols et le transport des matériaux en suspension ainsi que la recharge des nappes (Brahmia, 2009).

Les données des précipitations moyennes mensuelles relatives à la période de 19 ans (1994-2013) sont récapitulées dans le tableau suivant :

Chapitre II: Description de la zone d'étude

Tableau 1: Précipitations moyenne mensuelles dans l'ensemble des stations (1994-2013) (Station météorologique de Guelma 2013).

Mois	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jun	Jul	Août	Sep	Oct	Nov	Déc
précipitations moyennes	98,85	71,68	64,65	66,59	44,97	15,29	3,09	16,02	49,89	41,21	71,91	74,50

Les valeurs moyennes mensuelles pluviométriques traduisent clairement les variations mensuelles et saisonnières de la distribution des précipitations à l'échelle annuelle.

Ainsi, on peut distinguer deux saisons distinctes :

- Une saison sèche qui correspond à la saison d'été (juin, juillet, août), caractérisée par un déficit pluviométrique bien marqué.
- Une saison humide qui correspond au reste de l'année; cependant, il faut souligner que cette période pluvieuse est elle aussi marquée par une succession de mois humides et de mois relativement secs.

L'observation de l'histogramme (**Fig. 26**) a révélé que la valeur maximale des précipitations mensuelles est observée pendant le mois de janvier avec une valeur de l'ordre 98.85mm, alors que la valeur minimale est observée durant le mois de juillet, avec une valeur de l'ordre de 3.09 mm.

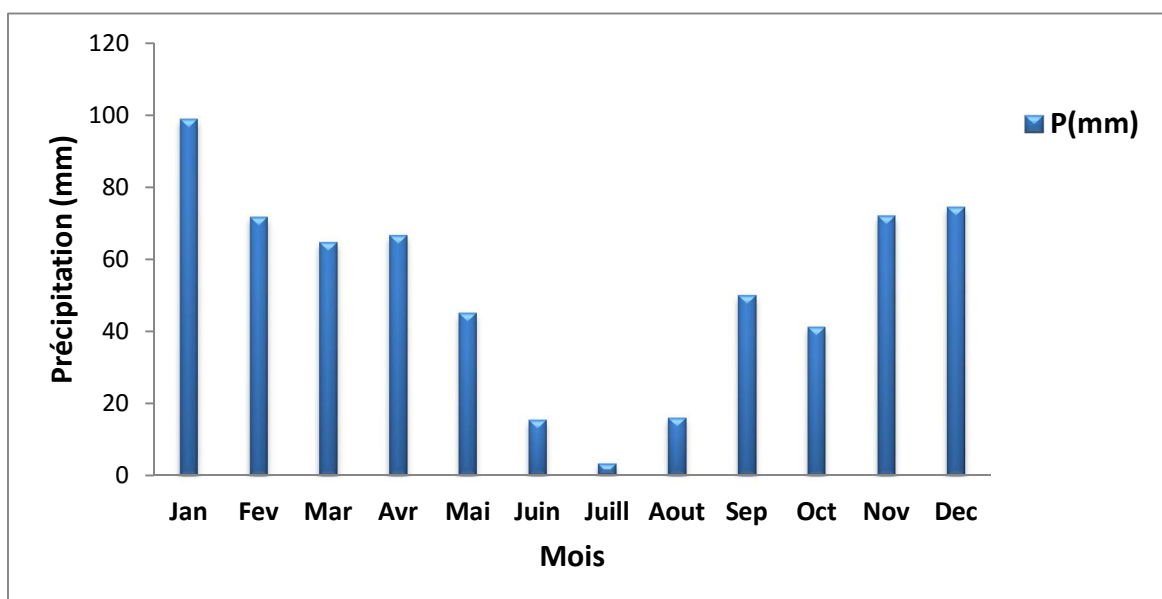


Figure 26: Variations des précipitations moyennes mensuelles de la station de Guelma période (1994 – 2013).

Chapitre II: Description de la zone d'étude

2. 5. 1. 2. L'étude du régime thermique:

La température représente un facteur limitant de toute première importance car elle contrôle l'ensemble des phénomènes métaboliques et conditionne de ce fait la répartition de la totalité des espèces et des communautés d'êtres vivants dans la biosphère (Ramade, 1984).

Les températures moyennes annuelles et mensuelles régissent directement en interaction avec les autres facteurs météorologiques (insolation, vitesse et turbulence du vent, précipitation), biogéographiques, le phénomène d'évapotranspiration et déficit d'écoulement annuel et saisonnier. On dispose des données de températures moyennes mensuelles de la station de Guelma période de (1994 – 2013).

Tableau 2: Températures moyennes mensuelles de la station de Guelma (1994/2013)(Station météorologique de Guelma):

Mois	Jan.	Fév.	Mar.	Avr.	Mai	Juin.	Juill.	Août.	Sep.	Oct.	Nov.	Déc.
T(C°) moyennes	9,76	10,00	12,52	15	19,46	24,07	27,22	27,47	23,52	19,51	14,48	10,97

Ce tableau nous indique que la zone d'étude est caractérisée par un climat doux et humide en hiver, chaud et sec en été, ces caractéristiques indiquant un climat Méditerranéen.

Les mois les plus froids sont janvier et février alors que juillet et août constituent les mois les plus chauds (Fig. 27).

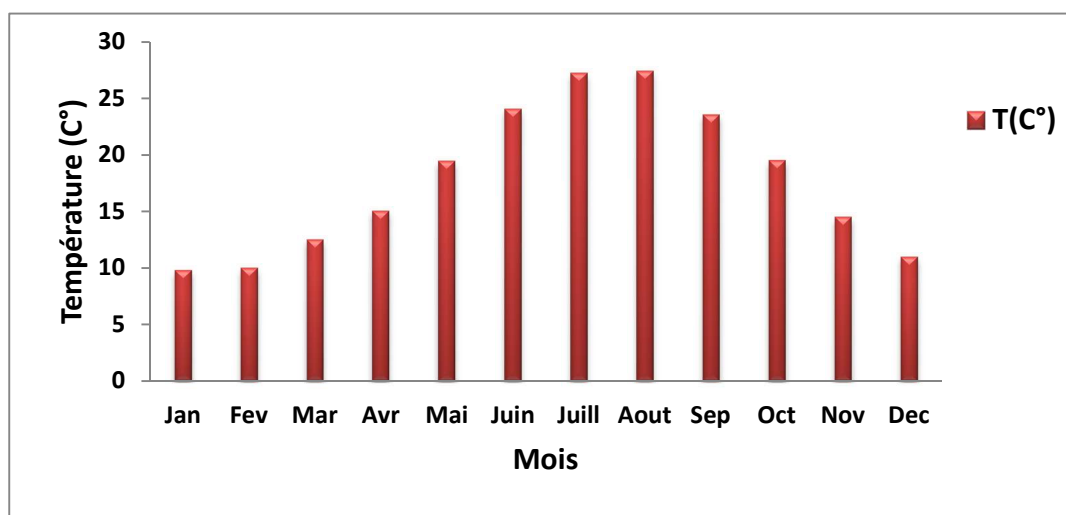


Figure 27 : Variations des températures moyennes mensuelles de la station de Guelma période (1994 – 2013).

Chapitre II: Description de la zone d'étude

2. 5. 1. 3. Le diagramme pluvio-thermique de Bagnouls et Gaussen:

Pour l'élaboration du diagramme pluvio-thermique de Bagnouls et Gaussen (1957), nous avons tenu compte des données climatiques bien précises qui sont les précipitations annuelles et les températures moyennes étalées sur plusieurs années. Le but est de déterminer la période sèche et la période humide. La courbes pluvio-thermiques (Fig. 28) ainsi établies, nous a permis de visualiser deux saisons distinctes :

- Une saison sèche de mai jusqu'à août.
- Une saison humide de septembre jusqu'à la fin d'avril.

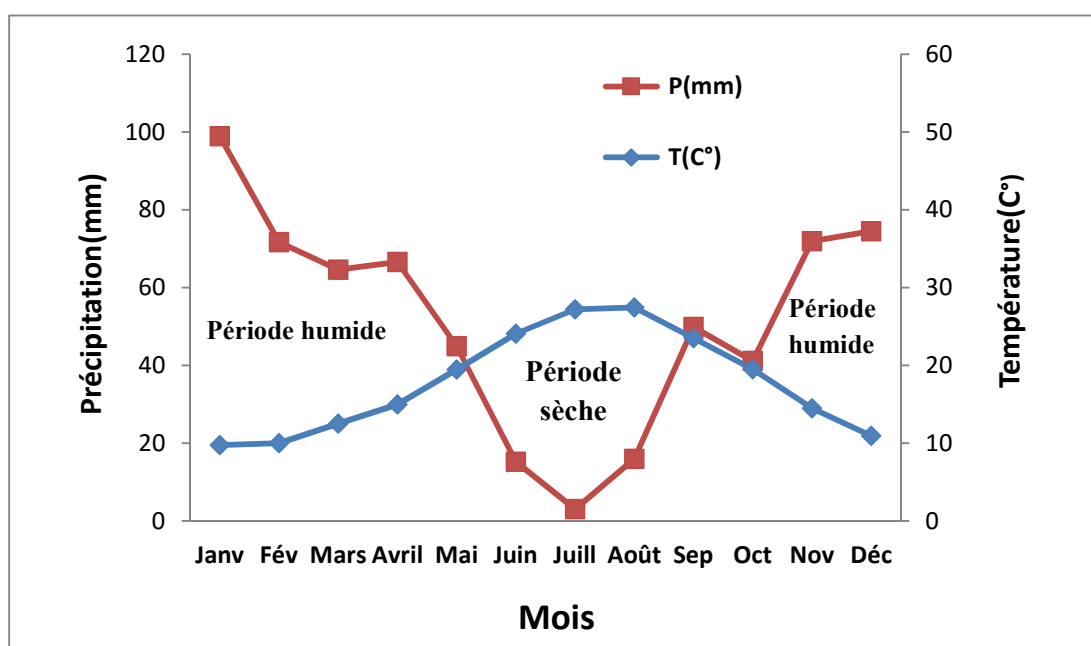


Figure 28: Diagramme pluvio-thermique de la région de Guelma période (1994 – 2013).

Chapitre II: Description de la zone d'étude

2. 5. 1. 4. Le climagramme d'Emberger

Le climagramme d'Emberger permet de caractériser le climat d'une région et de les classer dans un étage bioclimatique. Le coefficient pluviométrique d'Emberger est calculé selon la formule adopté par Stewart (1969) à savoir : la pluviométrie et la température :

$$Q = \frac{p \ 1000}{[M+m] \ 1/2 \times [M-m]}$$

Q = quotient pluviométrique

P = précipitations moyennes annuelles

M= température des maxima du mois le plus chaud (°K)

m = température des minima du mois le plus froid

➤ Le quotient pluviométrique de la région de Guelma Q= 64.40

L'emplacement de ces indices sur le Climagramme d'Emberger, a permis de situer la région de Guelma dans l'étage bioclimatique semi-aride à hivers frais (**Fig. 29**).

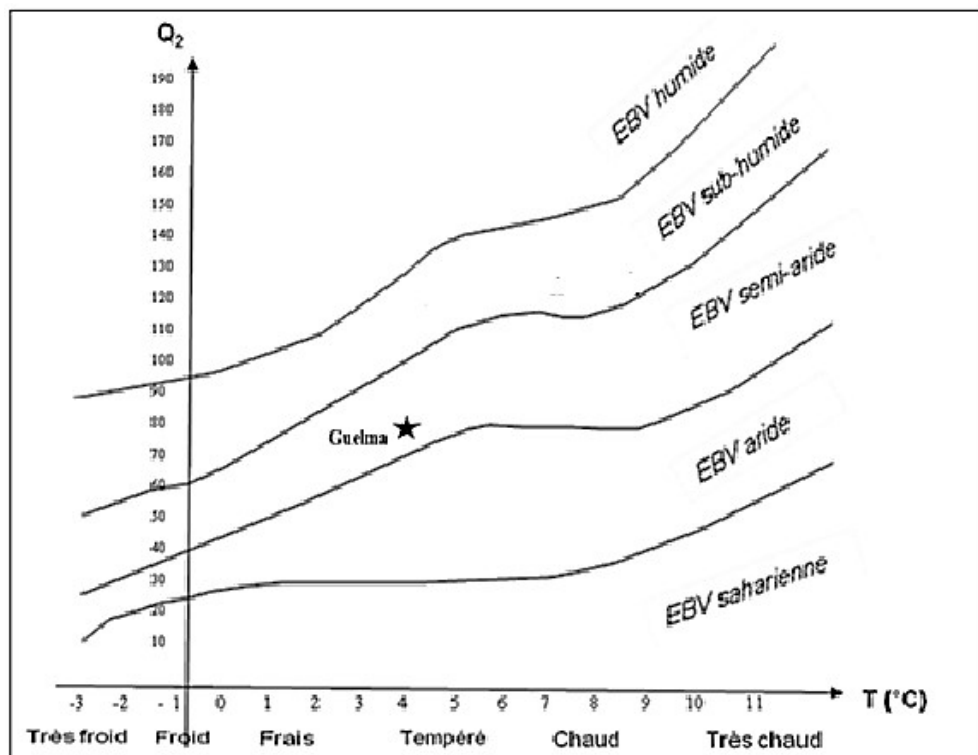


Figure 29: Climagramme d'Emberger de la région d'étude.

Chapitre III :

Matériel et Méthodes

3. Matériel et méthodes:

Chez les organismes vivants, la valeur sélective, des individus (ou leur succès reproducteur) est la meilleure mesure du fitness ce qui est très important pour comprendre la puissance et les patterns de la sélection naturelle et sexuelle qui agissent sur les populations naturelles (Darwin, 1859). Les insectes représentent un bon modèle biologique pour l'étude de certains paramètres biologiques liés à la survie et à la reproduction, dans cette étude nous avons choisi les odonates comme modèle car ils sont faciles à marquer et à suivre durant le stade adulte (Corbet 1952; Jacobs 1955; Pajunen 1962; Moore, 1964; Bick & Bick 1965; Parr, 1965; Cordero Rivera & Stoks, 2008). Le succès reproducteur chez les odonates a bien été étudié dans les populations naturelles durant les dernières années (Fincke, 1986; Koenig & Albano, 1987; Mcvey, 1988; Anholt, 1991; Kasuya *et al.*, 1997).

3. 1. Description du modèle biologique :

La famille des Libellulidae est la plus nombreuse, elle comprend plus de 1000 espèces de libellules dans le monde, nous procédons ici à décrire les trois espèces étudiées appartenant à cette grande famille:

Crocothemis erythraea (Brullé, 1832), *Trithemis annulata* (Palisot de Beauvois 1807), et *Trithemis arteriosa* (Burmeister, 1839) sont des Libellulidae d'origine afrotropicale. Ils sont de taille moyenne « Libellules rouges » qui préfèrent l'eau lentique. Tous les trois ont montré une expansion vers le nord qui varie dans la mesure.

3. 1. 1. *Crocothemis erythraea* (Brauer, 1868):

3. 1. 1. 1. Larve et exuvie (Fig. 30):

Les caractères exclusifs de cette espèce sont :

- Exuvie brun jaunâtre, roussâtre ou noirâtre, sans dessin ou avec un clair-obscur vague. Une zone plus claire ou transparente entre les fourreaux alaires peut exister ou non. Les cercques mesurent plus de la moitié de la longueur des paraprottes.
- Pas d'épines dorsales.
- Longueur 17 à 19 mm (Heidemann & Seidenbusch, 2002).

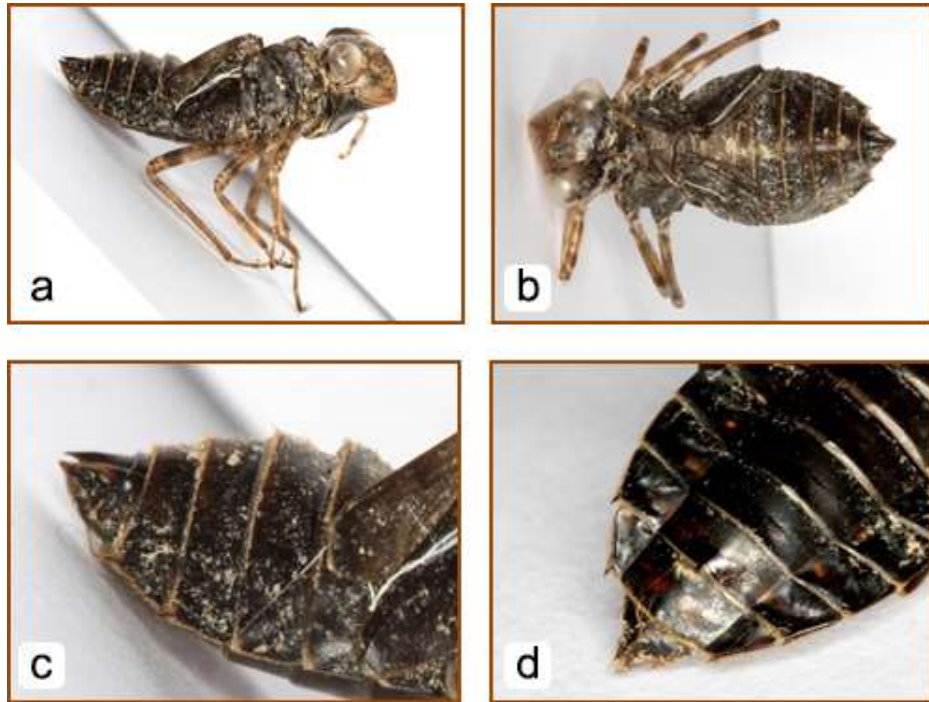


Figure 30 : Exuvies de *Crocothemis erythraea*:(a) Vue latérale, (b) Vue dorsale,(c) Abdomen vue latérale,(d) Extrémité de l'abdomen, vue ventrale [9].

3. 1. 1. 2. Adulte (Fig. 31):

Chez les jeunes individus, la coloration générale du corps est jaune à brun jaunâtre, les ailes ont des nervures à jaunâtres avec une tache jaune basale plus importante aux ailes postérieures qu'aux ailes antérieures; cette coloration générale passe au rouge vif chez les mâles matures et l'abdomen devient olivâtre avec les côtés jaunâtres chez les femelles âgées.

Ptérostigma allongé brun clair entouré de nervures noires; ailes antérieures avec $9 \frac{1}{2}$ à $11 \frac{1}{2}$ nervures transverses anténodales, la dernière le plus souvent incomplète. Abdomen assez large à la base, aplati dorso-ventralement et régulièrement rétréci jusqu'à son extrémité. Entre les points d'insertion des ailes sur le thorax figure une bande claire caractéristique, souvent moins visible chez les mâles âgés (Jacquemin & Boudot, 1999).

- **Mensuration :**

Mâle : 19 à 31 mm; aile post. 24 à 33 mm

Femelle : 18 à 29 mm; aile post. 23 à 32 mm

Une seule espèce au Maghreb (Maroc, Algérie, Tunisie).

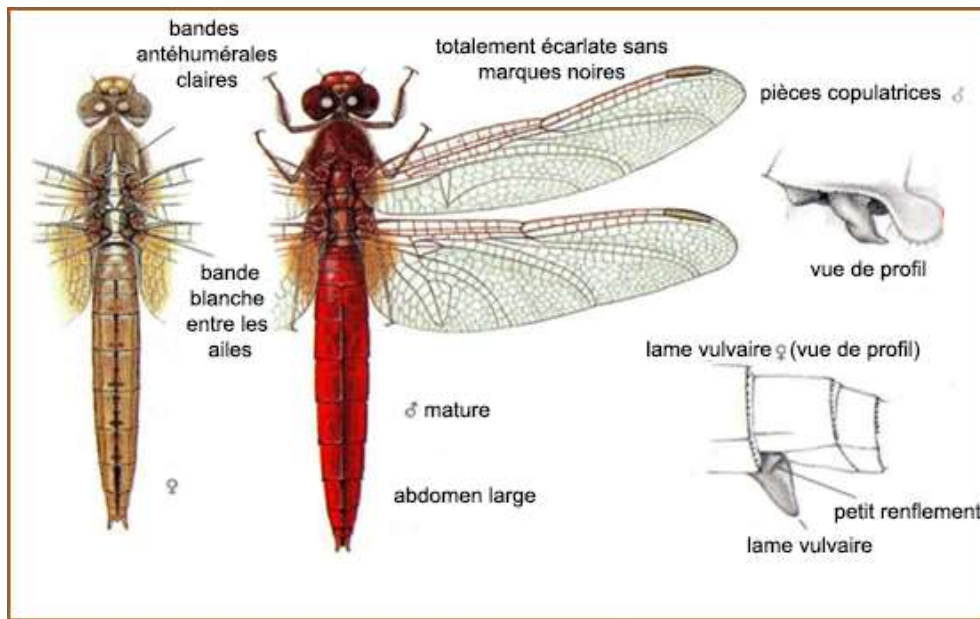


Figure 31 : Morphologie générale de *Crocothemis erythraea* (Mâles et Femelles)
(Dijkstra & Lewington, 2006).

3. 1. 1. 3. Répartition géographique :

▪ Dans le monde :

Crocothemis erythraea présente une aire de distribution très large, couvrant l'Afrique, l'Asie occidentale et l'Europe du Sud où il a atteint le Royaume-Uni en 1995 (Dijkstra & Lewington 2006; Clausnitzer, 2013).

Il s'est implanté depuis une trentaine d'années dans la partie médiane de l'Europe et il a atteint le nord de l'Allemagne et une large partie de la Pologne, où il est maintenant autochtone (Bernard et *al.*, 2009; Ott, 2010).

▪ En Algérie (Fig. 32): abondant et largement distribué dans tout le pays (Menai, 2004).

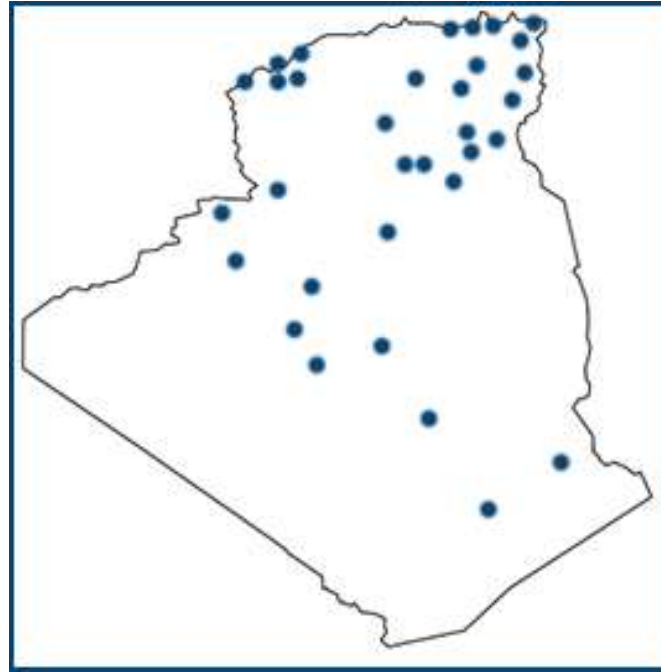


Figure 32: Répartition géographique de *Crocothemis erythraea* en Algérie (Menai, 2004).

