



République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université A.MIRA-BEJAIA
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département des sciences biologiques et d'environnement
Laboratoire de Biologie, Eau Environnement

Présentée par

Mme TIRECHE -HADJADJI Sana
Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR EN SCIENCES

Filière : Biologie

Option : Ecologie et environnement

Thème

**Comportement et biologie de la reproduction des Sympetrinae
(odonata, anisoptera : libellulida) dans le bassin versant de la Seybouse**

Soutenue le : 20/09/2020

Devant le Jury composé de :

Nom et Prénom	Grade		
Mr Ramdane Zouhir	Professeur	Univ. de Bejaïa	Président
Mr Houhamdi Moussa	Professeur	Univ. de Guelma	Rapporteur
Mr Moulâï riadh	Professeur	Univ. de Bejaïa	Co-rapporteur
Mr Ouakid Mohamed-Laid	Professeur	Univ. D'Annaba	Examineur
Mme Habbachi Wafa	MCA	Univ. D'Annaba	Examineur
Mr Bougaham Frank Abdelaziz	MCA	Univ. de Bejaïa	Examineur

Année Universitaire : 2019/2020

Introduction



Introduction

Les insectes sont le groupe le plus spécifique des animaux sur la planète, représentant 63% de toutes les espèces nommées, Ils ont un vaste répertoire de comportements qui englobe de nombreuses stratégies locomotrices, d'alimentation et de reproduction, ainsi que d'apprentissage, de navigation et de communication. Leur comportement peut différer radicalement dans la vaste gamme d'habitat. En outre, les larves et les insectes adultes se diffèrent souvent radicalement dans le style de vie, la forme du corps et le comportement (Grimaldi et Engel, 2005).

Hormis les insectes sociaux, les odonates sont sans aucun doute l'un des ordres d'insectes les plus documentés au niveau de leurs systématiques (Fraser and Tillyard 1957, Trueman 2007, Dumont et *al.* 2010), biologie (Tillyard 1917, Corbet 1980) et comportements (Corbet 1999). L'étude des odonates a une longue histoire qui commence essentiellement par les contributions de Sélys de Longchamps (Khelifa et *al.* 2017). Durant le dernier siècle, des recherches extensives ont été effectuées afin de dévoiler les différents aspects de leurs comportements avec une attention particulière sur les méthodes d'accouplement ainsi que les comportements associés. Ces dernières étant les plus captivantes et singulières.

Un certain nombre d'hypothèses sur La connaissance de l'histoire de la vie sont cruciales pour mettre en évidence les schémas de distribution des espèces et la façon dont les communautés aquatiques sont organisées (McPeck, 2002). Les odonates sont particulièrement des bons modèles biologiques à partir desquelles, on peut évaluer les cycles de vie complexes dans les domaines de l'écologie et de l'évolution (Corbet 1999, Cordoba-Aguilar 2008). Grâce à leurs traits morphologiques et comportementaux caractéristiques:

- Une taille corporelle relativement grande.
- Ils sont facile à manipuler à la fois sur le terrain et dans le laboratoire.
- la fidélité des adultes aux sites de reproduction.

Pour ces raisons, il n'est pas surprenant que des progrès significatifs non seulement au niveau empirique et théorique ont été réalisés dans la démographie (les études de marquage-recapture), comportement de reproduction, les stratégies alternatives d'accouplement, la compétition de sperme, l'immunocompétence, la compétition de recherche de nourriture entre mâle et femelle et le polymorphisme a été réalisé en utilisant des odonates (Cordoba-Aguilar 2008).

En Afrique du Nord, la richesse spécifique des odonates est assez élevée et les communautés locales sont assez différenciées des communautés européennes. Il y'a un taux d'endémisme relativement remarquable et des stratégies d'adaptations particulières à la région.

En Algérie, qui est un vaste pays ayant un climat méditerranéen caractérisé par une forte pluviosité en hiver et une chaleur torride. L'odonatofaune est assez bien connue (Sély-Longchamps, 1849, Sély 1865, 1866, 1871, 1902 ; Kolbe, 1885 ; Mc Lachlan, 1896, 1897 ; Martin, 1910 ; Morton, 1905). Les études odonatologiques réalisées dans le territoire algérien ont été focalisées premièrement sur la Numidie, située au nord-est du pays (Samraoui, 1998, 2000, 2009). Ils ont privilégié les milieux lenticules au détriment des milieux lotiques.

Les odonates des milieux lotiques ont largement été étudiés dans le bassin versant de la Seybouse, qui est classé troisième du pays en terme de superficie. 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 et ses entourages par Khelifa R et ses collaborateurs, focalisant ainsi sur la biologie, l'écologie et l'écoéthologie des espèces généralement rares notamment l'endémique Maghrébine *Calopteryx exul*, menacées d'extinction, vulnérable comme *Coenagrion mercuriale* et *Gomphus lucasii* et autres espèces comme *Onycogomphus costae*, *Orthetrum cancelatum*, *Orthetrum chrysostigma*, *Orthetrum coerulescens*, *O. nitidinerve*, *Trithemis annulata*, *Trithemis arteriosa*, *Crocothemis erythraea*, *Sympetrum fonscolombii*, *S meridionale*, *Erythromma lindenii* *Anax. imperator*, *A parthenope* (Khelifa 2011, Khelifa 2012, Khelifa et al. 2012, Khelifa 2013, Khelifa et al. 2013a, Khelifa et al. 2013b, Khelifa et al. 2013c, Khelifa et al. 2013d, Hadjoudj et al. 2014, Khelifa et al. 2014, Mahdjoub et al. 2014, Zebsa et al. 2014a, Zebsa et al. 2014b, Khelifa et al. 2015, Mahdjoub et al. 2015, Zebsa et al. 2015, Khelifa 2016, Khelifa et al. 2016a, Khelifa et al. 2016b, Khelifa et al. 2016c, Khelifa 2017b, a, Khelifa and Mellal 2017, Khelifa et al. 2017a, Khelifa et al. 2017b, Boucenna et al. 2018, Bouiedda et al. 2018, Khelifa et al. 2018, Mellal et al. 2018a, Mellal et al. 2018b, Amari et al. 2019, Khelifa 2019a, b, Khelifa et al. 2019, Khelifa R. et al. 2019)

Cette présente étude est une humble contribution et continuation de ces travaux menée sur deux espèces de Sympetrinae : *Sympetrum fonscolombii* et *S. meridionale* et ses objectifs sont le suivi du :

- Développement embryonnaire des œufs.
- Le comportement reproducteur.
- La survie et la recapture (marquage, capture et recapture).
- L'émergence.

Cette thèse est structurée en quatre chapitres : le premier est consacré à la biologie des odonates. Le deuxième décrit les sites d'études. Le troisième est consacré au matériel et méthodes utilisés, et le dernier présentera les résultats et ainsi que leur discussion et une conclusion clôturera cette thèse.

*Chapitre 01:
Biologie des
odonates*



1. Généralités sur les odonates :

1.1. L'origine des odonates :

Les odonates sont des insectes très anciens. Ils ont évolués au cours des 300 millions d'années. Ils ont été les maitres de l'air avant même les oiseaux et les pterodactyles. Dans des conditions où la prédation est absente et également les niveaux d'oxygène sont très élevés, ces créatures ont y été agrandies, avec des spécimens gigantesques ayant une envergure de 78cm (Brauckman et Zessin, 1989 ; Samways, 2008). L'ancêtre de nos odonates « Prodonata » avait survi comme un fossile, il a vécu au Mississipi, au sub-période de Carbonifère.

En 1885, un fossile archétype d'odonate a été trouvé à Commentry sud-ouest de la France, ou il a été nommé *Meganeura monyibrogniart*. L'envergure de ces ailes est 67 cm qui fait de ce spécimen le plus grand insecte fossile trouvé en Europe (Figure 01). Quelques fossiles montrent une structure de la nervation alaire non stable ce qui suggère que l'insecte effectuait un vol très court et voilé (Figure 02).

Les fossiles de l'aire triasique (avant 200 million d'année) montrent une ressemblance aux odonates de nos jours. (Rademacher, 2011). Les fossiles de l'aile sont très constructifs et sont resté stable au fils du temps. Cette conservation a été observée sur l'espèce de libellule *Anax imperator* où les fossiles les plus anciens d'environ 5 millions d'années ressemblent à l'espèce que nous voyons aujourd'hui (Samways, 2008).

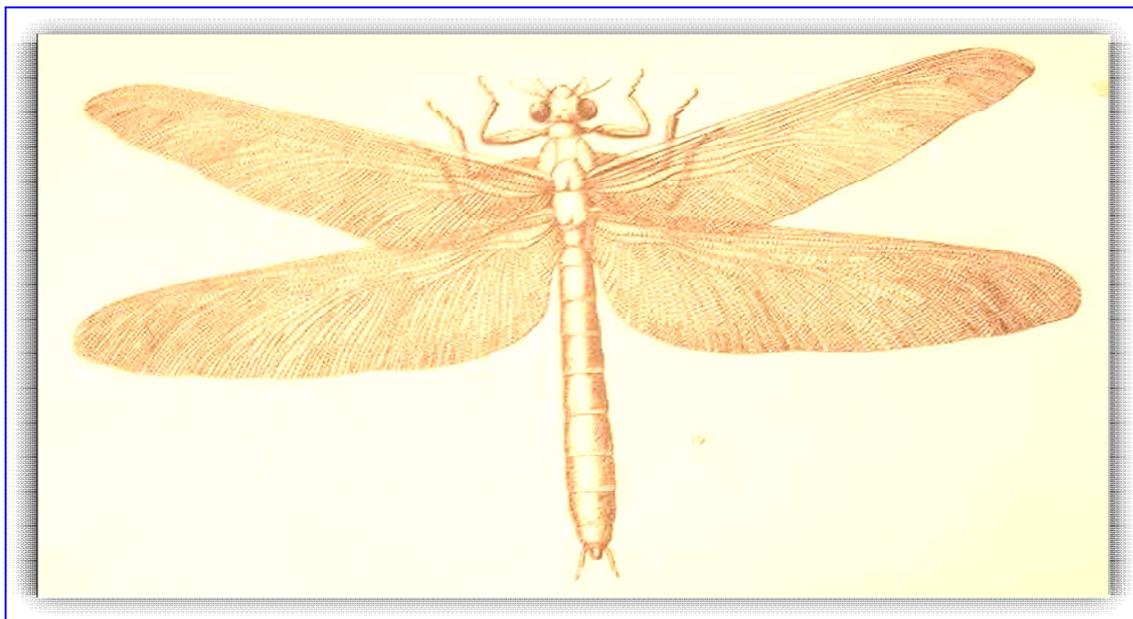


Figure 01 : *Meganeuramonyi*, famille des Meganeuridae, carbonifère supérieur, mesurant 70cm d'envergure (Rademacher, 2011).

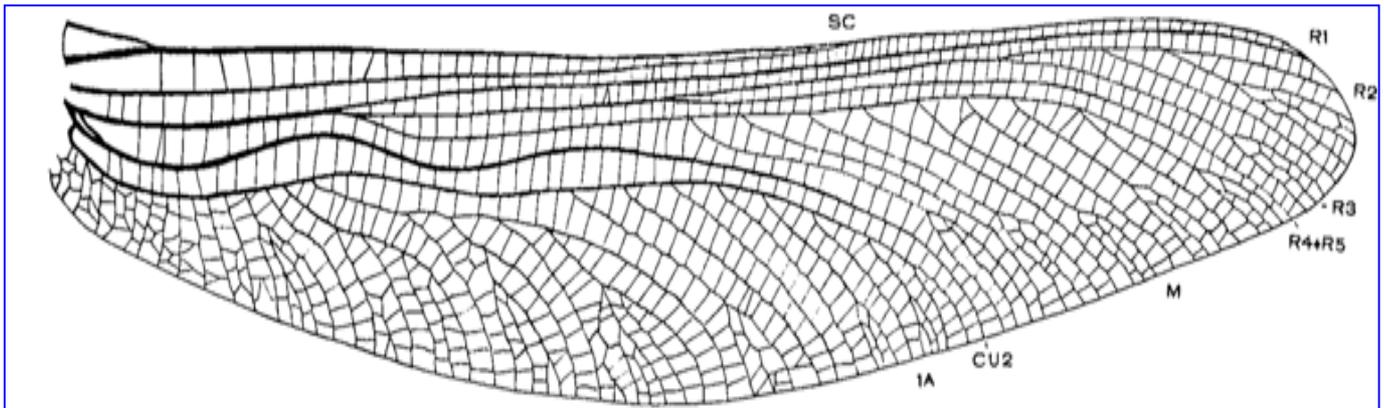


Figure 02 : Nervation alaire de l'aile inferieure de *Typus permianus* (*Meganeuridae*) modifiée par Carpenter 1931(Sánchez et Ware, 2012).

1.2. Histoire évolutive de l'ordre des odonates :

Les odonates sont apparus au début de l'ère Permien, et les lignées correspondantes aux 3 sous-ordres existant ont fleuri dans le Mésozoïque : les Zygoptères et Anisozygoptères dans le Triasique tandis que les Anisoptères dans le Jurassique.

Un débat existe concernant la relation des 3 sous-ordres, l'évidence du fossile abondant des odonates montre que ces 3 sous-ordres ont vécu contemporanément, autrement dit, aucun sous-ordre n'a donné lieu aux autres. Une proposition suggérée pour la relation des groupes existants d'odonates est montrée dans la Figure 03. (Gullan et Cranston 2014)

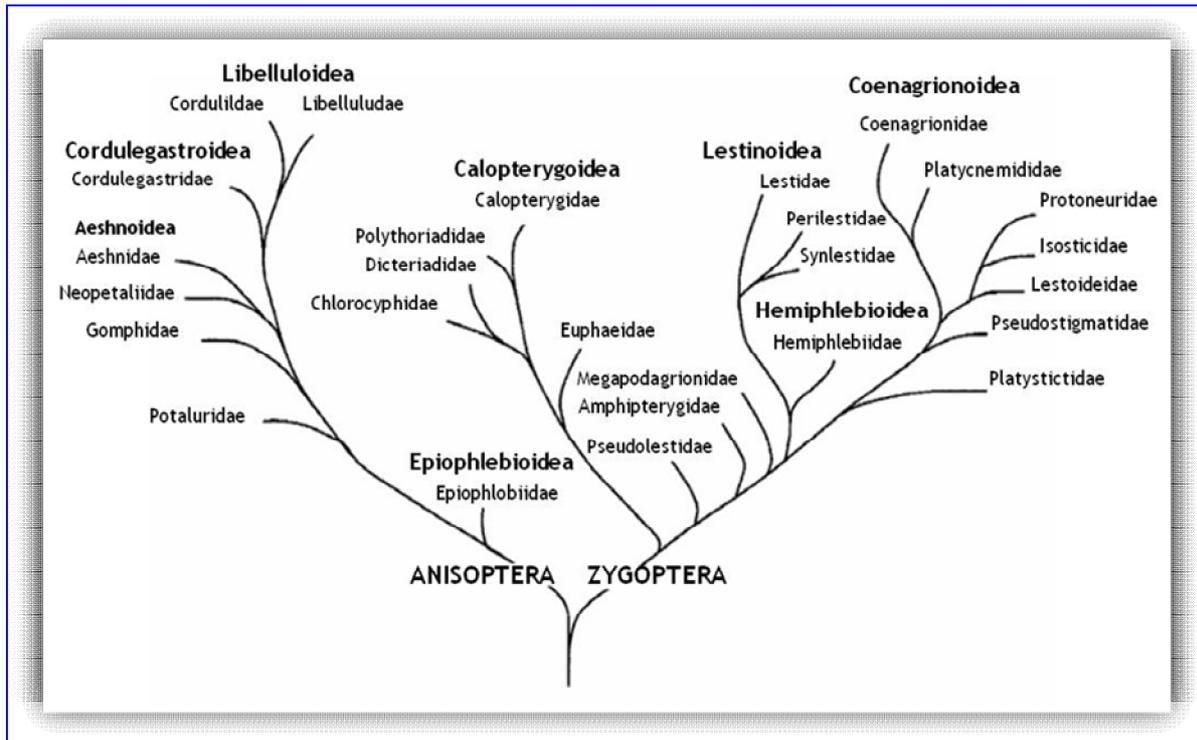


Figure03 : Phylogénie proposé des odonates existants (Gullan et Cranston, 2014)

1.3. Etymologie du nom Odonates :

C'est en 1792 que le naturaliste Fabricius donna le nom d'Odonata aux libellules qui par la suite s'est francisé en Odonate. Ce nom est la contraction des mots Grecs « Odonto » (dent) et gnathos (mâchoire) et signifie « mâchoire dentée » qui est une particularité anatomique induite par la forme des mandibules des adultes (in Bouchlegem, 2008).

1.4. Classification :

L'ordre des odonates se divise en 3 sous-ordres : les Zygoptères, les Anisozygopères et les Anisoptères. Plus de 5952 espèces regroupées en 652 genres et en 30 familles ont été décrit en 2010. (Dijkstra et al, 2013).

Ordre Odonata Fabricius, 1793 (3 subordres, 10 superfamilles, 30 familles)

➤ Subordre Zygoptera Selys, 1854 (4 superfamilles, 18 familles)

Super famille Lestoidea Calvert, 1901 (4 familles)

Famille Hemiphlebiidae Kennedy, 1920 (1 genre, 1 espèce)

Famille Perilestidae Kennedy, 1920 (2 genres, 19 espèces)

Famille Synlestidae Tillyard, 1917 (9 genres, 39 espèces)

Famille Lestidae Calvert, 1901 (9 genres, 151 espèces)

Super famille Platystictoidea Kennedy, 1920 (1 famille)
Famille Platystictidae Kennedy, 1920 (6 genres, 224 espèces)

Super famille Calopterygoidea Selys, 1850 (10 familles)
Famille Amphipterygidae Tillyard, 1917 (4 genres, 14 espèces)
Famille Calopterygidae Selys, 1850 (21 genres, 185 espèces)
Famille Chlorocyphidae Cowley, 1937 (19 genres, 144 espèces)
Famille Dicteriadidae Montgomery, 1959 (2 genres, 2 espèces)
Famille Euphaeidae Yakobson& Bianchi, 1905 (12 genres, 68 espèces)
Famille Lestoideidae Munz, 1919 (2 genres, 9 espèces)
Famille Megapodagrionidae Calvert, 1913 (42 genres, 296 espèces)
Famille Philogangidae Kennedy, 1920 (1 genre, 4 espèces)
Famille Polythoridae Munz, 1919 (7 genres, 59 espèces)
Famille Pseudolestidae Fraser, 1957 (1 genre, 1 espèce)

Superfamille Coenagrionoidea Kirby, 1890 (3 familles)
Famille Isostictidae Fraser, 1955 (12 genres, 46 espèces)
Famille Platycnemididae Yakobson& Bianchi, 1905 (40 genres, 404 espèces)
Famille Coenagrionidae Kirby, 1890 (114 genres, 1267 espèces)

➤ Subordre Anisozygoptera Handlirsch, 1906 (1 superfamille, 1 famille)
Superfamille Epiophlebioidea Muttkowski, 1910 (1 famille)
Famille Epiophlebiidae Muttkowski, 1910 (1 genre, 2 espèces)

➤ Subordre Anisoptera Selys, 1854 (5 superfamilies, 11 familles)
Superfamille Aeshnoidea Leach, 1815 (2 familles)
Famille Austropetaliidae Carle & Louton, 1994 (4 genres, 11 espèces)
Famille Aeshnidae Leach, 1815 (51 genres, 456 espèces)

Superfamille Petaluroidea Needham, 1903 (1 famille)
Famille Petaluridae Needham, 1903 (5 genres, 10 espèces)

Superfamille Gomphoidea Rambur, 1842 (1 famille)
Famille Gomphidae Rambur, 1842 (87 genres, 980 espèces)

Superfamille Cordulegastroidea Hagen, 1875 (3 familles)
Famille Chlorogomphidae Needham, 1903 (3 genres, 47 espèces)
Famille Cordulegastridae Hagen, 1875 (3 genres, 46 espèces)
Famille Neopetaliidae Tillyard& Fraser, 1940 (1 genre, 1 espèce)

Superfamille Libelluloidea Leach, 1815 (4 familles)
Famille Synthemiidae Tillyard, 1911 (9 genres, 46 espèces)

Famille Macromiidae Needham, 1903 (4 genres, 125 espèces)

Famille Corduliidae Selys, 1850 (20 genres, 154 espèces)

Famille Libellulidae Leach, 1815 (142 genres, 1037 espèces)

Genre incertae sedis (19 genres, 98 espèces). (Dijkstra et al, 2013 ; Dumont et al, 2005 ; Dumont et al, 2010).

1.5. La différence entre les 03 sous ordres :

➤ **Les Anisoptères :**

- Des espèces fortes et trapues
- Les ailes antérieures et postérieures sont toujours dissemblables (les ailes antérieures sont plus étroites que les postérieures)
- Ailes toujours écartées du corps (parfois ramenées vers l'avant du corps)
- Vol puissant.

➤ **Les Zygoptères :**

- Espèces fines et grêles ;
- Ailes postérieures et antérieures de forme identique ;
- Yeux largement séparés ;
- Les ailes sont généralement jointes au-dessus de l'abdomen ou légèrement écartées du corps, exception faite pour les Lestidés
- Vol peu soutenu ; ce sont tous des « percheurs ».

➤ **Les Anisozygoptères :**

Ce sont des espèces intermédiaires, ne comprennent que deux espèces toutes deux Asiatiques, pouvant vivre à plus de 3000 mètres d'altitude. Ce sont les plus anciennes apparues sur terre et toujours présentes. Dotées des yeux et d'ailes proches des Zygoptères, le reste de leur corps est semblable à celui des Anisoptères.

1.6. Morphologie générale des adultes :

L'exosquelette des odonates ressemble à celui de tous les insectes. Il est constitué principalement de régions dures et rigides séparés entre eux au niveau des segments et des articulations par des régions membraneuses et chitineuses afin d'assurer la flexibilité à l'insecte (Figure 04).

Le corps des odonates est composé de trois parties : la tête, le thorax et l'abdomen (Venable et Butler, 1980).

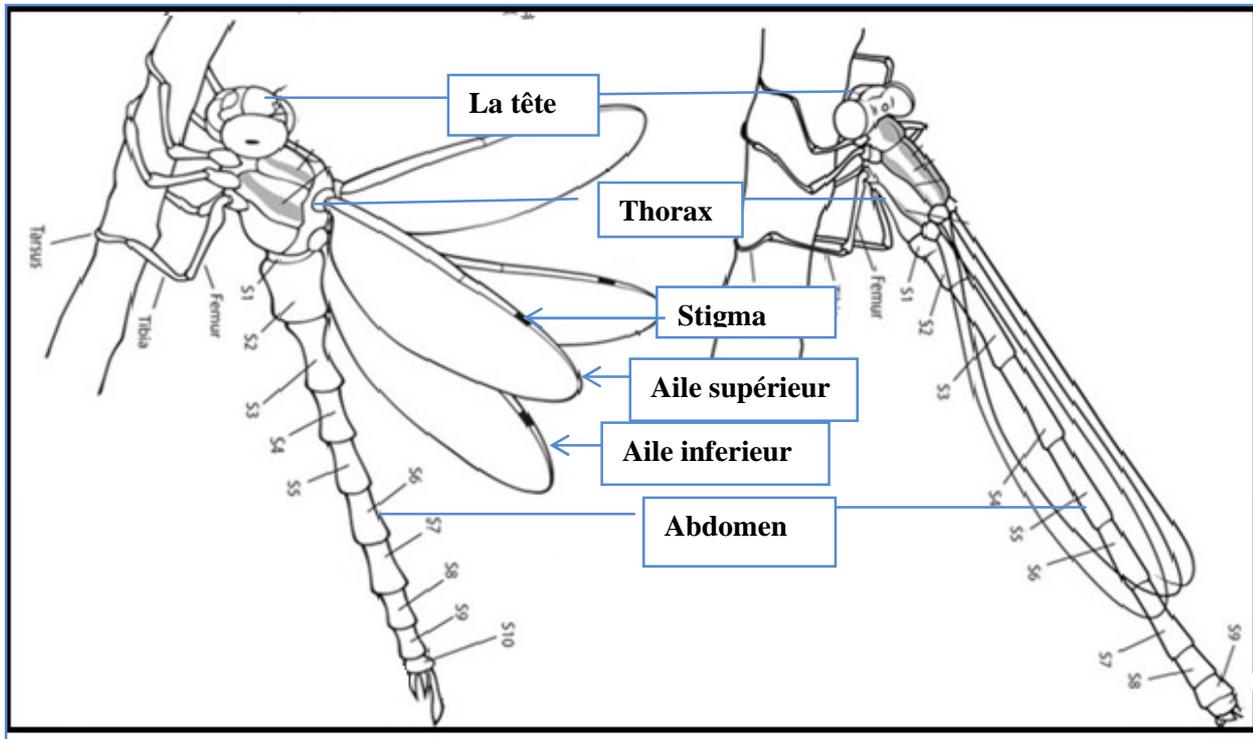


Figure 04 : Morphologie générale d'un adulte des odonates [1].

1.6.1. La tête :

On commençant par la tête, l'une de caractères les plus distinctifs est la paire de larges yeux composés (chacun est composé de plus de 2800 facettes), non seulement très beaux mais également très efficaces pour :

- Apercevoir et identifier les proies et prédateurs potentiels.
- Détecter facilement les rayons ultraviolets et la polarisation de la lumière.

La tête des odonates est toujours plus large que le thorax soit qu'elle ait une disposition à traverse comme chez les zygoptères soit les yeux occupent entre la moitié ou les trois quarts de la tête comme chez les anisoptères. Les yeux sont séparés chez les zygoptères et chez une famille d'anisoptères qui sont les gomphidées. Ils sont contigus sur une distance variable chez tous les autres anisoptères (Figure 05).

Tous les odonates portent trois ocelles disposés en triangle sur le vertex, en position horizontale sur la partie supérieure de la tête chez les zygoptères, il est projeté vers l'avant chez les anisoptères par suite de l'extension des yeux. La région entre les deux yeux est

appelée l'occiput, elle présente un caractère très important en identification chez les zygoptères parce qu'elle possède deux taches colorées appelées les taches post-oculaires.

La face comprend le front séparé du vertex par une suture pigmenté ou non, puis le clypeus divisé en deux parties et un labre bien développé. Les antennes sont implantées entre le vertex et le front (Samways ,2008 ; Beaton, 2007). Elles sont généralement fines et grêles composées au maximum de 7 articles. Leur forme peut être très particulière chez certaines familles comme par exemple les Gomphidae (in Baaloudj ,2008)

Les maxilles ont un lobe unique et leur palpe est uniarticulée. Le labium est la pièce la plus spéciale du système buccal, on y distingue un submentum et un mentum. Ce dernier porte deux expansions latérales, les squamae, qui portent à leur tour des lobes latéraux. Entre les deux, le mentum se termine en un lobe médian, souvent échancré. Ce dispositif est hypertrophié chez les larves (Roth, 1980).

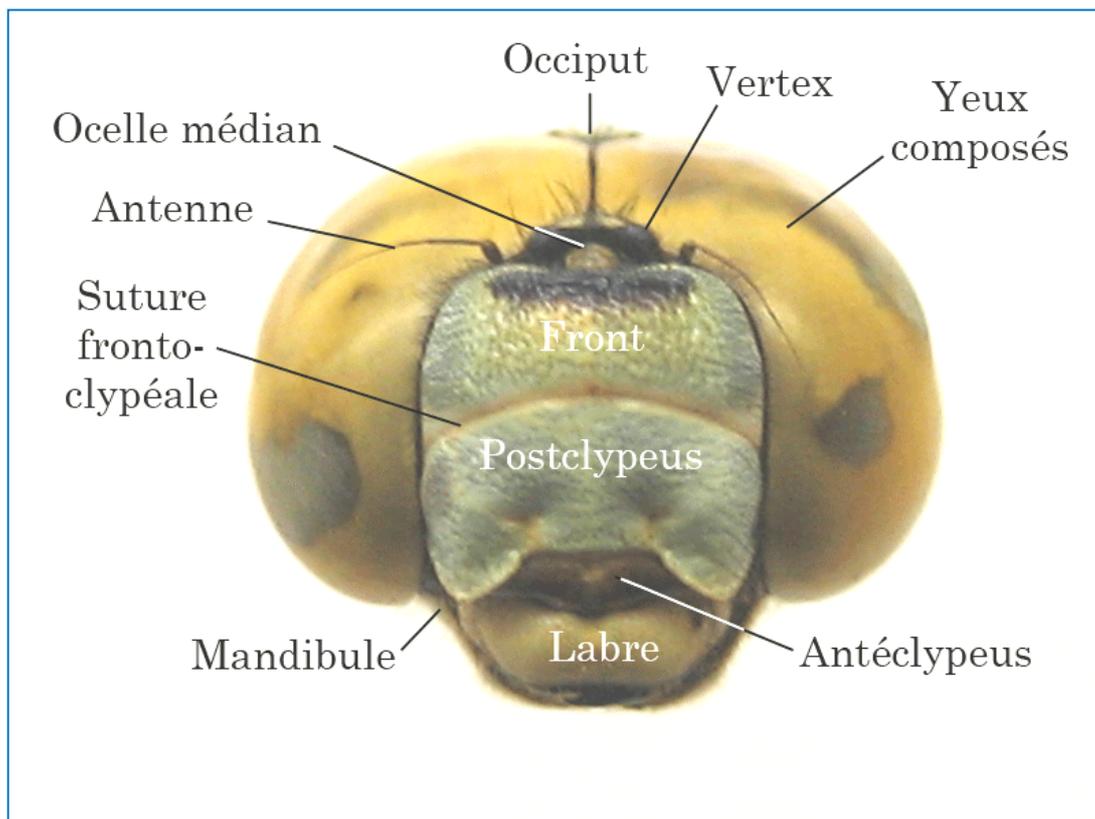


Figure 05 : La morphologie générale de la tête chez les odonates (Sánchez et Ware, 20012)

1.6.2. Le thorax :

Le thorax est la partie la plus large du corps. Il présente 40% du poids total. Il possède trois paires de pattes et deux paires d'aile. Cette partie est très musclée et contrôle le mouvement de l'insecte.

Entre la tête et le thorax on trouve le prothorax qui est le premier parmi les trois segments du thorax. Il porte la première paire de pattes.

La partie dorsale du prothorax s'appelle le pronotum et elle est très importante pour l'identification des odonates et surtout des zygoptères.

Les deux parties qui restent le mesothorax et le metathorax sont fusionnées ; on les voit comme une large synthorax. Celui-ci porte la deuxième et la troisième paire de pattes, ainsi que les deux paires d'ailes (Heckman, 2006. Paulson, 2011).

Chaque partie est constituée d'un episternum et d'un epimère dont les limites (sutures) est plus ou moins visible. Ces différentes pièces et sutures se présentent de la façon suivante.

En avant de l'insertion des ailes, la partie médiane du synthorax forme une crête dorsale puis à partir de cette crête on distingue latéralement :

- L'episternumésothoracique ou pseudodorsum
- La suture humérale
- L'épimère mésothoracique ou mésépiméron
- La suture mésométaleurale ou première suture latérale
- L'episternumétathoracique ou métépisternum
- La suture métahumérale ou deuxième suture latérale
- L'épimère métathoracique ou métépiméron

La partie inférieure du synthorax est formée des sternites méso et métathoracique (Figure06) (D'aguilar et Dommanget, 1985).

Dans une étude récente sur les muscles thoraciques des anisoptères (libellulidae, aeschnidae et des Cordulegasteridae) et des néoptères, 71 muscles ont été trouvés. 19 muscles dans le prothorax, 26 dans le mesothorax et 27 dans le metathorax dont 09 étaient inconnus au paravant (Büsse et Hörnschemeyert, 2013).

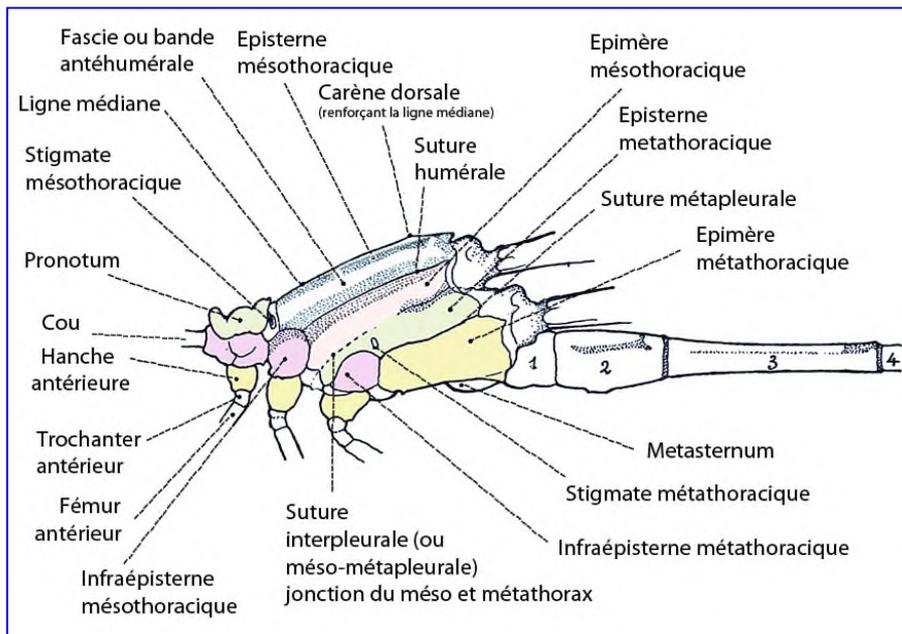


Figure 06 : Morphologie générale du thorax chez les odonates [1]

1.6.3. Les ailes :

Les deux paires d'ailes sont toujours fonctionnelles ; elles sont de longueur égale mais peuvent être de formes différentes.

Une bonne connaissance de l'organisation de la nervation alaire est indispensable pour la détermination des adultes jusqu'au niveau du genre dans un grand nombre de cas. Plusieurs systèmes de codification sont encore utilisés pour décrire cette nervation. Les nervures sont de deux types : les nervures *principales* à orientation longitudinale ou oblique, ramifiées ou non, et les nervures *secondaires* ou *transverses* qui constituent un réseau rigide de type cellulaire entre les nervures principales (Figures 07 et 08).

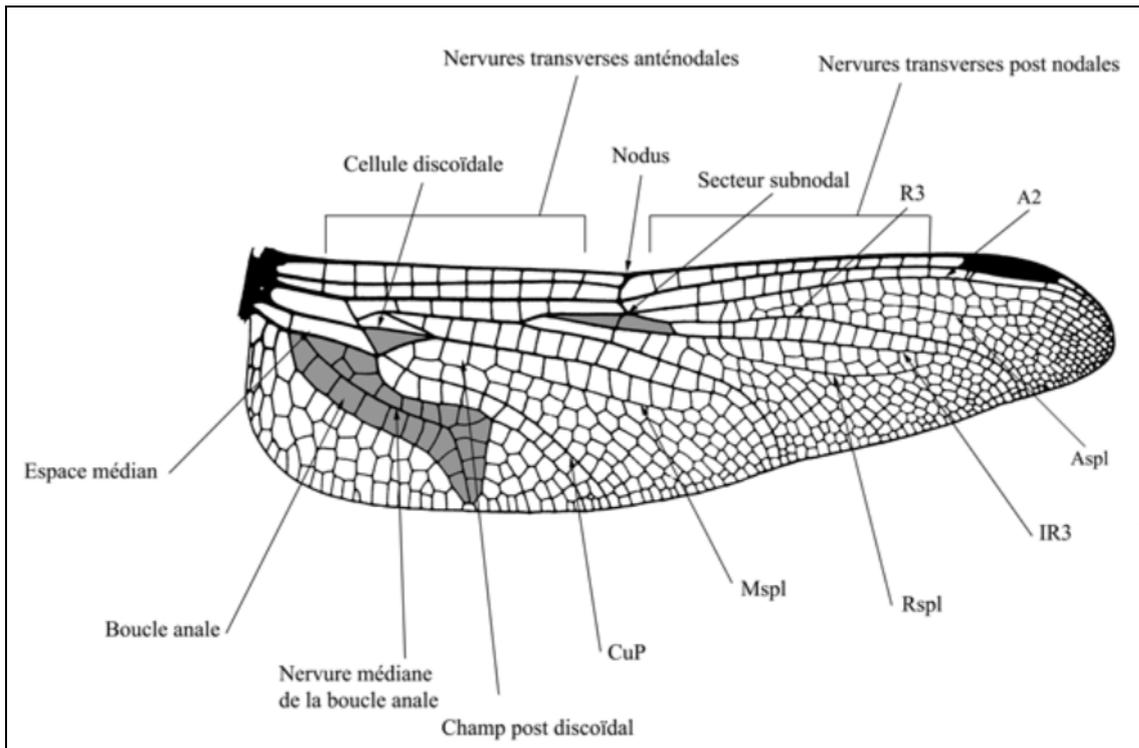


Figure 07 : Principales régions alaires et nervations des Anisoptères (*Erythemis vesiculosa*, aile postérieure) [2]

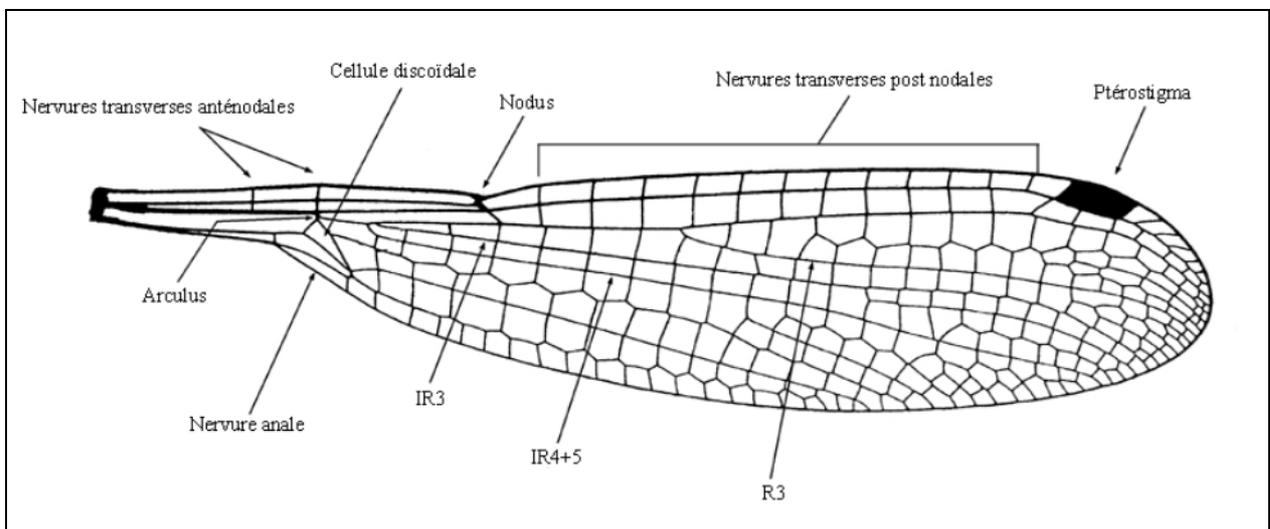


Figure 08 : Principales régions alaires et nervations des Zygoptères (*Lestes tenuatus*) [2]

1.6.4. Les pattes

La structure des pattes des odonates répond au schéma classique des pattes d'insectes. Elles sont courtes, garnies d'épines et toutes dirigées vers l'avant. Aucune ne présente de dispositif répondant à une fonction spécialisée.

Elles sont composées de plusieurs segments. Le fumur qui est le premier et le plus long est suivi du tibia. Le reste est un ensemble de petits segments qui se terminent par deux griffes.

1.6.5. L'abdomen :

L'abdomen des odonates comprend dix segments de longueur inégale et un rudiment de onzième le premier et le dixième étant les plus courts.

Il est de section approximativement cylindrique chez les Zygoptères et chez de nombreux Anisoptères, avec une augmentation possible de la section des segments terminaux (de Corduliidae) ou le développement d'expansions foliacées latérales (certains Gomphidae) ; il est plus nettement triquétral chez les *Libellulidae*. L'ensemble montre une très grande flexibilité, indispensable pour la réalisation de la copulation.

Les tergites sont abordants sur les cotés et ventralement, alors que les sternites sont très étroites et allongées d'avant et en arrière. La partie antérieure du sternite un peu élargie possède deux paires d'apophyses pour l'attache des muscles. Vers l'arrière les sternites se prolongent par une pièce appelée processus caudalis ou sternellite mais dont on ignore la véritable signification morphologique.

La membrane pleurale porte les stigmates présents dans les segments de un jusqu'à huit. La plaque ventrale de l'abdomen une est plus courte que les suivantes, quadrangulaires. Chez les mâles d'anisoptères dont les ailes ont la région anale angulaire, les tergites 2 présentent des expansions connues sous le nom d'auricule, elles sont particulièrement développées chez les Gomphidae et les Petaliini.

Enfin, c'est au niveau de l'abdomen que se différencient le plus nettement les deux sexes. (Testar, 1981 ; Crassé, 1979).

1.6.6. Les structures sexuelles chez le mâle et la femelle :

➤ Chez la femelle :

Les orifices génitaux s'ouvrent à la jonction des segments 8 et 9 chez les femelles (Figure 09). Lorsque l'ovipositeur est complètement développé, il comporte trois paires de pièces allongées et arquées destinées à l'insertion des œufs dans des substrats solides, végétaux et éventuellement sédiments. Il ne subsiste chez certaines familles que des vestiges d'organe de ponte : paires de valvules ou simple écaille hémicirculaire ou bifide. Les groupes dépourvus d'organes perforants déposent leurs œufs à la surface de l'eau. (Testar, 1981 ; Crassé, 1979).

Chez certaines espèces de zygoptères on trouve des épines vulvaires (figure 10) qui sont très importantes dans l'identification des adultes (Dijkstra, 2007).

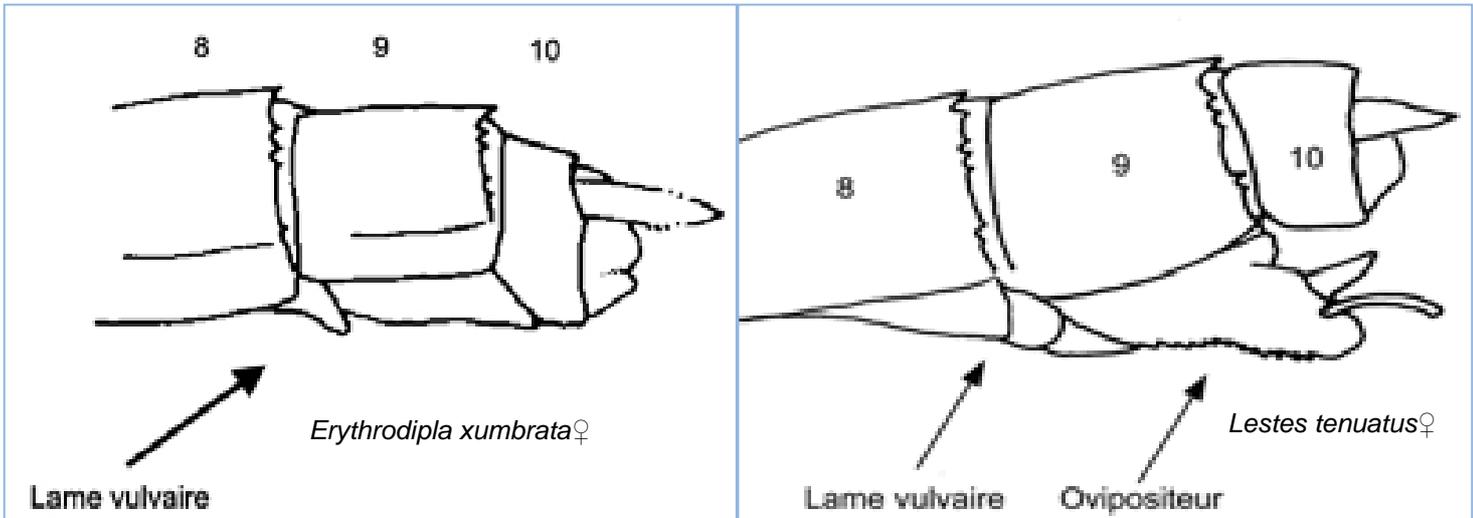


Figure 09 : La structure sexuelle chez les femelles des odonates [2]

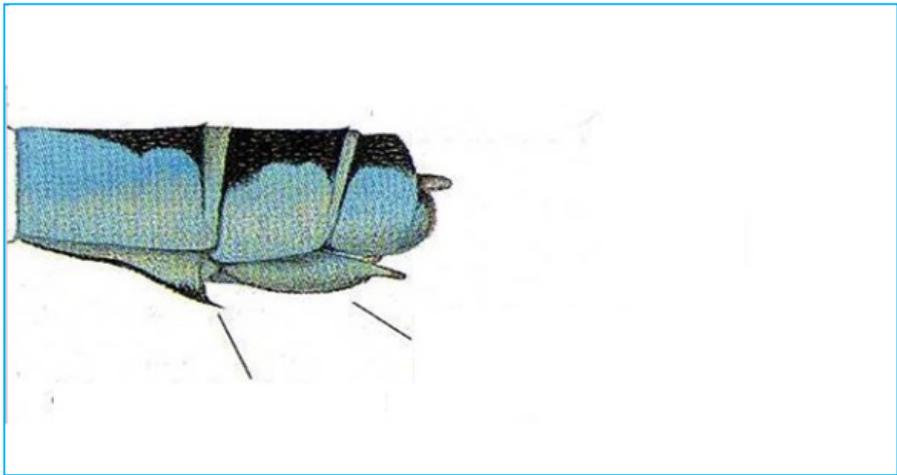


Figure 10 : Des épines vulvaires chez les femelles de zygoptères (Dijkstra, 2007).

➤ **Chez le male :**

Les orifices génitaux s’ouvrent sur le 9eme segment chez les mâles (Figure 11). Le pore génital est protégé par une paire de plaques sclérifiées. La structure péniale typique des Insectes fait défaut. Les genitalia secondaires forment un ensemble complexe et variable, utilisé à la fois pour le stockage des spermatophores, la rétention de la femelle et l’insémination.

Ils sont insérés sur le deuxième sternite autour d'une fosse génitale et comportent : un pénis triarticulé dont le segment terminal porte des expansions ou processus de formes complexes et variables, une lame antérieure et deux paires de crochets latéraux ou hamuli, diversement développés selon les familles ; seuls les hamuli postérieurs sont présents chez tous, les Odonates

Chez les *Libellulidae*, ils offrent une très grande variabilité de formes de valeur systématique. Enfin, des formations annexes ont la valeur de caractère sexuel secondaire chez les mâles d'Aeshnidae et de Corduliidae ; il s'agit des *auricules*, excroissances latérales placées sur le deuxième segment abdominal et dont la forme est supposée rappeler celle d'une oreille (Testar, 1981 ; Heckman, 2006 ; Crassé, 1979).

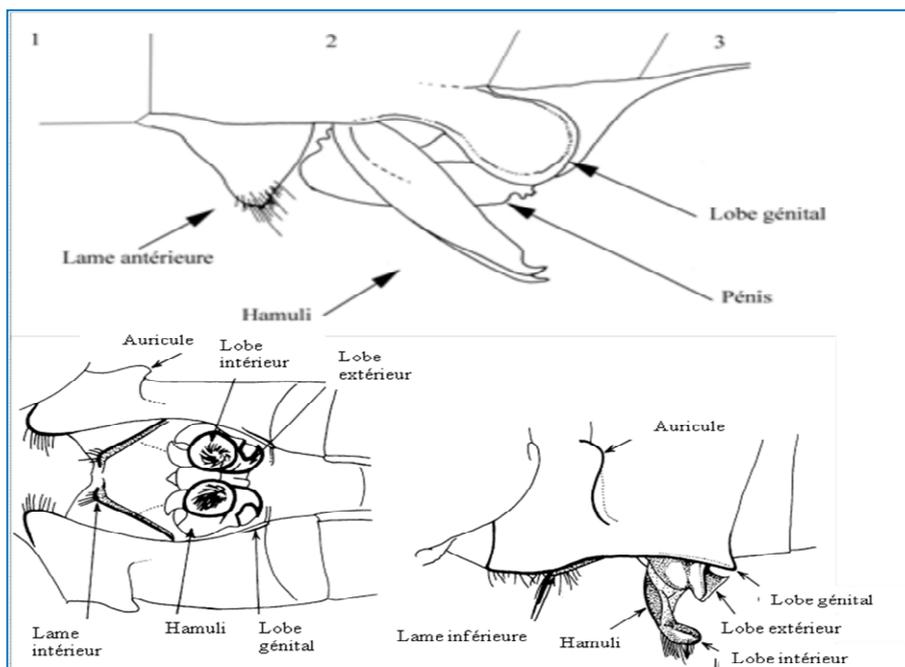


Figure 11 : La structure sexuelle chez les mâles (Heckman, 2006)

1.6.7. Les appendices anaux : Ce sont des pièces à l'extrémité de l'abdomen (Figure 12). Ceux de mâle se composent supérieurement d'une paire de cercoïdes et inférieurement d'une paire de cerques (chez les zygoptères), ou d'une lame supra anale (chez les anisoptères). La femelle ne possède que des cercoïdes (Dijkstra, 2007).

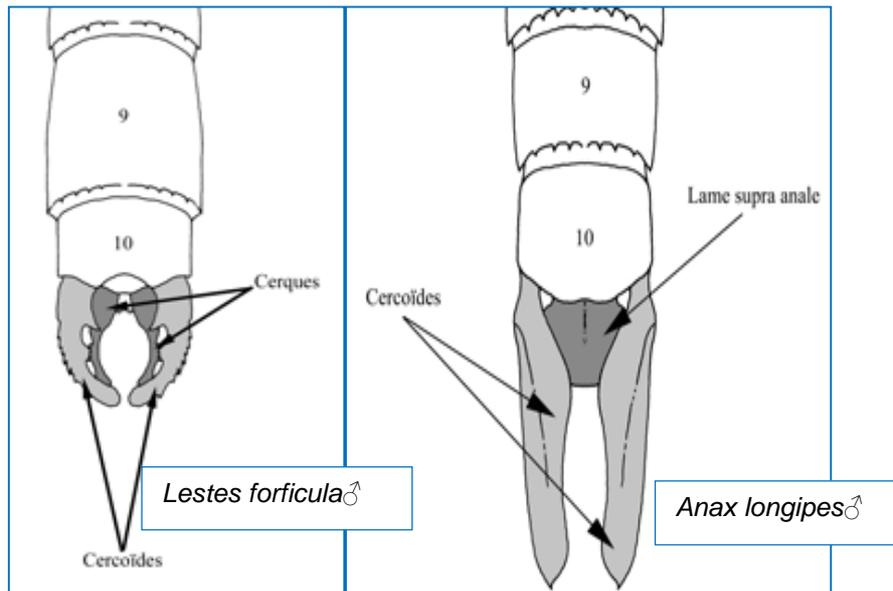


Figure 12 : Les appendices anaux chez les odonates [2]

1.7. La morphologie de la larve :

Les odonates appartiennent à un ordre d’insectes dont les larves sont exclusivement aquatiques (Moison, 2010).

La larve dans son dernier stade présente les divisions caractéristiques des insectes : tête, thorax et abdomen. Chacune de ces trois parties porte des organes importantes. La tête, comporte les yeux, les antennes et les pièces buccales. Le thorax supporte les trois paires de pattes et deux paires de fourreaux alaires. L’abdomen se termine avec les appendices anaux chez les anisoptères et par les lamelles caudales chez les zygoptères. On trouve aussi les premières ébauches des parties génitales (Heidemann, 2002).

➤ **Larve anisoptère :** (figure 13)

- Forme plus courte et élargie
- Présence d’épines (latérales ou médio-dorsales) sur chaque segment de l’abdomen.
- Les appendices anaux forment une pyramide anale qui se compose de 2 appendices supérieurs.