- **Habitat :**

Eaux stagnantes, dont rizières et lagunes saumâtres, les plans d'eau des gravières, les lacs, etc. Se rencontre plus rarement dans les ruisseaux et les rivières. En Afrique du Nord, *C. erythraea* a été observé jusqu'à plus de 1800 m d'altitude, en Suisse jusqu'à 1230 m.

La période de vol est assez longue, probablement toute l'année dans le Sahara, de mi-mai à octobre en Europe moyenne. Absent de Novembre à Février en zone méditerranéenne (Dijkstra & Lewington, 2006).

3. 1. 2. *Trithemis annulata* (Palisot De Beauvois):

3. 1. 2. 1. Larve et exuvie (Fig. 33) :

Couleur des exuvies habituellement gris jaunâtre clair. Sur les segments 6 à 9, il y a normalement des taches noirâtres sur les deux côtés des épines dorsales. La couleur sombre commence graduellement près des épines, devient de plus en plus foncées vers l'extérieur pour se terminer par une ligne nette (Heidemann & Seidenbusch, 2002).

Longueur 16 à 19 mm.

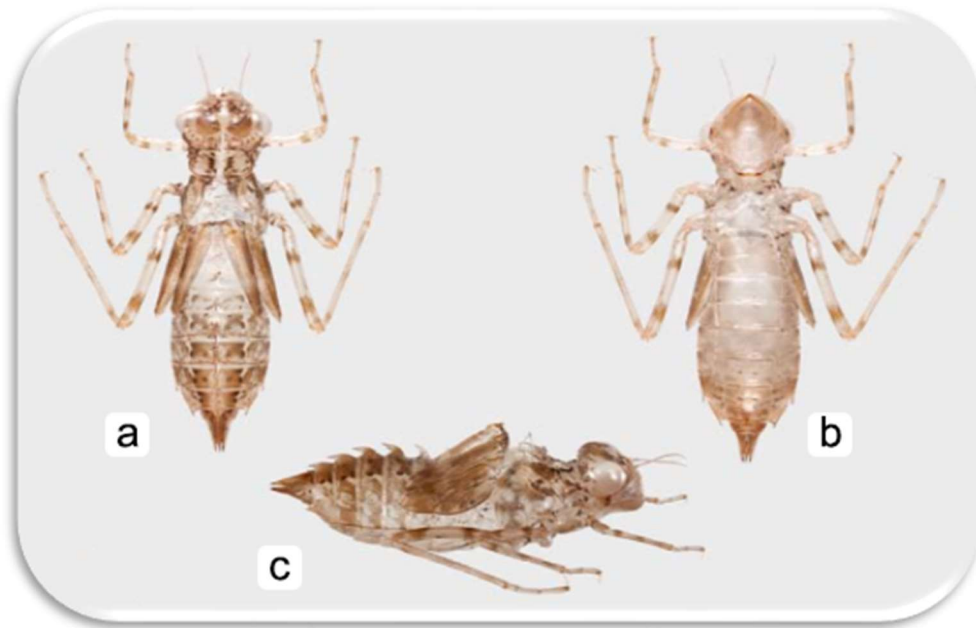


Figure 33: Exuvies de *Trithemis annulata* : (a) Vue dorsale, (b) Vue ventrale, (C) Vue de profil (Brochard et al., 2013).

3. 1. 2. 2. Adulte (Fig. 34):

Front entaillé d'un sillon peu profond chez les deux sexes, celui des mâles avec des reflets métalliques violacés ou le dessus entièrement violet métallique. Taches basales des ailes plus petites et pouvant être nulles, n'atteignant pas la cellule discoïdale aux antérieures, n'atteignant tout au plus que son côté proximal aux postérieures.

- **Mâles** : Abdomen assez large, d'un rouge vif de plus en plus largement envahi d'une certaine pruinescence violacée avec l'âge. Segments 8 à 10 marqués d'une bande noire médiodorsale. Thorax brun rouge puis violet, les dessins noirs sous-jacents modérément envahissants. Vertex et dessus du front violet métallique.
- **Femelles** : Segments abdominaux (8) 9 (10) brun jaune avec la carène médiodorsale noire, les côtés sans marques noires (Jacquemin & Boudot 1999).

Au Maghreb, Maroc, Algérie, Tunisie (Jacquemin & Boudot, 1999)

-----*Trithemis annulata* (Palisot de Beauvois).

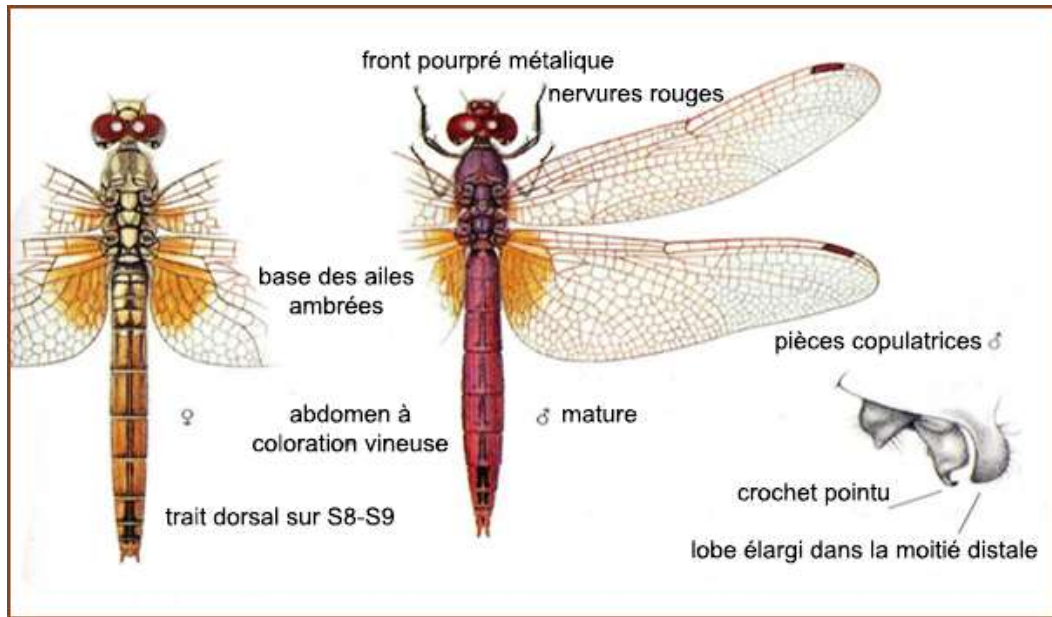


Figure 34: Morphologie générale de *Trithemise annulata* (Mâles et Femelles)
(Dijkstra & Lewington, 2006).

3. 1. 2. 3. Répartition géographique :

- **Dans le monde:**

Trithemis annulata est très répandue en Afrique, l'Arabie, et en Méditerranée (Boudot et al., 2013). Au cours des dernières décennies, il a rapidement élargi sa gamme et a colonisé avec succès la plupart de l'Europe du Sud (Boudot & Kalkman 2015).

- **En Algérie (Fig. 35) :** Rarement abondant mais assez commun. Il semble être rare du Sahara central (Menai, 2004).

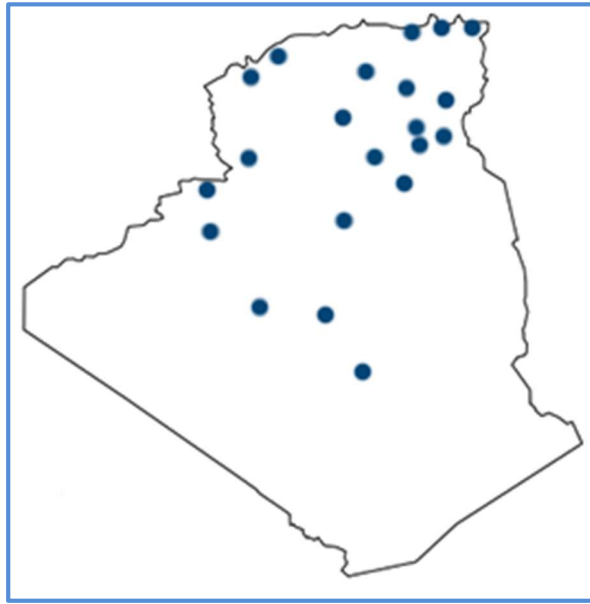


Figure 35: Répartition géographique de *Trithemis annulata* en Algérie (Menai, 2004).

- **Habitat :** Cette espèce tropicale qui, dans ses pays d'origine, colonise des pièces d'eau très différentes, même des eaux légèrement courantes (Dijkstra & Lewington, 2006).

3. 1. 3. *Trithemis arteriosa* (Burmeister)

3. 1. 3. 1. Larve et exuvie (Fig. 36):

Une assez grande exuvie (longueur 15-20 mm) avec un long prémentum. Comme les autres espèces de *Trithemis*, il a des épines dorsales sur les segments 3 à 9, qui sont principalement minces et plus ou moins aplaties.

Les épines dorsales sur le segment 9 est en général très faibles. Les Segments 8 et 9 ont de petites épines latérales.

Les paraprotectes sont courtes. Les exuvies sont très variables en couleurs, du claire au foncé (Brochard et *al.*, 2013).

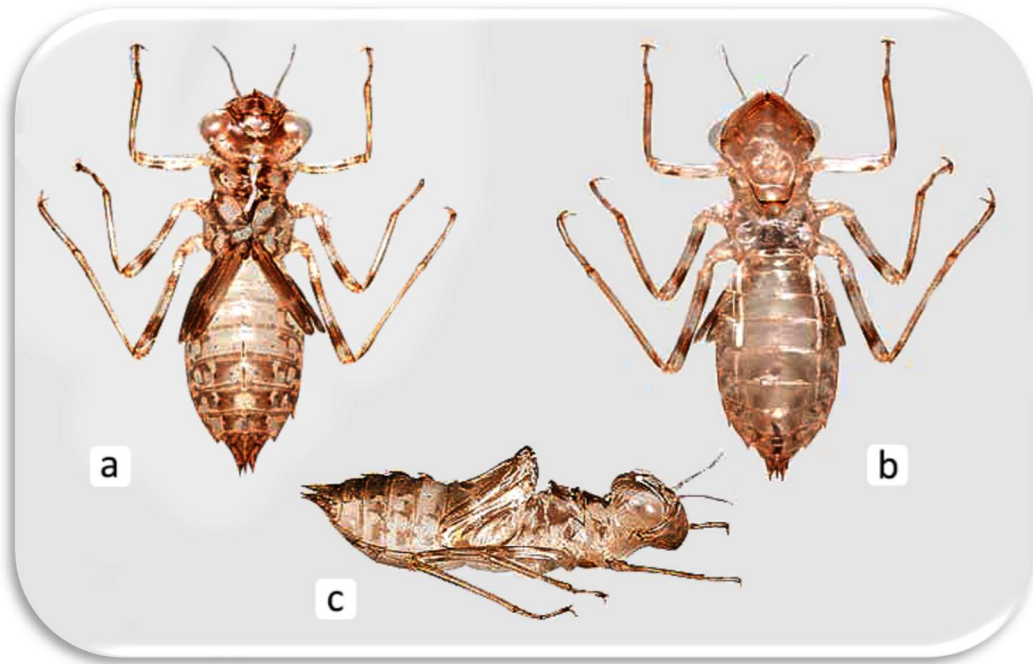


Figure 36 : Exuvies de *Trithemis arteriosa* : (a) Vue dorsale, (b) Vue de profil, (C) Vue ventrale (Brochard et al., 2013).

3. 1. 3. 2. Adulte (Fig. 37):

Abdomen des deux sexes plus étroit et cylindrique que chez les autres *Trithemis*.

- **Mâles:** Mature non pruineux, contrairement à *T. annulata*, mais vivement teintés d'écarlate sur l'abdomen et les nervures. Côtés de l'abdomen massivement marqué de noir, particulièrement S6-S9. Front rouge à reflets métalliques, avec du noir à la base. Ailes postérieures et souvent antérieures marquées d'une tache ambrée à la base
- **Femelles** : Côtés de l'abdomen presque entièrement noirs, dessus jaune et noir, les deux derniers segments presque entièrement noirs.

Au Maghreb, Maroc, Algérie, Tunisie (Jacquemin & Boudot, 1999).

-----*Trithemis arteriosa* (Burmeister).

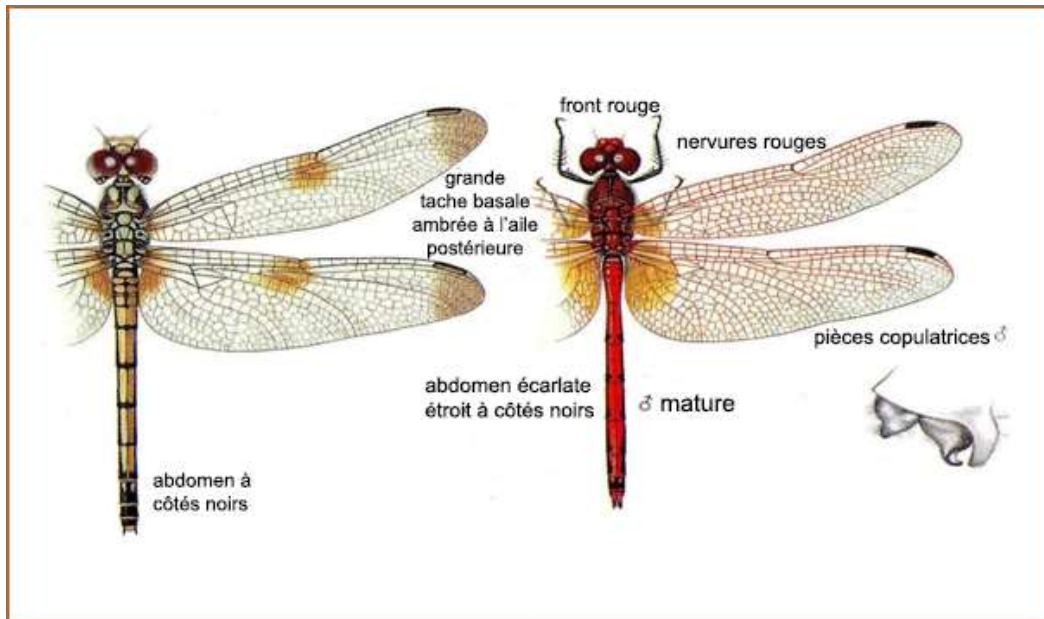


Figure 37 : Morphologie générale de *Trithemis arteriosa* (Mâles et femelles)
(Dijkstra & Lewington, 2006).

3. 1. 3. 3. Répartition géographique :

- Dans le monde :

Trithemis arteriosa a une distribution globalement similaire à *Trithemis annulata* mais il est encore localisé hors de l'Afrique continentale (Boudot & Kalkman, 2015).

- En Algérie (Fig. 38): Rare dans le Tell, il est abondant dans le Sahara.

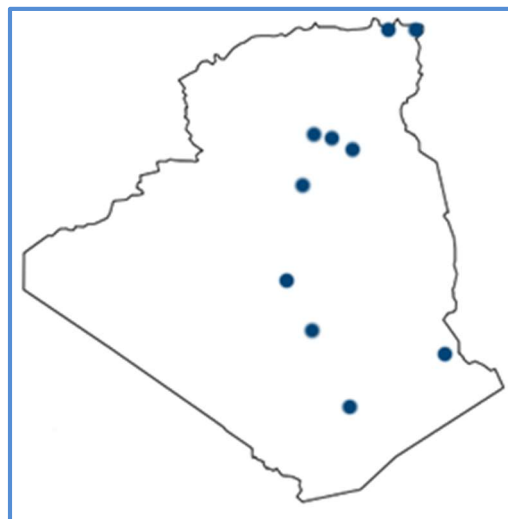


Figure 38 : Répartition géographique de *Trithemis arteriosa* en Algérie (Menai, 2004)

3. 2. Méthodes :

Pour pouvoir suivre le pattern de l'émergence, le choix du microhabitat et le comportement reproducteur des espèces cibles nous avons procédé à faire ces étapes :

1. Le pattern de l'émergence:

La plupart des insectes aquatiques changent leur mode de vie aquatique à terrestre qui implique des transformations importante, physiologiques, biologiques et comportementaux. L'insecte subit une mue imaginale pour effectuer cette transition. Les odonates sont un exemple typique de ces insectes aquatiques. Chez les odonates, l'émergence est d'habitude un processus restreint à une seule saison durant laquelle l'insecte doit trouver le bon moment et le microhabitat adéquat pour la sortie de l'eau et la mue imaginale (Hadjoudj et *al.*, 2014).

Dans cette partie nous cherchant à comprendre les facteurs intrinsèques et extrinsèques qui influent sur le choix du site d'émergence (microhabitat) des trois espèces étudiées:

1. 1. La Collecte des exuvies :

Basée sur des observations antérieures durant la période de vol des espèces à Oued Seybouse (Khelifa & *al.*, 2011), nous avons commencé à visiter quotidiennement le site d'étude en mi-avril 2013. Le début de la saison d'émergence (SE) était enregistré à la première observation d'exuvie.

Le long d'un transect de 120 m à Beddoude (mare 1), nous avons collecté quotidiennement les exuvies en fin de journées (à partir de 16h:00) et nous nous sommes assuré qu'aucune exuvie des trois espèces étudiées n'a été laissée sur site après chaque visite.

La fin de la saison d'émergence (SE) a été enregistrée quand aucune exuvie n'a été observée après sept visites successives.

Au laboratoire, nous avons mesuré la longueur du corps (à partir du haut de la tête à la pointe de la pyramide anal) qui était une bonne mesure de la taille du corps avec un pied à coulisse numérique au millimètre près, cependant, les exuvies cassées ou fragmentées ne sont pas mesurés et, par conséquent, ne sont pas incluses dans les analyses statistiques liées à la taille du corps. Le sexe des individus a été déterminé après chaque mesure.

1. 2. La sélection de microhabitat :

L'exuvie fournit un outil fiable pour évaluer la sélection de microhabitat (Khelifa & *al.*, 2013b) parce qu'elle reste généralement en même position où l'individu à effectuer la mue imaginale.

Nous avons choisi trois paramètres environnementaux pour caractériser le microhabitat, qui sont : la hauteur de l'exuvie (**He**), la densité de la végétation (**Dv**), et la hauteur moyenne de la végétation (**MHv**).

He, est la distance verticale entre la surface de l'eau et la pointe de la pyramide anale de l'exuvie, elle a été mesurée avec un décimètre au centimètre près.

Dv a été mesurée dans un quadra de 1x1 m² en proportion limitée entre 0,05 et 1. Il n'y avait aucune densité nulle car la larve nécessite au moins un support pour monter. Dans le même quadra, la hauteur moyenne de la végétation (**MHv**) a été estimée en choisissant au hasard 5 supports en mesurant leur hauteur avec un décimètre au centimètre près.

Nous avons supposé que la couleur du support pourrait jouer un rôle dans la sélection de microhabitat, et donc nous avons inclus un paramètre catégorique nommé « couleur du support » (**DG**).

La couleur du support (**DG**) a été enregistré comme plante morte (jaunâtre à brun) ou frais (verte).

Remarque : Les exuvies trouvées sur sol ou sur la surface de l'eau ont été probablement soufflées par le vent et donc ils n'ont pas été inclus dans les analyses de la sélection de microhabitat. Le premier jour de l'émergence a été considéré comme le jour 1 pour chaque espèce.

1. 3. Le traitement statistique :

Les analyses statistiques ont tous été effectués avec le logiciel R (projet de R 3.0.1) :

1. 3. 1. Emergence :

Tout d'abord, nous avons testé les résidus des variables pour la normalité et l'homogénéité de la variance. Une analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour tester des différences significatives dans la hauteur de l'exuvie (**He**), la densité de la végétation (**DV**), et la hauteur moyenne de la végétation (**MHv**) entre les trois espèces.

Ensuite, nous avons utilisé le test de chi deux pour déterminer si le sex-ratio à l'émergence est considérablement écarté de l'équilibre et des tests de Tukey post-hoc pour tester les différences entre les paires d'espèces. Pour évaluer une tendance saisonnière dans la taille du corps, des régressions linéaires simples ont été calculées pour chaque espèce.

Puis, nous avons construit plusieurs modèles réalisé par une analyse linéaire à effet mixte suivit d'un critère d'information d'Akaike (AICc) pour comprendre les facteurs qui influent sur le choix du microhabitat à l'émergence. Étant donné que le nombre de paramètres inclus était assez élevé par rapport à la taille de l'échantillon un AICc a été utilisé au lieu de l'AIC (Burnham & Anderson, 2002).

Enfin, nous avons calculé les moyennes et les écarts types pour les différents paramètres étudiés sur Microsoft Excel, grâce aux statistiques élémentaires.

2. Le suivi des adultes :

Dans cette partie, nous nous sommes procédé à étudier:

- ◆ Le comportement reproducteur et la sélection de microhabitat de *Trithemis annulata* et *T. arteriosa* (deux libellules congénères), afin d'évaluer les facteurs potentiels qui permettent leur coexistence dans le même système.
- ◆ L'aspect biologique et écologique de *Crocothemis erythraea*.

2. 1. Le comportement reproducteur du *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa*

2. 1. 1. Capture et marquage (Fig. 39):

Premièrement, nous avons capturé les individus avec un filet à main, puis nous l'avons marqué avec des marqueurs permanents en écrivant sur l'aile postérieure gauche.

Deuxièmes, nous avons mesuré la longueur du corps (de la tête à l'extrémité de l'abdomen, y compris les appendices) et celle de l'aile postérieure gauche avec un pied à coulisse digitale en millimètres près. Et en fin, au moment du marquage nous avons sexué (Mâle ou Femelle) tous les individus capturés.

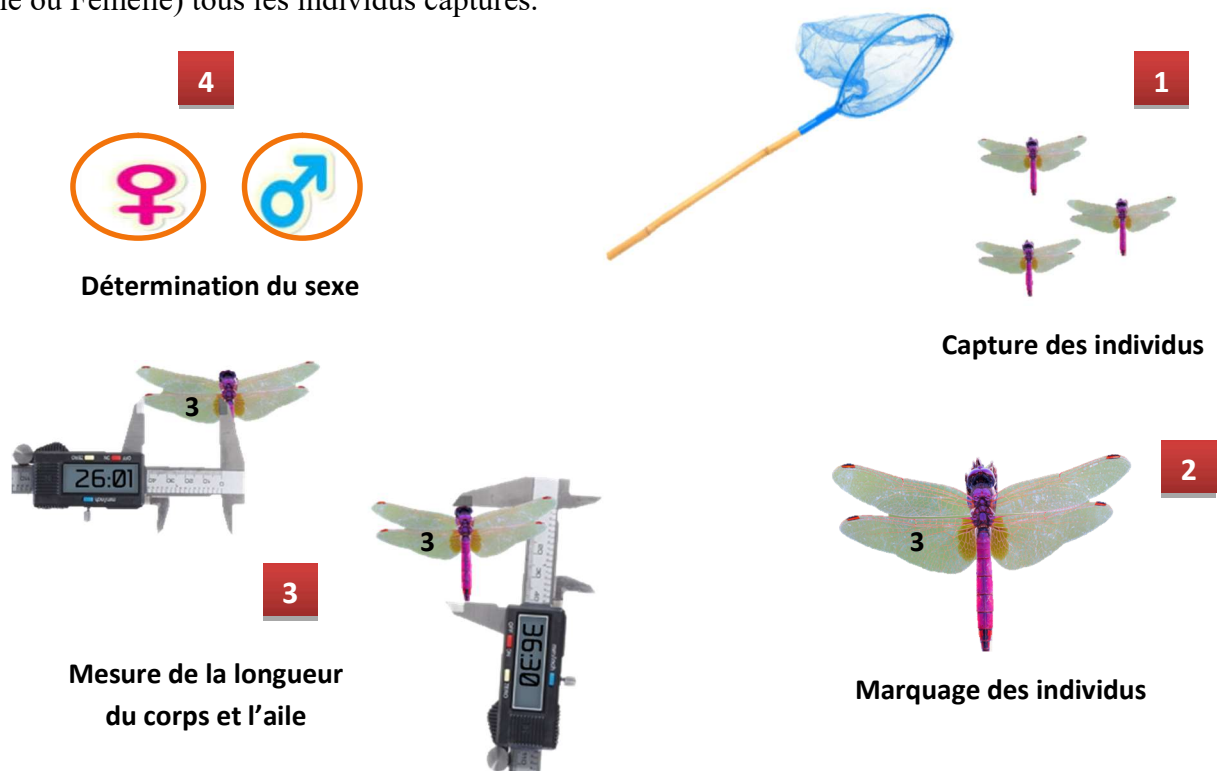


Figure 39: les différentes étapes de la méthode Capture Marquage Recapture.

1. 2. Le succès reproducteur :

Nous avons effectué des sorties quotidiennes du 28 septembre au 30 octobre 2012 au niveau des deux mares, de 09h :00 (lorsqu'aucun individu n'est encore arrivé) à 16h :30 (lorsque tous les individus avaient quitté la mare).

Dans chaque mare deux observateurs ont interrogé les différents caractères du comportement reproducteur à savoir:

- L'heure de l'arrivée du premier individu sur site et l'heure de la première copulation.
- La durée de copulation, repos et la durée d'une séquence de ponte ont été estimées.
- Le type de garde de la femelle par le mâle, le type de dérangement intra et interspécifique entre les mâles au cours de la ponte, la fréquence des contacts de l'abdomen de la femelle avec la surface de l'eau (dip frequency) et le nombre des contacts (dip number) ont été notés

Afin de déterminer l'intensité de l'interaction agoniste intra et interspécifique, nous avons suivi dix mâles matures de chaque espèce dans leurs territoires, autrement dit, quand un mâle vole vers un autre mâle ou vers une femelle nous l'avons considéré comme une réponse comportementale. Le nombre de ces réponses (courir vers les mâles et les femelles congénères ou conspécifiques) a été enregistré pour déterminer l'intensité de la concurrence mâle-mâle et la reconnaissance interspécifique.

- **Définition des paramètres utilisés:**

La durée de copulation, est le temps enregistré en seconde depuis la formation du couple (cœur copulatoire) jusqu'au relâchement de ce cœur copulatoire.

La durée d'une séquence de ponte selon Corbet (1999), est le temps effectué par la femelle sans interruption pendant la disposition des œufs.

The Dipping (mot anglais), des contacts de l'abdomen de la femelle avec la surface de l'eau durant la ponte (Koch, 2005).

The Dips (mot anglais), nombre des contacts

Taux de Dipping, le nombre des coups devisé par la durée d'une séquence de ponte (Koch, 2005).

2. 1. 3. La sélection de microhabitat :

Les territoires qui étaient occupés par les mâles des deux espèces ont été enregistrés au cours de la période d'étude. Nous avons mesuré quatre facteurs physiques dans chaque territoire à savoir:

- La hauteur de la végétation en banque,
- La densité de la végétation en banque dans 1 m²,
- La densité de la végétation en banque dans 5 m²,
- La distance entre le bord de l'eau et les sites de pontes,

La hauteur où les mâles ont perché a été estimée au centimètre près et la distance entre le bord d'eau et les sites de pontes où la femelle a fait des coups abdominaux a été estimée au 5cm près.

2. 1. 4. L'analyse des données :

Nous avons utilisé le logiciel R 3.1.2 (R Development Core Team 2015) pour analyser les données.

En premier lieu, des Résidus ont été testés pour vérifier la normalité, ensuite les tests de Mann Withney *U* ont été utilisés pour rechercher des différences potentielles dans la taille entre les espèces et les sexes ainsi que la distribution verticale et horizontale des mâles, et les caractéristiques de reproduction (copulation, la ponte, et le taux de dipping) entre les espèces.

Les tests de chi deux ont été utilisés pour vérifier l'interaction interspécifique entre mâle-mâle et mâle-femelle des deux espèces.

L'analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée avec le package Vegan (Oksanen et *al.*, 2013) basé sur quatre facteurs environnementaux prélevés au niveau des territoires pour déterminer les différences dans les préférences d'habitat entre *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa*.

2. 2. L'aspect reproducteur et comportemental du *Crocothemis erythraea* :

Cette partie vise à étudier certains aspects biologiques en matière de comportement reproducteur de l'espèce.

2. 2. 1. La survie et la maturation :

Nous avons réalisé cette étude entre le 09 septembre et le 16 octobre 2012. D'abord, les individus ont été capturés et marqués quotidiennement par des marqueurs permanents, en écrivant un code numérique sur l'aile postérieure. Puis, la longueur du corps a été mesurée à 0,01 mm de près à l'aide d'un pied à coulisse digitale (même méthode utilisée pour les deux *Trithemis*). Certains individus ténerales (immatures) ont été également marqués pour déterminer la période de maturation.

Ensuite, nous avons calculé la durée de vie des adultes en additionnant l'âge estimé de l'individu capturé et le nombre de jours entre sa première capture et sa dernière reprise. Pour estimer la taille de la population nous avons procédé à la recapture quotidienne des individus marqués (Khelifa & *al.*, 2015b).

En fin, au cours de l'investigation, nous avons déterminé le sexe des individus.

2. 2. 2. Le Comportement reproducteur:

Nous avons réalisé des sorties quotidiennes au niveau de la mare Beddoud 2, de 8h :30 à 16h : 00 (quand tous les individus ont quitté le site d'étude).

Tout d'abord, en arrivant sur le site, nous avons noté l'heure de l'arrivée du premier individu reproducteur (mâles et femelles) sur site puis la première copulation, puis on a estimé l'épisode entier du comportement reproducteur (la territorialité, la copulation, et la ponte) en seconde près à l'aide d'un chronomètre

En dernier lieu, nous avons déterminé le type de garde des femelles pondeuses et le type de dérangement intra et interspécifique.

2. 2. 3. L'analyse des données :

Nous avons utilisé les tests de Mann Withney U pour rechercher des différences potentielles de taille et de longévité entre les sexes et le test de chi deux pour tester les différences dans le taux de recapture entre les deux sexes.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R 3.0.1 (R Development Core Team, 2014) et les valeurs sont la moyenne \pm SD.

Chapitre IV :

Résultats et discussion

Chapitre IV: Résultats et Discussions

1. Résultats :

1. 1. Pattern d'émergence:

Parmi les odonates coexistant (*Anax imperator*, *Anax partinope*, *Orthetrum cancellatum*, *Coenagrion pulla* et *Coenagrion scitulum*), *Crocothemis erythraea*, *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa* sont les plus abondants dans le site d'étude.

L'émergence (Fig, 40, 41, 42) a commencé le 21 avril pour *Crocothemis erythraea*, suivi par *Trithemis annulata* (22 avril) et *Trithemis arteriosa* (23 avril) et elle a pris fin le 08 juin pour les deux espèces (*C.erythraea* et *T. annulata*) et le 11 juin pour l'espèce *T. arteriosa*.

Pendant toute la saison d'émergence, nous avons recueilli un total de 205 exuvies (98 mâles et 107 femelles) de *Crocothemis erythraea*, 315 exuvies (131 mâles et 184 femelles) de *Trithemis annulata* et 108 exuvies (28 mâles et 80 femelles) de *Trithemis arteriosa*.

La EM10 a été enregistrée après le douzième jour d'émergence chez *C. erythraea*, le neuvième jour chez *Trithemis annulata*, et le huitième jour chez *T. arteriosa*, ainsi que le temps nécessaire à l'émergence de la moitié de la population (EM50) a été évaluée après 31, 23, et 21 jours d'émergence, pour *Crocothemis erythraea*, *Trithemis annulata*, et *Trithemis arteriosa*, respectivement.

Le sex-ratio est légèrement biaisé en faveur des femelles (prédominance des femelles sur les mâles) pour *Trithemis annulata* (58.41%), *Crocothemis erythraea* (52.19%), et *Trithemis arteriosa* (74.07%), mais il était significativement biaisé chez *T. arteriosa* (P= 0.003).

Trithemis annulata était la plus grande espèce tandis que *Trithemis arteriosa* était la plus petite. Il y avait un déclin saisonnier non significative de la longueur du corps dans les trois espèces (ANOVA: P> 0.05).

Trithemis annulata est apparue au-dessus de la surface de l'eau, à une hauteur moyenne de 38.41 ± 25.54 cm suivi par *Trithemis arteriosa* 31.08 ± 16.57 cm et *Crocothemis erythraea* 29.98 ± 19.87 cm. La hauteur moyenne de la végétation choisie était de 56.75 ± 34.52 cm pour *Trithemis annulata*, 51.95 ± 32.14 cm pour *Crocothemis erythraea* et 47.56 ± 32.79 cm pour *Trithemis arteriosa*.

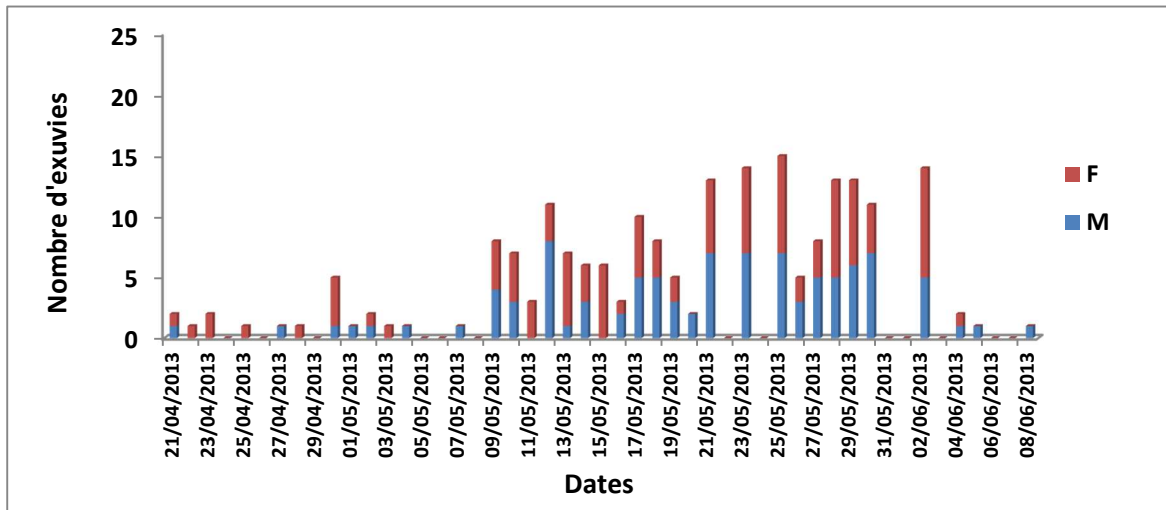


Figure 40 : Abondance des exuvies des mâles et des femelles de *Crocothemis erythraea*

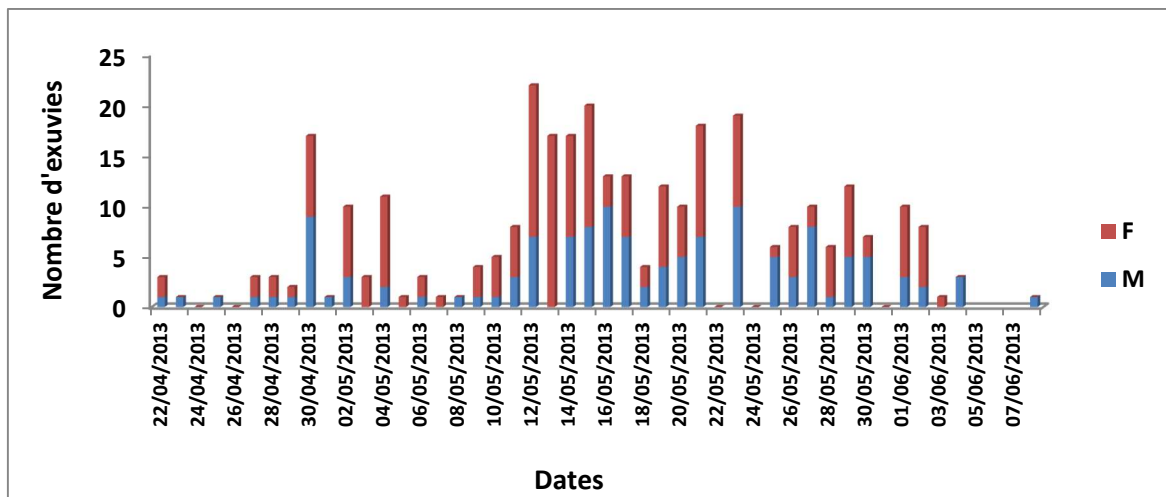


Figure 41: Abondance des exuvies des mâles et des femelles de *Trithemis annulata*.

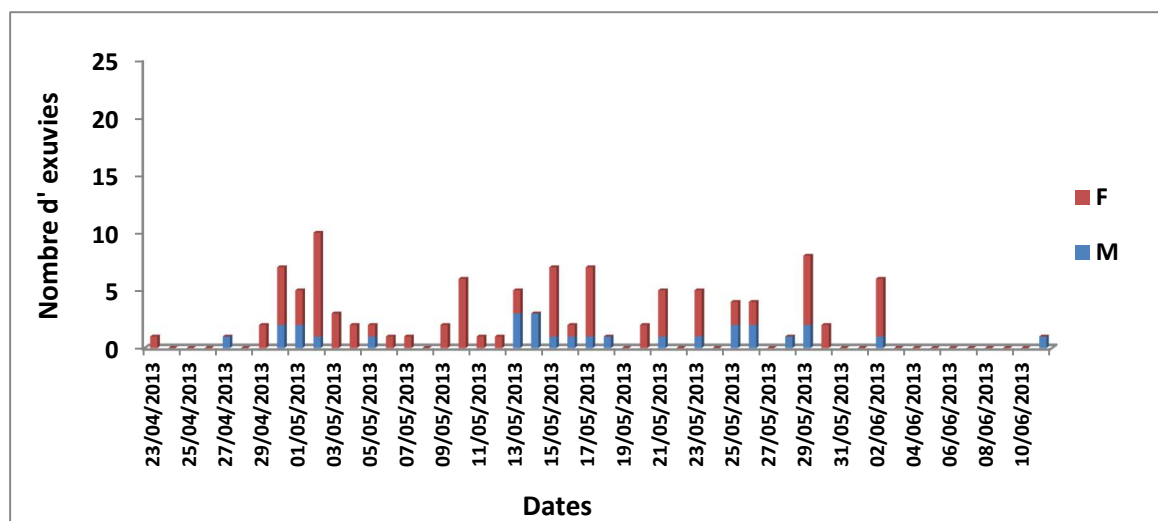


Figure 42: Abondance des exuvies des mâles et des femelles de *Trithemis arteriosa*.

Chapitre IV: Résultats et Discussions

1. 1. 1. Analyse du choix dumicrohabitat(AICc):

1. 1. 1. 1. La hauteur de l'exuvie :

Quatre modèles à effets mixtes expliquant la hauteur de l'exuvie ont été sélectionnés ($\Delta < 2$) (tableau 3). Le premier modèle (modèle 1, tableau 3, Annexes) est le plus représentatif. Il décrit que la hauteur de l'exuvie dépend de la taille du corps, la couleur du support et de l'interaction taille du corps : couleur du support. Les résultats obtenus dans le tableau 4 ont montré des effets significatifs de la couleur du support et l'interaction entre la taille du corps : couleur du support sur la hauteur de l'exuvie.

La hauteur de l'exuvie est significativement différente entre les trois espèces (ANOVA : $F = 6.105$, $P < 0.002$), mais le test de Tukey post-hoc a montré que seulement une paire d'espèces (*T. annulata* et *C. erythraea*) a eu une différence significative ($P = 0.002$).

En général, les exuvies trouvés sur les plantes mortes peuvent grimper des hauteurs significativement plus élevés que celles trouvées sur les plantes vivantes (Welch Two sample, t-test: $t = -7.0961$, $P < 0.0001$), cependant, cela n'a été constaté que chez *T. annulata* et *C. erythraea* (Fig.43).

Tableau 4: Résultats du model à effets mixtes pour la hauteur des exuvies des trois espèces

	Estimation	Erreur. Std	Adjusted SE	z valeur	Pr (> z)
Intercept	2.908263	0.88466	0.887855	3.276	0.00105
Body	0.014228	0.050401	0.050587	0.281	0.77852
GD[T.2]	-2.38178	1.14223	1.146524	2.077	0.03776
Body:GD[T.2]	0.163825	0.064879	0.065123	2.516	0.01188
Saison	-0.00361	0.003751	0.003765	0.96	0.33704
MHv	0.001024	0.001125	0.001129	0.907	0.36441
Sexes[mâle]	-0.06305	0.079285	0.079584	0.792	0.42819

Body : taille du corps ; **GD** : couleur du support ; **MHv**: hauteur moyenne de la vegetation;

Body:GD : interection taille du corps :couleur du support.

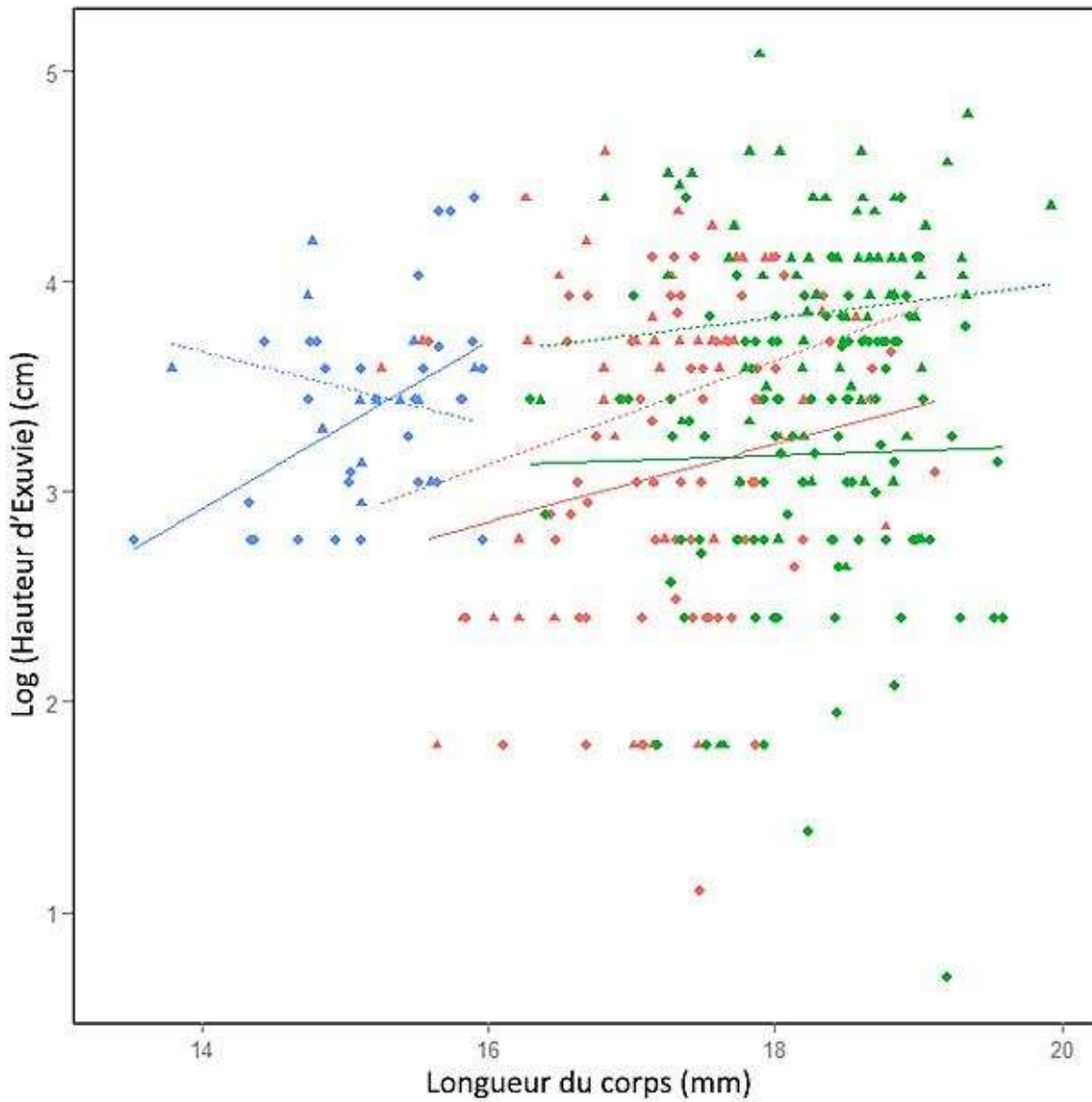
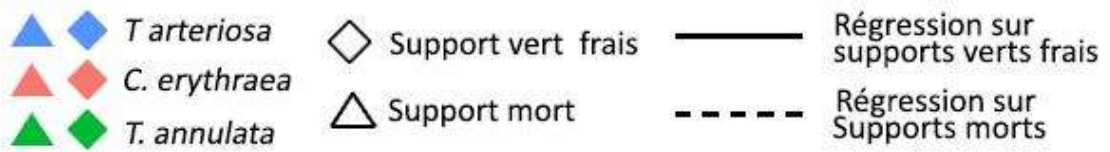


Figure 43: Relation de la hauteur de l'exuvie avec la longueur du corps en fonction de l'espèce et la couleur du support.



Chapitre IV: Résultats et Discussions

1. 1. 1. 2. La densité de la végétation :

Dix modèles ont montré une valeur delta < 2 (tableau 5, Annexes), et le moins paramétré est celui qui comprend la longueur du corps et la hauteur moyenne de la végétation (MHv) comme effets principaux sans aucune interaction. Ce dernier a été choisi au lieu de celui qui est classé premier (modèle 1, tableau 5, Annexes) et qui contenait, la longueur du corps, la hauteur moyenne de la végétation et la saison. (likelihood ratio test: $\chi^2 = 8.05$, d.f. = 4, P = 0.04).

La moyenne des modèles a révélé que la hauteur moyenne de la végétation, la couleur du support, et l'interaction corps : couleur du support ont eu des effets significatifs sur la densité de végétation (Dv) (tableau 6). La hauteur moyenne de la végétation (MHv) a eu un effet significativement positif, tandis que la couleur du support a eu un effet négatif sur la densité de la végétation (Dv).

La densité de végétation a diminué avec la longueur du corps en *T. arteriosa* et *T. annulata* mais elle a augmenté en *C. erythraea*, cependant, il y avait en général (mais pas de manière significative) une diminution si on considère toutes les espèces (Fig. 44).