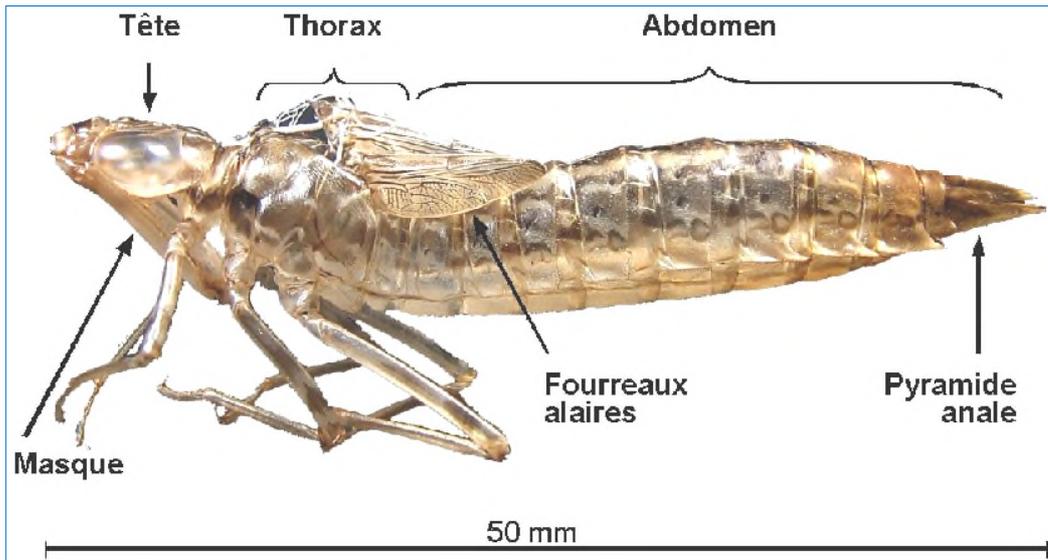


Figure 13 : La morphologie de la larve des anisoptères [03]

Larve zygoptère : (Figure 14)

- Forme très allongée.
- Absence d'épines sur l'abdomen.
- Les appendices anaux sont constitués de 3 lamelles caudales (branchies anales) (Baaloudj, 2008)

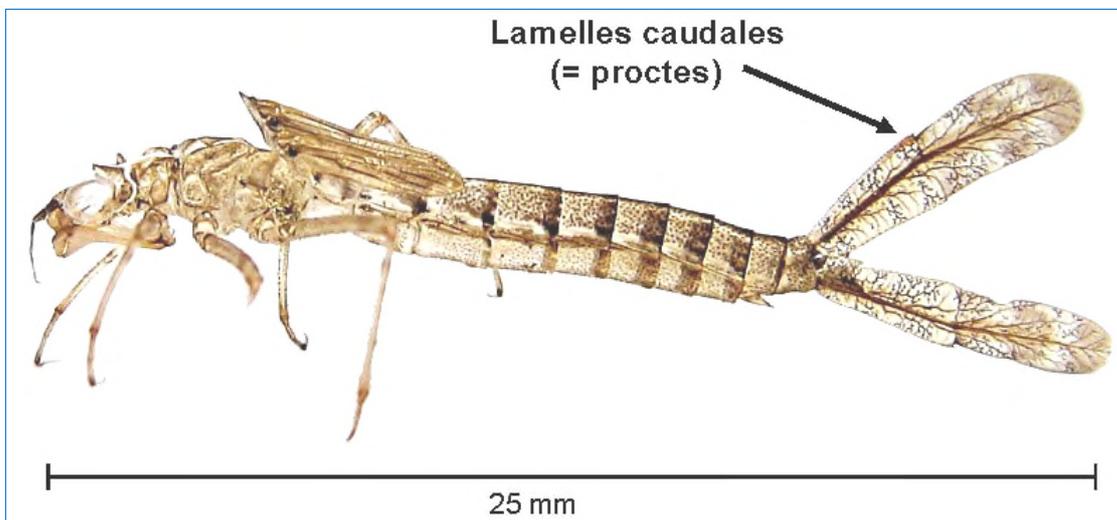


Figure 14 : La morphologie de la larve des zygoptères [03]

La larve, est un prédateur carnivore redoutable qui se délecte au début, des animaux unicellulaires puis des petits crustacés, vers, insectes et leurs larves aquatiques, isopodes et amphipodes, têtards et alevins.

La chasse s'effectue à l'affût pour les premières dissimulées dans la végétation ou à demi enterrées dans la vase. La proie est repérée à vue, elle est saisie prestement grâce à une arme particulièrement efficace: souvent appelée "masque" ou labium : parce qu'il cache les pièces buccales.

Le labium est constitué d'un submentum (appelé aussi postmentum), d'un mentum (appelé aussi prémentum) articulé sur la pièce précédente et muni de deux palpes labiaux articulés qui portent à leur extrémité un crochet mobile, qui se déplie en une fraction de seconde, pour emprisonner la proie et l'empêche de s'évader (Figure 15). Cette partie est repliée au repos (Heidemann et Seidenbusch 2002).

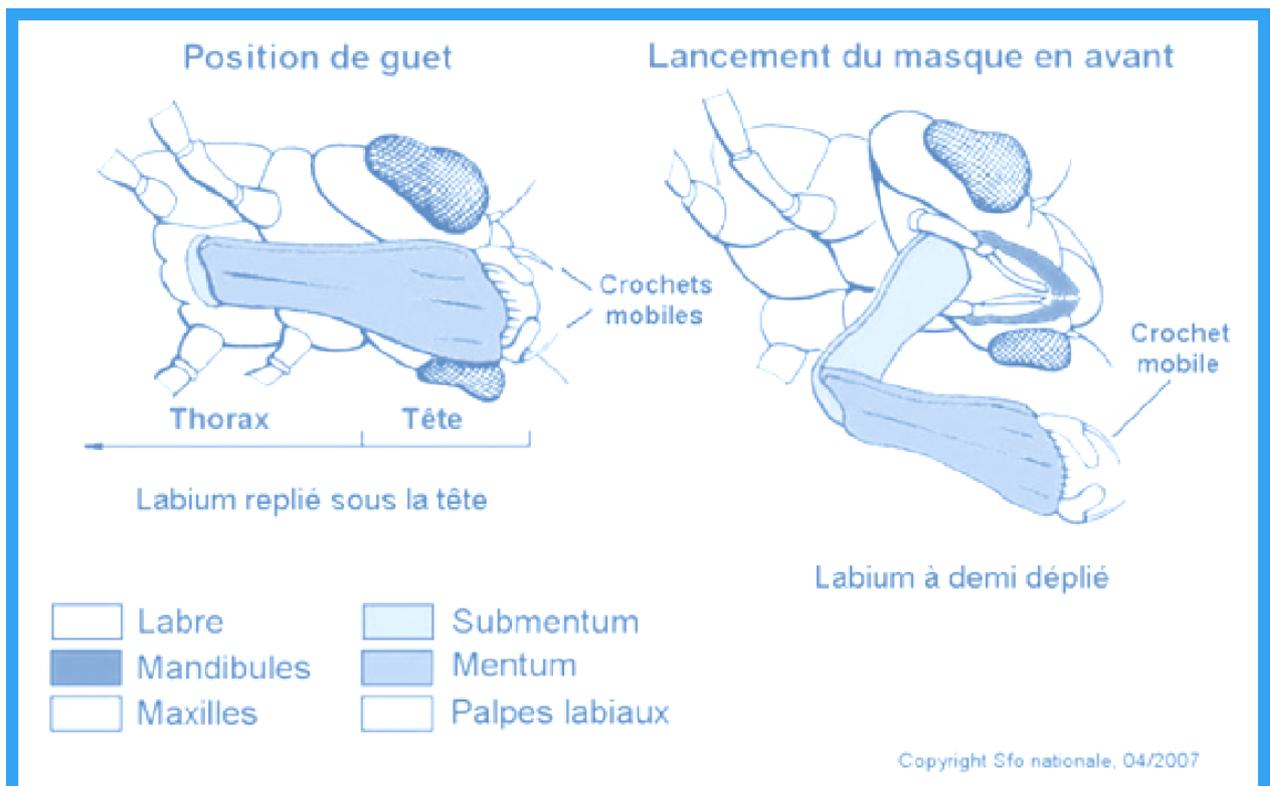


Figure 15 : La structure du labium chez les larves des odonates [04]

L'extrémité postérieure des zygoptères remplissent trois trachéobranchies en forme de lame à la fois le rôle de nageoires caudales (nage par ondulation) et d'organes respiratoires.

Chez les anisoptères pas de lames à l'extrémité mais des cerques courts et épineux (Figure 16). Ces larves respirent au moyen d'une ampoule rectale (rectum dilaté), qui sert aussi à expulser brutalement de l'eau : nage par réaction.

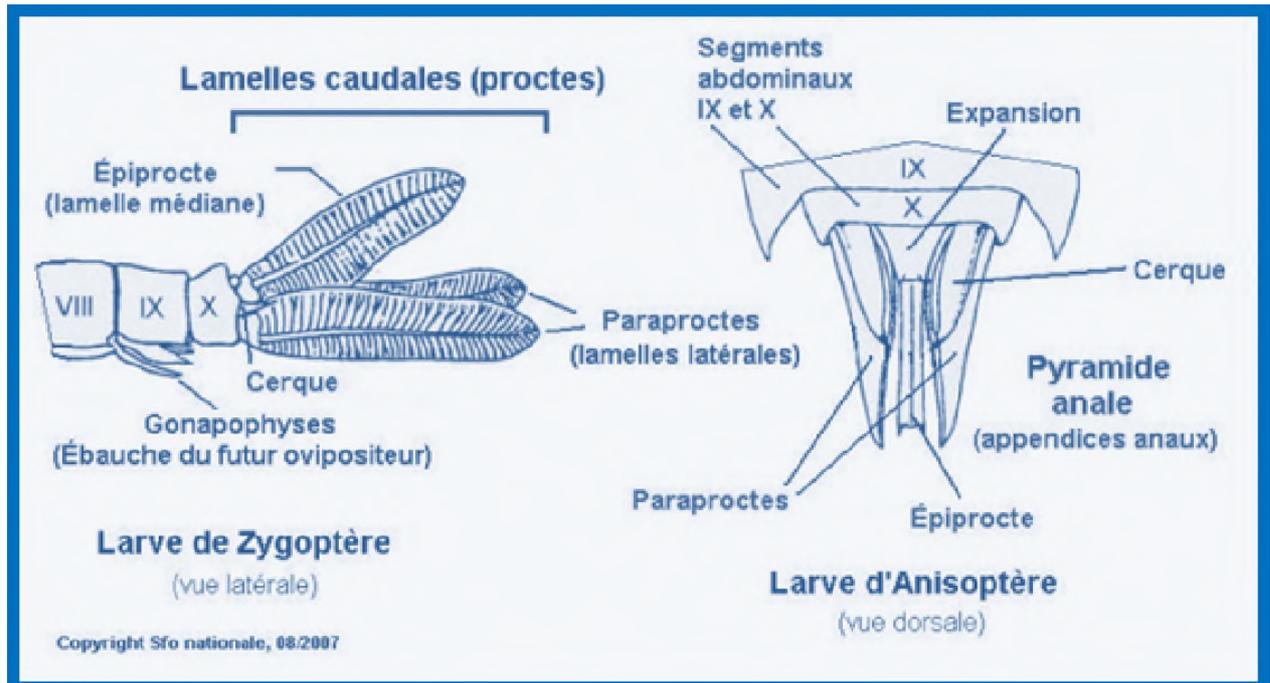


Figure 16 : Structure de l'extrémité postérieure des larves des odonates [04]

Les pattes sont dans l'ensemble plus courtes et plus robustes que celles de l'adulte. La longueur relative et la forme des pattes varient selon l'éthologie (mœurs) des larves. Les pattes des fouisseurs (Gomphidae) sont plus courtes et massives. Chez les marcheurs portent des pattes plus longues. Chez marcheurs, les Corduliidae ont les pattes les plus longues ; leur taille et leur finesse confèrent aux larves de cette famille une allure araignée (forme d'araignée). Les larves rupicoles des zones de rapides, appartenant au genre *Zygonyx* (*Libellulidae*), présentent un aplatissement de l'ensemble des pattes (Heidemann et Seidenbusch 2002).

1.8. Biologie des odonates

1.8.1. L'oviposition :

L'oviposition est la déposition des œufs par la femelle et elle succède plus ou moins rapidement à la copulation (D'Aguilar et Dommanget, 1985).

Pour les espèces des odonates ; le dernier mâle s'accoupler à un avantage en ce qui concerne le succès de reproduction, car il garde souvent la femelle soit en tandem (en contact physique) ou en l'accompagnant sans contact (Waage, 1984 ; Corbet 1999 ; Schenb et al, 2004).

Cependant quelques espèces participent à ces deux types de gardes, tout dépend des facteurs environnementaux et sociaux.

Le comportement de ponte de deux espèces de libellules, *Anax junius* et *Tramea onusta* (Figure 17), a été observé à Tinley Park, Illinois. Chez les deux espèces, la ponte admet la position de tandem, bien que pour *T. onusta*, le mâle se détache de la femelle le moment de la ponte, et il la maintient à proximité. À cause de ce détachement, les attaques aériennes par les mâles de la même espèce sont souvent réussies à arrêter la ponte (Young, 1967).

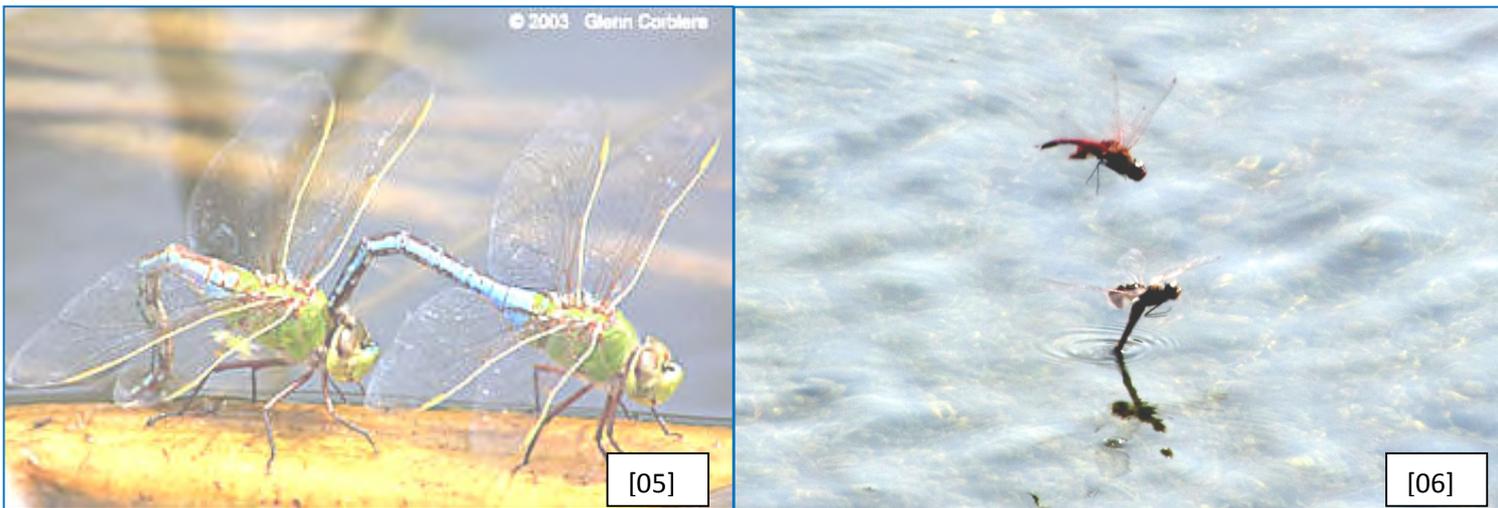


Figure 17 : Comportement de ponte chez deux espèces de libellules, *Anax Junius* et *Tramea onusta*.

Les espèces qui forment typiquement un tandem d'oviposition ont plusieurs choix de site de reproduction au sein d'une aire limitée (Cornard et pritchard 1992), par contre les espèces qui n'ont pas de contact localise leurs sites de reproduction (Shenk et *al* 2004), donc les liens peuvent exister entre les espèces, leurs choix de site d'oviposition et leur système de reproduction (Buskirk et Sherman, 1985 ; Ware et *al.*, 2012).

La localisation de site d'oviposition peut être affectée par

- Les facteurs qui influencent les cous et les bénéfiques de la progéniture (exemple la disponibilité des ressources, compétition, risque de prédation...).
- Les facteurs qui influencent les cous et les bénéfiques pour la femelle (exemple la prédation ou le dérangement d'accouplement.)
- Si le mâle et la femelle sont les deux responsables de la localisation du site, les cous et les bénéfiques ils diffèrent entre eux. Le site d'oviposition sera le résultat de la pression sélective sur un ou sur les deux parents (Thornton et Switze, 2015).

Plusieurs études ont détaillé ces facteurs. Le comportement de choix de site d'oviposition peut avoir un grand effet sur le fitness des deux parents et leurs progénitures (Resetarits, 1996). En outre l'adulte terrestre doit trouver un site optimal pour le succès de leurs progénitures aquatiques (éclosion des œufs et surie des larves). Buskirk et Sherman 1985 ont suggéré que le choix de la femelle du site d'oviposition est fortement affecté par l'écologie de leurs larves aquatiques. Les femelles peuvent concentrer la plus part de leurs œufs en une seule location ou les étaler sur une large zone de reproduction ou entre plusieurs sites de reproduction, c'est le cas de *Pantala flavescens* (Shenk et *al* 2004). Cette distribution spatiale des sites d'oviposition est peut être liée à la prédation des œufs et à la compétition au sein des larves que rencontre l'espèce (Buskirk et Sherman, 1985). Le choix particulier et la distribution spatiale de site d'oviposition peut également affecter les interactions de la femelle avec des individus compétant (Koch, 2006). Pour quelques espèces, ces interactions sont positives, tel le comportement d'agrégation des femelles de *Sympetrum visicum* (Mc Millan. 2000) et *Argea moesta* (Byers et Eason, 2009). Pour ces deux espèces, la présence des femelles conspecifics peut indiquer un très bon site d'oviposition (Mc Millan. 2000). L'interaction est peut être aussi négative et affecte le succès d'oviposition de la femelle : par exemple suit à la présence de fortes densités de mâles (Koch,2006) a observé que les femelles se déplacent

près de l'eau que ce déplacement ou bien ce changement diminue le dérangement des mâles mais augmente le risque de la prédation.

D'après Corbet, (1999) nous avons trois types d'oviposition :

- **Le type Endophyte** : (à l'intérieur d'une plante) : Les espèces ayant ce type de ponte insèrent leurs œufs à l'intérieur d'incision faites dans les tissus des plantes grâce aux valves supérieures de l'oviscapte puis ces incisions sont agrandies par les valves médianes (Figure 18).

Les œufs se trouvent ainsi protégés des prédateurs, de la dessiccation et des fortes fluctuations de la température (chaleur ou gel). La disposition des entailles est plus ou moins régulière :

- Ø Hélicoidale (*Erythromma najas*) ;
- Ø En cercles concentriques (*Coenagrion pulchellum*) ;
- Ø Linéaire (*Lestes*).

L'insertion de l'œuf peut entraîner une réaction végétale aboutissant à une sorte de galle (*Lestes viridi*)

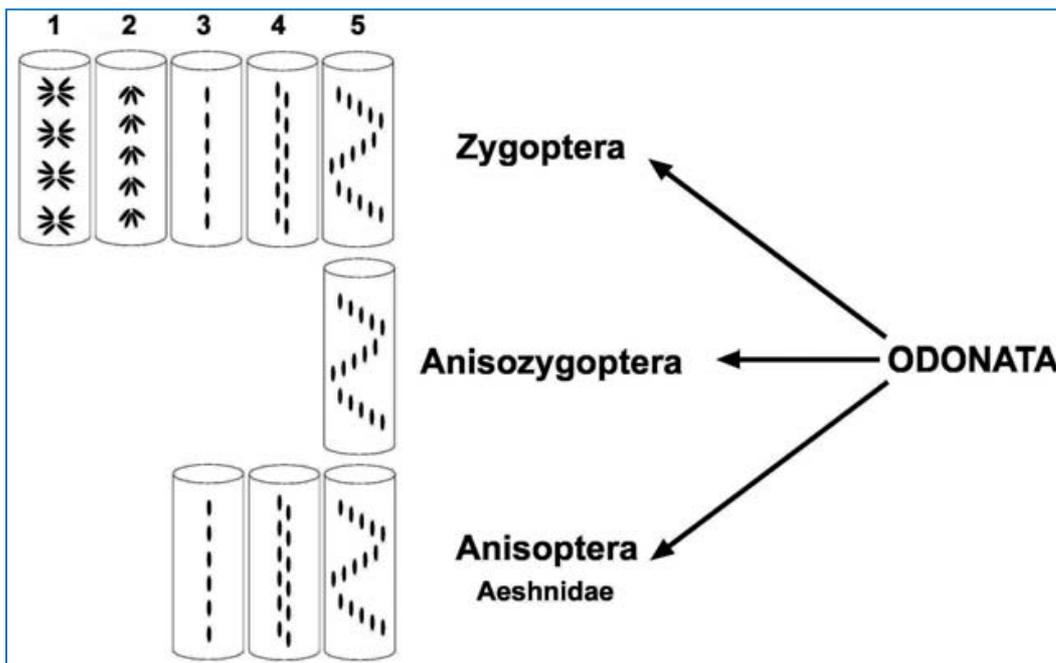


Figure 18 : le type d'oviposition endophyte chez les trois sous ordres des odonates (Matushkina et Gorb, 2001).

- **Le type Epiphyte** : (sur la surface d'une plante). Certaines espèces placent leurs œufs à la surface de la végétation immergée ou émergée qui leur sert de support (Anisoptères).

Dans une étude au Costa-Rica sur *Micrathyria dictynna*, la femelle a été observé déposé une gluing eggs (des œufs collé entre eux formant une boule) sur des feuilles au-dessus de plus de 2 mètre de l'eau (Figure 19). Les œufs restent attachés ainsi jusqu'à leur éclosion. Ce type d'oviposition est le premier enregistré pour la famille de Brachydiplactinae est qui est un comportement similaire de celle de Tetratheminae (Afrique) et il est suggéré d'être le cas de convergence dû aux conditions environnementales similaires.

Trois explications suggérées pour cette adaptation significative d' haute epiphyte oviposition chez les libellules tropicales ; la protection des œufs de:

1. Des conditions anoxiques au fond des eaux restantes.
2. Etre repoussée vers l'aval.
3. Prédation des poissons. (Fostër, 1998).

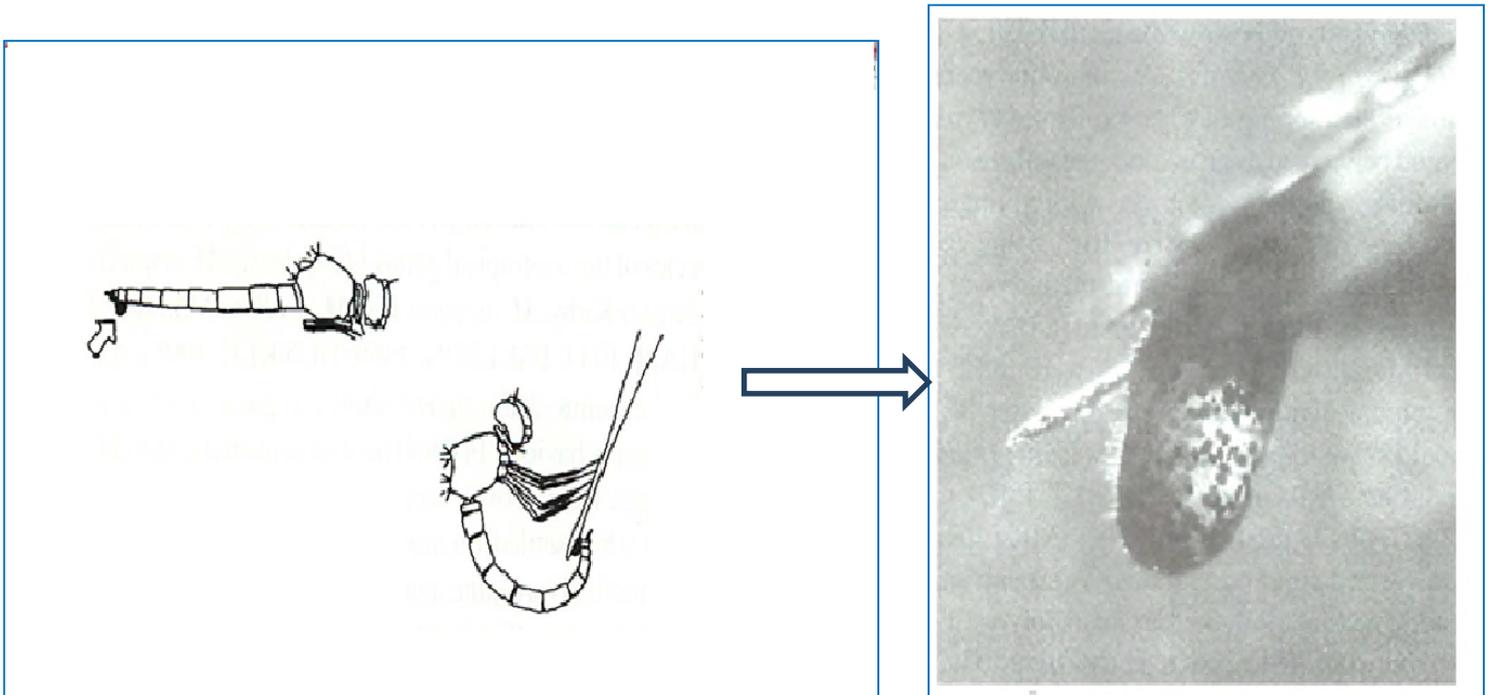


Figure 19 : Processus d'oviposition chez *Micrathyria dictynna*. (Fostër, 1998)

➤ **Le type exophyte :**

Ce sont les espèces qui déposent leurs œufs sous l'eau seules ou en tandem. Elles peuvent fréquemment descendre à une distance considérable sous l'eau et restent par conséquent immergées (Figure 20).

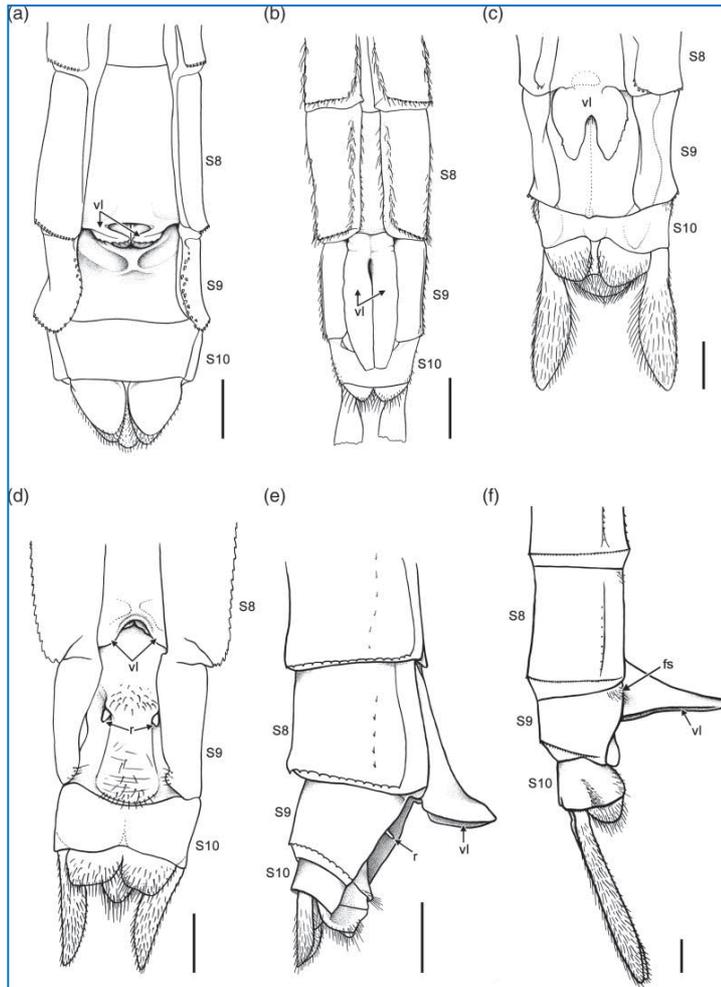


Figure 20: Variétés de segments terminaux de la femelle de quelques espèces d'odonates exophytes (Matushkina et Gorb, 2001).