Tableau 6 : Résultats du modèle à effets mixtes pour la densité de la végétation des trois espèces

	Estimation	Std. Error	z valeur	Pr(> z)
Intercept	-3.0793752	3.1013351	0.993	0.3207
Body	-0.1374191	0.1575292	0.872	0.383
MHv	0.0539146	0.023762	2.269	0.0233
GD [T.2]	-7.1037402	3.4307235	2.071	0.0384
Saison	0.0377573	0.0395009	0.956	0.3391
Body:GD [T.2]	0.3979703	0.1923038	2.069	0.0385
MHv:Saison	-0.0005823	0.0005004	1.164	0.2446
Body:MHV	-0.0015435	0.0036754	0.42	0.6745
GD [T.2]:MHv	-0.0033246	0.0097269	0.342	0.7325
Sexes [T.M]	0.0082912	0.2363769	0.035	0.972

MHv : hauteur moyenne de végétations; **GD** : couleur du support; **Body**: taille du corps

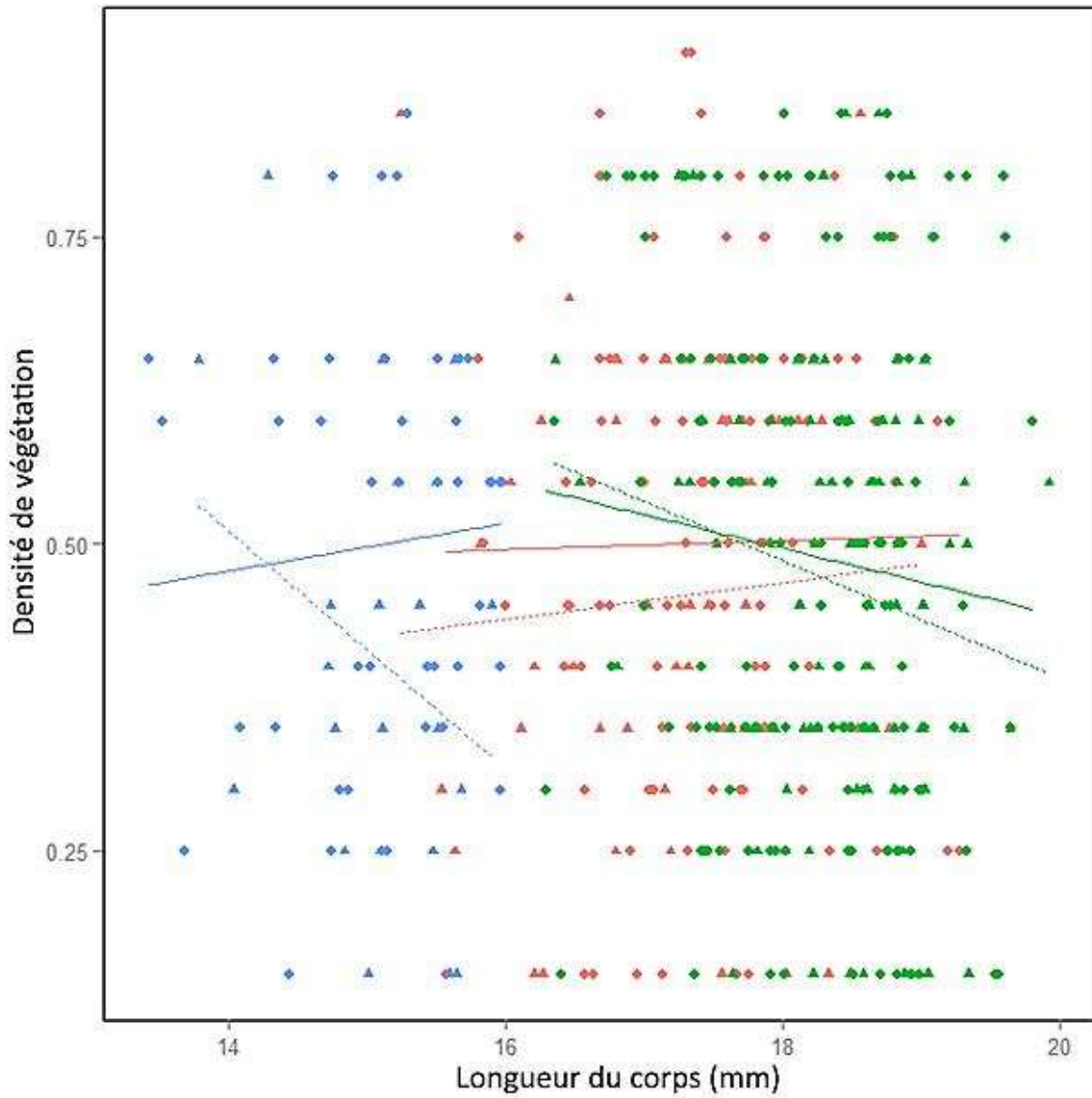
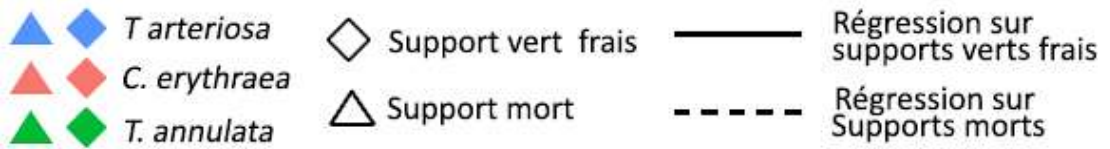


Figure 44: Relation de la densité de la végétation autour de l'exuvie avec la longueur du corps en fonction de l'espèce et la couleur du support.



1. 2. Le suivi des adultes :

1. 2.1. *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa* :

1. 2. 1. 1. Phénologie des adultes :

Dans les sites d'étude les adultes reproducteurs de *Trithemis annulata* ont commencé à apparaître aux niveaux des plans d'eau dès la fin mai, tandis que les individus de *Trithemis arteriosa* ont commencé à se reproduire au début de juin.

La période de reproduction des deux espèces a atteint son pic vers la fin de juillet et au début d'août, puis le nombre des adultes des deux espèces a diminué progressivement à partir de septembre. Vers la fin d'octobre, ce nombre a diminué considérablement. La fin de la période de vol a été enregistrée la mi-novembre.

1. 2. 1. 2. Taille des adultes :

Chez les mâles, la longueur du corps est significativement plus grande chez *Trithemis annulata* 36.15 ± 1.68 mm (N = 98) que chez *Trithemis arteriosa* 31.87 ± 1.05 mm (N = 60) (W = 5816, P <0.0001). De même, la longueur du corps était significativement plus grande pour les femelles de *T. annulata* 34.00 ± 1.48 mm (N = 59) que pour les femelles de *T. arteriosa* 30.86 ± 1.65 mm (N = 40) (W = 2.201, P <0.0001).

La longueur du corps a montré un dimorphisme sexuel significatif en *Trithemis annulata* (W = 943, p <0.0001) et en *Trithemis arteriosa* (W = 607.5, p <0.0001), tandis que, la longueur des ailes a montré un dimorphisme sexuel significatif chez *T. annulata* (W = 2208.5, p = 0,01) et non significatif chez *T. arteriosa* (W = 1410.5, P = 0.13) (**Fig. 45a**).

La longueur de l'aile était significativement plus grande chez les mâles de *T. annulata* (27.37 ± 1.37 mm, N = 98) que chez les mâles de *T. arteriosa* ($23,67 \pm 0,68$ mm, N = 60; W = 5871, P <0,0001) et significativement supérieure pour les femelles de *T. annulata* (26.82 ± 1.48 mm, N = 59) que celles des femelles de *T. arteriosa* ($23,95 \pm 1,65$ mm, N = 40; W = 2.293, P <0.0001) (**Fig. 45b**).

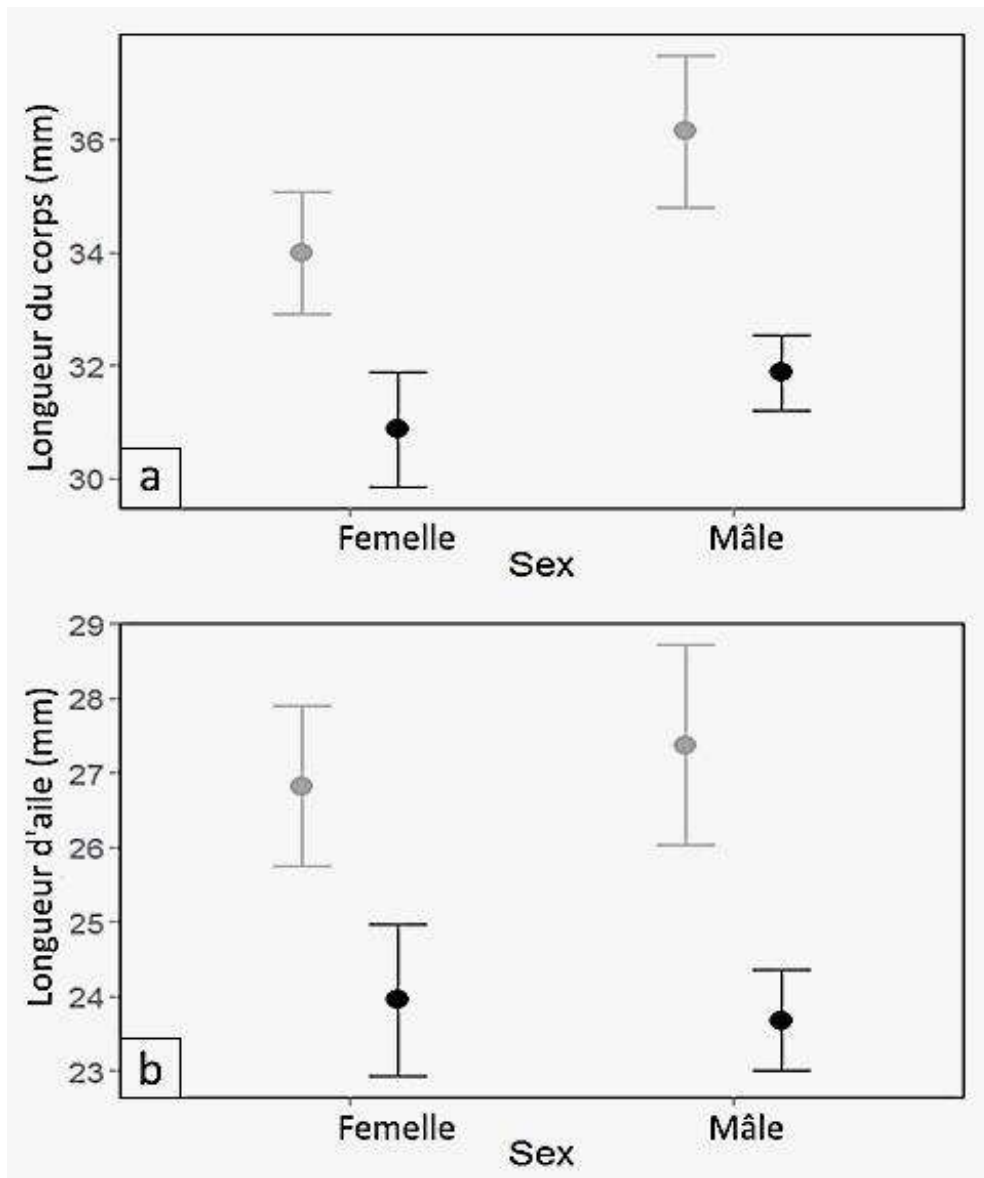


Figure 45 : Barres d'erreur représentant : (a) La longueur du corps, (b) La longueur de l'aile, de *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa* (mâles et femelles). Les barres d'erreur noir et gris se réfèrent à *T. arteriosa* et *T. annulata*, respectivement. Les barres d'erreur sont des erreurs standards.

Chapitre IV: Résultats et Discussions

1. 2. 1. 3. La sélection de Microhabitat:

La distribution des adultes de *Trithemis arteriosa* dans les sites d'études a été limitée à la mare 1 (pourvue de végétation) et n'a jamais été observé dans la mare 2 (dépourvue de végétation), tandis que les individus de *T. annulata* ont fréquenté les deux mares.

Les deux composantes principales que nous avons retenues ont expliqué 84.5% de la variance totale. ACP1 et ACP2 décrivent 60.5% et 24.0% de la variance cumulative, respectivement. Trois variables à savoir la hauteur de la végétation, la densité de la végétation dans 1m² et la distance entre le bord d'eau et les sites de ponte sont corrélées négativement à l'ACP1, alors que seulement la densité de la végétation dans 5 m² a été négativement liée à l'ACP2 (tableau 7).

Tableau7: Les valeurs propres (Eigenvalues), les vecteurs propres (Eigenvectors) et le pourcentage de variances expliquées par les deux premières composantes principales (ACP1 et ACP2) présentant le choix de microhabitat de *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa*.

	ACP1	ACP2
Les valeurs propres	1.556	0.980
Proportion de Variance	0.605	0.240
Proportion Cumulé	0.605	0.845
Hauteur de végétation (VH)	-0.58	0.04
Densité de végétation dans 1 m ² (V.D.1)	-0.57	0.04
Densité de végétation dans 5 m ² (V.D.5)	-0.20	-0.95
Distance entre le bord de l'eau et les sites de pontes (Shore)	-0.53	0.27

Chapitre IV: Résultats et Discussions

Le biplot dans la figure 46, basé sur 4 facteurs environnementaux et 30 territoires de reproduction a révélé que les territoires de *T. annulata* sont isolés de ceux de *T. arteriosa* et que le chevauchement des microhabitats était très petit.

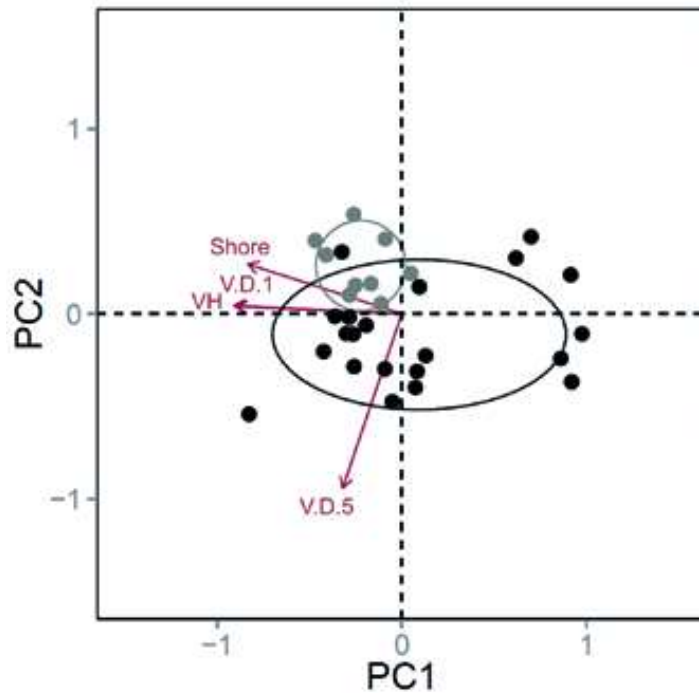


Figure 46: Biplot d'analyse en composantes principales représentant le choix de microhabitat (territoire de reproduction) de *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa*.

Les Ellipses qui représentent des zones de confiance de 95% divisent les territoires en fonction des espèces.

● : *T.annulata* ● : *T. arteriosa*

VH : hauteur de la végétation, **V.D.1** : Densité de la végétation dans 1 m²; **V.D.5** : Densité de la végétation dans 5 m²; **V.H** : hauteur de la végétation; **Shore** : Distance entre le bord de l'eau et les sites de ponte.

Chapitre IV: Résultats et Discussions

La hauteur de la végétation n'est pas significativement différente entre les deux espèces. La densité de la végétation à l'intérieur de 1 m² était plus grande chez *Trithemis arteriosa* tandis que la densité à l'intérieur de 5 m² était plus grande chez *Trithemis annulata*. La distance estimée de l'eau aux sites de pontes était plus grande en *Trithemis arteriosa* qu'en *Trithemis annulata* (tableau 8).

Tableau 8: Les caractéristiques physiques des territoires de reproduction de *T. annulata* et *T. arteriosa*.

	<i>T. annulata</i>	<i>T. arteriosa</i>	Mann-Whitney U (P-value)
Hauteur de la végétation (cm)	93.85 ± 72.66	119.66 ± 34.28	0.38
Densité de la végétation dans 1 m ² (%)	38.80 ± 29.53	64.44 ± 12.10	0.02
Densité de la végétation dans 5 m ² (%)	47.38 ± 17.29	31.11 ± 7.81	0.01
Distance par rapport au bord de l'eau (cm)	-6.66 ± 20.02	12.22 ± 16.79	0.02

Il existe une différence significative dans la stratification verticale sur les perchoirs entre les mâles reproducteurs des deux espèces congénères ($W = 39.5$, $P = 0.01$). *T. arteriosaa* utilisé seulement les plantes pour percher et a montré une hauteur moyenne de 43.88 ± 13.17 cm ($N = 9$), Cependant *T. annulataa* utilisé de différents supports, y compris les plantes, les pierres et la terre avec une hauteur moyenne de 31.66 ± 26.14 cm ($N = 21$). Si nous considérons seulement les plantes utilisées comme support de perche, les deux espèces n'ont pas montré de différence significative dans la stratification verticale sur les perchoirs ($W = 39.5$, $P = 0.07$).

Chapitre IV: Résultats et Discussions

1. 2. 1. 4. Comportement reproducteur:

Les deux espèces ont montré des séquences similaires en matière de reproduction.

D'abord les territoires ont été occupés par les mâles reproducteurs à la matinée, qui se perchaient en premier sur des supports et défendaient agressivement leur territoire contre les mâles congénères. Ensuite, les femelles arpentent le long des plans d'eau et s'accouplent avec les meilleurs combattants. Lors de la copulation, le mâle saisit la femelle par la tête avec l'extrémité de son abdomen pour l'accouplée en vol. Après l'accouplement, le mâle patrouille directement son territoire en chassant d'autres mâles rivaux, alors que la femelle se repose un peu. Après ce bref repos, la femelle s'envole vers l'eau pour pondre ses œufs sur la surface de l'eau (ponte exophytique), gardée par son partenaire (sans contact physique) afin d'éviter qu'elle ne s'accouple avec d'autres mâles.

A la fin de la ponte, la femelle quitte l'eau vers d'autres zones (zones de refuge et zones d'alimentation) tandis que le mâle rejoindra à nouveau son territoire.

La durée de copulation est significativement plus longue en *Trithemis annulata* par rapport au *Trithemis arteriosa* ($W = 317.5$, $P < 0,0001$). La durée de ponte est aussi plus longue chez *Trithemis arteriosa* ($W = 31$, $P = 0.0008$), tandis que le taux de dipping était plus rapide en *Trithemis annulata* ($W = 166$, $P = 0.03$). Le nombre de dips n'est pas significativement différent entre les deux espèces ($W = 78$, $P = 0.14$) (tableau 9).

Chapitre IV: Résultats et Discussions

Tableau 9: Caractéristiques de certaines composantes comportementales de la reproduction de *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa* enregistrées sur le site d'étude.

		<i>T. arteriosa</i>	<i>T. annulata</i>	Mann-Whitney U (P-value)
Durée de copulation (s)	Mean ± SD	10.72 ± 3.41	6.94 ± 2.72	< 0.0001
	Intervalle	2 – 17	2.5 – 14.5	
	N	23	84	
Durée d'une séquence d'oviposition (s)	Mean ± SD	71.08 ± 12.10	48.52 ± 16.66	0.0008
	Intervalle	43 – 88	22 – 81	
	N	12	19	
Taux de Dipping (dip/s)	Mean ± SD	0.79 ± 0.18	0.98 ± 0.28	0.03
	Intervalle	0.51 – 1.07	0.53 – 1.57	
	N	12	19	
Nombre de dips	Mean ± SD	48.02 ± 20.25	56.25 ± 14.05	0.14
	Intervalle	14-72	22-72	
	N	12	19	

Chapitre IV: Résultats et Discussions

Après l'accouplement de *Trithemis annulata* et en présence d'autres mâles congénères, le mâle reproducteur gardait sa partenaire de très près par des vols rapides en dessous de son abdomen en restant dans cette position tout en suivant les mouvements de la femelle avec une synchronie parfaite (garde de l'ombre) (**Fig. 47**). Lorsque le harcèlement d'autres mâles est élevé, le couple reproducteur s'envole verticalement à des hauteurs très élevées (jusqu'à 20 m) plus loin de la mare et reviennent plus tard. Ce comportement de garde n'a jamais été observé chez *Trithemis arteriosa*.

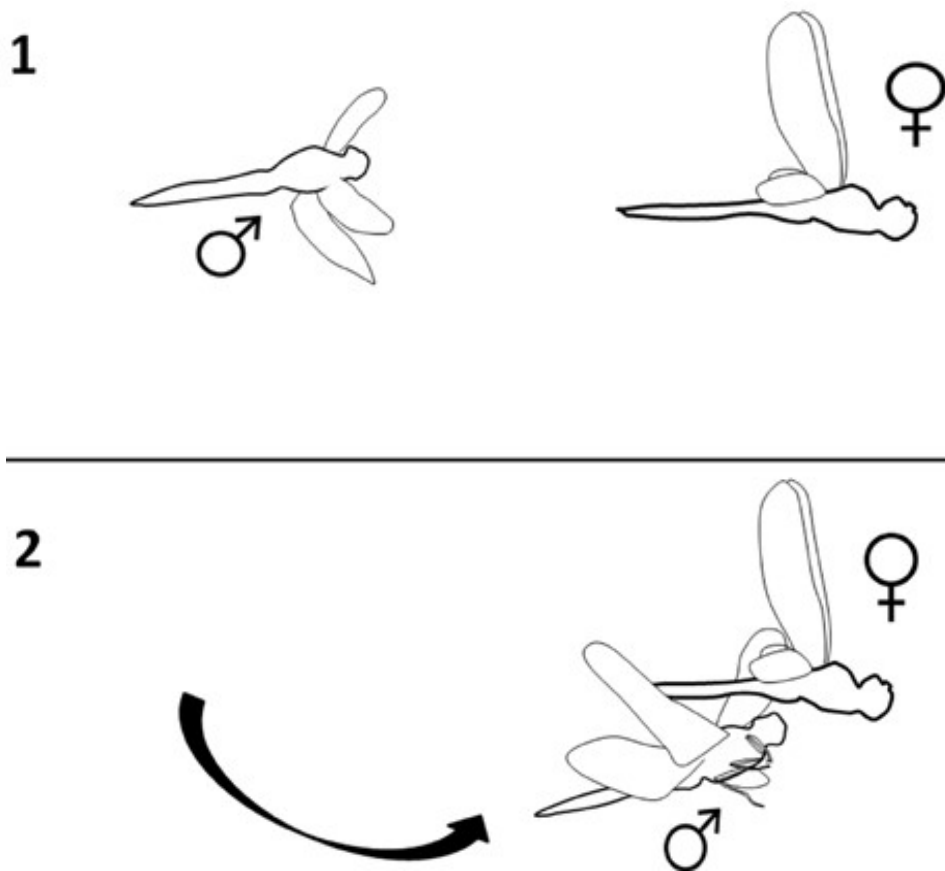


Figure 47: Le type de garde de la femelle de *Trithemis annulata*. (1) sans contact : en absence d'harcelants dans la zone de ponte, le mâle reproducteur n'est pas proche de la femelle. (2) garde de l'ombre: en présence d'harcelants le mâle reproducteur est très proche et vole rapidement sous la femelle.

Chapitre IV: Résultats et Discussions

Les mâles de *Trithemis arteriosa* ont montré une façon particulière de chasser ou d'éloigner les autres mâles de leurs territoires, le mâle territorial se dirige vers l'intrus et s'envole rapidement autour de lui à plusieurs reprises d'une manière circulaire. A ce moment, l'intrus plane au même endroit et semble incapable d'échapper. Ce comportement a été observé 9 fois chez 8 différents mâles reproducteurs et il a toujours entraîné le départ de l'intrus.

Les mâles de *Trithemis annulata* ont répondu de manière agressive aux dérangements des mâles de *Trithemis arteriosa* ($\chi^2 = 13.71$, $p = 0.0002$, $N = 42$) et vice versa ($\chi^2 = 7$, $P = 0.008$, $N = 28$). De la même manière, les mâles de *Trithemis annulata* ont essayé de saisir les femelles de *Trithemis arteriosa* ($\chi^2 = 8.06$, $P = 0.004$, $N = 15$) et vice versa ($\chi^2 = 6.4$, $P = 0.01$, $N = 10$). À une occasion, un mâle de *Trithemis annulata* a été observé en tandem avec une femelle de *Trithemis arteriosa* en essayant de l'accouplée.

1. 2.2. *Crocothemis erythraea*:

1. 2. 2. 1. Le sex ratio quotidien:

Le sex ratio, le long de la mare 2 (territoire de reproduction) est toujours biaisée en faveur des mâles au cours de notre période d'étude (**Fig. 48**). Le 13 et le 14 Septembre, aucun individu n'a été noté probablement en raison de mauvaises conditions météorologiques enregistrées ces jours-là. Les mâles sont toujours les premiers à arriver sur site, généralement vers 09h:00. Le nombre maximum des mâles a été enregistré à midi puis diminue progressivement jusqu'à 16h:00, un moment où tous les individus ont quitté la mare. Les femelles, par la suite apparaissaient vers 10h:30. Certains jours, aucune femelle n'a été observée sur tout le transect. Les femelles ont été généralement observées dans l'habitat terrestre après la ponte.

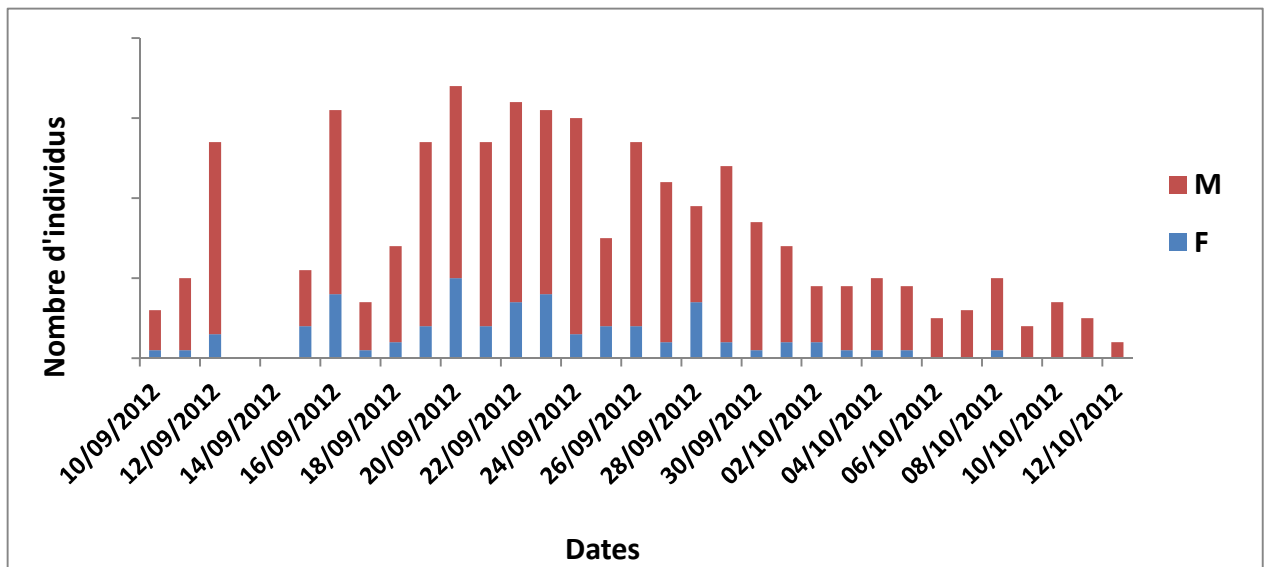


Figure 48 : Le sex ratio quotidien de *Crocothemis erythraea* dans la mare de Beddoude.

1.2. 2. 2. Démographie des adultes:

Parmi les 197 adultes marqués quotidiennement 115 individus (107 mâles et 90 femelles), ou 58,37 % ont été repris au moins une seule fois. Il y avait des différences significatives entre les deux sexes dans le taux de recaptures ($\chi^2 = 14,61$, $p < 0.001$) (Fig. 49).

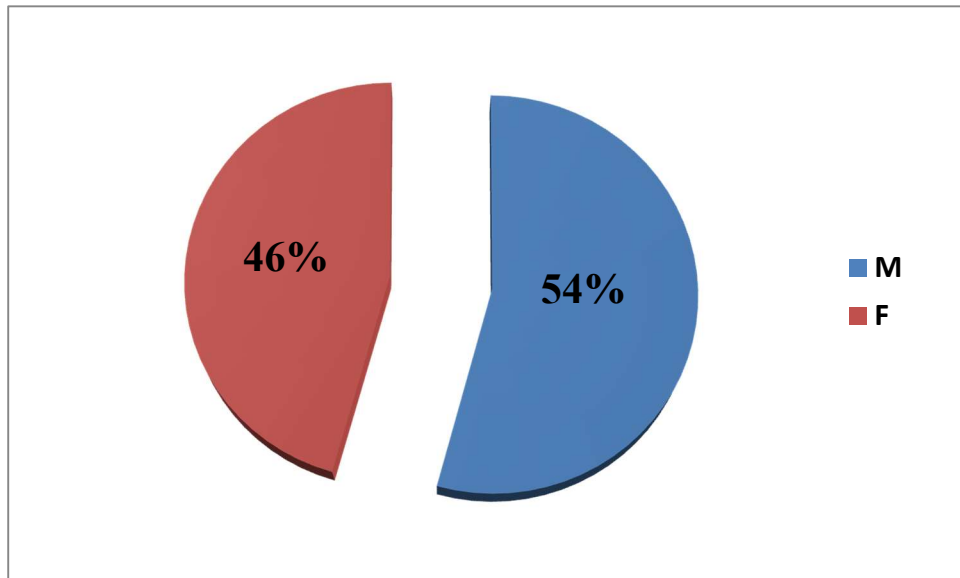


Figure 49: Taux de recapture de *Crocothemis erythraea* dans le site d'étude

Des différences sexuelles ont été trouvées dans :

La durée de vie des adultes, est significativement plus grande chez les mâles (13.09 ± 5.43 jours) que chez les femelles (9.5 ± 3.56 jours) (Mann-Whitney : $p < 0.001$) de même, la durée de vie maximale est plus grande chez les mâles (24 jours) que chez les femelles (15 jours). La Prédation par des araignées a été l'une des sources possibles de mortalité, étant donné que deux mâles adultes ont été pris au piège dans une toile d'araignée.

La période de maturation enregistrée dans notre étude, qui se fait par le marquage des adultes immatures le jour de l'émergence ensuite l'enregistrement de leur premier comportement reproducteur est sous-estimée parce que nous supposons que les longues périodes de maturation observées étaient dus à la non-détection des individus. Les mâles et les femelles ont passé une période de maturation de huit et neuf jours, respectivement.

La longueur du corps des femelles est significativement plus grandes que celle des mâles (38.35 ± 2.73 mm, $N = 84$, 36.10 ± 1.82 mm, $N = 86$, Mann-Whitney : $P < 0.0001$), respectivement.

Chapitre IV: Résultats et Discussions

1. 2. 2. 3. Aspect reproductif :

Les mâles reproducteurs qui ont la tendance à se percher sur des supports, interceptaient les femelles dans l'air (la formation des couples) et procédaient à la formation du cœur copulatoire.

La durée de copulation est de $6.95 \pm 2.30s$ (N= 114) et elle est positivement corrélée avec la longueur du corps des mâles ($R = 0.44$, $P= 0.02$). Après l'accouplement, la femelle se dirigea vers les sites de ponte, qui ont été caractérisés par des eaux ouvertes avec quelques peuplements de végétation.

Nous avons remarqué que parmi les 107 mâles marqués, seulement 34 individus étaient responsables de 163 accouplements observés impliquant 27 femelles marqués et 17 femelles non marquées et sur le total des accouplements par des femelles marquées, 18 mâles avaient un deuxième accouplement au même jour. Toutefois, parmi les 90 femelles marquées, seulement 36 individus étaient responsables de 173 accouplements et 21 femelles avaient un deuxième accouplement au même jour. La durée moyenne des femelles et des mâles pour se reproduire tout au long de leur vie était de 2.18 ± 1.84 (N= 36), et de 3.97 ± 1.40 (N= 34) respectivement.

Au moment de la ponte, le mâle fait quelques patrouilles autour du site de ponte pour garder la femelle, en chassant les mâles rivaux, les femelles adultes ont été enregistrées seule dans la mare dans les mauvaises conditions météorologiques et en absence des mâles pour éviter le harcèlement intra et interspécifique.

Cette séquence de ponte a duré $42.4 \pm 25.62s$ (N = 85) avec un nombre de dips de 66.71 ± 48.93 (N = 85) (Tableau 10).

Chapitre IV: Résultats et Discussions

Tableau 10: Caractéristiques de certaines composantes comportementales de la reproduction de *Crocothemis erythraea*.

Durée de copulation (s)	Moyenne \pm SD	6.95 \pm 2.30
	Intervalle	2 – 15
	N	114
Durée d'une séquence d'oviposition (s)	Moyenne \pm SD	42,4 \pm 25,62
	Intervalle	42– 96
	N	85
Fréquence de dipping	Moyenne \pm SD	0.75 \pm 0.41
	Intervalle	0.4-1.9
	N	85
Nombre de dips	Moyenne \pm SD	66.71 \pm 48.93
	Intervalle	19-114
	N	85

Chapitre IV: Résultats et Discussions

2. Discussion:

2. 1. Le pattern de l'émergence :

Les trois espèces ont une émergence asynchrone avec une EM50 comprise entre 21 et 31 jours, ce qui est typique pour les espèces d'été (Corbet, 1954). Le même pattern temporel a été observé chez *Aeshna cyanea*, où il a été observé avec une EM50 de 25 jours (Corbet, 1962).

Les espèces étudiées ont montré une durée d'émergence similaire. Nous pensons que les trois espèces ont une deuxième génération qui débute dès la fin de l'été du fait que le pic des adultes a été observé en automne. Puisque nous sommes convaincus que notre échantillonnage était exhaustif et a été mené dans tous les microhabitats possibles, la faible taille de *Trithemis arteriosa*, la plus petite espèce échantillonnée, pourrait être expliquée par deux hypothèses : tout d'abord, il est possible que l'exclusion compétitive de *T. arteriosa* par la plus grande espèce congénère (*T. annulata*) a eu lieu durant le stade larvaire (Wissinger & McGrady 1993, Suutari et al., 2004), car en plus d'un chevauchement temporel élevé à l'émergence, les deux espèces ont commencé à se reproduire pendant la même période et ils ont un développement embryonnaire similaire, ce qui suggèrent qu'ils ont un chevauchement dans les stades larvaires durant la vie aquatique. Cette hypothèse fait valoir que l'absence d'hétérogénéité de l'habitat dans le système aquatique pourrait être une explication du faible nombre de *T. arteriosa*. Deuxièmement, il est probable que les deux espèces ont coexisté ensemble et qu'il y avait une complémentarité dans l'habitat et dans l'utilisation des ressources trophiques car ils ont tout à fait des différences significatives de taille. (Crowley & Johnson 1982, Wissinger 1992). Le faible nombre de *T. arteriosa* dans ce cas est plus susceptible d'être due à la mortalité des larves par la prédation intragilde des plus grandes libellules (*Anax spp*) (Wissinger, 1992).

Le Sex-ratio à l'émergence est biaisé en faveur des femelles chez les trois espèces ce qui est habituel chez les Anisoptères (Corbet & Hoess, 1998). Il a été plus marqué chez *Trithemis arteriosa* mais il est probablement dû à la petite taille de l'échantillon. Le déséquilibre du sex ratio à l'émergence est probablement le résultat de la différente mortalité sexuelle au cours du stade œuf et / ou stade larvaire (Corbet & Hoess, 1998).

Le déclin de la taille du corps au cours de la saison d'émergence trouvé dans notre étude a déjà été observé dans de nombreux odonates des zones tempérées (Banks & Thompson 1985; Corbet 1999; Michiels & Dhondt 1989; Purse & Thompson, 2003 ; khelifa et al., 2015b). Ce

Chapitre IV: Résultats et Discussions

déclin peut être expliqué par le « trade-off » entre le gain de masse, la reproduction tardive et leur effet potentiel sur le fitness individuelle (Rowe & Ludwig, 1991).

Cordero (1995) a trouvé une relation positive entre la taille du corps et la stratification verticale de l'exuvie des odonates à l'émergence. Dans notre étude, la hauteur moyenne de l'exuvie de la plus grande espèce (*T. annulata*) est plus grande que chez les deux autres, mais elle est plus grande chez la plus petite espèce (*T. arteriosa*) que chez l'espèce de taille intermédiaire (*C. erythraea*). Un Libellulidae de taille similaire *Sympetrum striolatum* 17.14 ± 0.09 mm a montré une hauteur moyenne d'exuvie similaire 34.73 ± 1.56 cm (Cordero, 1995). La grande variabilité de la hauteur de l'exuvie au sein de chaque espèce est due à des facteurs intrinsèques et extrinsèques. La hauteur du support, d'autre part, est dépendante de la taille, à savoir les grandes espèces choisissent des supports plus longs ce qui pourraient être attendus que les grandes odonates montent plus haut.

Notre étude a révélé que la couleur du support est d'une importance primordiale dans le choix du microhabitat parce qu'elle a affecté à la fois la hauteur des exuvies et la densité de végétation. Le choix d'une hauteur spécifique dépend principalement de la couleur du support, lorsque le support est mort, les individus ont grimpé significativement plus haut. En outre, les individus qui ont choisi des supports morts préfèrent des densités de végétation inférieures à celles trouvées sur des supports verts. Il est connu que les espèces utilisent leur environnement local au dépend de leur avantage en choisissant les zones où les risques de prédation sont faibles (Sih, 1987; Carr, 1994; Danks, 2002).

En plus de la complexité de l'habitat, le peuplement de macrophytes a diminué la pénétration des rayons de soleil et a fourni des zones ombrées où la détection de la lumière est faible (Gerard, 1984; Dean, 1985). Nous suggérons que les supports morts ont donné un avantage cryptique, parce que l'exuvie trouvé sur ces supports, a occupé des zones moins couverte de végétation. En effet, le contraste entre un organisme et sa couleur de fond est crucial parce que la plupart des prédateurs utilisent leurs repères visuels pour détecter les proies (Ings & Chittka 2008, 2009). En fait, de nombreuses proies occupent des zones qui camoufflent leur pattern de coloration pour éviter la prédation (Endler, 1978; Merilaita et al., 1999; Ruxton et al., 2004; Cuthill et al., 2005).

En résumé, les libellules qui ont choisi les supports morts ont utilisé des endroits contenant moins de végétation et grimpent plus haut, tandis que ceux qui ont choisi des

Chapitre IV: Résultats et Discussions

supports verts ont émergé au sein d'une végétation dense à des hauteurs inférieures. Les deux choix ont présenté des coûts et des avantages : les basses strates avec une densité de végétation importante fournissaient un bon abri contre le vent (Khelifa et *al.*, 2013b), tandis que les strates supérieures offrent un microclimat plus chaud et une meilleure réception des rayons de soleil.

Au sein de chaque espèce, le choix du site d'émergence est aussi dépendant de la taille. La taille du corps et la couleur du support ont interagit sur la hauteur de l'exuvie et la densité de la végétation, ce qui signifie que selon la taille du corps les individus ont réagi différemment avec la couleur de support dans le choix de leur microhabitat. Nous nous attendons à ce que d'autres facteurs (intrinsèques et / ou extrinsèques) peuvent avoir joué un rôle pour produire ce pattern. Les expériences futures de laboratoire qui prennent en compte la taille du corps, la couleur du support, et divers paramètres physiques décrivant l'architecture du microhabitat.

Notre étude a montré l'importance de la couleur du support dans la sélection de microhabitat à l'émergence. Étant donné que ce paramètre environnemental a probablement déterminé la survie des individus en ajoutant plus de complexité spatiale et en fournissant plus d'avantage aux microhabitats, il devrait être pris en considération dans la gestion de l'habitat pour la conservation des odonates en raison de son implication très importante pour la communauté des espèces.

2. 2. Le suivi des adultes :

2. 2. 1. *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa* :

Cette étude a montré quelques différences morphologiques, écologiques et comportementales entre deux espèces congénères qui pourraient expliquer leur coexistence spatio-temporelle. Tout d'abord, il y avait une différence significativement interspécifique dans la taille du corps entre les deux mâles et les deux femelles. Deuxièmement, une espèce a été limitée aux territoires pourvus de végétation tandis que l'autre a utilisé une variété de microhabitats. Enfin, même si les deux espèces ont interagit d'une manière agonistique au cours de la saison de reproduction, ils ont montré des modèles de comportement différent.

Même si *Trithemis annulata* est plus grand que *T. arteriosa*, les deux espèces ont montré un comportement agonistique l'un envers l'autre. Les petites légères différences de taille et de couleur pour les mâles territoriaux ont fait la distinction entre les espèces (Schultz & Switzer, 2001; Schultz *et al.*, 2008; Singer, 1989). Chez les Libellulidae, il y a d'autres traits morphologiques que la taille où les mâles tiennent en compte pour reconnaître leurs congénères comme par exemple la coloration de l'aile et du corps (Pajunen, 1964).

Frantsevich et Mokrousov (1984) ont montré, que les mâles de trois espèces de *Sympetrum* (*S. danae*, *S. sanguineum*, et *S. flaveolum*) sont souvent incapables de différencier les rivaux de leur propre espèces évidemment parce que les ailes de ces espèces sont transparents (sans taches). De même, les mâles des quatre espèces de *Mnais* sont incapables de différencier entre les mâles congénères ayant des ailes transparents et les femelles de la même espèce (Suzuki & Miyachi, 1996). Par conséquent, nous suggérons que la légère différence de taille chez les espèces étudiées qui ont des ailes transparents et un corps de couleur rouge ne réduit pas les interférences. Les deux espèces congénères ont montré des occupations des microhabitats différentes au cours de la saison de reproduction. Les mâles de *T. arteriosa* ont choisi des territoires pourvus de végétation, similaire à ce qui a été récemment décrit par Sühling & Martens (2007) et Wildermuth & Martens (2014), tandis que ceux de *T. annulata* ont occupé des territoires divers dans des zones pourvues et dépourvues de végétation. Cette ségrégation dans le choix de l'habitat joue un rôle important dans la réduction de l'interférence entre les mâles congénères, cela a été démontré dans d'autres études (Schoener, 1974; Albrecht & Gotelli 2001; Hofer *et al.*, 2004; Butt & Tahir, 2010).

Chapitre IV: Résultats et Discussions

Toutefois, Khelifa et al (2013) ont observé des différences similaires dans le choix des microhabitats chez trois espèces congénères de *Orthetrum* (*O. chrysostigma*, *O. coerulescens* et *O. nitidinerve*) qui colonisaient les cours d'eau. Les mâles des trois espèces rivaux ont interagi de manière agonistique quand ils se sont rencontrés. Les plus petites espèces de (*Orthetrum coerulescens*) ont utilisé principalement les zones ayant plus de végétation, les espèces de taille moyenne de (*O. chrysostigma*) ont occupé les zones ouvertes tandis que les plus grandes espèces de (*O. nitidinerve*) choisissent des habitats plus larges, y compris également les zones particulièrement dépourvues de végétation et d'autres avec végétation.

Dans cette étude le choix de l'habitat n'a pas changé tout au long de la saison. Même si le nombre des adultes de *T. annulata* a diminué à la fin de cette saison, il n'y avait aucun changement dans le microhabitat chez les mâles de *Trithemis arteriosa* ce qui suggère que le choix des zones à végétation n'est pas dû à l'exclusion compétitive par les mâles territoriaux de *T. annulata* mais plutôt le résultat de la sélection de l'habitat (Corbet, 1999).

La durée de copulation de *T. annulata* est similaire à celle de *Crocothemis erythraea* (7.0 ± 3.3 s) (Siva-Jothy, 1988). *T. arteriosa* a une copulation relativement plus longue (10.72 ± 3.41 s), similaire à celle de *Acisoma panorpoides panorpoides* (Kano & Kita, 1992). En outre, la durée de ponte est plus longue chez *T. arteriosa* par rapport au *T. annulata* mais le taux de contacts de l'abdomen de la femelle avec la surface de l'eau (dipping) était supérieure que celle de *T. annulata*.

Koch & Sühling (2005) ont montré une faible fréquence de dipping (0.39 ± 0.22 dips / s, N = 23) chez *T. annulata* qui est le résultat d'une plus longue durée de ponte (71.25 ± 41.33 s, N = 23) avec un faible nombre de dips (23.43 ± 13.54 , N = 23). Les facteurs possibles qui pourraient expliquer cette grande différence sont la taille des femelles, l'âge et le harcèlement intra et interspécifique. Le taux et le nombre de dipping de *T. annulata* sont similaires à celle de *T. kirbyi* (0.91 ± 0.40 dips/ s, N = 83; 51.25 ± 41.42 , N = 84, respectivement), une espèce congénère avec une taille similaire. La durée de ponte de *T. arteriosa* constatée dans la présente étude est similaire à celle de *T. annulata* présenté par Koch & Sühling (2005).

À notre connaissance, le comportement reproducteur de ces deux espèces congénères n'a pas été décrit en détail jusqu'à présent. Néanmoins, nous pourrions classer les deux espèces dans la catégorie des ressources en défendant la polygynie comme suggéré par Emlen & Oring (1977) ou dans le système d'accouplement à court copulation proposé par Corbet (1999). De

Chapitre IV: Résultats et Discussions

même, le comportement de la garde des femelles par les mâles de *T. annulata* est unique parmi les Libellulidae d'Afrique du Nord, et à notre connaissance, il n'a pas été décrit dans aucune espèce auparavant. Le fait que le mâle couvrait la partie inférieure de l'abdomen des femelles, tout en bas (garde de l'ombre), par rapport aux gardes (sans-contacts) répandues, dans lesquelles les mâles défendent la femelle dans une certaine distance, la garde de l'ombre pourrait être un moyen plus efficace pour éviter la copulation avec un autre mâle. En effet, la garde sans contact n'est pas efficace lorsque la densité des mâles est élevée parce que lorsque le mâle reproducteur chasse un autre congénère, un troisième pourrait copuler avec la femelle non gardée (Wolf et al., 1989). Les études futures devraient étudier l'évolution de ce comportement et son implication dans la réussite globale de la reproduction des mâles et des femelles.