1.8.2. Stade œuf :

La durée du stade œuf dépend principalement de sa possibilité d'être le stade d'hibernation. Les œufs de nombreuses espèces tropicales et tempérées présentent un développement direct et éclosent après 5-40 jours, tandis que celles de certains autres espèces tempérées, notamment de *Aeshna*, *Sympetrum* et *Lestes*, subissent un retard du développement, où ils hivernent et éclosent après environ 80 à 230 jours.

Parmi les œufs qui hivernent, on distingue deux types: ceux déposés en été, et qui complètent leurs katatrepsis en automne, puis passer l'hiver en plein développement embryonnaire; et ceux déposés à la fin de l'été et à l'automne, et qui hivernent avant de terminer son katatrepsis. La plupart des espèces de *Lestes* et *Sympetrum*, et certaines *Aeshna* appartiennent au premier type. Des congénères de *Lestes* et la plupart des espèces d' *Aeshna* entrent dans le second.

Parfois, sans doute lorsque la période de ponte se prolonge, les deux types peuvent être trouvés dans la même population de la même espèce.

Le taux de développement et le temps d'éclosion des œufs hibernants sont saisonnièrement régulés par l'existence de trois phases de développement (appelées pré-diapause, diapause et le développement de post-diapause), chacune est caractérisée par une réponse distinctive à la température (Corbet, 1980)

Le stade de vie œuf est le moins étudié dans les odonates. La mortalité des œufs dans (la nature) peut être élevée, jusqu'à 25% en *Pyrrhosoma nymphula*. Il est indiqué approximativement 95,6 % de mortalité embryonnaire et larvaire causé par *Rana pretlosa*. Plusieurs conditions environnementales peuvent accroître la mortalité, y compris les températures extrêmes, la dessiccation, les polluants, les parasitoïdes et parfois les prédateurs (Stoks et Cordoba-Aguilar, 2012).

La morphologie des œufs des odonates va de la forme allongée (endophyte) à la forme arrondie (exophyte) (Corbet, 1999).

Les œufs, souvent entourés d'une couche plus ou moins épaisse de gelée, sont couramment émis isolément comme chez *Crocothemis erythraea*, en paquet comme chez *Gomphus lucasii* (Zebso et al 2015), quelque fois groupés dans une substance mucilagineuse formant parfois un long cordon qui contient quelques milliers d'œufs chez *Orthetrum nitidinerve* (Khelifa , 2012 a).

Les conditions environnementales peuvent aussi accomplir deux caractéristiques clés pour les œufs qui sont reportés au stade larvaire. Premièrement, le temps de développement embryonnaire et par conséquent le temps de l'éclosion des œufs, celui-ci est prolongé dans les basses températures. Deuxièmement, la taille des prolarves diminue avec l'abaissement de la température. Les deux caractéristiques peuvent avoir des implications sur le conditionnement physique du stade larvaire. Les petits œufs donnent naissance à des petites prolarves (Figure 21). Les larves qui éclosent plus tard ont une taille inférieure, et donc elles peuvent souffrir de la prédation par d'autres odonates. Les caractéristiques de l'œuf peuvent même influencer la métamorphose de l'adulte; par exemple, la survie et la maturité sexuelle augmentent avec la dates d'éclosion (Stoks et Cordoba-Aguilar, 2012).



Figure 21: Le développement embryonnaire des œufs des odonates [07]

1 : Le 2ème jour après la ponte 2: Le 9ème jour après la ponte

3: Le 12e jour après la ponte 4: Le 14e jour après la ponte 5: Le 18e jour après la ponte

1.8.3 Stade larvaire :

Les larves sont aquatiques. On les trouve dans les rivières, les ruisseaux, les mares et les lacs mais quelques espèces telles que *Podopteryx selysi* utilisent les plantes qui retiennent l'eau, telle que l'eau qui remplit les trous d'arbres. L'exception à cette règle est l'espèce australienne *Antipodophlebia asthenes* dont les larves peuvent être terrestres dans les forêts subtropicales.

Les larves de Zygoptères nagent en bougeant leur abdomen flexible d'un côté à l'autre, mais les Anisoptères tendent à marcher bien qu'ils puissent tourner en vitesse avec un système de propulsion par l'expulsion d'eau de leur orifice respiratoire anal. Les larves de Zygoptères, comme d'autres insectes aquatiques respirent à travers les lamelles caudales mais les larves d'Anisoptères respirent à travers leurs anus. Les larves muent généralement de 9 à 17 fois avant de devenir adultes (Corbet, 2002). Le nombre de génération dépend essentiellement de l'espèce. Quelques espèces tropicales bivoltines (ayant 2 générations chaque année) peuvent se développer dans moins de 60 jours. Dans des climats plus froids les espèces tendent à être univoltines (ayant 1 génération par an), semivoltines ou même partivoltines, mettant plus de 6 ans pour se développer ce qui est le cas chez quelques espèces proches de l'Arctique. (Corbet, 1999).

Le choix du site au sein d'un habitat aquatique a des implications sur le partitionnement et la dissimulation des ressources pour les deux : prédateur et proie. Certains terriers larvaires se localisent en fonction de la taille des particules du substrat, probablement en utilisant des tarsi senso-recepteurs. La sélection de site est fonctionnellement liée à la fois au mécanisme de creusement et la nécessité d'éviter l'obstruction des voies respiratoires de l'orifice anal. Cette exigence apparemment corrélée avec l'extrême hyper développement du dixième segment abdominal chez certains Gomphidés (Corbet, 1980).

Les comparaisons entre les régimes larvaires de trois espèces d'Anisoptères ont montré que leur consommation de nourriture changée en fonction de

1. l'espèce du prédateur.
2. la période de l'année.
3. le stade de développement. (Blois, 1985).

1.8.3.1 La mortalité larvaire :

De nombreuses espèces passent la majeure partie de leur vie comme une larve. Le stade larvaire est une phase démographiquement critique du cycle de vie parce qu'elle détermine à la fois la distribution et l'abondance dans les masses d'eau. En outre, la mortalité larvaire due à la prédation est la force majeure pour l'abondance démographique de la plupart des espèces. Les prédateurs dominants des larves sont les poissons (Morin 1984; McPeck 1990 : 1998; Johnson et al. 1995, 1996; Johansson et Brodin 2003; Stoks et al 2003), d'autres odonates, incluant la prédation intragilde et le cannibalisme (McPeck et Crowley, 1987; Van Buskirk, 1989; Wissinger, 1992; Wissinger et McGrady, 1993; Anholt, 1995; Hopper et al., 1996; Claus Walker et al., 1997; Ryazanova et Mazokhin-Porshnyakov, 1998; Crumrine, 2005; Ilmonen et Suhonen, 2006).

80% de la mortalité larvaire est due au prédateur dominant avec lequel une espèce vit (McPeck, 1990, 1998; Johnson et al, 1995 ; 1996; Stoks et McPeck, 2003) et elle augmente avec l'augmentation de la densité des larves d'odonates (McPeck, 1998). L'intensité de prédation dépendra de la complexité structurelle de l'environnement physique (par exemple le type des espèces de macrophytes présentes) (Crowder et Cooper, 1982; Dionne et Folt, 1991; Rantala et al. 2004; Warfe et Barmuta, 2004).

Les parasites sont fréquents pour les odonates, et sont des sources significatives de mortalité pour les larves et des obstacles à la croissance. Les nématodes sont les parasites majeurs des odonates à l'état larvaire (Moravec and Skorikova, 1998) et les microsporidies (Kalavati et Narasimhamurti, 1978), parmi d'autres.

1.8.3.2 Le taux de développement larvaire:

La croissance larvaire s'effectue de façon générale dans l'eau. Il existe des larves qui résistent à l'assèchement. Les extrêmes connus au niveau mondial sont de 20 jours à une dizaine d'années (Boudot et Grand, 2006).

Le nombre de mues est variable d'une espèce à l'autre et parfois chez la même espèce il varie de 9 à 16 mues. La durée du stade larvaire varie en fonction de plusieurs facteurs externes tels que : la température (Trottier.1971), la photopériode, l'altitude et la latitude (Corbet.1980)

Wissingers (1988) a fait une étude sur deux espèces de libellules *Libellula lydia* et de *L. luctuosa*, dans le but de déterminer les effets de la disponibilité de la nourriture sur la croissance et la survie. Ces expériences montrent que la disponibilité de la nourriture a eu pour effet de diminuer considérablement la durée de chaque stade larvaire mais n'a pas affecté le nombre de mues et la taille des larves à chaque mue variait très peu. En conclusion, la taille et le nombre des stades larvaires sont prédéterminés chez ces espèces et le jeûne est une cause peu probable de mortalité larvaire dans la nature.

Les taux de croissance larvaire diminuent avec l'augmentation de la densité des larves (density-dependent) ce qui explique le coût de la compétition (Pierce et al., 1985 ; Van Buskirk et Sherman , 1992).

1.8.3.3 La métamorphose :

A l'issue d'une vie aquatique qui a duré au maximum 5 années, la larve a atteint le stade ultime de sa croissance : tous les organes sont prêts pour lui assurer une vie aérienne (Figure 22). Pour que ces derniers, encore emprisonnés, se libèrent, il lui faut subir une métamorphose : c'est l'émergence. La larve cesse de s'alimenter et sort progressivement de l'eau pour s'exercer à la respiration aérienne. A ce moment, le masque préhensile, réduit à ce qui sera la lèvre inférieure de l'imago, n'est déjà plus fonctionnel. La larve choisit un support rigide le long duquel elle grimpe puis elle s'immobilise. Son sang, envoyé sous pression, fait céder l'enveloppe qui la contient encore. La cuticule se fend entre les yeux et le long du thorax. C'est par cette ouverture que l'imago va s'extraire de sa prison membraneuse. Une

fois l'insecte complètement sorti de son enveloppe, les ailes et l'abdomen, fripés, doivent se détendre pour atteindre leurs proportions définitives. Sous l'action du sang projeté violemment dans les vaisseaux, les ailes se déplient progressivement et l'abdomen s'allonge. Peu après, la libellule ouvre ses ailes et prend le temps de durcir ses téguments. Une fois réchauffée par le soleil, elle s'élance pour son premier envol.

1.8.3.4 Implication sur la fitness :

L'âge et la taille à la maturation sont important pour la fitness (reviewed in Nylin et Gotthard, 1998; Blanckenhorn, 2000).

La métamorphose précoce peut être bénéfique sous un stress associé à la saisonnalité et à l'assèchement des plans d'eau. Par exemple, les femelles à émergence précoce peuvent avoir des meilleurs sites d'oviposition.



Figure 22 : Différentes étapes de métamorphose chez les odonates [08]

Les œufs des espèces qui ne subissent pas de diapause, vont s'éclore et ainsi donner une descendance ayant un avantage de taille, qui va les rendre moins vulnérables que ceux issues d'une éclosion tardive en termes de cannibalisme.

Il a été démontré qu'une petite taille à la métamorphose est désavantageuse dans la sélection sexuelle et la fécondité des zygoptères (Anholt, 1994).

1.8.4 Stade adulte :

Ce stade est caractérisé par trois phases bien distinguées pour l'adulte émergé :

➤ **La période pré-reproductive :**

La période de pré-reproductive ou de maturation est une période liée entre l'émergence de l'adulte et sa maturation sexuelle.

- durant cette période, l'adulte peut disperser assez loin mais ce n'est pas le cas pour toutes les espèces. Celui-ci dépend de quelques variables tel que la continuité de l'habitat et la présence de la végétation parmi laquelle les immatures peuvent se cacher. (Parr, 1973).
- Pour peu d'espèces, cette période de maturation présente une période d'estivation qui dure 8-9 mois (Kumar, 1972. Ubukata, 1974). Et peut aussi varier selon la latitude (Ueda, 1978).
- Durant la période de maturation des changements successifs se manifestent
- en couleur du corps (Parr, 1973 ; Johnson, 1973, Bilek, 1962, Adetunji et Parr, 1974. Boulahbal, 1992 ; Samraoui *et al.*, 1998), des ailes (Adetunji et Parr, 1974 ; Heymer, 1973),
- développement des gonades (Johnson, 1973 ; Midttun, 1974 ; Pajunen, 1962).
- A la taille et l'apparence de quelques ectoparasites (Mitchell, 1969).
- Probablement dans le nombre des couches de croissances endocuticleuses (Neville, 1963 ; Veron, 1973).

➤ **La période reproductive :**

La période reproductive est liée intimement à la période d'oviposition. Elle commence lorsque le premier adulte manifeste un comportement sexuel. Cette période comporte deux phases essentielles: l'accouplement et la copulation.

➤ **La période post-reproductive**

Peu d'individus passent cette période, leurs couleurs deviennent ternes, leurs ailes amouchées et finissent par mourir (Corbet 1962).

1.8.4.1. La copulation :

Les Odonates sont unisexués et, à peine sorti de sa dépouille larvaire, l'odonate mâle se met à la recherche des femelles, mais comme ses organes génitaux se trouvent placés

sous le 2ème segment et l'ouverture des testicules sous le 9ème, le mâle doit transférer le sperme à l'intérieur de pièces copulatrices situées sous le deuxième segment. Il commence par recourber son abdomen de façon que les surfaces ventrales des 9ème et 2ème segments entrent en contact. Il se précipite alors sur une femelle au vol, la saisit avec les pattes antérieures et s'agrippe à son prothorax avec ses crochets abdominaux (cercoïdes) et l'entraîne en vol. Ensuite la femelle replie ventralement son abdomen vers l'avant pour amener sa vulve au niveau de l'orifice mâle placé sur le 2ème segment abdominal ; cela constitue un "tandem en forme de coeur" dit « coeur copulatoire », caractéristique de cette gymnastique sexuelle aérienne (figure 23).

La copulation dure plus ou moins longtemps, parfois seulement quelques secondes, parfois durant un temps beaucoup plus long. (Campan et Scapini, 2002).



Figure 23 : les étapes de copulation chez les odonates (le male avec une tête noire) [09]

A : le mâle saisit la femelle à l'aide d'appendices

B : la liaison du tandem

C : La femelle replie ventralement son abdomen

D : Cœur copulatoire

1.8.4.2 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-J o t h y, 1987 ; Siva-Jothy, Tsubaki, 1989 ; Miller, 1990 ;Cordero et *al.*, 1995 ; Hooper et 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 et barbillons) situées au niveau de l'extrémité du pénis (Figure 24), 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 (Cordero et Miller, 1992) ou uniquement de la bourse copulatrice (Siva-Jothy et Tsubaki, 1989 ; Hooper et Siva-Jothy, 1996). Il est intéressant de noter que chez certaines libellules, le retrait se fait sans structures particulières (Waage, 1986 ; Cordero et *al.* 1995) et que chez d'autres, un haut degré de préséance du sperme du dernier mâle est obtenu, non pas par retrait, mais par "repositionnement" du sperme rival (Waage, 1984 ; Siva-Jothy, 1988 ; Siva-Jothy, Tsubaki, 1994).

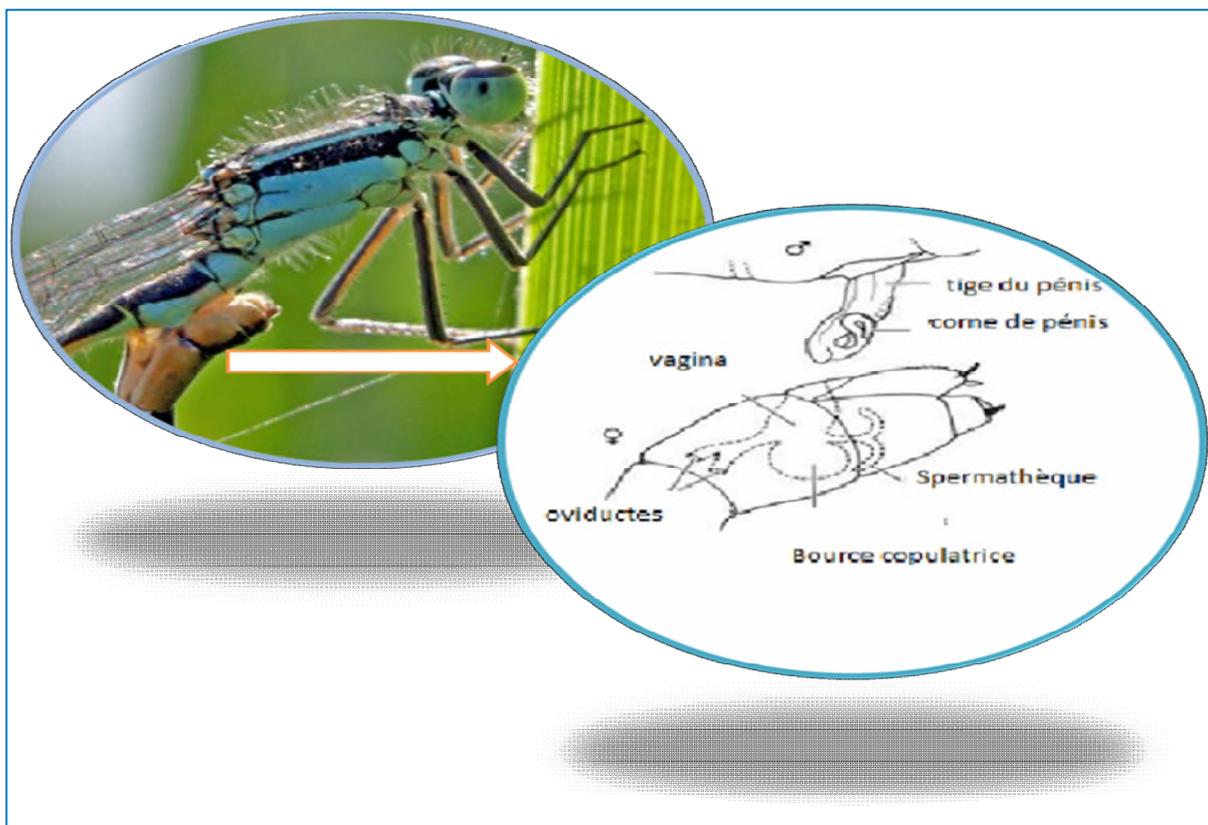


Figure 24: Anatomie de penis et de genitalia (Gullan, 2014)

1.8.4.3 La migration chez les odonates :

Le vol massif des libellules a été enregistré pour la première fois par Hermann Hagen (1861). Dans le monde, 25-50 des espèces connues d'odonates ont été considérées migratrices, mais le nombre actuel peut être plus de 100. Corbet (1999) a classé 40 Anisoptères et 10 Zygoptères comme espèces migratrices bien connues au monde. Le genre d'Anisoptère le mieux représenté est *Anax* (sept espèces classées par Corbet) et *Tramea* (neuf espèces), mais beaucoup d'autres incluent les migrateurs fréquents, par exemple, *Sympetrum* (cinq espèces) et *Diplacodes* (quatre espèces, incluant « *Philonomon* » luminans). On trouve aussi *Pantala flavescens* (au surnom évocateur de « Globe-trotter »).

Généralement la température semble un facteur d'activité et ces migrations n'ont guère été notées à moins de 15°C. Une brusque chute de température pouvant arrêter les passages qui ont rarement lieu la nuit. Quant à la cause des migrations, elle est encore mal connue.

1.8.4.4 Régime alimentaire :

Les odonates adultes sont aussi des carnivores qui se nourrissent de toutes sortes de proies vivantes. Les proies capturées sont très variables en dimensions et ne sont pas liées à la taille des odonates mais à leur mode de chasse. On distingue deux mode de chasse : la chasse à l'affut (*Libellulidae*, *Gomphidae*, *Zygoptera*) et la chasse en vol (*Aeshnidae*, *Cordilegasteridae*, certains *Corduliidae*) Les odonates se nourrissent d'insectes soit piqueurs soit provoquant une gêne pour l'homme : les diptères : *Culicidae*, *Simuliidae* (Aguess, 1968; D'Aguilar, 1985). Les adultes d' *Anax imperator* ont été observés entrain de capturer autres odonates tels que : *Sympetrum striolatum*, *Pyrrhosoma nymphula* et autres espèces de *Coenagrioniidae* (Corbet, 1957). Et de ce fait il a montré que les libellules ont un effet négatif sur la pollinisation des plantes en réduisant les effectifs des insectes pollinisateurs.

*Description de
site d'étude.*



2.1. La localisation géographique :

La wilaya de Guelma s'étend sur une superficie de 3.686,84 km². Elle se situe au Nord-Est du pays. Elle occupe une position médiane entre le Nord du pays, les hauts plateaux et le Sud.

Elle est limitrophes aux wilayas de : Annaba au Nord ; El-Tarf au Nord-est, Oum El Bouaghi au Sud, Constantine à l'Ouest et Skikda au Nord-Ouest. (Figure 25)

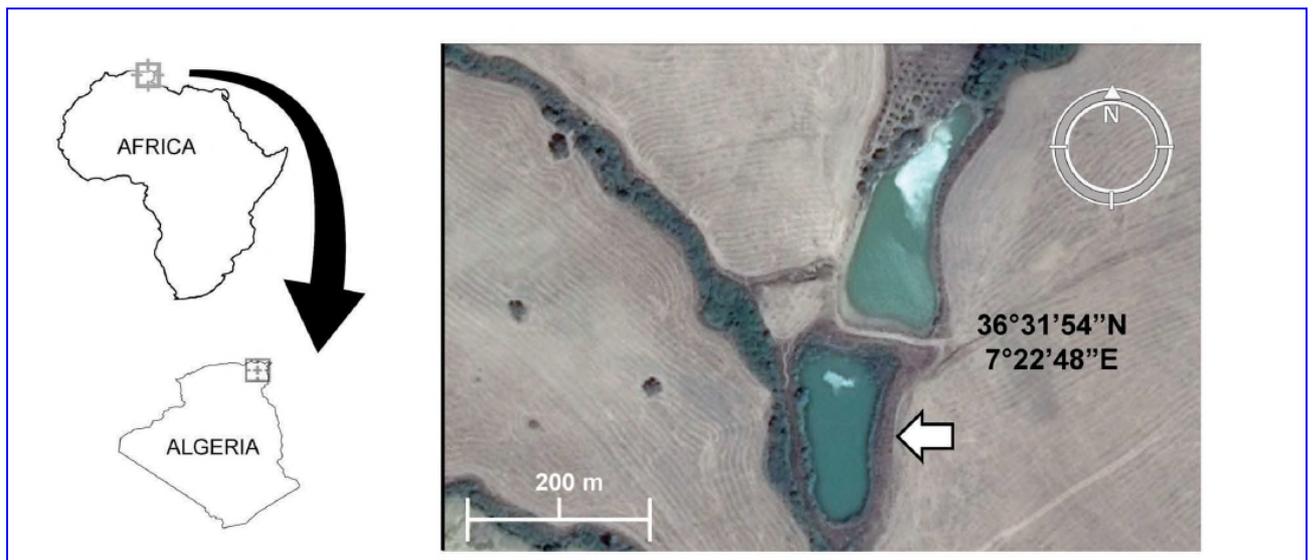


Figure 25. Situation géographique de la commune d'El fedjoudj (Boucenna et al, 2018)

2.2. Le bassin versant de la Seybouse :

La Seybouse est un oued méditerranéen, naît dans les hautes plaines semi-arides de l'Atlas Tellien. Il draine un vaste bassin ayant une surface de 6570 km², il occupe la troisième place quant à la superficie après oued El Kebir du Rhumel et Medjerdah-Mellegue. Cet oued mesure 134,74Km de long dont 57,15Km sont traversés au niveau du Bassin de Guelma et 77,59Km dans la basse Seybouse.

Nous pouvons distinguer trois zones principales :

Ø **Sous- Bassin versant de Bouhamdane** (14-03) : Superficie 1136Km².

Ø **Sous -Bassin versant de la moyenne Seybouse** (14-04) : 818Km².

Ø **Sous-Bassin versant de la basse Seybouse** (14-06) : 1057Km².

2.2.1. Sous-Bassin de Bouhamdane

Ce sous-Bassin est traversé par oued Bouhamdane dont la longueur est estimée à 37,49Km, ce dernier est alimenté par plusieurs affluents dont les principaux sont :

- Oued Zenati 52, 40 Km,
- OuedDardar 10, 53 Km,
- OuedSabath 10, 86 Km,
- Oued El Aria 10, 79 Km. (Cahiers de l'agence A.B.H. 1999).

Les deux Oueds Zenati et Sabath forment par leur jonction oued Bouhamdane qui rencontre oued Cheref à Medjaz Amar pour former la Seybouse.

2.2.2. Le Bassin de Guelma

A partir de Medjaz Amar, la Seybouse accrue par l'union du Bouhamdane et du Cherf débouche dans le Bassin de Guelma. Plusieurs cours d'eau viennent y affluer :

- Oued Boumia 12, 70 Km,
- Oued Bou Sorra16, 32 Km,
- Oued El Maiz 10, 16 Km,
- Oued Helia 18, 41 Km,
- Oued Bou Djedra 10,07 Km (Cahiers de l'Agence A.B.H.1999).

L'oued est orienté de l'Ouest à l'Est et traverse Nador pour déboucher dans la dépression de Bouchegouf où converge un nouveau système hydrographique qui vient se jeter dans la Seybouse au Sud- Ouest de Bouchegouf.

2.2.3. Le Bassin du Mellah

Son cours principal est formé par la réunion de l'Oued Sfa, Cheham et Oued Ranem. Ce dernier, qui est le plus haut porte le nom de Oued R'biba, Sekaka avant de recevoir les eaux de l'oued Rhirane formé à son tour par la réunion oued Hammam et oued R'biba. Au Nord-Est, les oueds Bou Redine et Maaza forment oued El Mellah en aval du bassin de la basse Seybouse. La Seybouse se fraie un chemin entre Bouchegouf et Drean, de direction Sud-Nord est la dernière étape à franchir avant d'arriver à la mer.

A ce niveau, la Seybouse est alimentée par d'autres Oueds :

- Oued Ressoul 17,56 Km.
- Oued Dardara 25, 56 Km.
- Oued Frarah 12, 76 Km.
- Oued Boudjemaa 17, 71 Km (Guachi, 1986).

DESCRIPTION DU SITE D'ETUDE

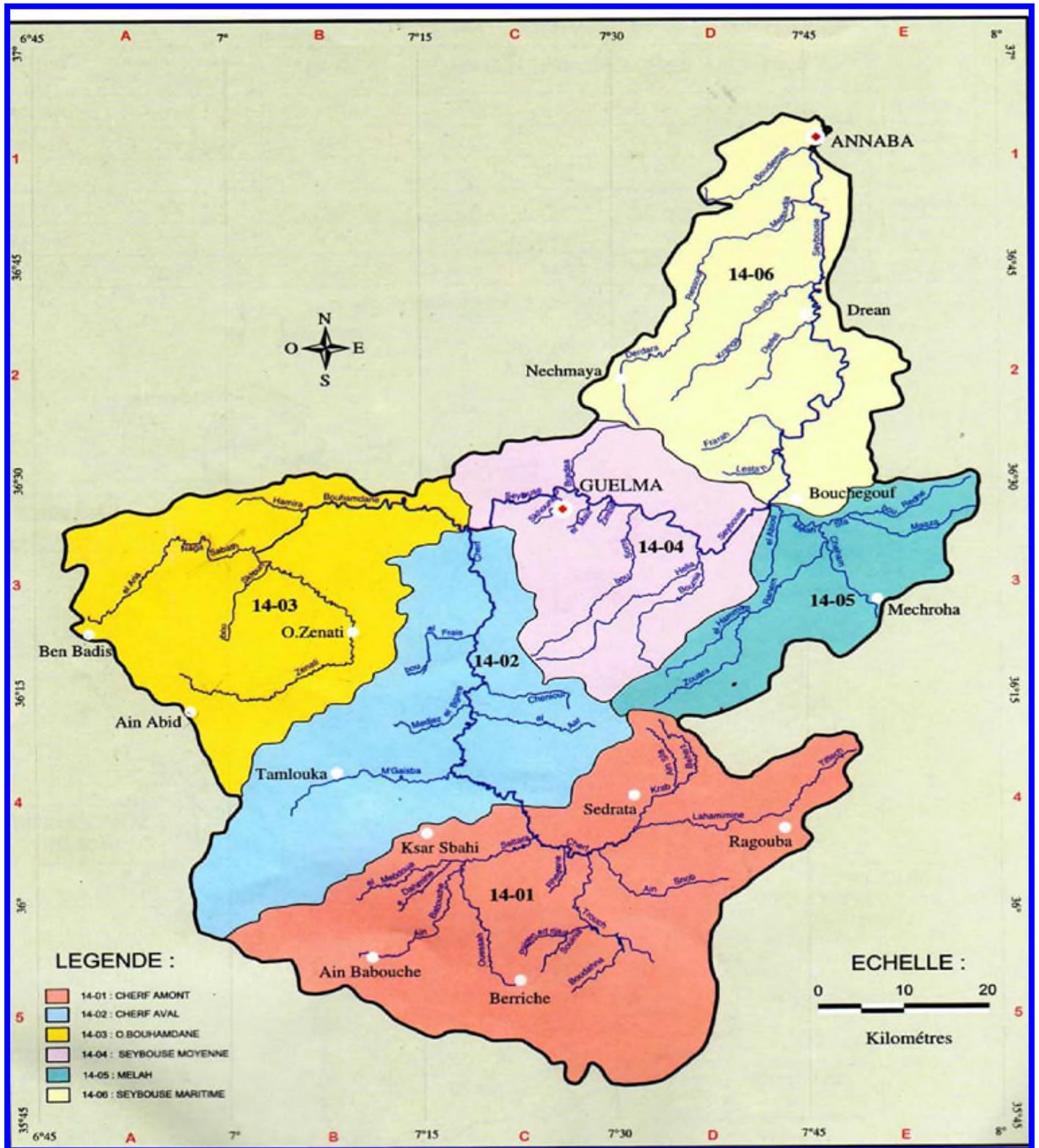


Figure 26. Présentation des Sous-Bassins (A. B. H, 1999).

2.3. Relief

La région a subi plusieurs phases d'évolution, dont la plus importante est la dernière qui aboutit à la formation d'une cuvette synclinale du Tell et les grandes dépressions synclinales des hautes plaines.

La moyenne Seybouse présente une multitude de formes topographiques ; il s'agit de haute montagnes (Djebel Mahouna et Djebel Serdj El Houda), l'altitude varie de 1141 et 1200 m. Pour les basses montagnes (Djebel Fedj El Madfoun, Aine El Alleg), la présence d'une chaîne de collines occupent 35% de la surface totale, les altitudes varient entre 600 et 800 m, elles sont séparées par des vallées étroites et se concordent à la plaine par un glacis- piémont avec une pente de 10%.

La diminution d'altitude vers le Nord-Est fait apparaître un nouveau relief qui est la plaine alluviale de Guelma, s'étalant de l'Est à l'Ouest. Cette dernière est caractérisée par deux niveaux distincts:

La plaine de la vallée actuelle de l'oued Seybouse est d'altitude variant entre 180m et 200m d'Est en Ouest.

La plaine de la vallée ancienne dont l'altitude varie entre 260 et 230 m, constitue la plaine des haute terrasses, elle s'étend largement vers le Sud, entre Guelma à l'Ouest et Boumahra à l'Est et se termine par un glacis- piémont entre Boumahra et Belkheir. Après avoir traversé l'atlas tellien, Oued Seybouse continue son chemin entre Bouchegouf et Drean selon une direction Sud-Nord à travers la zone septentrionale du Tell. Cette zone constitue le dernier rempart à franchir par cet Oued, puis il finit dans la plaine littorale d'Annaba pour se jeter dans la méditerranée.

2.4. Géologie et lithologie :

Les caractéristiques géologiques et lithologiques d'un bassin versant nous permettent de se renseigner sur les grandes formations qui constituent le bassin versant et leurs aptitudes à la perméabilité d'une part et la possibilité de jouer le rôle de réservoir aquifère d'autre part.

➤ -Géologie

L'organisation de l'édifice structurale, selon les travaux de Villa Jm 1980 sur la chaîne Alpine de l'Algérie orientale et la synthèse de Wildi (1983) sur la chaîne Tellorifane de l'Afrique du

Nord permet de distinguer, du Nord au Sud, de nombreuses unités empilées au cours des phases tectoniques.

Le bassin versant de la Seybouse s'étend sur quatre grandes unités géologiques orientées Sud-Ouest, Nord-Est:

L'Atlas Saharien constitué de synclinaux occupés par un matériel miocène, pliocène et quaternaire. L'Atlas tellien constitué de marnes, de marno-calcaire et de calcaires du Crétacé inférieur très tectonisé.

La chaîne Numidique qui est une nappe de charriage d'argiles et de grés oligocènes.

Le massif de l'Edougt qui forme un anticlinal dont l'axe orienté Sud-est, Nord-est constitué des cristallophyllines.

➤ **Lithologie :**

La haute Seybouse est formée d'une suite d'anticlinaux et de synclinaux. Ces derniers sont remplis d'argiles, de sables et des formations de cailloutis. Les marno-calcaires du Crétacé moyen alternent avec des marnes, formant un terrain très peu perméable. Les affleurements du Crétacé supérieur ou Sénonien entourent la région de Sedrata. Cet étage est constitué de marnes grises, marno-calcaire crayeux perméable et marnes noires imperméables à la base. (Chemin, 1975)

Au Sud et Sud-est, le bassin est encadré par les calcaires qui ne sont perméables que s'ils sont suffisamment fracturés et karstifiés. Le Sud-Ouest et une partie du centre sont occupés par les calcaires et marno-calcaires qui sont pauvres en eaux souterraines.

Au centre, ce sont les formations quaternaires constituées de graviers, sable et limons, qui dominant. Elles sont moyennement perméables.

Dans l'ensemble, le terrain de la haute Seybouse présente une perméabilité variable. Cette zone reste pauvre en eau dans l'ensemble.

La moyenne Seybouse draine quatre sous-bassins qui sont :

Bas Cherf occupe un synclinal comportant un remplissage mio-plio-quaternaire de matériel argileux, sableux et graveleux. Les pendages des formations de bordures dirigent les roches en

DESCRIPTION DU SITE D'ETUDE

dehors de la cuvette et ne permettent que l'infiltration des eaux dans les calcaires fissurés perméables.

Au confluent des oueds M 'Guesba et Cherf, apparaissent des formations mio-pliocènes : argiles, grés numidiens et marno-calcaires, la perméabilité de ces couches est relativement faible. Donc le bas cherf est caractérisé par des terrains semi perméables.

Dans Le bassin de Bouhamdane les couches lithologiques dominantes sont composées de grés numidiens, d'argiles et de marnes à perméabilité très faible.

Ce secteur est constitué de roches moyennement perméables, voir de perméabilité médiocre. La complexité de la tectonique et les fortes épaisseurs des formations imperméables ne permettant pas la constitution de réserves en eaux souterraines.

Le bassin de Guelma est constitué de terrains sédimentaires d'âge crétacéoligocène, mio-pliocène et quaternaire. Le fond du bas occupé par une plaine alluviale correspond à un synclinal comblé par des argiles, des conglomérats marno-calcaires, des grés numidiens et des calcaires lacustres.

Ce secteur présente plusieurs couches lithologiques qui impliquent des zones hydrologiques différentes. La partie Sud caractérisé par un matériel permettant une accumulation importante en eaux souterraines, mais très fracturées, favorise l'infiltration et défavorise la formation de la nappe aquifère. Au centre, la présence des alluvions quaternaires caractérisées par une forte perméabilité renferment une nappe très importante.

Le bassin du Mellah au sud, constitué de calcaire yprécien et de marnes et marno-calcaires. Ces formations se poursuivent vers l'Est. Ces bancs de calcaires sont suffisamment importants et perméables pour assurer la régularisation des niveaux aquifères.

La partie amont du Mellah est considérée comme un château d'eau de la région. Au centre, les Trias dominant, ils sont constitués d'argiles et de gypses broyés.

Les alluvions des terrasses de Bouchegouf semblent être plus argileuses que celles de Guelma. Elles sont moyennement perméables. Le bassin de Melah, notamment dans sa partie supérieure, est caractérisé par la présence d'un débit important des sources.

La basse Seybouse au Sud constituée d'argiles rouges numidiennes sur lesquelles reposent des grés peu perméables. Au sud-ouest, ce sont les marno-calcaires et les flyschs d'A in Berda qui

dominant. Au centre, la plaine d'Annaba correspond à un fossé d'effondrement rempli au-dessus d'un substratum de flyschs numidien imperméable, par des sédiments pliocènes et quaternaires. Malgré que ce secteur soit très bien arrosé, les formations ne renferment pas des réserves importantes en eau.

2.5. Couvert végétal

Le couvert végétal influe directement et d'une manière mécanique sur les ruissellements. En effet, l'existence d'une couverture végétale développe une grande résistance à l'écoulement.

Le cas du bassin de la Seybouse, est caractérisé par une dégradation et défrichement en montagnes très accentués ; cela est dû aux incendies, aux petites agricultures extensives et aux surpâturages observés dans la région.

Les pertes d'eau sont causées essentiellement par les écoulements rapides et l'évaporation.

La haute Seybouse est le bassin le plus dénudé en couverture végétale. Durant l'été, la végétation herbacée se réduit à presque rien.

La moyenne Seybouse couverte de forêts telliennes, le type de peuplement forestier est constitué essentiellement de Chêne liège et de Chêne zen.

Un développement de Chêne liège sur les sols calcaires et les grés est nettement remarqué. Le taux de boisement, est d'environ 40% dans le Bas Cherf. Dans le sous bassin de Bouhamedane, on observe une formation de forêt de Chêne liège zen sur les sols gréseux avec une grande surface d'olivier et d'Eucalyptus qui a servi à la lutte contre l'érosion de la cuvette du barrage de Bouhamedane. Le taux de couverture forestière est d'environ 20%.

Le sous bassin versant de Guelma ayant des caractéristiques végétales proches du bassin de Bouhamedane, car il est constitué essentiellement de forêt en Chêne liège zen sur les sols gréseux de la Mahouna. Le taux de couverture forestier est d'environ 25%.

Le sous bassin de Mellah constitué essentiellement de forêts de Chêne zen, d'Oliver sauvage qui a servi à la création de surface forestière d'oliviers. Tout ceci est érigé sur un sol argileux et marneux calcaire. Le taux de recouvrement moyen est d'environ 40%.

La basse Seybouse située dans la zone nord de la chaîne atlastique est couverte de forêt tellienne de type Chêne liège et Chêne zen (Adjissi, 2009)

2.6. L'odonatofaune du bassin versant de la Seybouse :

Une étude odonatologique a été réalisée durant deux années consécutives dans le bassin versant de la Seybouse, Trente-cinq espèces ont été enregistrées, dont *Calopteryx exul* et *Trithemis kirbyi*. La première, endémique du Maghreb, n'avait plus été observée en Algérie depuis plus d'un siècle et la population de l'Oued Seybouse représente la seule actuellement connue en Algérie. Une protection efficace de ce bassin hydrographique est donc nécessaire afin de conserver cette espèce emblématique, en forte régression dans l'ensemble du Maghreb et considérée « en danger » par l'UICN. *T. kirbyi*, espèce saharienne, a considérablement étendu son aire de répartition vers le nord (Khelifa et al, 2011)

2.7. Présentation du site d'étude :

L'étude a été réalisée dans trois mares, dont deux sont artificielles. Elles sont situées à 3 km au nord-ouest de la commune d'El -Fedjoudj, la wilaya de Guelma (36 ° 31 '54.30 "N, 7 ° 22'48.08" E). L'objet de la création de ces deux dernières est essentiellement l'irrigation. Les terrains, autour des sites sont dominés par des champs de blé. Les deux mares s'éloignent de la route N 80 par plus de 100m. L'eau des pluies se rassemble et s'écoule formant un petit ruisseau qui alimente en réalité ces deux mares. La troisième est la mare Messmassa.

2.7.1. Caractéristiques des mares :

➤ Beddoud 01 :

La mare est d'une superficie de 0.4 h et d'une profondeur qui ne dépasse pas les 02m.

La végétation émergente se limite au bord de la mare. Elle est hétérogène, dense dans certaines parties et clairsemée dans d'autres. Elle est composée essentiellement en *Typha angostifolia*, *Scirpus lacustris*, *Cyperus lonjus* et *Paspallum distichum*. La végétation terrestre est principalement herbacée dominé par *Dittrichia viscosa* et *Lythrum junceum*.

Nous avons remarqué la présence de plusieurs espèces d'odonates tels *Anax imperator* et *Anax. Parthenope* qui sont les deux grands prédateurs aquatiques dans ces deux mares, des anisoptères tels *Sympetrum fonscolombii*, *Crocothemis erytraea* *Trithemis annulata*, *Trithemis arteriosa* et *Orthetrum cancellatum*. Les zygoptères sont représentés principalement par *Ischnura elegans* ; *Erythromma lindenii*, *Enallagma deserti*, *Coenagrion puella* *Coenagrion scitulum* et *Sympecma fusca* (Figure 27)



Figure 27 : Photo de la mare Beddoud 01 prise par Hadjadji Sana (2012).

➤ **Beddoud 02 :**

Sa superficie est plus large que la première mare et sa profondeur dépasse 5m.

La végétation émergente se limite au bord de la partie nord. Elle est constituée essentiellement de *Typha angustifolia*. La végétation terrestre est composée des mêmes espèces que la première mare mais avec une proportion plus faible. Elle est éloignée des berges. Sur la partie septentrionale, poussent des oliviers. Les mêmes espèces des odonates fréquentent les deux mares (Figure 28)



Figure 28 : Photo de la mare Beddoud 02 prise par Hadjadji Sana (2012).

DESCRIPTION DU SITE D'ETUDE

- **Messmassa** : la troisième mare où nous avons étudié *S. meridionale* a une superficie de 0.1 ha et une altitude de 1010 m d'élévation. La végétation est constituée essentiellement de le *Sparganium* sp, *Ranunculus aquatilis*, *Phragmites australis*, *Juncus* sp et *P. distichum*. L'odonatofaune est dominé par *Anax imperator*, *Aax. parthenope*, *Aeshna mixta*, *Crocothemis erythraea*, *Sympetrum striolatum* et *Sympetrum sanguineum* (Figure 29)



Figure 29 : Photo de la mare Mesmassa prise par Amari Hichem (2014).

2.8. Climatologie

2.8.1. La température :

La température dépend de l'altitude, de la distance du littoral et de la topographie de la région. Malgré la situation de Guelma dans une cuvette, les écarts de température au cours de la journée sont très importants. En été, ils peuvent atteindre 15°.

Les variations mensuelles sont très marquantes, les hivers sont froids et les étés sont chauds.

Les mois les plus froids sont Janvier et février, Juillet et Aout sont les plus chauds.

Tableau 01. Températures mensuelles moyennes de la région de Guelma pendant la période 2012-2013.

Mois	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Juil	Aou	Sept	Oct	Nov	Déc
Temp moy Max(C°)	15.78	15.3	19.7	22.8	27.3	32.9	36.7	36.5	31	27.3	20.5	17.7
Temp moy Min(C°)	4.52	4.5	6.25	8.93	11.4	15.6	18.7	19.1	17	13.9	9.35	6.05
Temp moy (C°)	9.49	9.03	11.5	15.5	19.2	24.1	27.2	27.2	23.4	20.1	14.5	10.8

2.8.2. La pluviométrie :

Les précipitations sont régularisées par trois autres facteurs : l'altitude, la longitude (elles augmentent de l'ouest vers l'est) et la distance par rapport à la mer. Le mois de Janvier est le mois le plus arrosé.

Tableau 02. Précipitation mensuelle moyenne de la région de Guelma pendant la période 2012-2013

Mois	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Juil	Aou	Sept	Oct	Nov	Déc
Précipitation Tm (mm)	89	75.2	76	69.6	40.4	19.7	4	17.8	46.6	50.7	72.7	87.1

2.8.3. L'humidité :

L'humidité est presque invariable pendant l'année. Les moyennes mensuelles de l'humidité relative de l'air ne descendant guère au-dessous de 50%. La valeur minimale est observée le mois de Juillet et la valeur maximale est observée le mois de juin.

Tableau 03. Humidités mensuelles moyennes de la région de Guelma pendant la période 2012-2013

Mois	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Juil	Aou	Sept	Oct	Nov	Déc
Humidité Moy %	78.25	75.5	74.8	73.2	68.8	56	56	57.9	67.9	70.4	73.9	77

2.8.4. Les vents :

Les vents dominants à Guelma sont de direction nord –ouest pendant l’hiver et nord-est pendant l’été. Les vents du sud-est sont relativement fort fréquents notés surtout en Juin. Juillet et Août. Ils amènent le Sirocco.

Tableau 04 : les fréquences moyennes des vents de la région de Guelma pendant la période 2012-2013

Mois	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Juil	Aou	Sept	Oct	Nov	Déc
Fréquence Moyenne du vent (m/s)	1.7	1.97	1.97	1.96	2	1.84	1.87	1.84	1.71	1.6	1.35	1.67

2.8.5. Diagramme pluvio-thermique de Bagnouls et Gausson :

Pour l’élaboration du diagramme de Bagnouls et Gausson (1957). nous avons tenu compte des données climatiques bien précises qui sont les précipitations annuelles et les températures moyennes étalées sur plusieurs années de la station météorologique de Guelma.

Le but est de déterminer la période sèche et la période humide. Les courbes pluvio-thermiques Ainsi établies. nous ont permis de visualiser deux saisons distinctes :

Une saison sèche de mai à septembre. Une saison humide d’octobre à novembre (Figure 30)

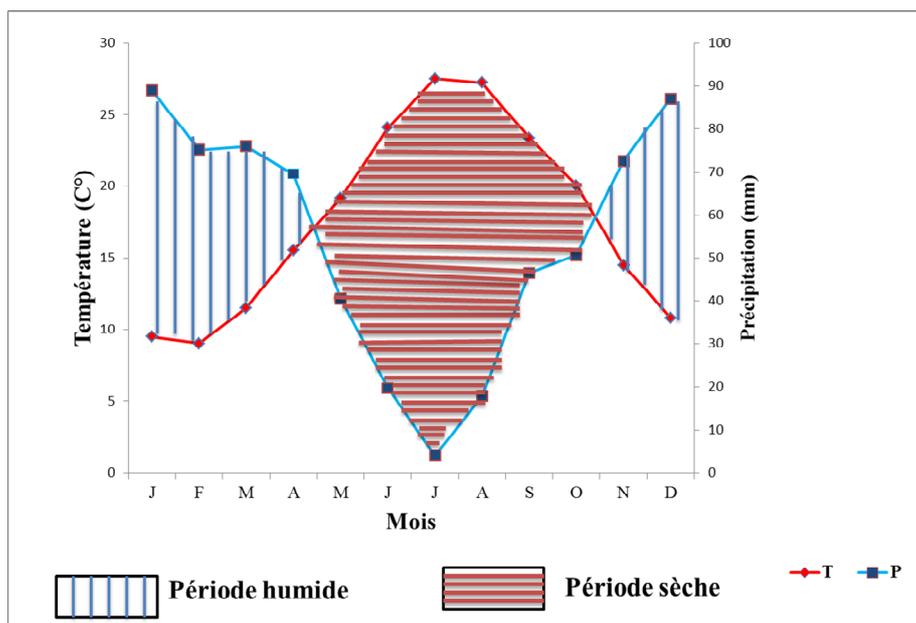


Figure 30 : Diagramme ombro-thermique de la région de Guelma

2.8.6. Climagramme d'Emberger :

Notre région d'étude se situe au Nord-Est algérien appartenant au bassin méditerranéen.

Selon Quesel (1978), cette région appartient au domaine méditerranéen, appelé aussi domaine méditerranéen Nord-africain. Pour le bassin méditerranéen, à partir d'un coefficient pluviométrique d'Emberger [indice d'aridité perfectionné par la prise en compte de l'amplitude thermique annuelle], Emberger a classé toutes les stations météorologiques suivant deux coordonnées : d'une part les valeurs de ce coefficient et d'autre part la moyenne des températures du mois le plus froid (EMBERGER, 1930, 1955), et montre que le bassin méditerranéen dans son ensemble peut être subdivisé en cinq étages bioclimatiques : aride, semi-aride, sub-humide, humide et per-humide :

- Aride (**P** compris entre **100** et **400** mm)
- Semi-aride (**P** entre **400** et **600** mm)
- -Sub-humide (**P** entre **600** et **800** mm)
- -Humide (**P** entre **800** et **1200** mm)
- -Per-humide (**P** >**1200** mm) (Quezel, 2000).

Emberger a réalisé un climagramme où l'on retrouve l'ensemble de ces étages associés chacun à la température moyenne minimale du mois le plus froid et le coefficient pluviométrique correspondant. Ce climagramme permet de caractériser le climat d'une région et de la classer dans un étage bioclimatique.

Selon Emberger (1936), l'étage bioclimatique correspond à l'étage de végétation et les diverses structures de végétation qui correspondent à des critères écologiques spécifiques, notamment en fonction des étages altitudinaux de végétation et de types bioclimatiques (Quezel et *al.*, 1990), peuvent être représentés sur le climagramme (Quezel, 2000).

- **Calcul du quotient pluviométrique d'EMBERGER (Tableau 05, Figure 31)**

Le calcul du quotient pluviométrique "Q" d'EMBERGER est nécessaire pour déterminer

l'étage bioclimatique de chaque région. Pour cela nous prenons en considération les paramètres ci-dessous :

P : Précipitations annuelles en mm ;

DESCRIPTION DU SITE D'ETUDE

M : Moyenne des maxima du mois le plus chaud en degré de Kelvin (°K) ;

m : Moyenne des minima du mois le plus froid en degré de Kelvin (°K).

La formule utilisée pour le calcul est la suivante :

$$Q = \frac{P \cdot 2000}{M^2 - m^2} = \mathbf{61.16}$$

Tableau 05. Les résultats du quotient pluvio -thermique d'Emerger .

Station	M(k)	m(k)	P (mm)	Q	Période
Guelma	39.6+273	2.5+273	662.6	61.16	2002-2013

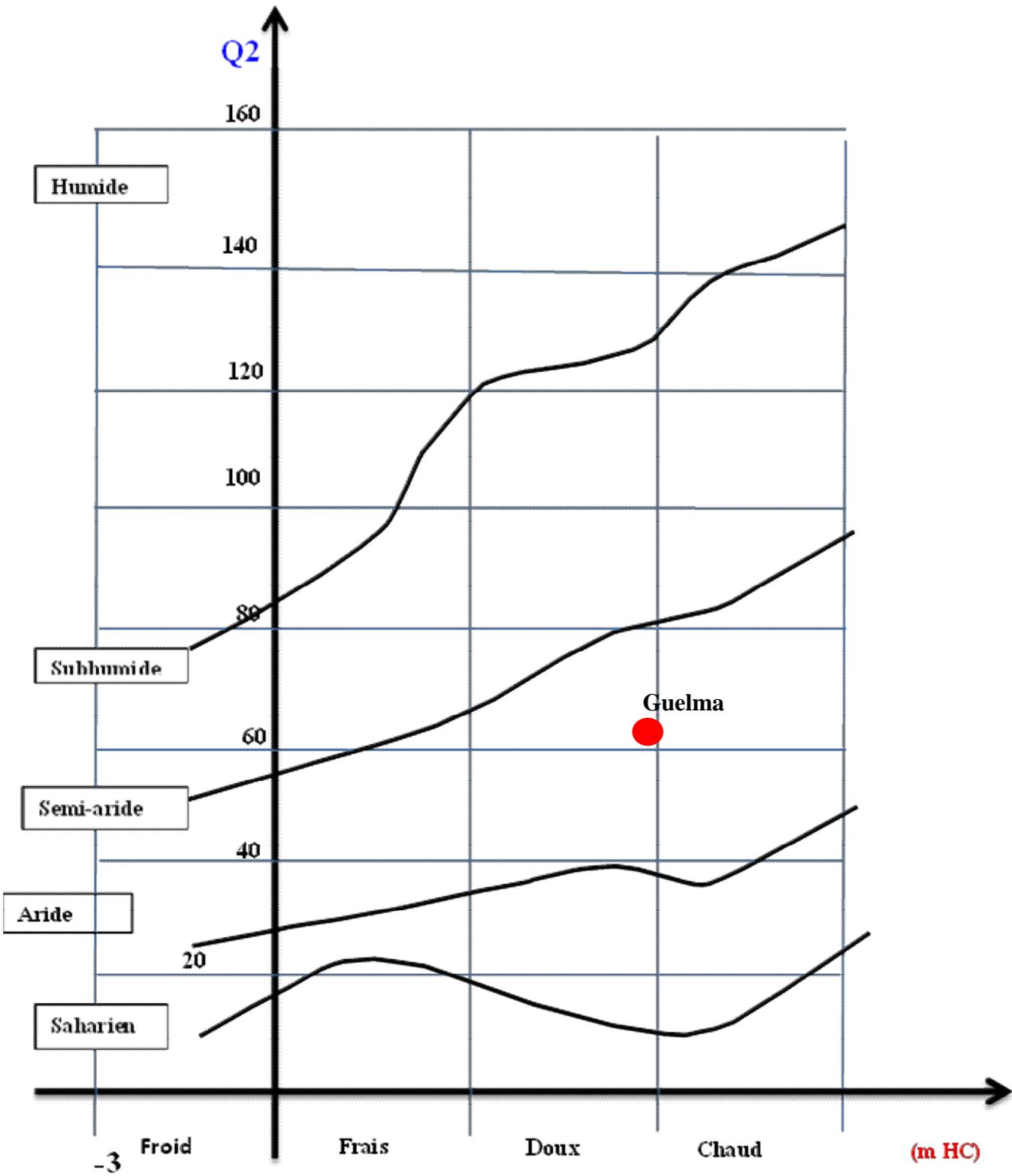


Figure 31. Situation de la wilaya de Guelma dans le climmagrame d'Emberger.