Le vol de spin des mâles de *Trithemis arteriosa* qui conduit toujours à la fuite de l'intrus après avoir été étroitement encerclé plusieurs fois, est un comportement particulier de cette espèce qui n'a pas encore été rapporté dans la littérature. D'autres recherches sont nécessaires pour savoir si ce comportement est corrélé avec la taille du corps ou d'autres caractères morphologiques et déterminer son importance pour le succès d'accouplement.

Cette étude a révélé que *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa* ont des différences morphologiques, écologiques et comportementales qui peuvent jouer un rôle important dans la réduction de la compétition interspécifique entre ces espèces étroitement apparentées. D'autres études devront être basées sur la coexistence des espèces au stade larvaire et chercher à comprendre les niveaux écologiques auxquels les espèces sont séparés. En outre, la connaissance des conséquences écologiques de la colonisation de ces deux espèces de nouveaux habitats est la clé pour prédire les effets de l'extension sur les communautés locales.

Chapitre IV: Résultats et Discussions

2. 2. 2. *Crocothemis erythraea*:

Cette étude a mis en évidence de nouvelles données sur l'aspect reproducteur du *Crocothemis erythraea* dans le Nord-est algérien.

Tout d'abord l'abondance des femelles sur le site de reproduction est généralement faible. Par conséquent, comme prévu le sex-ratio opérationnel au niveau du site reproductif est biaisé en faveur des mâles ces résultats sont similaires à d'autres études (Campanella, 1975; Garrison & Hafernik, 1981; Corbet, 1999; Stoks, 2001; Torres-Cambas & Fonseca-Rodríguez, 2011). Nos données ont indiqué que les femelles de *Crocothemis erythraea*, comme beaucoup d'autres espèces d'odonates quittent la zone humide pendant la saison de reproduction et reviennent seulement pour l'accouplement et la ponte (Corbet, 1999; Stoks & Cordoba-Aguilar, 2012; Khelifa *et al.*, 2012), ceci est pensé pour être le résultat du dimorphisme sexuel. Comme les mâles essaient de maximiser leur fitness en augmentant le taux de copulation dans les zones humides, les femelles ont évolué le comportement de dispersion dans l'habitat terrestre afin de minimiser leur temps passé dans la zone humide et évitant ainsi le harcèlement des mâles

Ensuite, L'utilisation différentielle de l'habitat par les deux sexes pourrait expliquer les taux de recapture estimés pour *Crocothemis erythraea*, puisque les mâles passent plus de temps dans des endroits visibles que chez les femelles. Les mâles ont été marqués ou repris principalement lorsqu'ils perchent sur la végétation, tandis que les femelles ont été repérées principalement en copulation ou lors de la ponte. En outre, les mâles peuvent être détectées plus facilement en raison de la coloration écarlate de leur abdomen, ce qui est plus visible que l'abdomen brun des femelles, une telle explication a été trouvée chez d'autres espèces (Anholt *et al.*, 2001; Torres-Cambas & Fonseca-Rodríguez, 2011).

De même, *Crocothemis erythraea* a montré un dimorphisme sexuel au niveau de la taille, ce qui est connue chez la plupart des odonates dont les femelles sont généralement plus grandes que les mâles (Anholt & *al.*, 1991 ; Khelifa *et al.*, 2013a). Pour atteindre de grande taille, les femelles doivent se nourrir plus activement (activité de recherche de nourriture) ce qui est corrélée avec un taux de mortalité plus élevé en raison du risque de prédation (Stoks & Johansson, 2000). Par exemple, dans cette étude dont les femelles sont plus grandes que les mâles, nous nous attendons à un sexe ratio biaisé en faveur des mâles, parce que les besoins énergétiques les plus élevés des femelles a produit une mortalité plus élevée. Crowley &

Chapitre IV: Résultats et Discussions

Johansson (2002) ont modélisés ce scénario, en suggérant que le sexe ratio biaisé en faveur des mâles est plus fréquent chez les espèces où les femelles étaient plus grandes que les mâles.

La période de maturation est de l'ordre de huit et dix jours pour les mâles et les femelles respectivement ce qui est similaire à celle d'Ott (2007) qui était de l'ordre de dix jours. De plus, la longévité maximale après la période de pré-reproduction varie en général de 15 à 77 jours chez les zygoptères et de 17 à 64 jours chez les anisoptères (Corbet, 2004). Les résultats trouvés pour *Crocothemis erythraea* ont été trouvés chez de nombreux Libellulidae des zones tempérées (Corbet, 1999; Cordero-Rivera & Stoks, 2008).

La durée de copulation de *Crocothemis erythraea* est similaire à celle de *Trithemis annulata* $6.94 \pm 2.72s$ (Guebailia et al., 2016) et à celle rapportée pour *Crocothemis erythraea* $7.0 \pm 3.3s$ (Siva-Jothy, 1988), cette courte durée est connue chez *Crocothemis erythraea* fait qu'il ne retire pas les sperme des autres mâles rivaux (Siva-Jothy, 1988).

Pour de nombreuses espèces de Libellulidae, il est connu que la fréquence moyenne des contacts de l'abdomen de la femelle avec la surface de l'eau (dip frequency) est spécifique pour l'espèce, bien qu'il y ait relativement de grande variation intraspécifique (Miller, 1983; Rehfeldt 1996; Schenk et al., 2004). Les femelles de *Crocothemis erythraea* semblaient être en mesure de changer leur fréquence de dipping en court terme.

Sous un niveau faible de dérangement, l'oviposition a été souvent interrompue pendant une courte période ce qui a obligé les couples ou les femelles de changer ou de quitter le microhabitat de ponte. Dans le site d'étude, le dérangement est particulièrement élevé puisque les mâles de *Trithemis annulata* et de *Sympetrum fonscolombii* ont également réagi aux femelles de *Crocothemis erythraea*. Voler sans surveillance durant la ponte dans des conditions moins optimales, vent fort ou des températures plus basses, peuvent être considérés comme une stratégie pour éviter aux harcèlements des mâles.

Comme prédit par la théorie de la sélection sexuelle (Bateman, 1948), la variance du succès reproducteur des mâles de *Crocothemis erythraea* est plus élevée que celle des femelles. Les femelles de cette espèce sont des ressources limitant; elles sont relativement rares sur le site de reproduction. Les accouplements multiple sont provoqué des avantages et des coûts pour les femelles. Alors que les mâles peuvent augmenter leur succès reproducteur en s'accouplant avec plusieurs femelles, tandis que les femelles ne peuvent pas produire plus de descendants que la gamme complète de leurs œufs (Thornhill & Alcock, 1983; Krebs & Davies, 1997). Un

Chapitre IV: Résultats et Discussions

avantage pour la femelle qui pourrait augmenter la variabilité génétique de leur progéniture est d'arriver au moment de la plus forte abondance des mâles (Walker, 1986; Reinhardt, 1998). Un coût pour les femelle lors de l'accouplement multiple et le harcèlement des mâles pendant la ponte pourrait être un risque accrue de prédation en raison de la mobilité réduite (Drummond, 1984; Siva-Jothy, 1988; Rowe, 1994; Rehfeldt, 1996) ou des blessures externes par exemple l'aile (Dunkle, 1991).

En conclusion, le dimorphisme sexuel observé entre les mâles et les femelles en terme de succès reproducteur est lié principalement à la durée du développement prés reproducteur, la taille du corps et la longévité des deux sexes. Des études futures au laboratoire basées sur les œufs et sur le stade larvaire peuvent décrire ainsi le cycle de vie du *Crocothemis erytraea*.

Conclusion

1 En conclusion, nos études ont mis en évidence de nouvelles données sur l'écologie et
2 le comportement reproducteur de trois espèces congénères de la famille des Libellulidae dans
3 les milieux lenticules du bassin versants de la Seybouse (Nord est Algérien).

4 Cette étude sur terrain a montré l'importance de la couleur du support dans le choix de
5 microhabitat à l'émergence du genre *Crocothemis* et *Trithemis* étant donné que ce paramètre
6 environnemental a probablement déterminé la survie des individus en ajoutant plus de
7 complexité spatiale et en fournissant plus d'avantage aux microhabitats, il devrait être pris en
8 considération dans la gestion de l'habitat pour la conservation des odonates en raison de son
9 implication importante sur la communauté des espèces.

10 De même, cette étude a révélé que *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa* sont des
11 espèces qui ont des tailles, une sélection de microhabitat, et un comportement reproducteur
12 différents. Ces différences morphologiques, écologiques et comportementales jouent un rôle
13 important pour réduire la compétition interspécifique entre ces espèces étroitement
14 apparentées. Nos données suggèrent que, ces deux espèces congénères peuvent coexister en
15 sympatrie parce qu'ils diffèrent légèrement dans leur utilisation de l'habitat et leur
16 comportement reproducteur. Compte tenu de la récente extension de *T. annulata* vers le nord,
17 des études futures devraient étudier les effets écologiques de l'introduction de cette espèce
18 dans de nouvelles communautés.

19 En effet, *Crocothemis erythraea* a montré un dimorphisme sexuel en terme de sucées
20 reproducteur ce qui a été expliqué par des différences dans la taille, la durée de maturation et
21 dans la survie entre les mâles et les femelles.

22 Finalement, Nos résultats suggèrent que le bassin versant de la Seybouse est l'un des
23 régions les plus importants en Afrique du Nord et du bassin Méditerranéen et nécessite une
24 attention particulière et un plan de conservation d'urgence pour réduire les effets anthropiques
25 et maintenir les populations. Il est nécessaire aussi de développer des recherches sur les
26 modèles de distribution des espèces (Niche Model) qui peuvent être utilisés pour répondre à
27 une variété de questions sur les odonates (la coexistence, la capacité de dispersion, l'effet du
28 changement climatique, etc), évaluer leur pouvoir bio-indicateur de la qualité d'eau des zones
29 humides et étudier la génétique des populations (ADN, phénotype, microsatellites, etc) afin de
30 maintenir et de transmettre notre biodiversité aux futures générations.

31

Références bibliographiques

- **A.B.H. Agence de Bassins hydrographiques Seybouse-Melleg-Canstantinois. 2002.** Bassin de la Seybouse. Actualisation, Les Cahiers de l'Agence
- **Abbott J.C. 2005.** Dragonflies and Damselflies of Texas and the South-Central United States. Princeton, University Press
- **Abro A. 1971.** Gregarines: Their effect on damselflies (Odonata). *Entomologica Scandinavica* 2: 294-300
- **Abro A. 1974.** The gregarine infection in different species of Odonata from the same habitat. *Zoologica Scripta* 5: 265-275
- **Abro A. 1987.** Gregarine infection of Zygoptera in diverse habitats. *Odonatologica* 16: 119-128
- **Abro A. 1990.** The impact of parasites in adult populations of Zygoptera. *Odonatologica* 19: 223-233
- **Aguesse P. 1961.** Contribution à l'étude écologique des Zygoptères de Camargue. Thèse de doctorat. Sciences naturelles, Faculté des Sciences de l'Université de Paris, Imp. CRDP Aix-en-Provence
- **Albrecht M. & Gotelli N.J. 2001.** Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126: 134-141
- **Angelibert S. & Giani N. 2003.** Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography* 26: 13-20
- **Anholt B.R. 1991.** Measuring selection on a population of damselflies with a manipulated phenotype. *Evolution* 45: 1091-1106
- **Anholt B.R., C. Vorburger & P. Knaus. 2001.** Mark-recapture estimates of daily survival rates of two damselflies (*Coenagrion puella* and *Ischnura elegans*). *Canadian Journal of Zoology* 79: 895-89

- **Arnaud L. 1999.** La compétition spermatique chez les insectes: les stratégies d'assurance de la paternité et la préséance du sperme. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* 3(2) : 86–103
- **Askew R.R. 2004.** The dragonflies of Europe. Harley, Colchester.
- **Bagnouls F. & H. Gaussen 1957.** Les climats biologiques et leurs classifications. *Annales de Géographie* 335: 193-220
- **Banks M.J. & Thompson D.J. 1985.** Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour* 33: 1175-1183
- **Barth R.H. & Lester L.J. 1973.** Neuro-hormonal control of sexual behavior in insects. *Annual Review of Entomology* 18: 445-472
- **Bateman A.J. 1948.** "Intra-sexual selection in *Drosophila*". *Heredity* 2: 349–368
- **Bennett S. & Mill P.J. 1993.** Larval development and emergence in *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 22: 133-145
- **Berenbaum M. 2009.** Insect biodiversity – Millions and millions. In: Footitt R.G. & Adler P.H. (Eds.), *Insect biodiversity: Science and society*: 575-582. Wiley-Blackwell, Oxford
- **Bernard R. & Ivinskis P. 2004.** *Orthetrum brunneum* (Fonscolombe, 1837) a new dragonfly species in Lithuania (Odonata: Libellulidae). *Acta Zoologica Lituanica* 14: 31–35
- **Bick G.H. & J. C. Bick. 1965.** Color variation and significance of color in reproduction in the damselfly, *Argia apicalis* (Say) (Zygoptera: Coenagrionidae) (sic). *Canadian Entomologist* 97:32–41
- **Birkhead T.R. & Hunter F.M. 1990.** Mechanisms of sperm competition. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 48–52

- **Birkhead T.R. & Möller A.P. 1998.** Sperm competition and sexual selection. London, Academic Press
- **Bouchlagham E.H. 2008.** Caractérisation du peuplement Odonatologique Seybouse-charef thèse de magister, Université de Guelma
- **Boudot J.-P. 2006.** *Coenagrion mercuriale*. In: The IUCN Red List of Threatened Species 2009. Online on the internet, URL [25.2.2010]: <http://www.iucnredlist.org>.
- **Boudot J.-P. 2010a.** *Calopteryx exul*. Retrieved 29 July 2015, from <http://www.iucnredlist.org>
- **Boudot J.-P., Clausnitzer V., Ferreira S., Suhling F., Dijkstra K.-D.B., Schneider W. & Samraoui B. 2013.** *Trithemis annulata*. In: The IUCN Red List of threatened species 2013. Online on the internet, URL [15-iv-2016]: <http://www.iucnredlist.org/details/60052/0>
- **Boudot J.-P., Kalkman V.J., Azpilicueta Amorin M., Bogdanovic T., Cordero Rivera A., Degabriele G., Dommanget J.-L., Ferreira S., Garrigos B., Jović M., Kotarac M., Lopau W., Marinov M., Mihokovic N., Riservato E., Samraoui B. & Schneider W. 2009.** Atlas of the Odonata of the Mediterranean and North Africa. *Libellula, Supplement 9* : 1-256
- **Boudot J.-P. & Kalkman V.J. 2015.** Atlas of the European dragonflies and damselflies. KNNV Uitgeverij, Utrecht
- **Brahmia N. 2009.** Evaluation et gestion des ressources en eau dans le bassin versant de la moyenne Seybouse. Memoire de Magister, Université d'Annaba
- **Brauckmen C. & Zessin W. 1989.** Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD). und die Phylogenie der Meganisoptera (Insecta, Odonata). *Deutsche entomologische Zeitschrift* 36: 177–215

- **Bridges C.A. 1994.** Catalogue of the Family-Group, Genus-Group and Species-Group Names of the Odonata of the World (3rd edition). Privately published, Urbana
- **Brochard C., van der Ploeg E., Seidenbusch R. & Chelmick D. 2013.** The identification of the exuviae of the genus *Trithemis* (fam: Libellulidae) found in Europe. *Boletín Rola* 5-25
- **Brongniart C. 1885.** Les insectes fossiles des terrains primaires. Coup d'oeil rapide sur la faune entomologique des terrains paléozoïques. *Bulletin de la Société des Amis des Sciences Naturelles de Rouen* 21: 50-68
- **Brooks S. 2002.** Dragonflies. The Natural History Museum, London.
- **Brooks S. & Lewington R. 2004.** Field guide to the dragonflies and Damselflies of Great Britain and Ireland. 4ème édition British Wildlife Publishing, Hook
- **Brown J.S., Kotler B.P. & Bouskila A. 2001.** Ecology of fear: foraging games between predators and prey with pulsed resources. *Annales Zoologici Fennici* 38:71–87
- **Brown J.S., Laundre J.W. & Gurung. M. 1999.** The ecology of fear: optimal foraging, game theory and trophic interactions. *Journal of Mammalogy* 80: 385–399
- **Buchholtz C. 1951.** Untersuchungen an der Libellengattung *Calopteryx* Leach unter besonderer Berücksichtigung ethologischer Fragen. *Zeitschrifts für Tierpsychologie* 8: 273-293
- **Buden D.W. 2010.** *Pantala flavescens* (Insecta: Odonata) rides west winds into sal. *Pacific Science* 64: 141–143
- **Burnham K.P. & Anderson D.R. 2002.** Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. *Springer*, New York

- **Busse R. & Jödicke R. 1996.** Langstrecken-marsch bei der Emergenz von *Sympetrum fonscolombi* (Sélys) in der marokkanischen Sahara (Anisoptera : Libellulidea). *Libellula* 15: 89-92
- **Butt A. & Tahir H.M. 2010.** Resource partitioning among five agrobiont spiders of a rice ecosystem. *Zoological Studies* 49: 470-480
- **Campanella P.J. 1975.** The evolution of mating systems in temperate zone dragonflies (Odonata: Anisoptera) *Libellula luctuosa* (Burmeister). *Behaviour* 54: 278-309
- **Carr M.H. 1994.** Predicting the recruitment of temperate reef fishes in response to changes in macrophyte density caused by disturbance. In: Stouder D.J., Fresh K.L. & Feller R.J. (Eds.), *Theory and Application of Fish Feeding Ecology*: 255-269. The Belle W. Baruch Library in Marine Science Number 18, University of South Carolina Press, Columbia, SC
- **Carrete M., Donázar J.A. & Margalida A. 2006.** Density-dependent productivity depression in Pyrenean bearded-vultures: implications for conservation. *Ecological Applications* 16: 1674–1682
- **Castella E. 1987.** Larval Odonata distribution as a describer of fluvial ecosystems: the Rhône and Ain Rivers, France. *Advances in Odonatology* 3: 23-40
- **Chesson P. 2000.** Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 343-366
- **Chovanec A. & Waringer J. 2001.** Ecological integrity of river-floodplain systems- assessment by dragonfly surveys (Insecta: Odonata). *Regulated Rivers* 17: 493-507
- **Chovanec A., Waringer J., Rajj R. & Laister G. 2004.** Lateral connectivity of a fragmented large river system: assessment on a macroscale by dragonfly surveys

(Insecta: Odonata). *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* 14: 163-178

- **Chovanec A., Waringer J., Straif M., Graf W., Reckendorfer W., Waringer-Löschenkohl A., Waidbacher H. & Schultz H. 2005.** The Floodplain Index - a new approach for assessing the ecological status of river/floodplain-systems according to the EU Water Framework Directive. *Large Rivers* 15: 169-185
- **Clausnitzer V., Dijkstra K.D.B., Koch R., Boudot J.P., Darwall W.R.T., Kipping J., Samraoui B., Samways M.J., Simaika J.P. & Suhling F., 2012.** Focus on African freshwaters: hotspots of dragonfly diversity and conservation concern. *Frontiers in Ecology and Environment* 10: 129-134
- **Conrad K.F., Williams K.H., Harvey I.F., Thomas C.J. & Sherratt T.N. 1999.** Dispersal characteristics of seven Odonate species in an agricultural landscape. *Ecography* 22: 524-531
- **Coppa G. 1991.** Notes sur l'émergence d'*Epitheca bimaculata* (Charpentier) (Odonata: Corduliidae). *Martinia* 71: 7-16
- **Corbet P.S. 1954.** Seasonal regulation in British dragonflies. *Nature* 174: 655-777
- **Corbet P.S. 1962.** A Biology of Dragonflies. Witherby Ltd, London
- **Corbet P.S. 1980.** Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology* 25: 189-217
- **Corbet P.S. 1983.** A Biology of Dragonflies. Facsimile reprint. Faringdon, EW Classey Ltd
- **Corbet P.S. 1993.** Are Odonata useful as bioindicators? *Libellula* 12: 91-102
- **Corbet P.S. 1999.** Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata. Harley Books, Colchester
- **Corbet P.S. 2003.** Reproductive behaviour of Odonata: the history of a mystery. *International Journal of Odonatology* 6: 185-193

- **Corbet P.S. 2004.** Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. Revised edition. Harley Books, Colchester
- **Corbet P.S. & Brooks S. 2008.** Dragonflies: A new Naturalist Library. Harper Collins Publishers, London
- **Corbet P.S. & Hoess R. 1998.** Sex ratio of Odonata at emergence. *International Journal of Odonatology* 1: 99–118
- **Corbet P.S., Suhling F. & Soendgerath D. 2006.** Voltinism of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology* 9: 1-44
- **Cordero-Rivera A. 1995.** Vertical stratification during emergence in odonates, Notulae. *Odonatologicae* 4:103-105
- **Cordero-Rivera A. & Miller P.L. 1992.** Sperm transfer, displacement and precedence in *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30 : 261-267
- **Cordero-Rivera A. & Stoks R. 2008.** Mark-recapture studies and demography. In A. Córdoba-Aguilar (Ed.), *Dragonflies and damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research* 7-20. Oxford, Oxford University Press
- **Cordoba-Aguilar A. 2002a.** Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Animal Behaviour* 63: 759-766
- **Cordoba-Aguilar A. 2003a.** A description of male and female genitalia and reconstruction of copulatory and fertilisation events in *Calopteryx haemorrhoidalis* (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 32: 205-214
- **Crowley P.H. & Johansson F. 2002.** Sexual dimorphism in Odonata: age, size, and sex ratio at emergence. *Oikos* 96(2): 364-378

- **Crowley P.H. & Johnson D.M. 1982.** Habitat and Seasonality as Niche Axes in an Odonate Community. *Ecology* 63: 1064-1077
- **Cuthill I.C., Stevens M., Sheppard J., Maddocks T., Parraga C.A. & Troscianko T.S. 2005.** Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature* 434:72–74
- **D’Aguilar J. & Dommanget J.-L. 1985.** Guide des libellules d’Europe et d’Afrique du Nord. Delachaux & Niestlé, Paris
- **D’Aguilar J., Dommanget J.-L. & Prechac R. 1986.** Guide des libellules d’Europe et d’Afrique du Nord. Delachaux & Niestlé, Paris
- **D’Amico F., Darblade S., Avignon S., Blanc-maneL S. & Ormerod S.J. 2004.** Odonates as Indicators of Shallow Lake Restoration by Liming: Comparing Adult and Larval Responses. *Restoration Ecology* 12(3): 439-446
- **Danks H.V. 2002.** Modification of adverse conditions by insects. *Oikos* 99: 10-24
- **Dannreuther T. 1941.** Preliminary note on dragonfly migration. *South Eastern Naturalist*46: 63-65
- **Darwin C.R. 1859.** On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London, John Murray
- **Dean T.A. 1985.** The temporal and spatial distribution of underwater aquantum irradiation in a southern California kelp forest. Estuarine Coastal and Shelf. *Science* 21: 835-844
- **De Marmels J. 2001.** Revision of Megapodagrion Selys, 1886 (Insecta, Odonata: Megapodagrionidae). Doctoral Dissertation Natural Science. Faculty Universitat, Zurich
- **Dieckmann U., O’Hara B. & Weisser W. 1999.** The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 88–90