Chapitre 03 :
Matériel et Méthodes
D'étude



3.1. Description du modèle biologique :

Le genre *Sympetrum* est reconnu depuis 1833 par Newman. Il contient environ 60 espèces et il existe à travers tous les continents en exception de l'Australie (Nedhan, 2000, Walker, 1975).

Le genre contient un nombre limité d'espèces tropicales (07 espèces endémiques de l'Afrique du sud et de l'Afrique centrale et une espèce du sub-sahara africain. La plupart des espèces de ce genre se concentre dans le Holarctique (13 espèces en Amérique du Nord et près de 40 espèces en Europe et en Asie (Pilgrim, 2012).

3.1.1. Caractéristiques du genre:

C'est un libellulidées de petite taille à coloration rougeâtre (à l'exception d'une espèce noire) quelques marques noires variables mais généralement au moins quelques lignes aux sutures thoraciques, aux pattes et sur l'abdomen. La base de l'aile postérieure est hyaline ambre ou jaune. Les ailes antérieures ont une nervation caractéristique : $6\frac{1}{2}$ - $8\frac{1}{2}$ nervures anti nodales, champs discoïdal composé de trois rangées de cellules à la base se rétrécissant en direction de la bordure de l'aile, le triangle et sub-triangle à nervures transverses généralement composés de 2 et 03 cellules respectivement, le nombre surmontée d'une rangées de cellules. C'est un genre riche en espèces souvent communes, certaines s'identifient sans difficulté.

3.1.2. *Sympetrum foscolombii* : le Sympetrum à nervure rouge

3.1.2.1. La Larve et l'exuvie : C'est une larve avec une coloration jaunâtre, brunâtre ou grisâtre qu'on trouve chez les larves de presque de toutes les libellules. Cette espèce ajoute des nuances roussâtres assez prononcées. Certaines des exuvies sont rubigineuses ou presque orange. Deux bandes noirâtres sur les deux cotés de la ligne médiane de l'abdomen peuvent être faibles ou très marquées ou subdivisées en taches. Habituellement les taches s'étendent du sixième segment au dixième segment se rétrécissent en direction caudale et se terminent de façon abrupte au bord du cinquième segment. Sa longueur est de 15 à 20 mm. Le rapport entre les longueurs des épines latérales du segment 8 et du segment lui-même est de 1 : 6 à 1 : 8.7. Les épines du segment 09 atteignent la base de la pyramide anale. On ne trouve pas des épines dorsales, les cerques mesurent moins de la moitié de la longueur des paraprotectes (Figure 32). Notons une absence des soies (peignes) au niveau des bords postérieurs (Heidemann , 2002).

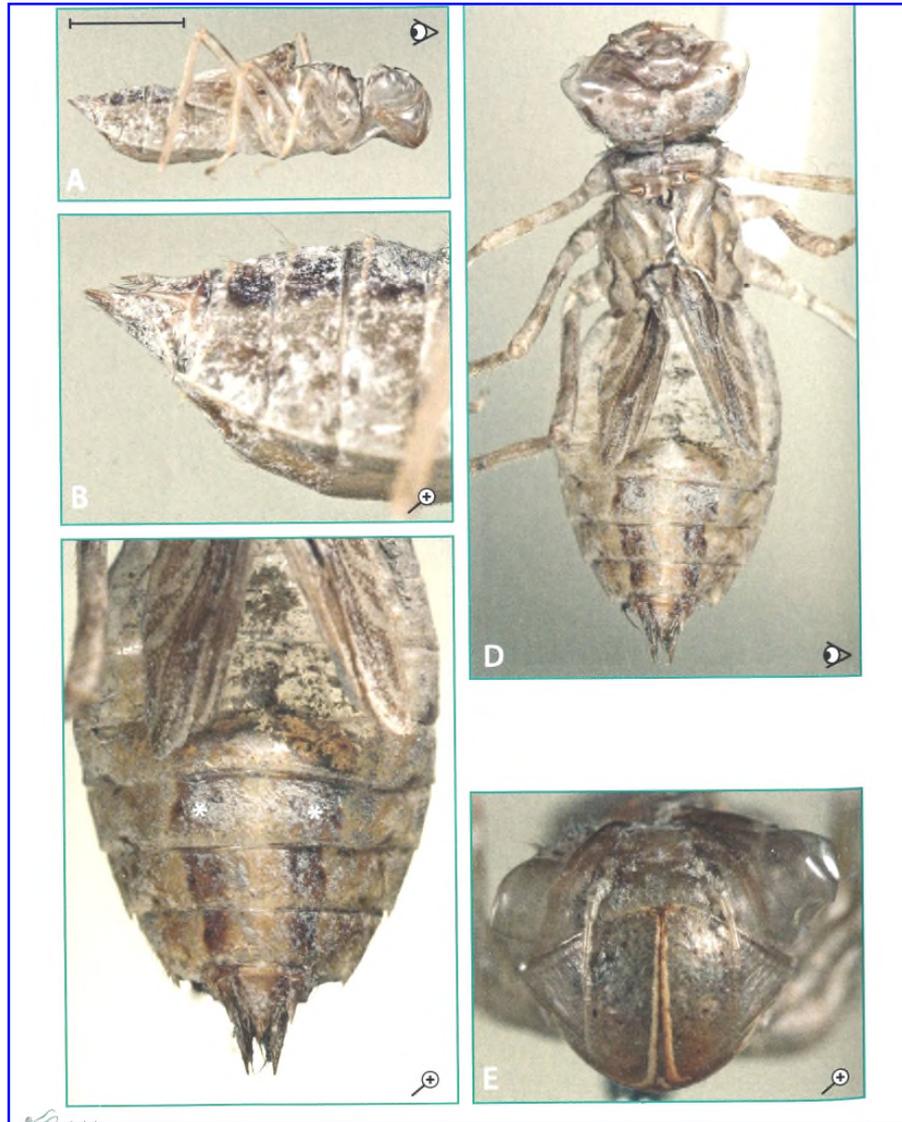


Figure 32 : Exuvie de *Sympetrum fonscolombi* : A : vue latérale, B : Extrémité de l'abdomen, C : Vue dorsale approche montrant les deux striées noires, D : Vue dorsale complet, E : vue frontale de la tête montrant les grandes yeux (Heckman, 2006).

3.1.2.2. L'adulte :

La coloration voyante du mâle et son comportement actif diffèrent cette espèce de ces congénères, plus calmes. Les études génétiques suggèrent que cette espèce n'appartient pas au genre *Sympetrum*. Migrateur au long court, un *Sympetrum* rouge brillant, au vol rapide est l'un des plus grands *Sympetrum*. Les caractères suivants peuvent s'observer aux jumelles (Figure 33) :

- Nervures principales jaunes à la base des ailes, devenant rouge vif chez les mâles matures mais restant jaunes chez les femelles (l'étendue et l'intensité de cette coloration sont caractéristiques mais d'autres *Sympetrum* peuvent aussi avoir des nervures claires ou rougeâtres). La base de l'aile postérieure à coloration jaune, plus étendue que chez *Sympetrum sanguineum* mais moins que *S. flaveolum*. La partie inférieure des yeux gris-

bleu, pas jaune ou verte. Les ptérostigmas sont relativement clairs bordés d'une épaisse nervure noire, ce qui les rend très visible. Le côté de thorax du mâle mature teinté de bleu sous la base des ailes.

- La face du mâle mature rouge vif contrastant avec des côtés blanchâtres, est souvent confondue avec *Crocothemis erythraea* à cause de la coloration des yeux, des taches alaires basales jaunes, de la teinte rouge et du comportement actif (Figure 33), mais le *Crocothemis* a un abdomen nettement plus large et n'a de noir ni sur la face, ni sur les pattes (Dijkstra, 2006).

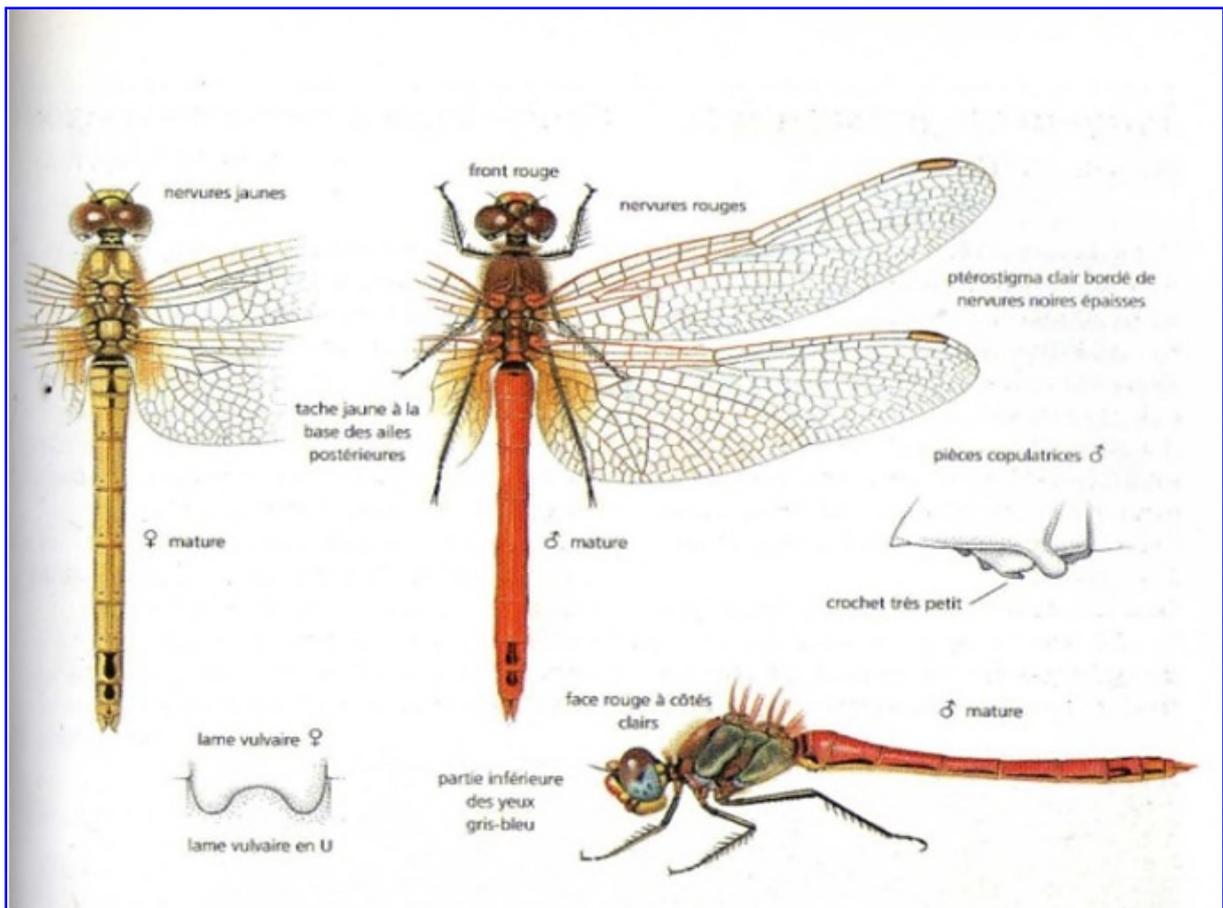


Figure 33 : Image descriptive d'un adulte de *S. fonscolombii* (mâle et femelle) (Dijkstra, 2006).

3.1.3. *Sympetrum meridionale* :

3.1.3.1. La larve et l'exuvie :

L'exuvie est brun jaunâtre, brun grisâtre ou brun noirâtre, sans dessin prononcé. Entre les fourreaux alaires, une zone transparente est le plus souvent bien marquée. Comme chez *S.vulgatum* et *S. striolatum*, le contraste entre la zone transparente et le reste de l'abdomen peuvent être soulignés par deux tâches sombres sur le segment 06.

Les bords postérieurs de sternites 07 et 08 : 08 presque toujours avec un « peigne » de soie bien développé ; sur le 07 le « peigne » peut être présent ou absent. Il est entièrement absent du sternite 7 et il est développé sur le sternite 8. On peut exclure une confusion avec *S. striolatum*.

Les cerques ont à peine la moitié de la longueur des paraprotectes (rapport 0.4 :1 à 0.5 :1).

La série des épines dorsales commence par les segments abdominaux 04 et 05 et finit par les segments 7 ou 8. Les épines sont de grandeur variable.

Le rapport entre les longueurs des épines latérales du segment 08 et du segment lui-même est de 1 : 2 à 2 :3.5.S. Les épines dépassent le rapport 1 : 3.5, et on peut exclure une confusion avec *S. sanguineum*. En moyenne, les épines latérales du segment 09 sont plus étroites et moins courbées que chez *S. striolatum* et *S. sanguineum* (Figure 34) (Heidemann ,2002).



Figure 34 : Vue dorsale de la larve de *Sympetrum meridionale* [08]

3.1.3.1. L'adulte : Cette espèce est reconnue dans la plupart des régions de Nord Africaine et Européennes à la faible étendue de ses marques noires.

- On peut distinguer le noir à la base du front si étroit qu'il est dissimulé par le vertex
- Les bandes noires soulignant les sutures thoraciques sont très fines, plus visibles près de la base des ailes ou elles forment deux petits traits obliques.
- Habituellement pas ou peu de noir sur S 8 –S 9
- Les pattes sont essentiellement jaunes plutôt que noires (Figure 35) (Dijkstra, 2006).

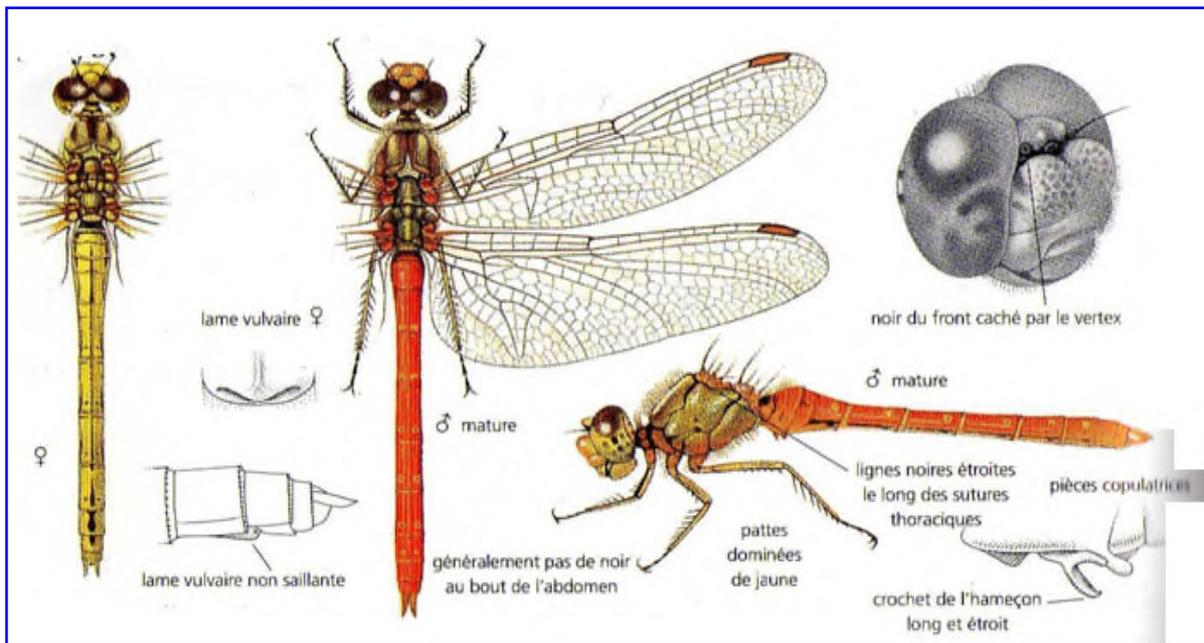


Figure 35 : Image descriptive d'un adulte de *S. meridionale* (mâle+ femelle). (Dijkstra, 2006)

3.2. Méthodes de travail :

3.2.1. Capture, marquage et recapture (*S. fonscolombii*).

➤ **Sur terrain :**

Pendant cette étude qui a été réalisée durant un mois à savoir du 09-09-2012 au 09-10-2012, une méthode de capture-marquage-recapture a été effectuée quotidiennement lors de la période d'activité de l'espèce (entre 09:00 et 16:00). La collecte et le marquage des individus se font le long d'une ceinture cercle de plus de 10 m de largeur autour de la mare. Les adultes ont été capturés et marqués sur l'aile postérieure par un code alphanumérique en utilisant un marqueur permanent (Eddingpaint marker 780). 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. Nous avons également noté le sexe de chaque individu. Lors de la recapture des individus marqués, le code et le sexe ont été aussi notés.

➤ **Les analyses statistiques :**

Les données de capture-marquage-recapture ont été utilisées pour estimer la probabilité de recapture et de survie. Les analyses statistiques effectués à l'aide de RMark (package R Laake 2013) a permis d'obtenir un classement des modèles de probabilité de survie et de recapture. Le modèle Cormack-Jolly-Seber (CJS) a été utilisé pour estimer les probabilités de survie (Φ) et de recapture (p). La survie est la probabilité de survivre d'une occasion i à $i+1$; tandis que la recapture est la probabilité de rencontrer un individu marqué à condition d'être en vie et dans l'échantillon. Une matrice de présence-absence a été conçue en utilisant une série binaire de '0' et '1' qui représentant 'non-détection' et 'détection', respectivement. Par exemple, une série de recapture de '1011' veut dire que l'individu a été marqué et relâché au jour 1, pas recapturé au jour 2 et recapturé au jour 3 et 4.

3.2.3. Le pattern de l'émergence:

S. fonscolombii a été étudié pendant la saison de 2013, *S. meridionale* a été étudié en 2016. Des visites quotidiennes ont commencé le 20 mai pour les deux espèces. Nous avons constaté la fin de la saison d'émergence quand aucune exuvie ou teneral ont été trouvée après 10 visites consécutives. Les exuvies ont été collectées l'après midi (à 04 :00 pm) en effectuant une recherche intensive dans la végétation de la berge et dans d'autres supports probables, à travers un transect de 60 m. Pour obtenir une estimation exhaustive du pattern temporelle d'émergence nous avons collecté toutes les exuvies et essayé de ne laisser aucune le long du transect.

Au laboratoire, nous avons mesuré la longueur du corps (du haut de la tête jusqu' à la pointe de la pyramide anale) avec un pied à coulisse numérique au 0.01 millimètre près. Cependant, les exuvies cassées ou fragmentées n'ont pas été mesurées et par conséquent, n'ont pas été incluses dans les analyses statistiques liées à la taille du corps. Le sexe des individus est déterminé après chaque mesure.

Nous avons choisi deux paramètres environnementaux pour caractériser le micro- habitat qui est : la hauteur de l'exuvie (H_e), H_e , est la distance verticale entre la surface de l'eau et la pointe de la pyramide anale de l'exuvie. Celle ci mesurée avec un décimètre au centimètre près et la hauteur de support (H_s). Ces deux paramètres sont très importants pour une très bonne compréhension de la stratification verticale.

Remarque : les exuvies trouvées sur le 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 du micro-habitat. Le premier jour de l'émergence a été considéré comme le jour 1 pour chaque espèce.

Nous avons calculé le EM50 où le nombre de jours quand la moitié (50%) de la population a émergé.

➤ **Les analyses statistiques :**

Toutes les analyses ont été réalisées avec R3.3.2 (R Development Core Team, 2017). La comparaison de la proportion des male par rapport à celle des femelles (sexe ratio) a été analysée en utilisant le test Chi-deux. Des analyses d'ANOVA à deux critères ont été menées afin de mettre en évidence des dimorphismes sexuels potentiels pour la longueur du corps et de l'aile en utilisant l'espèce et le sexe comme facteurs fixes. Le pattern saisonnier de la taille corporelle a été évalué chez les deux espèces avec des régressions linéaires multiples en utilisant la date (julian date), l'espèce et le sexe comme variables explicatives (facteurs fixes) et la longueur du corps et de l'aile comme variables de réponse. Pour étudier les facteurs qui affectent la stratification verticale des exuvies, nous avons évalué la corrélation d' H_e (variable de réponse) avec H_s , la taille corporelle et le sexe (variables explicatives), des régressions linéaires multiples ont été réalisées en tenant en compte des interactions potentielles entre les variables.

3.2.2. Le comportement reproducteur :

➤ **Sur terrain :**

Nous avons réalisé des sorties quotidiennes au niveau de la mare Beddoud 02, de 08 :30 à 16 :00 , soit durant l'activité des adultes.

Tout d'abord, en arrivant sur le site, nous avons noté l'heure de l'arrivée du premier individu reproducteur (mâles et femelles) sur le site puis la première copulation, puis on a estimé l'épisode entière du comportement reproducteur (la copulation, et la ponte) à la seconde près à l'aide d'un chronomètre. Certains paramètres ont été notés pendant le suivi, tel que le nombre de fois que la femelle touche l'eau avec l'extrémité de son abdomen durant l'oviposition (appelé en anglais : dips [Koch, 2005]), la durée de ponte (durée en second entre la première et la dernière dip), la hauteur de l'oviposition et le dérangement des autres mâles (faible, moyen et fort).

➤ **Analyses statistiques**

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. Nous avons effectué une Manova pour déterminer l'influence de dérangement sur la ponte (nombre de dips, hauteur de dips et durée de ponte).

3.2.3. Développement embryonnaire chez *Sympetrum meridionale* :

Nous avons capturé 36 femelles après copulation et induit artificiellement la ponte des œufs dans des flacons en plastique avec de l'eau (Khelifa et al. 2012). Quelques heures plus tard le nombre d'œufs a été compté. La longueur et largeur de vingt œufs de chaque ponte ont été mesurées à l'aide du logiciel « ImageJ ». Premièrement nous avons placé les œufs sur un papier millimétrique d'une façon qui nous permet de prendre une photo claire. À l'aide du logiciel la mensuration sera facile sur la photo en prenant notre millimètre comme référence pour le logiciel. Chaque ponte a été placée dans un flacon dans des conditions de lumière naturelle. L'eau était renouvelée trois fois par semaine avant l'éclosion et chaque jour après l'éclosion (Figure 36).

Les flacons ont été vérifiés chaque jour en vérifiant les œufs éclos. Les pro larves ont été isolées du flacon d'origine et placées dans d'autres nouveaux. Ils ont été comptés puis transférés à un autre site dans le cadre d'une autre étude. L'éclosion des œufs a été considérée terminée quand aucun, larve a été trouvée après 10 jours consécutifs de vérification.

➤ **Analyses statistiques :**

One-Sample Test (*P-value*) a été utilisé pour déterminer s'il y a une variation intra spécifique en grandeur de ponte, longueur et largeur des œufs.

Pearson corrélation a été utilisé pour vérifier les différentes relations entre grandeur de ponte, taille des œufs et tailles des femelles.

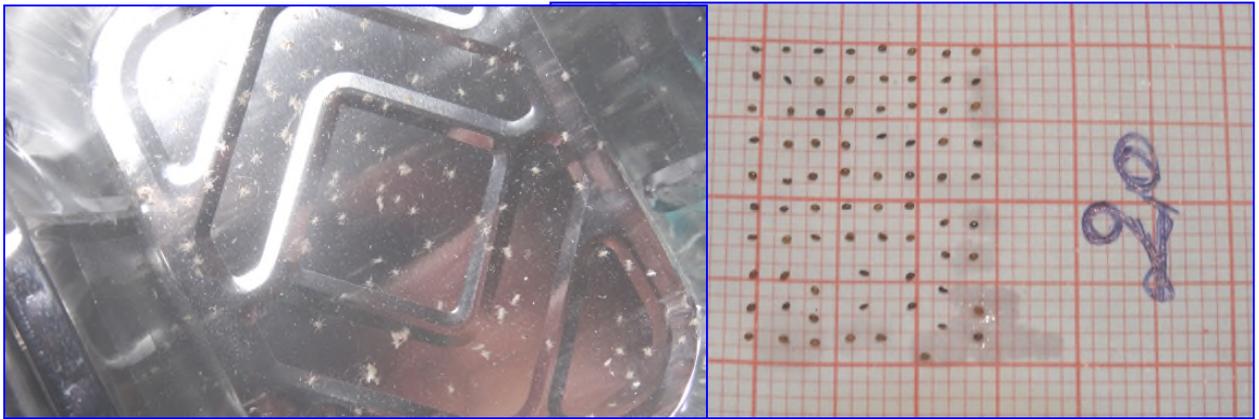


Figure 36 : Œufs (à droite) et larves (à gauche) de *S.meridionale* au laboratoire (Photo prise par Hadjadji Sana 2014)

Résultats et Discussion



4.1. Marquage et recapture (*Sympetrum fonscolombii*):

4.1.1. Distribution des individus marqués :

Pendant cette étude qui a commencé le 09-09-2012 et s'est déroulée jusqu' au 09-10-2012, 124 individus de *S. fonscolombii* ont été marqués avec un total 102 individu mâles soit 82% et 21 individus femelles soit 18% (Figure 37).

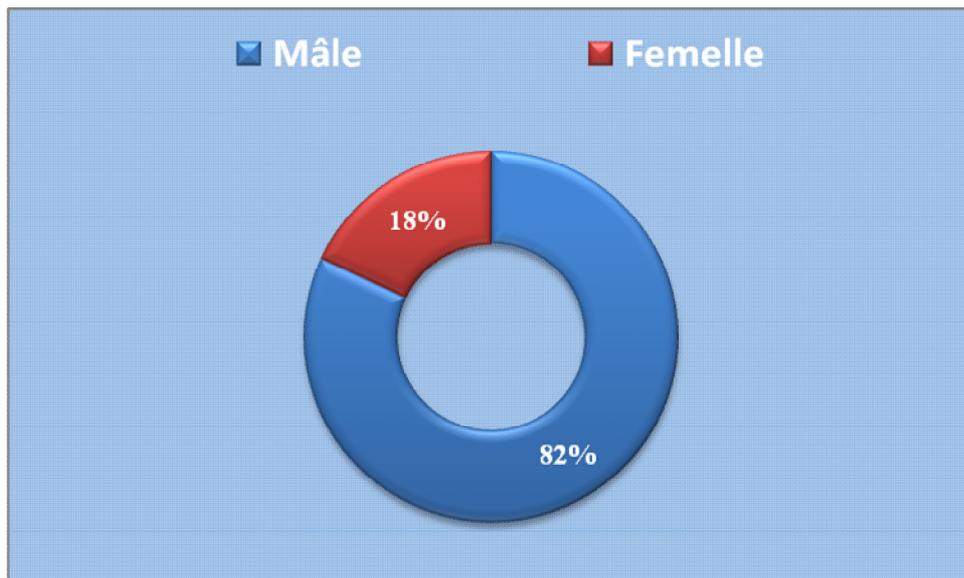


Figure 37 : Distribution des individus marqués pendant la durée d'étude.

4.1.2. Changement d'effectif des individus marqués.

Figure 38 montre que l'abondance des individus marqués augmente et marque un premier léger pic avec 18 individus au début de la saison ; puis le nombre se réduit pendant six jours. Le véritable pic a été enregistré le 18.09.2012 avec 24 individus capturés et marqués. Pendant le reste de la saison le nombre a fluctué entre 5 et 15 individus.

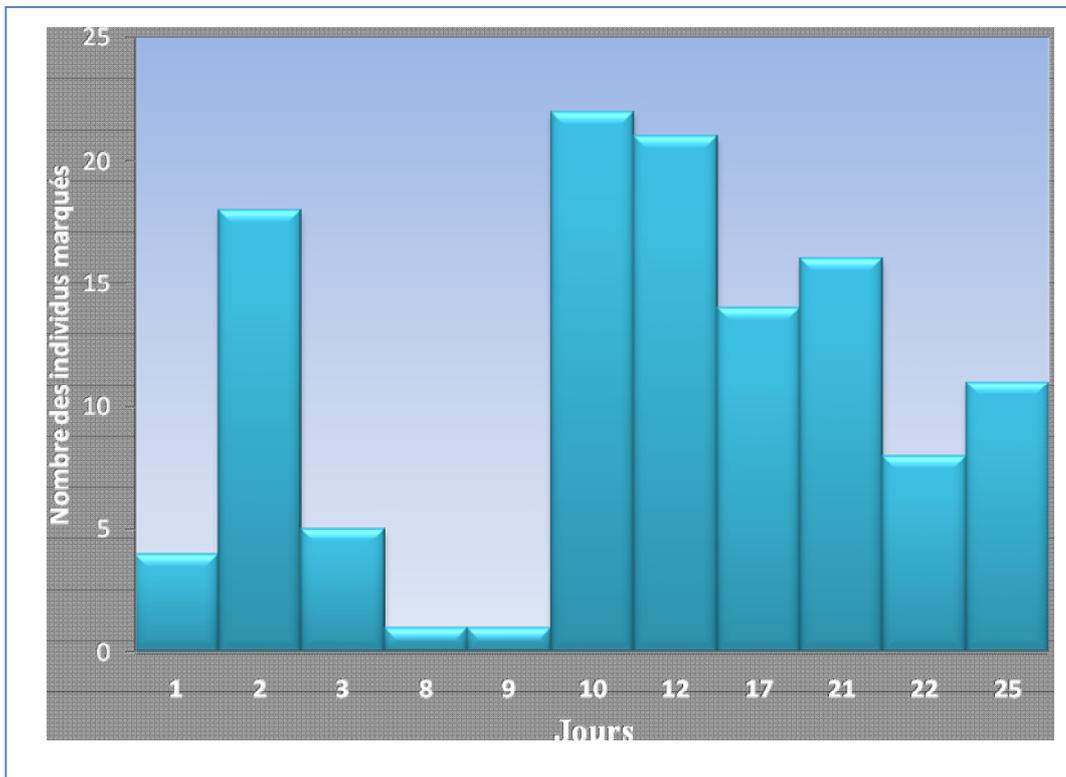


Figure 38 : Nombre d'individus marqués pendant la durée d'étude

4.1.3. Changement d'effectif des individus marqués des deux sexes :

Les mâles et les femelles ont une distribution temporelle similaire. Cependant, les mâles apparaissent avant les femelles (avec 4 individus). La différence des effectifs entre les mâles et les femelles (les mâles étaient dominants) était remarquable et peut expliquer certaines différences dans le pattern de l'abondance, notamment l'absence des femelles durant plusieurs jours (Figure 39).

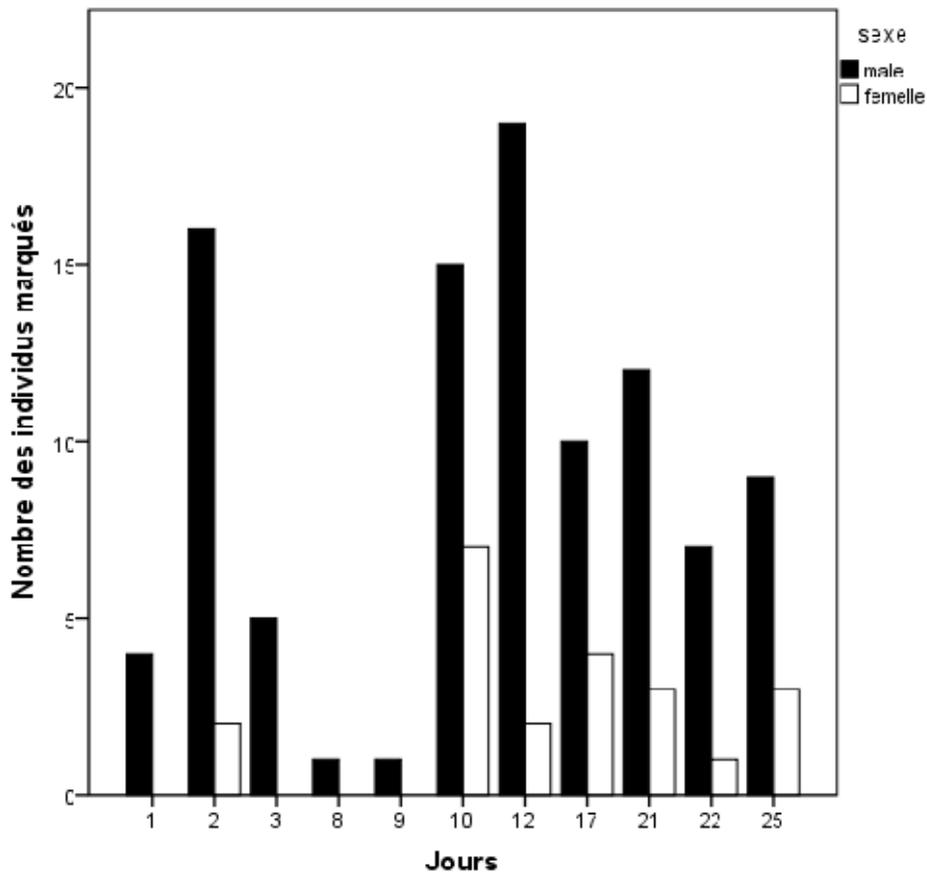


Figure 39 : Changement d'effectif des individus marqués des deux sexes pendant la durée d'étude

4.1.4. Changement d'effectif des individus recapturés :

Parmi 124 individus marqués seulement 29 individus ont été recapturés. Une augmentation aux effectifs des individus marqués au début de la saison où ils marquent un pic le 23.09.2012, puis ils diminuent jusqu'à la fin de la saison montrant brusquement un léger pic. Les mâles ont été plus recapturés que les femelles (Figure 40)

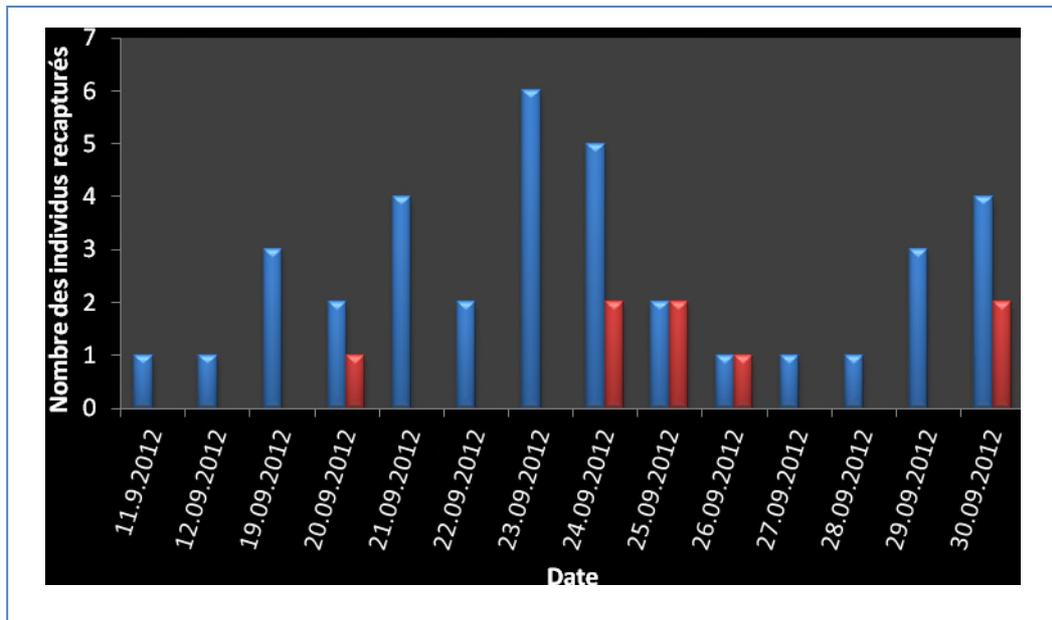


Figure 40: Changement d'effectif des individus recapturés pendant la durée d'étude

4.1.5. La longévité :

La longévité apparente, ou le nombre de jours entre la première et dernière observation d'un individu marqué des individus de *S.fonscolombii* varie entre 4 et 21 jours. La longévité maximale était de 21 jours enregistrés chez un mâle (Figure 41).

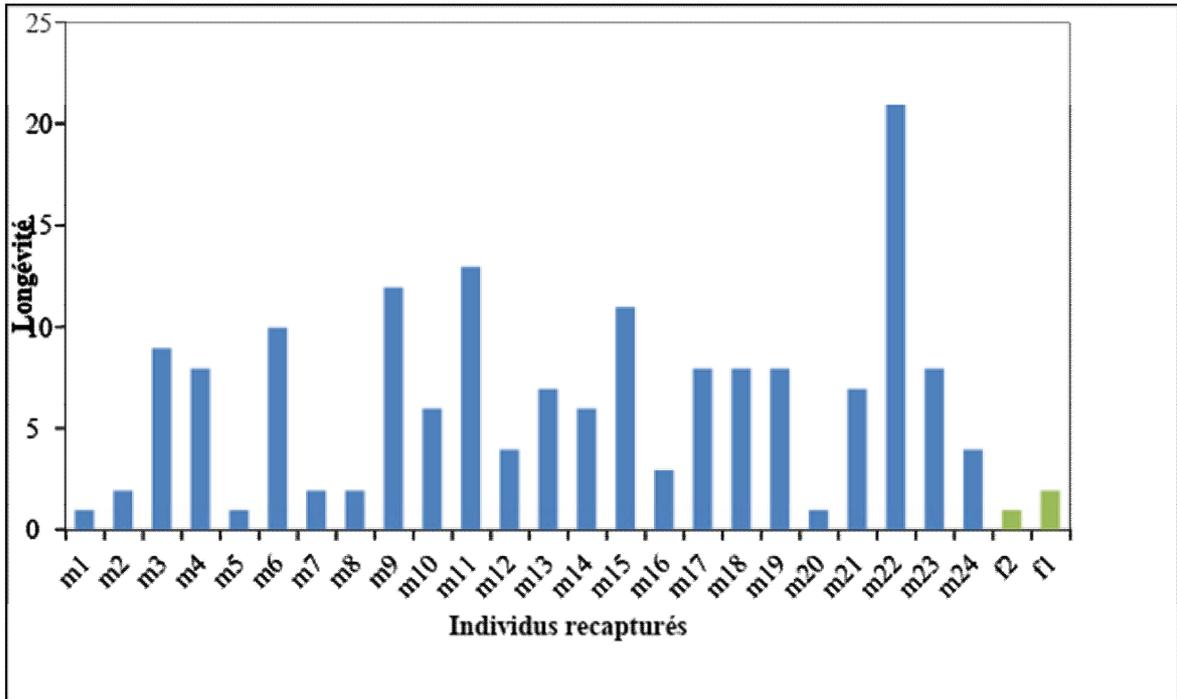


Figure 41 : La longévité des individus de *Sympetrum fonscolombii*.

4.1.6. Analyse avec Mark Software des données de capture-marquage et recapture :

Le Tableau 06 présente le classement des modèles Cormack–Jolly–Seber pour la survie (ϕ) et la détectabilité du *Sympetrum fonscolombii* (p). Le résultat pour le ‘model selection’ des individus matures indique que le meilleur modèle pour expliquer la variabilité des données est Phi (ϕ). Ce modèle suppose que les deux probabilités de survie et de recapture sont constantes. Ce modèle est hautement supporté ($\Delta QAICc > 4.5$ par rapport aux autres modèles (tableau 07)). Pour ce modèle le taux moyen journalier de survie est similaire pour les deux sexes et il est estimé à 0.881 ± 0.029 et le taux de recapture à 0.074 ± 0.016 .

Tableau 06: Probabilité de recapture et survie des deux sexes.

Parametres	Estimate	SE	lower	Upper
Phi	0.8815322	0.0296656	0.8100381	0.9284941
P	0.0739254	0.0167250	0.0471228	0.1141465

Tableau 07: Le classement des modèles Cormack–Jolly–Seber pour la survie et la détectabilité.

Model	ALCc	Delta ALCc	ALC weighth	Model likelihood	No.Par	Deviance
[Phi (p0)]	342.0402	0.0000	0.4886	1.0000	2	185.7496
[Phi(g) p0]	343.6991	1.6589	0.21317	0.4363	3	185.3241
[Phi (p)(g)]	344.0666	2.0264	0.17739	0.3631	3	185.6916
[Phi (g)p(g)]	344.9961	2.9559	0.11145	0.2281	4	184.5072
[Phi (p)(t)]	350.5015	8.4613	0.00711	0.0146	19	154.3100
[Phi (g)p(t)]	352.7770	10.7368	0.00228	0.0047	20	153.9030
[Phi (t)p0]	370.2505	28.2103	0.00000	0.0000	19	174.0590
[Phi (t)p(g)]	372.9010	30.8608	0.00000	0.0000	20	174.0271
[Phi (t)p(t)]	373.9442	31.9040	0.00000	0.0000	35	129.0342
[Phi (p)(g*t)]	383.2912	41.2510	0.00000	0.0000	36	134.8658
[Phi (g)p(g*t)]	386.5724	44.5322	0.00000	0.0000	37	134.5670
[Phi (g*t)p0]	413.7570	71.7168	0.00000	0.0000	36	165.3316
[Phi (g*t)p(g)]	417.3237	75.2835	0.00000	0.0000	37	165.3183
[Phi (t)p(g*t)]	422.8963	80.8561	0.00000	0.0000	52	108.0507
[Phi (g*t)p(g*t)]	436.5858	94.5456	0.00000	0.0000	52	121.7403
[Phi (g*t)p(t)]	482.5431	140.5029	0.00000	0.0000	64	100.8725

4.2. Scan et sex- ratio chez *Sympetrum fonscolombii* :

Le scan a été réalisé pendant chaque heure notant le premier individu, le nombre des mâles, des femelles et des couples existants au niveau du site de reproduction (au niveau de la mare). Les mâles matures et les couples étaient les premiers qui apparaissent au niveau du site et ils ne sont jamais trouvés avant 9 :00 h. Les femelles sont rarement observées toutes seules et elles n'ont jamais été apparues avant les mâles et les couples ces derniers atteignent leurs pics à 11 :00 du matin mais l'effectifs des mâles reste toujours le plus élevé. Puis on remarque une chute des l'effectif des deux groupes jusqu'à 16 :00 où ils sont presque disparus ne dépassant pas un couple et un individu (Figure 42).

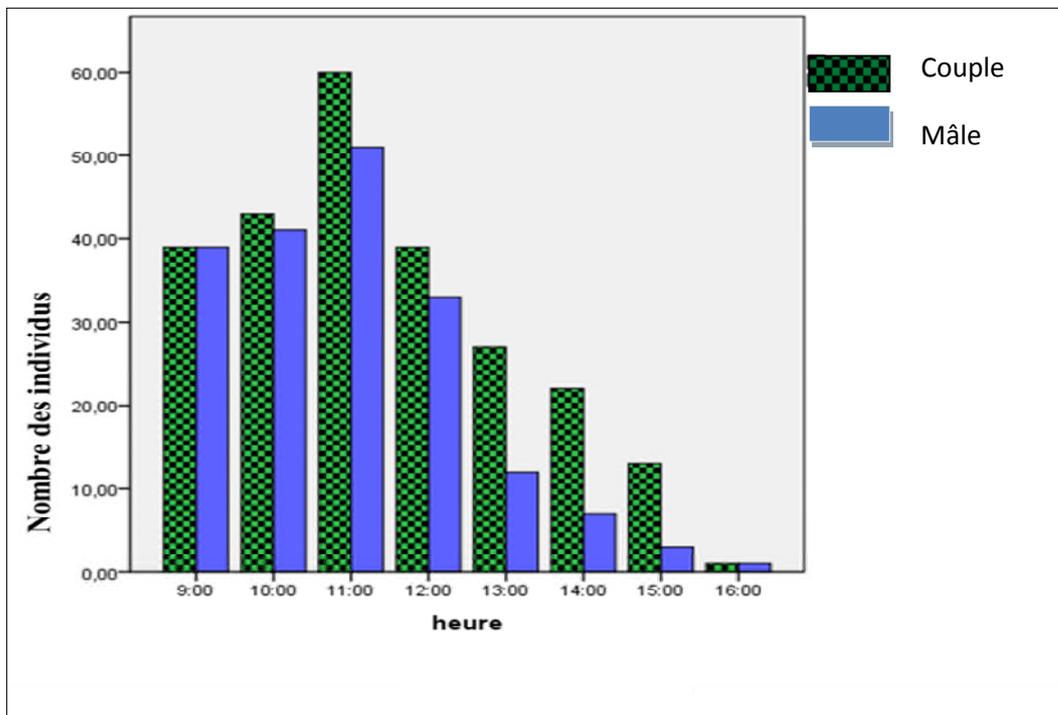


Figure 42: Le changement d'effectifs des couples et des mâles pendant toute la journée.

Le sex-ratio des adultes est significativement biaisé vers les mâles (χ^2 -test: 34, 667, df : 15, $P = 0.003$), atteignant 98% pour les mâles et 2% pour les femelles. Le nombre des couples et

des mâles était beaucoup plus élevé dans la matinée qu'en après midi. Ceci montre que la majorité des pontes ont été achevés pendant la matinée et que les mâles occupent l'habitat de reproduction durant toute la journée alors que les femelles solitaires ne se montraient que rarement (Figure 43).

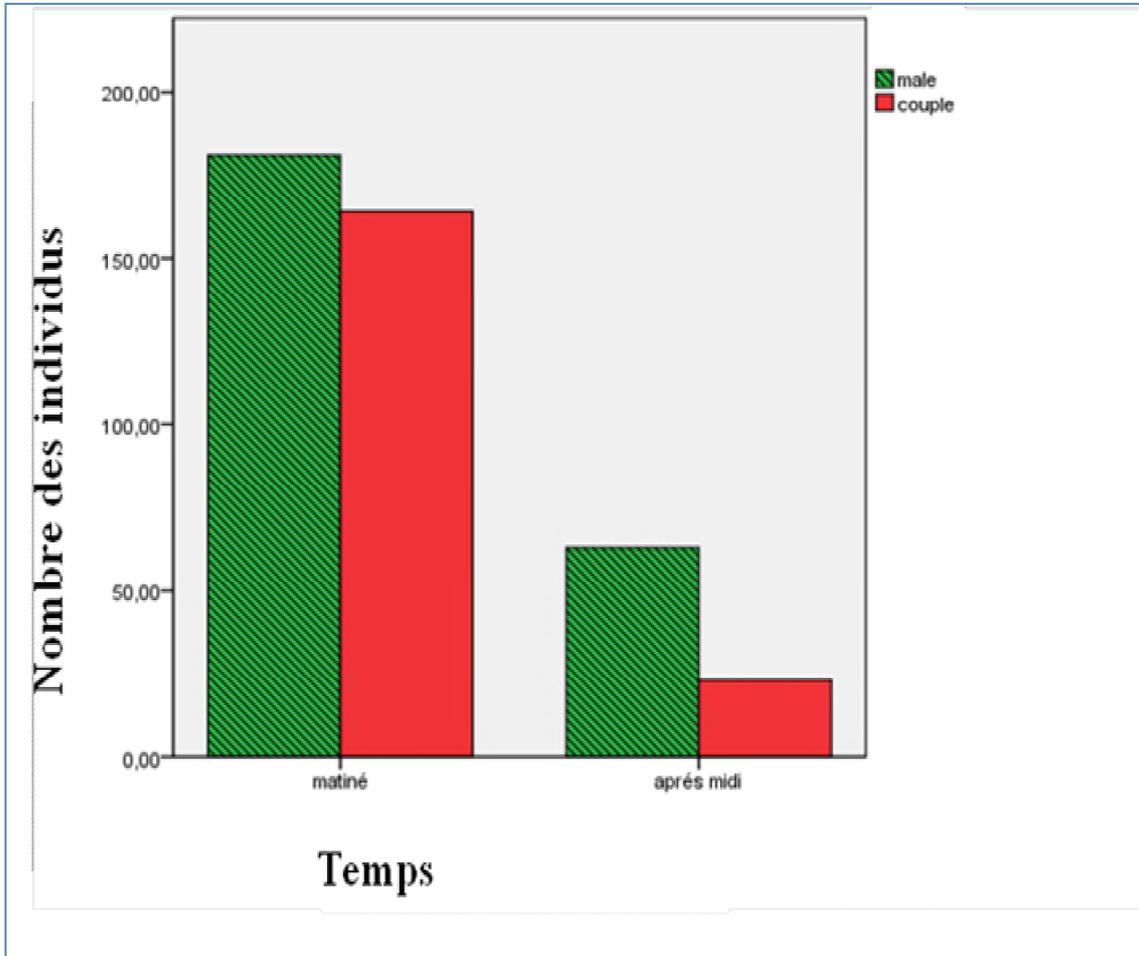


Figure 43 : La distribution du nombre de mâles et des couples pendant la matinée et à l'après midi (09:00-12:00) et à l'après midi (12:01-16:00).

RESULTATS ET DISCUSSION

Le changement des effectifs pendant la saison de reproduction ont montré deux pics très intéressants. Le premier est celui des couples qui a été enregistré après 6 jours du début de l'étude (16/09/2012) avec un nombre qui dépasse les 40 couples. Le second est celui des mâles où il a été enregistré après 16 jours (28/09/2012) avec un effectif qui approche les 60 individus. Les femelles sont toujours rarement observées pendant toute la saison. A part ces deux pics l'abondance de l'espèce fluctue entre les vingtaines des couples et des mâles (Figure 44).

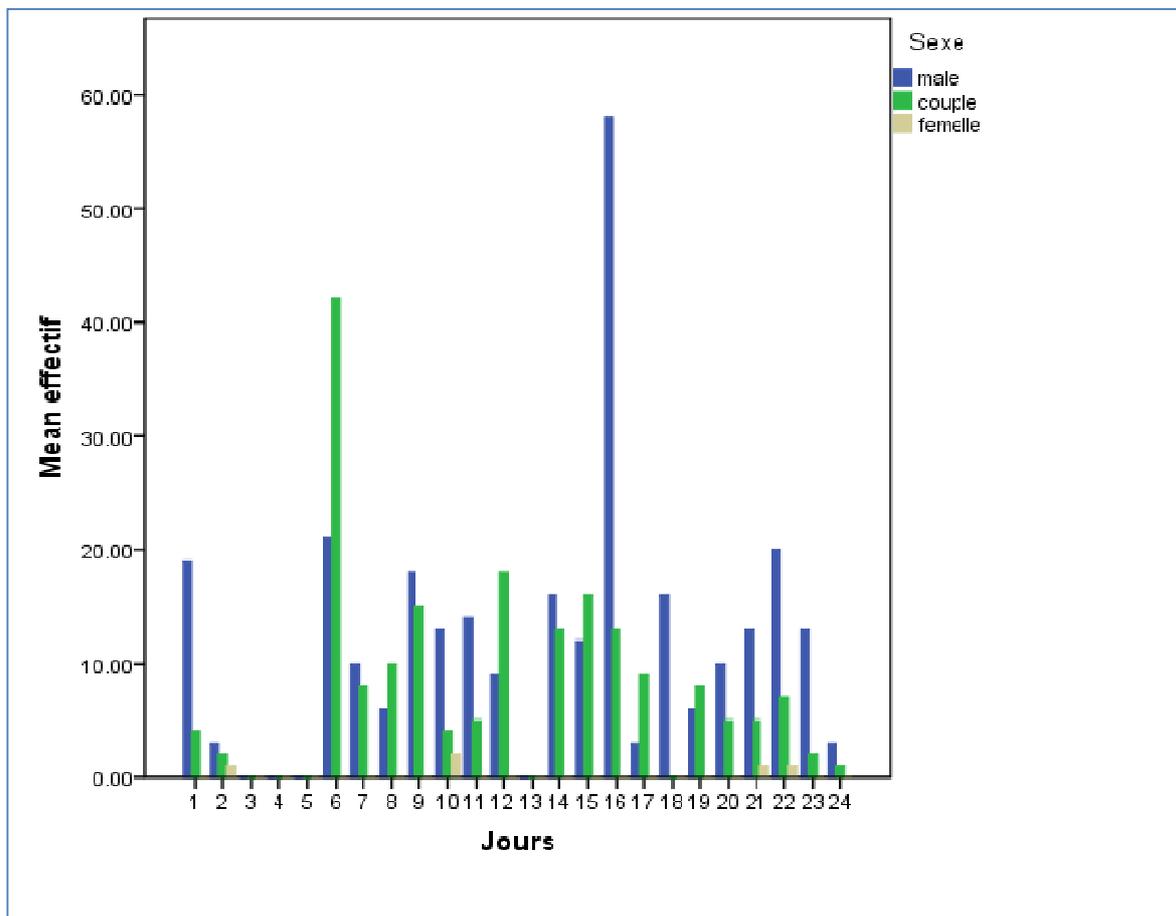


Figure 44: Le changement des effectifs pendant la saison de reproduction

4.3. Le dimorphisme sexuel chez les adultes de *Sympetrum fonscolombii* et *Sympetrum meridionale*.

Chez *Sympetrum fonscolombii* la longueur moyenne des mâles capturés était 36.78 ± 1.618 (mm) avec une longueur maximale de 39.84 (mm) et minimale de 33.97 (mm). Les ailes postérieures mesurées pour le même sexe ont une longueur moyenne de 27.19 ± 1.33 (mm) avec une longueur maximale de 29.24 (mm) et minimale de 23.74 (mm). Les femelles capturées montrent une longueur moyenne de 36.65 ± 3.196 (mm), avec une longueur maximale de 39, 67 (mm) et minimale de 33,28 (mm). Les ailes postérieures mesurées des femelles ont une longueur moyenne de 27.28 ± 5.91 avec une longueur maximale de 36.69 (mm) et minimale de 25.77 (mm) (tableau 4.3.). Chez *Sympetrum meridionale* la longueur moyenne des mâles capturés est 40.04 ± 2.72 (mm), avec une longueur maximale de 45.34 (mm) et minimale de 37 (mm). Les ailes postérieures mesurées des mâles ont une longueur moyenne de $29.37 \pm 1,073$ (mm) avec une longueur maximale de 31.25 (mm) et minimale de 25.61 (mm). La longueur moyenne des femelles capturées est 39.71 ± 1.57 (mm), avec une longueur maximale de 43.46 (mm) et minimale de 37 (mm). Les ailes postérieures mesurées des femelles ont une longueur moyenne de 29.536 ± 2.254 (mm) avec une longueur maximale de 39.33 (mm) et minimale de 21.62 (mm) (tableau 08.).