- **Dijkstra K.-D.B. 2006.** Field Guide to the Dragonflies of Britain and Europe. British Wildlife Publishing, Dorset
- **Dijkstra K.-D.B & Lewington R. 2006.** A field guide to the Dragonflies of Britain and Europe. British Wildlife Publishing, Dorset
- **D.P.A.T. 2008.** Direction de la planification et de l'aménagement du territoire. Rapport interne, monographie de la wilaya de Guelma
- **Drummond B.C. 1984.** Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. In: Smith R.L. (Ed.), "Sperm competition and the evolution of animal mating systems". Academic Press, New York
- **Dumont H.J. 1978.** Odonates d'Algérie, principalement du Hoggar et d'oasis du Sud. *Bulletin et Annales de la Société Royale Entomologique de Belgique* 114: 99-106
- **Dunkle S. 1991.** Head damage from mating attempts in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Entomological News* 102: 37-41
- **Durand J.R. & Levesque C. 1981.** Flore et Faune Aquatique de l'Afrique Sahelo-Soudanienne. Tome 1, Orstom
- **Emlen S.T. & Oring L.W. 1977.** Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223
- **Endler J.A. 1978.** A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* 11: 319-364
- **Engelhardt W. 1998.** Guide Vigot de la vie dans les étangs, les ruisseaux et les mares: les plantes et les animaux des eaux de chez nous. Vigot, Paris
- **Feng H.K., Wu K.M., Ni YU.X., Cheng D.F. & Guo Y.Y. 2006.** Nocturnal migration of dragonflies over the Bohai Sea in northern China. *Ecological Entomology* 31: 511-520

- **Fincke O.M. 1986.** Lifetime reproductive success and the opportunity of selection in a nonterritorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Evolution* 40: 791- 803
- **Frantsevich L. & Mokrushov P. 1984.** Visual stimuli releasing attack of a territorial male in *Sympetrum* (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 13: 335-350
- **Garrison R.W. & Hafernik J.E. 1981.** Population structure of the rare damselfly, *Ischnura gemina* (Kennedy) (Odonata: Coenagrionidae). *Oecologia* 48:377–384
- **Gerard V.A. 1984.** The light environment in a giant kelp forest: Influence of *Macrocystis pyrifera* on spatial and temporal variability. *Marine Biology* 84: 189-195
- **Ghachi A. 1986.** Le bassin de la Seybouse: hydrologie et utilisation de la ressource en eau en Algérie. Office des publications universitaires
- **Gonseth Y. & Monnerat C. 2003.** Recent changes in distribution of dragonflies in Switzerland. In: Reemer M., Helsdingen P. & Kleukers R. (Eds.), Changes in ranges: invertebrates on the move: 23–31. European Invertebrate Survey, Netherlands
- **Grand D. & Boudot J.-P. 2006.** Les Libellules de France, Belgique et Luxembourg Biotope. Mèze, Collection Parthénope
- **Gribbin S.D. & Thompson D.J. 1990.** A quantitative study of mortality at emergence in the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Freshwater Biology* 24: 295-302
- **Gross F. 1930.** Odonata (Pseudoneuroptera). Libellen. In *Biologie der Tiere Deutschlands* (P. ~chultze). *Berlin* 33: 78
- **Guebailia A., Khelifa R., Bouyedda N., Amari H., Hadjadji S., Zebba R., Mayeche B. & Houhamdi M. 2016.** Body size, reproductive behaviour and microhabitat use of two sympatric *Trithemis*: what might allow their sympatry? *Odonatologica* 45: 23-36

- **Hadjoudj S., Khelifa R., Guebailia A., Amari H., Hadjadji S., Zebsa R., Houhamdi M. & Moulai R. 2014.** Emergence ecology of *Orthetrum cancellatum*: temporal pattern and microhabitat selection (Odonata: Libellulidae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.): International Journal of Entomology*
- **Hansen L.P., Jacobsen J.A. & Lund R.A. 1999.** The incidence of escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L. in the Faroese fishery and estimates of catches of wild salmon. ICES. *Journal of Marine Science* 56: 200-206
- **Hanski I. 1995.** Effects of landscape pattern on competitive interactions. IALE Studies in Landscape. *Ecology* 2: 203-224
- **Hart B.L. 1994.** Behavioural defense against parasites: interaction with parasite invasiveness. *Parasitology* 109: S139-S151
- **Heidemann H. & R. Seidenbusch. 2002.** Larves et exuvies des libellules de France et d'Allemagne. Société Française d'Odonatologie
- **Hofer U., Bersier L.-F. & Borcard D. 2004.** Relating niche and spatial overlap at the community level. *Oikos* 106: 366-376
- **Hooper R.E. & M.T. Siva-Jothy. 1996.** Last male sperm precedence in a damselfly demonstrated by RAPD profiling. *Molecular Ecology* 5: 449-452
- **Indermuehle N., Angélibert S. & Oertli B. 2008.** IBEM: Indice de Biodiversité des Etangs et Mares. Manuel d'utilisation. Ecole d'Ingénieurs HES de Lullier, Genève
- **Ings T.C. & Chittka L. 2007.** Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. *Proceedings of The Royal Society B* 276: 2031–2036
- **Ings T.C. & Chittka L. 2008.** Speed–accuracy tradeoffs and false alarms in bee responses to cryptic predators. *Current Biology* 18: 1520–1524

- **Ingvarsson P.K. 2001.** Restoration of genetic variation lost – the genetic rescue hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 62–63
- **Ingvarsson P.K. & Whitlock M.C. 2000.** Heterosis increases the effective migration rate. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 1321–1326
- **Jacobs M.E. 1955.** Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology* 36: 566–586
- **Jacquemin G. & J.-P. Boudot 1999.** Les Libellules (odonates) du Maroc. Société Française d’Odonatologie, Bois d’Arcy
- **Jödicke R. 1994.** Marcha de larga distancia para la emergencia en *Sympetrum fonscolombi* (Sélys) y *Orthetrum cancellatum* (L.). *Navasia* 3: 5-6
- **Johnson C. 1961.** Breeding behaviour and oviposition in *Hetaerina americana* (Fabricius) and *H. titia* (Drury) Odonata: Agridae). *Canadian Entomologist* 43: 260-266
- **Jourd P. 2009.** Les Odonates, biologie et écologie -2e partie. In: Libellules du Poitou-Charentes. Poitou-Charentes, Nature
- **Jourd P. & Hussey R. 2007.** Quelques cas d’émergence distantes de l’eau chez *Ladona fluva* (Müller, 1764) et *Orthetrum albistylum* (Selys, 1848) (Odonata, Anisoptera, Libellulidae). *Martinia* 232 : 67-69
- **Kalkman V.J. 2008.** Global diversity of dragonflies (Odonata) in fresh water. *Hydrobiologia* 595:351-363
- **Kalkman V.J., Clausnitzer V., Dijkstra, K.-D.B., Orr A.G., Paulson, D.R. & van Tol J. 2008.** Diversity and biogeography of dragonflies. In: Balian E., Martens K., Lévêque C. & Segers H. (Eds.), A global assessment of animal diversity in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 351-363

- **Kano K. & Kita H. 1992.** Observation of multiple copulations of *Acisoma panorpoides panorpoides* and its breeding. *Gekkan-Mushi* 286: 7-8
- **Kaspari M. 1996.** Testing resource-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages. *Oikos* 76: 443-454
- **Kasuya E., Edanamai K. & Ohno I. 1997.** Territorial conflicts in males of the dragonfly, *Orthetrum japonicum japonicum* (Odonata: Libellulidae): the role of body size. *Zoological Science* 14: 505-509
- **Khelifa R. & Kahalerras A. 2008.** Inventaire odonatologique du bassin versant de la Seybouse. Mémoire d'ingénieur, Université de Guelma
- **Khelifa R., Youcefi A., Kahlerras A., Al Farhan A., Al-Rasheid K.A. & Samraoui B. 2011.** 'L'odonatofaune (Insecta: Odonata) du bassin de la Seybouse en Algérie: intérêt pour la biodiversité du Maghreb'. *Revue d'écologie* 66: 55-66
- **Khelifa R., Zebsa R., Kahalerras A. & Mahdjoub H. 2012a.** Clutch size and egg production in *Orthetrum nitidinerve* Selys, 1841 (Anisoptera: Libellulidae): effect of body size and age. *International Journal of Odonatology* 15: 51-58
- **Khelifa R. 2012b.** Description of the final instar larva of *Calopteryx exul* Sélys, 1853 (Zygoptera: Calopterygidae). *International Journal of Odonatology* 1: 107-114
- **Khelifa R, Zebsa R, Moussaoui A, Kahalerras A, Bensouilah S, Mahdjoub H. 2013a.** Niche partitioning in three sympatric congeneric species of dragonfly, *Orthetrum chrysostigma*, *O. coerulescens anceps*, and *O. nitidinerve*: The importance of microhabitat. *Journal of Insect Science* 13:71
- **Khelifa R, Zebsa R, Amari H, Mellal MK. 2013b.** Does Wind Affect Emergence Site Selection in Odonata? *African Entomology* 21(2): 383-387

- **Khelifa R. 2013c.** ‘Flight Period, Apparent Sex Ratio and Habitat Preferences of the Maghribian Endemic *Calopteryx Exul* Selys, 1853 (Odonata: Zygoptera)’. *Revue d’écologie* 68: 37-45
- **Khelifa R., Mahdjoub H., Zebba R., Kahalerras A., Guebailia A., Amari H. & Houhamdi M. 2013d.** Aspects of reproductive biology and behaviour of the regional critically endangered *Urothemis edwardsii* (Odonata: Libellulidae) of Lake Bleu (Algeria). *Zoology and Ecology*. DOI: 10.1080/21658005.2013.837265
- **Khelifa R., Zebba R., Sekrane N., Youcefi A., Bensouilah S. & Amari H. 2013e.** Long range movements of an endangered endemic damselfly *Calopteryx exul* Selys, 1853 (Calopterygidae: Odonata). *African Journal of Ecology* DOI: 10.1111/aje.12107
- **Khelifa R. 2015a.** Does water intake after oviposition indicate the end of oviposition and egg depletion in Odonata females? *International Journal of Odonatology* 18 : 225-231
- **Khelifa R., Guebailia A., Mahdjoub H., Mohamed Sahnoun A. & Houhamdi M. 2015b.** Aspects of life history of *Platycnemis subdilatata* (Zygoptera: Platycnemididae) in Northeast Algeria. *International Journal of Odonatology* 18: 317-327
- **Khelifa R. 2016a.** Partial bivoltinism and emergence patterns in the North African endemic damselfly *Calopteryx exul*: conservation implication. *African Journal of Ecology* DOI: 10.1111/aje.12332
- **Khelifa R., Zebba R., Amari H., Houhamdi M., Khalil Mellal M., Mahdjoub H. & Kahalerras A. 2016b.** A hotspot for threatened Mediterranean odonates in the Seybouse River (Northeast Algeria):are IUCN population sizes drastically underestimated? *International Journal of Odonatology* 19: 1-11

- **Kimmins D.E. 1934.** Report on the insects collected by the Colonel R. Meinertzhagen in the Ahaggar mountains. III. Odonata. *Annals and Magazine of Natural History* 74: 173-175
- **Koch K. 2005.** Effects of male harassment on females' oviposition behaviour in Libellulidae (Odonata). *International Journal of Odonatology* 9: 71–80
- **Koch K. & Suhling F. 2005.** Do behavioural and life-history traits vary with mate-guarding intensity in libellulid odonates? *Canadian Journal of Zoology* 83: 1631-1637
- **Koenig W.D. & Albano S.S. 1987.** Lifetime reproductive success, selection, and the opportunity for selection in the white-tailed skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Libellulidae). *Evolution* 41: 22-36
- **Kolbe H.J. 1885.** Beitrag zur Kenntniss der Pseudoneuroptera Algeriens und der Ostpyrenien. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 29: 151-157
- **Kormondy E.J. 1961.** Territoriality and dispersal in dragonflies (Odonata). *Journal of the New York Entomolgy Society* 69: 42–52
- **Krebs J.R. & Davies N.B. 1997.** Behavioural ecology: an evolutionary approach. Blackwell, Oxford
- **Kristensen N.P. 1975.** The phylogeny of hexapod “orders”. A critical review of recent accounts. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 13: 1-44
- **Larochelle A. 1978.** Spiders as predators and prey of Odonata. *Cordulia* 4: 29-34
- **Lawton J.H. 1972.** Sex ratios in Odonata larvae, with particular reference to the Zygoptera. *Odonatologica* 1: 209–219
- **Le Roi O. 1915.** Odonaten aus der Algerischen Sahara von der Reise von Freiherrn H. Geyr von Schweppenburg. Mit einer Übersicht der Nordafrikanischen Odonaten-Fauna. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 1915: 609-634

- **Lempert J. 1997.** Zur Einwanderung von *Sympetrum fonscolombii* (Selys) nach Mitteleuropa im Jahre 1996 (Anisoptera: Libellulidae). *Libellula* 16: 143-168
- **Mahdjoub H., Khelifa R., Zebza R., Bouslama Z. & Houhamdi M. 2015.** Bivoltinism in *Coenagrion mercuriale* (Zygoptera: Odonata) in the Southern Margin of Its Distribution Range: Emergence Pattern and Larval Growth. *African entomology* 23: 59-67
- **Mahdjoub H., Khelifa R., Zebza R., Mellal, M.K., Bouslama Z. & Houhamdi M. 2014.** Aspects of reproductive biology and ecology of *Coenagrion mercuriale* at its southern range margin. *International Journal of Odonatology* 17: 173–180
- **Martin R. 1910.** Contribution à l'étude des Neuropteres de l'Afrique. II. Les Odonates du département de Constantine. *Annales de La Société Entomologique de France* 79: 82-104
- **Mathaven S. & Pandian T.J. 1977.** Patterns of emergence, import of egg energy and energy export via emerging dragonfly populations in a tropical pond. *Hydrobiologia* 54: 257-272
- **Mclachlan R. 1896.** Oceanic migration of a nearly cosmopolitan dragonfly (*Pantala flavescens*, F.). *Entomologist's Monthly Magazine* 7: 254
- **Mclachlan R. 1897.** Odonata collected by the Rev. E.A. Eaton in Algeria, with annotations. *Entomologist's Monthly Magazine* 8: 152-157
- **McPeck M.A. 1989.** Differential dispersal tendencies among *Enallagma* damselflies (Odonata) inhabiting different habitats. *Oikos* 56: 187-195
- **Mcvey M.E. 1988.** The opportunity for sexual selection in a territorial dragonfly, *Erethemis simplicicollis*. In: Clutton-Brock T.H. (Ed.), *Reproductive success*: 44-58 University Chicago Press, Chicago

- **Medail F. & Quezel P. 1997.** Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84(1): 112–127
- **Menaï R. 1993.** Contribution à la mise à jour de l'odonatofaune Algérienne. Mémoire de Magister, Université d'Annaba
- **Menaï R. 2005.** Contribution à l'étude des macroinvertébrés des eaux continentales de l'Algérie : Inventaire, écologie et biogéographie des odonates. Mémoire de Doctorat, Université d'Annaba
- **Merilaita S., Tuomi J. & Jormalainen V. 1999.** Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 151-161
- **Michiels N.K. & Dhondt A.A. 1989.** Effects of emergence characteristics on longevity and maturation in the dragonfly *Sympetrum danae* anisoptera libellulidae. *Hydrobiologia* 171(2): 149-158
- **Miller P.L. 1983.** Contact guarding during oviposition in *Hemianax ephippiger* (Burmeister) and *Anax parthenope* (Selys) (Aeshnidae: Odonata). *Tombo* 25: 17-19
- **Miller P.L. 1992.** The effects of oxygen lack on egg hatching in an Indian dragonfly, *Potamarcha congener*. *Physiological Entomology* 17: 68-72
- **Miller P. L. 1995.** Dragonflies. The Richmond Publishing. Slough, England.
- **Miyakawa K. 1990.** Rotation of Embryo in Eggs of Petaluridae, Gomphidae, and Corduliidae, in Connection with Types of Oviposition, Egg Shape and Germ Band (Odonata, Anisoptera). *Japanese Journal of Entomology* 58: 447–463
- **Möller A.P. & Birkhead T.R. 1989.** Copulation behaviour in mammals: evidence that sperm competition is widespread. *Biological Journal of the Linnean Society* 38: 119–131
- **Moore N.W. 1964.** Intra-and interspecific competition among dragonflies (Odonata). *Journal of Animal Ecology* 33: 49-71

- **Morris D.W. & Davidson D.L. 2000.** Optimally foraging mice match patch use with habitat differences in fitness. *Ecology* 81: 2061–2066
- **Morris D.W. & Knight T.W. 1996.** Can consumer-resource dynamics explain patterns of guild assembly? *American Naturaliste* 147:558–575
- **Morton K.J. 1905.** Odonata collected by Miss M. Fontaine in Algeria, with description of a new species of Ischnura. *Entomologist's Monthly Magazine* 16: 146-149
- **Mouchara N. 2009.** Impacts des laches de barrage Hammam Debagh sur la qualité des eaux de la vallée de la Seybouse dans sa partie amont (Nord-est Algerien). Mémoire de Magister, Université d'Annaba
- **Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. & Kent J. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853–858
- **Needham J.G. & Betten C. 1901.** Aquatic insects in the Adirondacks (Odanata). *New York State Museum Bulletin*. 47:429-540
- **Needham J.G. & Westfall J.R. 1954.** Dragonflies of North America. University of California Press, Berkeley
- **Nielsen C. 1956.** Odonati del Sahara Nord Occidental. *Revue Française d'Entomologie* 23: 191-195
- **Oertli B., Auderset Joye D.A., Castella E., Juge R., Lehmann A. & Lachavanne J.B. 2005.** PLOCH: a Standardized Method for Sampling and Assessing the Biodiversity in Ponds. In: Conservation and monitoring of pond biodiversity. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* 15 (6): 665-680
- **Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Henry M., Stevens H. & Wagner H. 2013.** Vegan

community ecology package. Online on the internet, URL [08-iv-2016]:
<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

- **Ott J. 2001.** Expansion of Mediterranean Odonata in Germany and Europe-consequences of climatic changes. In: Walther G.-R., Burga C.A & Edwards P.J (Eds.), “Fingerprints” of Climate Change. Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges: 89-111. Kluwer Academic Publishers, New York
- **Ott J. 2007.** The expansion of *Crocothemis erythraea* (Brulle, 1832) in Germany an indicator of climatic changes. *Scientific Publishers (India)* 201- 222
- **Ott J. 2010.** Dragonflies and climatic change: recent trends in Germany and Europe. *Biorisk* 5: 253-286
- **Pajunen V.I. 1964.** Aggressive behaviour in *Leucorrhinia caudalis* Charp. (Odon. Libellulidae). *Annales Zoologici Fennici* 1: 357-369
- **Parker G.A.1970a.** Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews* 45: 525–567
- **Parker G.A. 1970c.** Sperm competition and its evolutionary effect on copula duration in the fly *Scatophaga stercoraria*. *Journal Insect of Physiology* 16: 1301-1328
- **Parker G.A. 1984.** Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. In: Smith R.L. (Ed.), *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. New York, Academic Press
- **Parr M.J. 1976.** Some aspects of the population ecology of the damselfly *Enallagma cyathigerum* (Charpentier) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 5: 45–57.
- **Parr M.J. 1983.** An analysis of territoriality in libellulid dragonflies (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 12: 39-57
- **Pickess B.P. 1987.** How far will larvae of *Orthetrum cancellatum* (L.) travel for their emergence? *Journal of the British Dragonfly Society* 3: 15-16

- **Plaistow S. & Siva-Jothy M.T. 1999.** The ontogenetic switch between odonate life history stages: Effects on fitness when time and food are limited. *Animal Behavior* 58: 659-667
- **Proctor H. & Pritchard G. 1989.** Neglected predators: water mites (Acari: Parasitengona: Hydrachnella) in freshwater communities. *Journal of the North American Benthological Society* 8 : 100-111
- **R Development Core Team. 2015.** R: A language and environment for statistical computing. The R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- **Reggame A.** Contribution à l'étude de la qualité microbiologique et physico-chimique des eaux d'Oued Seybouse. These de Doctorat. Université de Guelma
- **Rehfeldt G.E. 1992.** Aggregation during oviposition and predation risk in *Sympetrum vulgatum* L. (Odonata: Libellulidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 317-322
- **Rehfeldt G.E. 1996.** Copulation, oviposition site selection and predation risk in the dragonfly species *Crocothemis erythraea* (Odonata: Libellulidae). *Entomologia Generalis* 20: 263-270
- **Rehfeldt G.E. & Hadrys H. 1988.** Interspecific competition in sympatric *Sympetrum sanguineum* (Müller) and *S. flaveolum* (L.) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 17: 213-225
- **Rehn A.C. 2003.** Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology* 28: 181-239
- **Reichholf J. 1973.** A migration of *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) along the shore of Santa Catarina, Brazil (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 2: 121–124
- **Reinhardt K. 1998.** Reproductive behaviour of *Leucorrhina albifrons* (Burmeister) in a non-territorial situation (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 27: 201-211

- **Resh V.H. & Cardé R.T. 2009.** Encyclopedia of insects. Academic Press, Burlington
- **Reymond A. 1952.** Insectes de divers ordres récoltes au Sahara central au cours d'une mission du Centre National de la Recherche Scientifique en 1947-1948. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc* 32: 77-89
- **Riservato E., Boudot J.P., Ferreira S., Jović M., Kalkman W, Schneider V. J., Samraoui B. & Cuttelod. A. 2009.** The status and distribution of dragonflies of the Mediterranean Basin. Gland, Switzerland and Malaga, Spain
- **Robert A. 1957.** Concours de vacances '57 : les libellules. *Le Jeune naturaliste* 9 : 58-59
- **Robinson M.H. & Robinson B. 1970.** Prey caught by a sample population of the spider *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae) in Panama: a year's census data. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 49: 345-357
- **Rowe L. 1994.** The costs of mating and mate choice in water striders. *Animal Behaviour* 48: 1049-1056
- **Russell R.W., May M.L., Soltesz K.L. & Fitzpatrick J.W. 1998.** Massive swarm migrations of dragonflies (Odonata) in eastern North America. *American Midland Naturalist* 140: 325–342
- **Ruxton G.D., Speed M. & Sherratt T.N. 2004.** Evasive mimicry: when (if ever) could mimicry based on difficulty of capture evolve? *Proceedings of The Royal Society of London B* 271: 2135–2142
- **Samraoui B., Benyacoub S., Mecibah S. & Dumont H.J. 1993.** A frotropical libellulids (Insecta: Odonata) in the lake district of El Kala, North-East Algeria, with a rediscovery of *Urothemis e. edwardsi* (Selys) & *Acisoma panorpoides ascalaphoides* (Rambur). *Odonatologica* 22: 365-372

- **Samraoui B., Boudot J., Ferreira S., Riservato E., Jovi'c M., Kalkman V. & Schneider W. 2010.** The status and distribution of dragonflies. In Garcia N., Cuttelod A. & Abdul Malak. D (Eds.), the status and distribution of freshwater biodiversity in Northern Africa. Malaga, Spain
- **Samraoui B. & Menai R. 1999.** A contribution to the study of Algerian Odonata. *International Journal of Odonatology* 2: 145-165
- **Samways M.J. 1992.** Dragonfly conservation in South Africa: a biogeographical perspective. *Odonatologica* 21: 165–180
- **Samways M.J. 2006.** National Red List of South African dragonflies (Odonata). *Odonatologica* 35: 341–368
- **Sánchez-Herrera M. & Ware J. 2012.** In: Lawrence Stevens (Ed.), Biogeography of Dragonflies and Damselflies: Highly Mobile Predators: 292-306, in Tech
- **Satha Y.A. 2008.** Caractérisation du peuplement odonatologique des bassins versants de Bouhamdane et Seybouse. Thèse magister, Université de Guelma
- **Schaller F. 1968.** Action de la température sur la diapause et le développement de l'embryon d'*Aeschna mixta* Latr. (Odonata). *Journal of Insect Physiology* 14: 1477-1483
- **Schenk K.F. Suhling & A. Martens 2004.** Relation between egg distribution, mate-guarding intensity, and offspring characteristics in dragonflies (Odonata). *Animal Behaviour* 68: 599-606
- **Schmidt E. 1985.** Habitat inventarization, characterization and bioindication by a "representative spectrum of Odonata Species (RSO)". *Odonatologica* 14: 127-133
- **Schmitt R.J. 1987.** Indirect interactions between prey: apparent competition, predator aggregation, and habitat segregation. *Ecology* 68:1187-1897

- **Schoener T.W. 1974.** Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 2739
- **Schooley R.L., Sharpe P.B. & Van Horne B. 1996.** Can shrub cover increase predation risk for a desert rodent? *Canadian Journal of Zoology* 74: 157–163
- **Schultz J.K. & Switzer P.V. 2001.** Pursuit of heterospecific targets by territorial amberwing dragonflies (*Perithemis tenera* Say): a case of mistaken identity. *Journal of Insect Behavior* 14: 607-620
- **Schultz T.D., Anderson C.N. & Symes L.B. 2008.** The conspicuousness of colour cues in male pond damselflies depends on ambient and visual system. *Animal Behaviour* 76: 1357-1364
- **Seabloom E., Bjørnstad O., Bolker B. & Reichman O. J. 2005.** The spatial signature of environmental heterogeneity, dispersal, and competition in successional grasslands. *Ecological Monographs* 75(2):199-214
- **Selys-Longchamps E.de. 1849.** Les libelluliens. In: H. Lucas (Ed.), Exploration Scientifique de l'Algérie. *Animaux Articules* 3: 115-135
- **Selys-Longchamps E.de. 1865.** Odonates de l'Algérie. *Bulletin de l'Académie d'Hippone* 1: 31-34
- **Selys-Longchamps E.de. 1866.** Additions aux odonates de l'Algérie. *Bulletin de l'Académie d'Hippone* 2: 40-41
- **Selys-Longchamps E.de. 1871.** Nouvelle révision des odonates de l'Algérie. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 14: 9-20
- **Selys-Longchamps E.de. 1902.** Odonates d'Algérie. Recueillis en 1898 par M. le Professeur Lameere. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 46: 430-431
- **Sih A. 1978.** Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, *Notonecta hoffmanni*. *Ecology* 63:786-796

- **Silby J. 2001.** Dragonflies of the World. Washington, DC: Smithsonian Institution Press
- **Singer F. 1989.** Interspecific aggression in Leucorrhinia dragonflies: a frequency dependent discrimination threshold hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25: 421-427
- **Siva-Jothy M.T. 1988.** Sperm “repositioning” in *Crocothemis erythraea*, a libellulid dragonfly with a brief copulation. *Journal of Insect Behavior* 1: 235-245
- **Siva-Jothy M.T. & Plaistow S.J. 1999.** A fitness cost of eugregarine parasitism in a damselfly. *Ecological Entomology* 24: 465-470
- **Siva-Jothy M.T. & Tsubaki Y. 1994.** Sperm competition and sperm precedence in the dragonfly *Nanophya pygmaea*. *Physiological Entomology* 19: 363-366
- **Smith R.L. 1984.** Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic Press, Orlando, USA
- **Srygley R.B. 2003.** Wind drift compensation in migrating dragonflies *Pantala* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Insect Behavior* 16: 217–232
- **Sternberg K. 1990.** Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbundung. Dr T, Albert-Ludwigs University, Freiburg Germany
- **Stettmer C. 1996.** Colonisation and dispersal patterns of banded (*Calopteryx splendens*) and beautiful demoiselles (*C. virgo*) (Odonata: Calopterygidae) in south-east German streams. *European Journal of Entomology* 93: 579-593
- **Stockley P. 1997.** Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 154-159
- **Stoks R. 2001.** Male-biased sex ratios in mature damselfly populations: real or artefact? *Ecological Entomology* 26: 181–187

- **Stoks R. & Cordoba-Aguilar A. 2012.** Evolutionary Ecology of Odonata: A Complex Life Cycle Perspective. *Annual Review of Entomology* 57: 249-265
- **Stoks R. & Johansson F. 2000.** Trading off mortality risk against foraging effort in damselflies that differ in life cycle length. *Oikos* 91 (3): 559-567
- **Suhling F. & Martens A. 2007.** Dragonflies and damselflies of Namibia. Gamsberg Macmillan, Windhoek
- **Suhling F., Sahlén G., Gorb S., Kalkman, V.J., Dijkstra, K.D.B. & van Tol J. 2015.** Order Odonata. In: Thorp J. & Rogers D.C. (Eds.), *Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*, Academic Press
- **Suhonen J., Rantala M.J. & Honkavaara J. 2008.** Territoriality in Odonata. In: A. Córdoba-Aguilar. *Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press, Oxford
- **Suutari E., Rantala M.J., Salmela J. & Suhonen J. 2004.** Intraguild predation and interference competition on the endangered dragonfly *Aeshna viridis*. *Oecologia* 140: 135–139
- **Suzuki K. & Miyachi K. 1996.** The ability of territorial males to recognize females in four Japanese *Mnais* species (Zygoptera, Calopterygidae). *Tombo* 39: 2-12
- **Tachet H., Rochoux P., Bournaud & M. Ussegloi P. 2000.** Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie. CNRS, Paris
- **Termaat T., Kalkman V.J. & Bouwman H.J. 2010.** Change in the range of dragonflies in the Netherlands and the possible role of temperature change. In: Ott J. (Ed.), *Monitoring Climatic Change with Dragonflies*. *BioRisk* 5: 155–173
- **Thomas C.D. & Hanski I. 1997.** Butterfly metapopulations. In: I. Hanski & Gilpin M.E. (Eds.), *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, London

- **Thornhill R. & J. Alcock. 1983.** The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge
- **Tillyard R.J. 1917.** The Biology of Dragonflies. Cambridge, Cambridge University Press
- **Tilman D. 1982.** Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton
- **Torres-Cambas Y. & Fonseca-Rodríguez R. 2011.** Sex ratio, survival, and recapture rate in a Cuban population of the damselfly *Hypolestes trinitatis* (Odonata: Megapodagrionidae). *Acta ethologica* 14: 69-76
- **Trueman J.W. H. 1996.** A preliminary cladistic analysis of odonate wing venation. *Odonatologica* 25: 59-72
- **Tynkkynen K., Rantala M. & Suhonen J. 2004.** Interspecific aggression and character displacement in the damselfly *Calopteryx splendens*. *Journal of evolutionary Biology* 17: 759-767
- **Tynkkynen K., Kotiaho J.S., Luojumäki M. & Suhonen J. 2005.** Interspecific aggression causes negative selection on sexual characters. *Evolution* 59: 1838-1843
- **Waage J.K. 1979.** Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203: 916-918
- **Waage J.K. 1984.** Sperm competition and the evolution of Odonate mating systems. In Smith (Ed.), Sperm competition and the evolution of animal mating systems: 1-60. Academic Press, New York
- **Wakana I. 1959.** On the swarm and migratory flight of *Pantala flavescens*, an observation in Kawagoe area. *Tombo* 1: 26 -30
- **Walker J.K. 1986.** Sperm utilization in non-social insects. *American Naturalist* 115: 780-799

- **Ware J., May M. & Kjer K. 2007.** Phylogeny of the higher Libelluloidea (Anisoptera: Odonata): an exploration of the most speciose superfamily of dragonflies. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 45: 289-310
- **Wesenberg-Lund C. 1913.** Odonaten-Studien. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 6: 155-422
- **Wheeler W.C., Whiting M., Wheeler Q.D. & Carpenter J.M. 2001.** The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* 17 : 113-169
- **Wildermuth H. 2008.** Die Falkenlibellen Europas. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben
- **Wildermuth H. & Martens A. 2014.** Taschen lexikon der Libellen Europas. Quelle & Meyer, Wiebelsheim
- **Williams D.D. & Feltmate B.W. 1992.** Aquatic Insects, CAB International, Wallingford, UK
- **Wissinger S.A. & McGrady J. 1993.** Intraguild predation and interference competition between dragonfly larvae: Direct and indirect effects on shared prey. *Ecology* 73: 207- 218
- **Wolf L., Waltz E., Wakeley K. & Klockowski D. 1989.** Copulation duration and sperm competition in white-faced dragonflies (*Leucorrhinia intacta*; Odonata: Libellulidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 63-68
- **Zahner R. 1956.** Über die Bindung der Mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des Strömenden Wassers I. Der Anteil der Larven an der Biotopbindung. *International Review of Hydrology* 45: 101-123
- **Zehs R., Khelifa R. & Kahalerras A. 2015a.** Emergence pattern, microhabitat choice, and population structure of the Maghribian endemic *Gomphus lucasii* Selys, 1849 (Odonata: Gomphidae) in northeastern Algeria. *Aquatic Insects* 36: 245-255

- **Zebba R., Khelifa R., Kahalerras A., Hasni D. & Houhamdi M. 2015b.** Emergence pattern, site selection, and seasonal regulation of *Onychogomphus costae* Selys, 1885 (Odonata: Gomphidae) in northeastern Algeria. *Aquatic Insects* 36 : 257-265
- **Zebba R., Khelifa R. & Kahalerras A. 2015c.** Adult movement pattern and habitat preferences of the Maghribian endemic dragonfly *Gomphus lucasii* (Odonata: Gomphidae). *Journal of insect science* 15(1): 151

Web site:

[1]: http://www.nature22.com/odonates22/galerie/galerie_aniso.html

[2]: http://www.nature22.com/odonates22/galerie/galerie_zygo.html

[3]: <http://www.odonata.jp/ico2012/miscellaneous/odonata/index.html>

[4],[5]: <http://www.richardlewington.co.uk/stock.php?path=Prints/Dragonflies/Portraits>

[6]: <http://www.insecte.org/forum/viewtopic.php?t=112598>

[7]: <http://www.insecte.org/forum/viewtopic.php?t=75022>

[8]: <http://meslibellules.fr/pagesweb/divers/glossaire.php>

[9]: <http://www.insecte.org/forum/viewtopic.php?t=66074>

[10], [11]: <http://www.libellules.org/morphologie/larves-odonates.html>

[13]: http://nature22.com/odonates22/zygopteres/agrion_elegant/agrion_elegant.html

[14]: http://nature22.com/odonates22/pour_commencer/pour_commencer.html

[15]: http://nature22.com/odonates22/pour_commencer/pour_commencer.html

[16]: <http://tombon.com/E2.htm>

[17]: <http://www.insecte.org/forum/viewtopic.php?t=41830>

Résumés

1 **Résumé :**

2 Les odonates représentent un bon modèle biologique pour l'étude de certains
3 paramètres biologiques, écologique et comportementale. Notre étude sur l'écologie y compris
4 l'émergence, le choix de l'habitat et le succès reproducteur des Libellulidae, représentant du
5 genre *Crocothemis* et *Trithemis*, tous des libellules qui ont montré une expansion
6 géographique considérable vers le Nord, a été menée dans les milieux lenticques du bassin
7 versant de la Seybouse (Nord-est algérien).

8 L'émergence était asynchrone avec une EM50 de 31, 27 et 25 jours pour *Crocothemis*
9 *erythraea*, *Trithemis annulata* et *Trithemis arteriosa*, respectivement et un sex ratio biaisé en
10 faveur des femelles dans toutes les espèces. Nous avons utilisé la stratification verticale de
11 l'exuvie et la densité de la végétation comme indicateur de choix de microhabitat et nous
12 avons essayé d'évaluer les facteurs intrinsèques (la taille du corps et le sexe) et extrinsèques
13 (la hauteur du support, la hauteur moyenne de la végétation, et la couleur du support) pour
14 déterminer leur sélection spatiale.

15 Dans cette étude, nous avons étudié la taille du corps, le comportement reproductif, et
16 l'utilisation de microhabitat de deux libellules congénères, *Trithemis annulata* et *Trithemis*
17 *arteriosa*, afin d'évaluer les facteurs potentiels qui permettent leur coexistence dans le même
18 système. La séquence comportementale des deux espèces a exposé des patterns largement
19 similaires dans le comportement reproductif mais ils différaient dans le type de garde de la
20 femelle et l'interférence mâle-mâle. Les analyses de la sélection de microhabitat ont montré
21 que les mâles de *Trithemis arteriosa* préfèrent les zones à végétation pour établir leurs
22 territoires, tandis que *Trithemis annulata* a utilisé un large éventail d'habitats, y compris les
23 habitats terrestres.

24 La sélection sexuelle et le dimorphisme sexuel (sexe ratio, maturation, survie, succès
25 reproducteur) ont été mesurés chez une population de libellules, *Crocothemis erythraea*.
26 L'espèce a atteint sa maturité sexuelle au bout de sept à huit jours d'émergence pour les mâles
27 et les femelles, respectivement. Le sex ratio quotidien noté au niveau des adultes présents sur
28 site de reproduction est très généralement biaisé en faveur des mâles. La survie était
29 significativement plus importante chez les mâles que chez les femelles. La durée moyenne de
30 l'espèce pour se reproduire tout au long de leur vie n'était pas significativement différentes
31 entre les deux sexes avec une moyenne de 2.28 ± 2.11 jours.

32

33 **Mots clé :** odonates, Libellulidae, *Crocothemis*, *Trithemis*, biologie, sucées
34 reproducteur, comportement, dimorphisme sexuel, sélection de l'habitat, Seybouse, milieux
35 lenticues, Algérie.

36

37

38

39

40

41

42

43

44

45

46

47

48

49

50

51

52

Abstract

Abstract

The Odonata are invaluable models for studies in biology, ecology and behavior. In this study we investigated ecology, including the emergence, habitat selection and reproductive success in Libellulidae species, genus *Crocothemis* and *Trithemis*. This study was carried out in lentic environments of the Seybouse basin, Northeastern Algeria.

Emergence was asynchronous with an EM50 of 31, 27, and 25 days in *Crocothemis erythraea*, *Trithemis annulata*, and *T. arteriosa*, respectively. Sex ratio at emergence was slightly female biased in all species. We used vertical stratification of exuvia and vegetation density (where ecdysis took place) as indicator of microhabitat choice and we tried to assess which intrinsic (body size and sex) and extrinsic factors (support height, mean vegetation height, and support color) determine their spatial selection.

The reproductive behavior, body size, and microhabitat use of two congeneric dragonflies, *Trithemis annulata* and *Trithemis arteriosa* were investigated in order to assess the potential factors that allow their coexistence in the same system. Even though *T. annulata* was larger than *T. arteriosa*, mistaken recognition was often observed. The behavioral sequence of both species exhibited broadly similar patterns in reproductive behavior but they differed in mate guarding tactics and male-male interference.

Sexual selection and sexual dimorphism (sex ratio, maturation, survival, and reproductive success) was measured in a population of dragonflies, *Crocothemis erythraea*. The species reached its sexual maturity after seven and eight days of emergence in male and female, respectively. The apparent daily sex-ratio in the adult population present on site was mostly biased towards males. Lifespan was not significantly different between sexes with a mean of 2.28 ± 2.11 days (\pm SD).

Key words: Odonata, Libellulidae, *Crocothemis*, *Trithemis*, biology, emergence, reproductive behavior, Sexual selection, sexual dimorphism, Seybouse, Algeria.

المخلص :

تمثل اليعاسيب نموذجا أساسيا للدراسة في مختلف المجالات التي تشمل علم الأحياء و البيئة والسلوك، ومن خلال هذا قمنا بدراسة بيئية تشمل ظاهرة تحول اليعاسيب من الوسط المائي إلي الوسط الهوائي مع اختيار مكان هذا التحول وإبراز عملية التزاوج، لتلاته أنواع من اليعاسيب جنس *Crocothemis et Trithemis* التي تعيش في حوض سيبوس، شمال شرق الجزائر.

أثبتت ظاهرة تحول 50% من اليعاسيب والتي تمت بعد 27، 31، 25 يوم لكل: *Crocothemis erythraea*

Trithemis arteriosa *Trithemis annulata*، أنهم من الأنواع التي تطول مدة تحولهم، وان نسبة تحول الجنسين تميل لصالح الإناث في جميع الأنواع. قمنا باستخدام التقسيم العمودي لساق النبات وكثافة الغطاء النباتي كخيار مؤشر لمكان تحول اليرقات وحاولنا من خلاله معرفة العوامل الداخلية (طول جسم اليعسوب والجنس) والخارجية (ارتفاع الدعامة، متوسط ارتفاع الغطاء النباتي، ولون الدعامة) التي ساعدت على تحديد أماكن اختيارهم

إن دراسة سلوك التزاوج، طول الجسم و مكان تواجد كلا من *Trithemis arteriosa* *Trithemis annulata* لتقييم العوامل المحتملة التي تمكنهما من التعايش في نفس النظام البيئي ، أثبتت انه يوجد أنماط مماثلة في السلوك الجنسي لكلا النوعين وأنهم يختلفون في طريقة حماية الذكر للأنثى، في مدة الجماع التي كانت قصيرة عند *Trithemis arteriosa* وفي أماكن تواجدهما حيث يفضل *Trithemis arteriosa* العيش في أماكن غطاء نباتي على عكس *annulata* *Trithemis* الذي يتواجد في كل الأماكن.

تمت دراسة الانتقاء و الاختلاف الجنسي لدى نوع من اليعاسيب *Crocothemis erythraea* و الذي وصل الى مرحلة النضج بعد سبعة و ثمانية ايام من التحول لدى الذكور والاناث على التوالي. ان نسبة الافراد البالغين المسجلة يوميا في موقع الدراسة كانت منحازة عموما لصالح الذكور و متوسط العمر لدى الذكور كان اكبر بكثير من متوسط العمر لدى الاناث، بالنسبة لمدة التكاثر طوال حياة الافراد لا تختلف كثيرا بين الجنسين.

الكلمات الرئيسية : اليعسوب، سيبوس، الجزائر، علم الاحياء، *Trithemis*، *Crocothemis*، التزاوج

Annexes

Tableau 3: Le critère d'information d'Akaike (AICc, 1) expliquant la hauteur de l'exuvie au site d'émergence

	Int	Bdy	GD	MHV	Ssn	Sex	Bdy:GD	Bdy:Ssn	GD:MHV	GD:Sex	MHV:Ssn	df	logLik	AICc	delta	weight
1	b1	b2	b3				b7					6	-350.62	713.5	0	0.241
2	b1	b2	b3		b5		b7					7	-350.18	714.7	1.21	0.132
3	b1	b2	b3	b4			b7					7	-350.20	714.8	1.25	0.129
4	b1	b2	b3			b6	b7					7	-350.30	715	1.45	0.117
5	b1	b2	b3	b4			b7		b9			8	-349.75	716	2.46	0.07
6	b1	b2	b3	b4		b6	b7					8	-349.89	716.2	2.74	0.061
7	b1	b2	b3		b5	b6	b7					8	-349.90	716.3	2.76	0.061
8	b1	b2	b3			b6	b7			b10		8	-349.92	716.3	2.8	0.06
9	b1	b2	b3	b4		b6	b7		b9			9	-349.44	717.4	3.94	0.034
10	b1	b2	b3	b4	b5	b6	b7					9	-349.49	717.5	4.04	0.032
11	b1	b2	b3			b6						6	-353.38	719	5.52	0.015
12	b1	b2	b3	b4	b5	b6	b7	b8	b9	b10	b11	13	-346.36	719.9	6.39	0.01
13	b1	b2	b3	b4		b6						7	-352.98	720.3	6.81	0.008
14	b1	b2	b3	b4	b5							7	-353.09	720.5	7.03	0.007
15	b1	b2	b3		b5	b6						7	-353.23	720.8	7.3	0.006
16	b1	b2	b3	b4	b5	b6	b7		b9	b10	b11	12	-348.41	721.8	8.31	0.004
17	b1	b2	b3	b4	b5	b6		b8				9	-351.65	721.9	8.37	0.004
18	b1	b2	b3	b4	b5	b6						8	-352.82	722.1	8.6	0.003
19	b1	b2	b3	b4	b5	b6			b9			9	-352.38	723.3	9.83	0.002
20	b1	b2	b3	b4	b5	b6				b10		9	-352.70	724	10.48	0.001

Bdy: Taille du corps; **GD:** Couleur du support; **MHV:** Hauteurmoyenne de la végétation; **Ssn:** Saison

Tableau 5: Le critère d'informaion d'Akaike (AICc, 2) expliquant la densité de la végétation au site d'émergence

	Int	Bdy	Sex	MHV	GD	Ssn	Bdy:GD	Bdy:Ssn	GD:Sex	GD:MHV	Ssn:Sex	Bdy:MHV	MHV:Ssn	df	logLik	AICc	delta	weight
1	a0	a1		a3	a4	a5	a6							7	-227.38	469	0	0.1
2	a0	a1		a3	a4	a5	a6						a12	8	-226.57	469.5	0.44	0.081
3	a0	a1		a3		a5								5	-229.97	470.1	1.06	0.059
4	a0	a1		a3		a5							a12	6	-229.10	470.4	1.38	0.05
5	a0	a1		a3		a5							a12	6	-229.10	470.4	1.38	0.05
6	a0	a1		a3	a4	a5	a6					a11		8	-227.08	470.5	1.46	0.048
7	a0	a1		a3	a4	a5	a6		a9					8	-227.21	470.7	1.72	0.043
8	a0	a1		a3	a4	a5	a6		a9					8	-227.21	470.7	1.72	0.043
9	a0	a1		a3										4	-231.41	470.9	1.89	0.039
10	a0	a1	a2	a3	a4	a5	a6							8	-227.33	471	1.97	0.038
11	a0	a1		a3	a4	a5	a6		a9				a12	9	-226.48	471.4	2.35	0.031
12	a0	a1	a2	a3	a4	a5	a6	a7						9	-226.63	471.7	2.64	0.027
13	a0	a1	a2	a3	a4	a5	a6			a10				9	-226.66	471.7	2.71	0.026
14	a0	a1		a3	a4	a5							a12	7	-228.77	471.8	2.78	0.025
15	a0	a1	a2	a3	a4	a5	a6		a8					9	-226.74	471.9	2.87	0.024
16	a0	a1	a2	a3		a5								6	-229.97	472.1	3.1	0.021
17	a0	a1	a2	a3	a4	a5	a6					a11		9	-227.07	472.5	3.53	0.017
18	a0	a1	a2	a3	a4	a5	a6		a9					9	-227.13	472.7	3.65	0.016
19	a0	a1	a2	a3	a4	a5	a6	a7						10	-226.15	472.8	3.77	0.015
20	a0	a1	a2	a3										5	-231.39	472.9	3.89	0.014

Bdy: Taille du corps; **GD:** Couleur du support; **MHV:** Hauteur moyenne de la végétation; **Ssn:** Saison