Tableau 08 : Caractères morphologiques des deux sexes

Caractères	Espèces	Sexe	Mean	SD	n
Longueur du corps	<i>S.fonscolombii</i>	Femelle	36,65	3,19	3
	<i>S.fonscolombii</i>	Mâle	36,78	1,61	19
	<i>S.meridionale</i>	Femelle	39.71	1.57	42
	<i>S.meridionale</i>	Mâle	40.03	2.72	37
Longueur de l'aile	<i>S.fonscolombii</i>	Femelle	27,28	5,91	3
	<i>S.fonscolombii</i>	Mâle	27,19	1,33	19
	<i>S.meridionale</i>	Femelle	29.53	2.25	42
	<i>S.meridionale</i>	Mâle	29.37	1.07	37

RESULTATS ET DISCUSSION

Le test d'ANOVA à deux facteurs dans le tableau 09 nous a montré qu'il y a une différence entre les deux sexes chez les deux espèces ($F=10.072$, $P=0.002$) ainsi que l'existence d'une interaction significative entre sexes et espèces ($F=8.730$, $P=0.004$) pour la longueur de l'aile. Egalement la longueur de corps montre une différence hautement significative entre les espèces ($F=14.76$, $P= <0.0001$). Autrement dit la longueur de l'aile varie entre les deux sexes et les deux espèces mais l'étendue de ce dimorphisme sexuel diffère entre les deux espèces.

Tableau 09 : Résumé d'ANOVA à deux facteurs de longueur de l'aile et de longueur du corps pour les deux espèces.

		R²	df	Means	F	P
	Corrected Model	118.165	3	39.388	10.924	0.000
<i>Longueur de l'aile</i>	Intercept	22387.741	1	22387.74	6209.162	0.000
	Sexe	36.314	1	36.314	10.072	0.002
	espèces	1.622	1	1.622	0.450	0.504
	sexe * espèces	31.476	1	31.476	8.730	0.004
	Corrected Model	142.566a	3	47.522	10.453	0.000
<i>Longueur du corps</i>	Intercept	38455.73	1	38455.73	8458.56	0.000
	Sexe	0.869	1	0.869	0.191	0.663
	espèces	67.117	1	67.117	14.763	0.000
	sexe * espèces	0.014	1	0.014	0.003	0.956

4. 4. Le Comportement reproducteur chez *Sympetrum fonscolombii*:

Le suivi de la biologie de la reproduction de *Sympetrum fonscolombii* montre que la copulation se fait en dehors de la mare quelques mètres plus loin de l'eau. Le mâle intercepte la femelle en air les deux formeront le couple qui bénéficie de la végétation hébergée à la mare pour se percher. La durée moyenne de la copulation est 195.5 ± 86.21 s (n=39). Vu que celle-ci se fait un peu loin de l'eau et pas en vol nous n'avons pas enregistré un dérangement des mâles, le seul facteur qui l'interrompte était le vent puissant. Après chaque copulation le couple reste en tandem et prend quelques secondes pour atteindre l'eau libre et commence la ponte (exophytique). En planifiant sur l'eau, le couple effectue des dips (des frappements de l'abdomen de la femelle sur la surface de l'eau) qui ont un nombre moyen de 120.7 ± 74.5 (n=176) et également une hauteur moyenne de 11.11 ± 5.4 cm (n=175). La durée moyenne de la ponte est 156.5 ± 93.61 s (n=175) (tableau 10).

Pendant notre étude la femelle de *Sympetrum fonscolombii* a rarement observé pondre toute seule (seules deux observations ont été enregistrées).

Ce que nous avons observé également sur terrain est que la ponte est parfois interrompue par la prédation. Les couples ont été prédatés essentiellement par les deux espèces d'*Anax* (*Anax imperator* et *Anax parthenope*) et également par les grenouilles. Les données récoltées de ces cas ont été éliminées du traitement statistique.

Tableau 10: Paramètres caractérisant la reproduction chez *Sympetrum fonscolombii*

	mean	sd	range	n
Durée de Copulation(s)	195.5	86.21	63 407	39
Durée de la Ponte(s)	156.3	93.61	9 494	176
Nombre de dips	120.7	74.5	6 428	176
Hauteur de dips (cm)	11.11	5.4	5 30	104

RESULTATS ET DISCUSSION

L'épisode total de la reproduction a été enregistré pour quelques couples (de la copulation jusqu'à la fin de l'oviposition. Celle-ci avait une durée moyenne de $349,1 \pm 81,75$ s (N=11). La durée minimale est 215s et le maximal est 477s.

Le dérangement n'a pas montré un effet sur la durée de la ponte ainsi que le nombre et la hauteur d'oviposition; d'autre part il y a une grande interaction entre ces trois dernières variables MANOVA (tableau 11).

Tableau 11: Résumé de MANOVA's de dérangement et différents paramètres caractérisant la reproduction

	R ²	df	Means	F	P
Corected Model	2.136 ^a	3	0.712	1.204	0.312
Intercept	24.872	1	24.872	42.084	0.000
Nombre de dips	0.001	1	0.001	0.001	0.974
Hauteur de dips	0.280	1	0.280	0.474	0.492
Durée de la ponte	1.368	1	1.368	2.315	0.131

La saison de la reproduction a beaucoup influencé la durée de la ponte où nous avons trouvé une corrélation négative significative entre ces deux (Pearson correlation $R = -.227^*$, $P = 0.02$) (Figure 45). L'ensemble des copulations enregistré ne montre aucune corrélation aux différentes heures de la journée (pearson correlation, $R = -0.10$, $P = 0.955$)

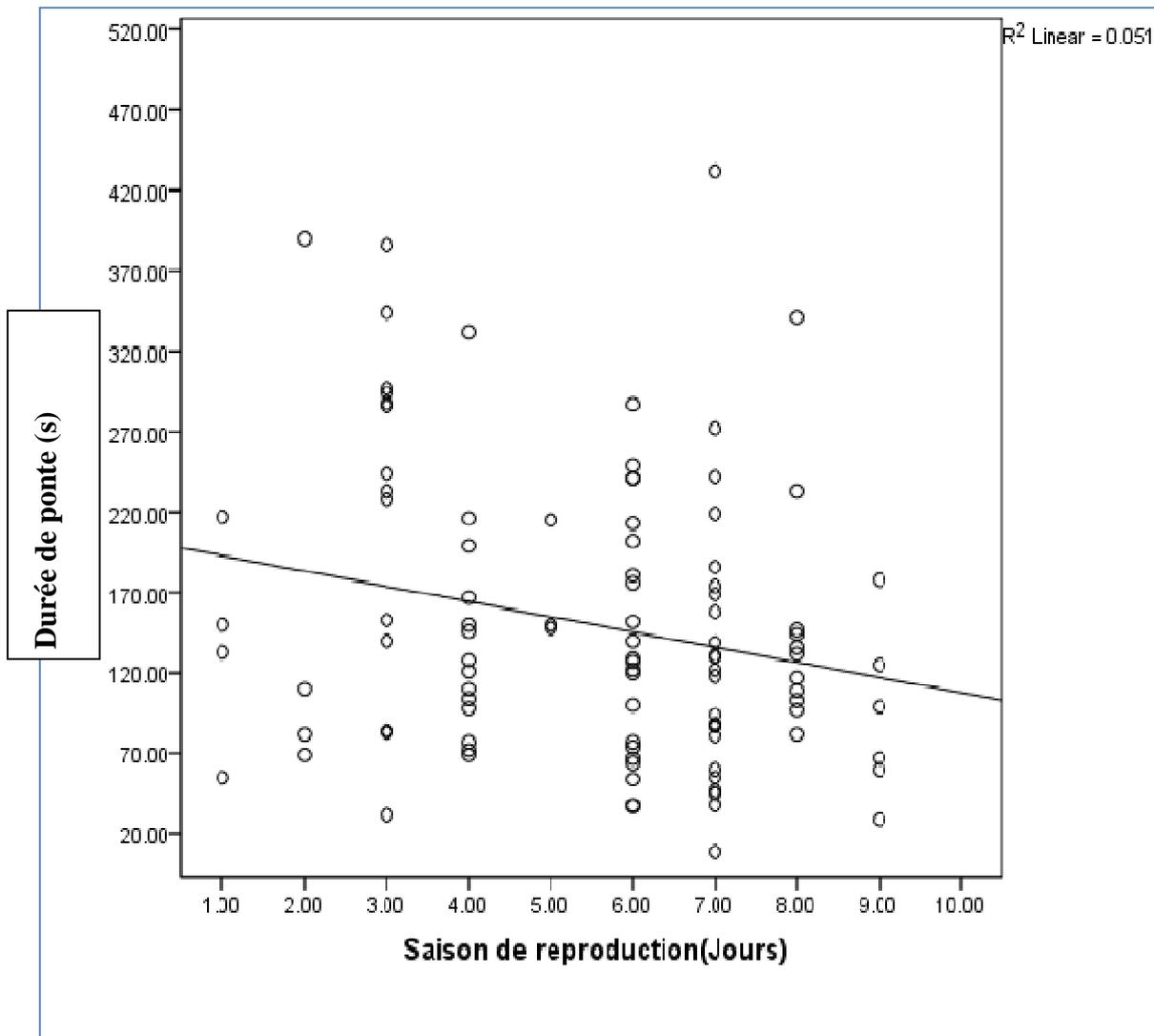


Figure 45: Le changement de la durée de ponte pendant la saison de reproduction

4.5. L'émergence :

4.5.1. *Sympetrum Fonscolombii* :

Dans cette étude le *Sympetrum fonscolombii* coexiste avec d'autres espèces d'odonate, signalant l'existence d'une population, reproductrice d'*Orthetrum cancellatum*, *Crocothemis erythraea*, *Trithemis annulata*, *Trithemis arteriosa*, et les deux tops prédateurs *Anax imperator* et *A. parthenope*.

Durant un suivi qui s'est étalé pendant 60 jours commençant dès le 20 mai jusqu'au 20 juillet l'ensemble des 447 exuvies ont été collectées. Pour la première journée seulement les mâles ont été trouvés, ces derniers montrent un pic avancé d'une semaine enregistré le 15 juin suivi par les femelles le 22 juin. Le sexe ratio était significativement biaisé vers les femelles (χ^2 -test: P = 0.01), où il était 44.31% pour les mâles et 55.68% pour les femelles (Figure 46)

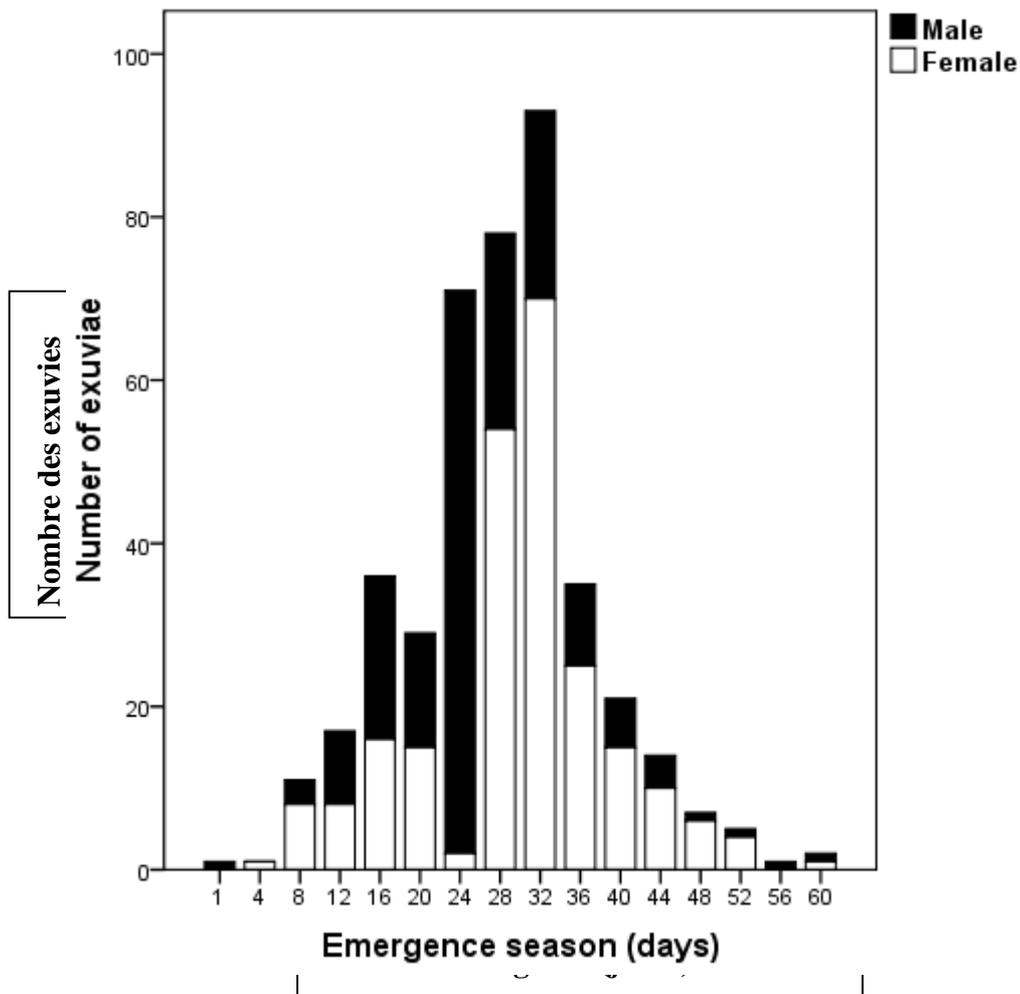


Figure 46 : Effectifs des exuvies des deux sexes pendant la saison d'émergence chez *Sympetrum fonscolombii* .

4.5.1.1. Le pourcentage cumulatif de l'émergence annuel de *Sympetrum fonscolombii* :

Ce pic d'émergence compte 36.9% et 29.8% du nombre total de la population émergente pour les mâles et les femelles respectivement.

Après 22 jours d'émergence les mâles atteignent leurs EM50 (le nombre de jours où 50% de la population émerge) les femelles atteignent leurs EM50. Cela présente 36.66% et 48.33% de la durée totale de l'émergence respectivement.

La comparaison entre les deux patterns temporelles du mâle et de la femelle (Kolmogorov–Smirnov 2-sample test, $p = 0.47$) montre qu'il n'y a pas une différence significative entre ces derniers (Figure 47).

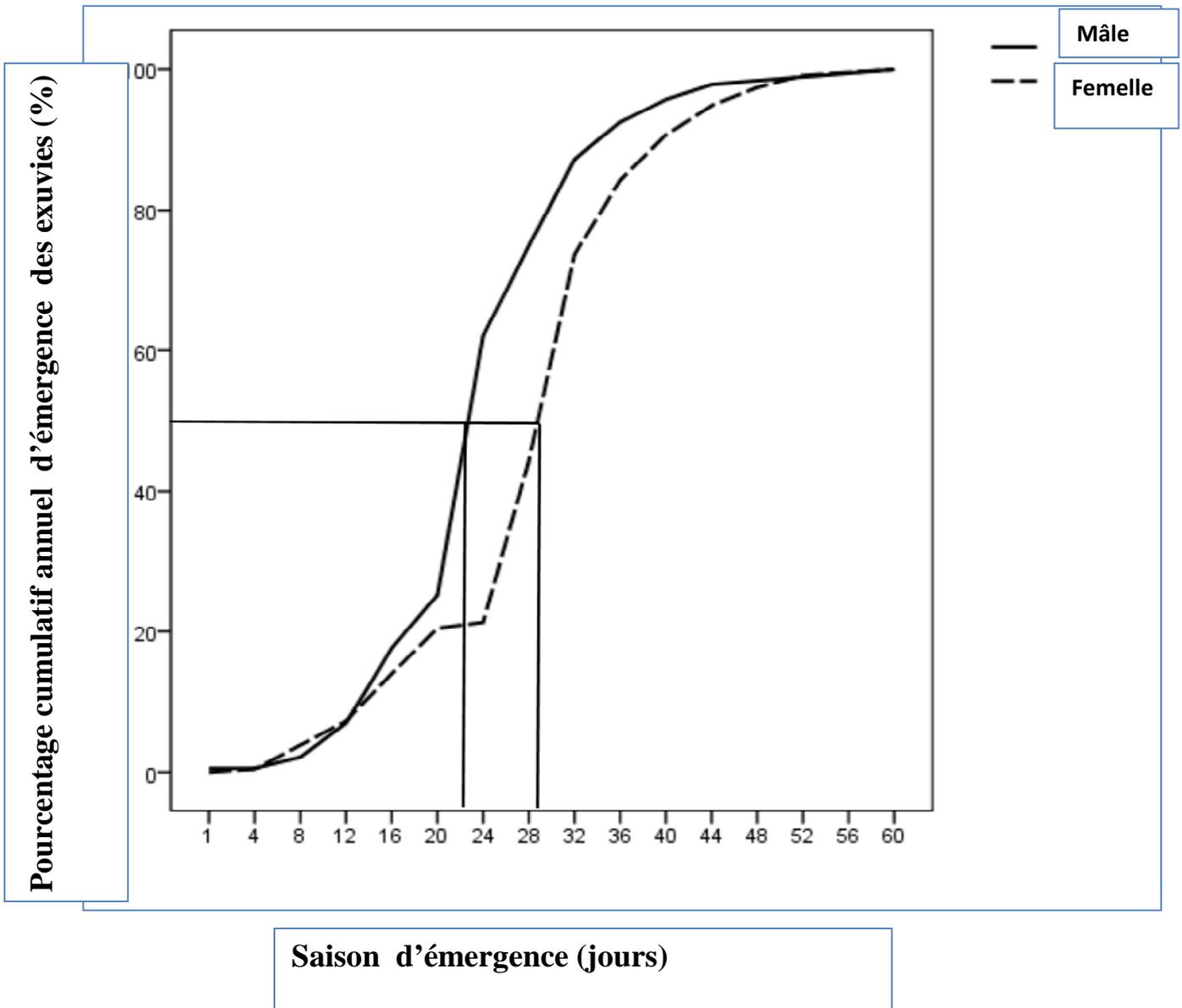


Figure 47: Le pourcentage cumulatif de l'émergence annuel de *Sympetrum fonscolombii*

4.5.1.2. Le Choix du micro -habitat et la taille des exuvies:

Les plantes émergentes utilisées par les exuvies sont généralement *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Paspalum distichum*, et *Lythrum junceum*.

Les données montrent que la hauteur moyenne du support (Hs) utilisée est 45 ± 25.34 cm et 57 ± 42.77 cm avec une hauteur moyenne d'exuvie (He) de 24 ± 26.11 et 28 ± 26.11 cm pour les mâles et les femelles successivement. Nous n'avons pas trouvé une différence significative concernant l'utilisation des différents supports de végétation entre les deux sexes (Kruskal-Wallis test, $\chi^2 = 0.96$, $df = 3$, $P = 0.80$). Par contre il y a une corrélation positive entre (He) et (Hs) (U-test: $P = 0.90$; $P = 0.25$; $P = 0.73$), montrons que dès que la hauteur du support augmente la larve se grimpe plus haut pour performe la métamorphose.

Nos résultats montrent que la longueur du corps et la largeur de la tête du mâle (16.16 ± 0.85 mm; 5.22 ± 0.33 mm, respectivement) et de la femelle (16.1 ± 0.95 mm; 5.33 ± 0.84 mm, respectivement) ne diffèrent pas (U-test: $P = 0.64$; $P = 0.33$). Cependant la longueur du fourreau alaire des femelles (5.98 ± 0.41 mm) était plus grand que celle des mâles (5.77 ± 0.49 mm) (U-test: $P = < 0.0001$) (tableau 12).

Tableau 12 : Taille des exuvies de *Sympetrum fonscolombii* et paramètres caractérisant leur micro habitat.

	Mâle	Femelle	U-test P value
Longueur du corps (mm)	16.16 ± 0.85	16.1 ± 0.95	0.64
Longueur du fourreau alaire (mm)	5.77 ± 0.49	5.98 ± 0.41	0.0001
Largeur de la tête (mm)	5.22 ± 0.33	5.33 ± 0.84	0.33
Hauteur de l'exuvie He (cm)	24 ± 26.11	28 ± 26.11	0.90
Hauteur du support Hs (cm)	45 ± 25.34	57 ± 42.77	0.25
Taux He/Hs	0.55 ± 0.24	0.52 ± 0.22	0.73

4.5.2. *Sympetrum meridionale* :

Un total de 169 exuvies a été récolté pendant une période d'étude de 48 jours commençant le 11 juin jusqu'au 29 juillet 2016. Nous remarquons que le premier jour de l'émergence montre l'existence des deux sexes de l'espèce. Le nombre des exuvies augmente et montre un pic le quinzième jour de l'émergence pour les deux sexes. Après ce pic le nombre des exuvies qui émerge diminue. Plusieurs jours on été caractérisés par l'émergence exclusive des femelles (Figure 48).

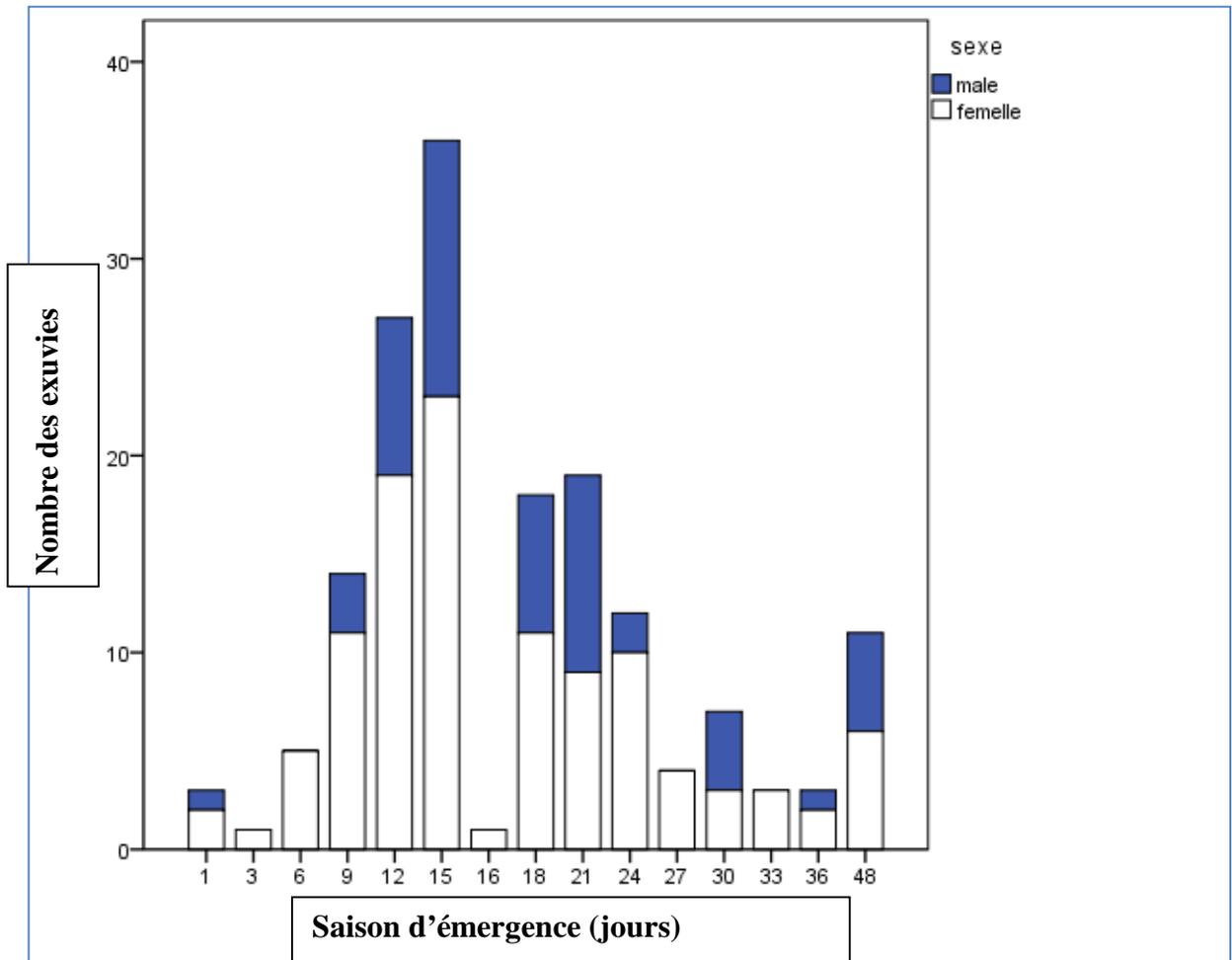


Figure 48 : Effectifs des exuvies des deux sexes pendant la saison d'émergence pour *Sympetrum meridionale*.

Le sexe ratio est significativement biaisé vers les femelles (χ^2 -test: 19.122^a *df*: 1 *P*: <0.0001), où il était 33 % pour les mâles et 67% pour les femelles.

4.5.2.1. Le pourcentage cumulatif de l'émergence annuel de *Sympetrum meridionale*.

Les femelles atteignent leurs EM50 en 14 jours et les mâles en 17 jours. Cela présente 29.16% et 35.41% de la durée totale de l'émergence respectivement.

La comparaison entre les deux distributions temporelles d'émergence des mâles et des femelles à l'aide du test de Kolmogorov–Smirnov 2-sample (*r*: 0.913, *P*: 0.375) montre qu'il n'y a pas une différence significative (Figure 49)

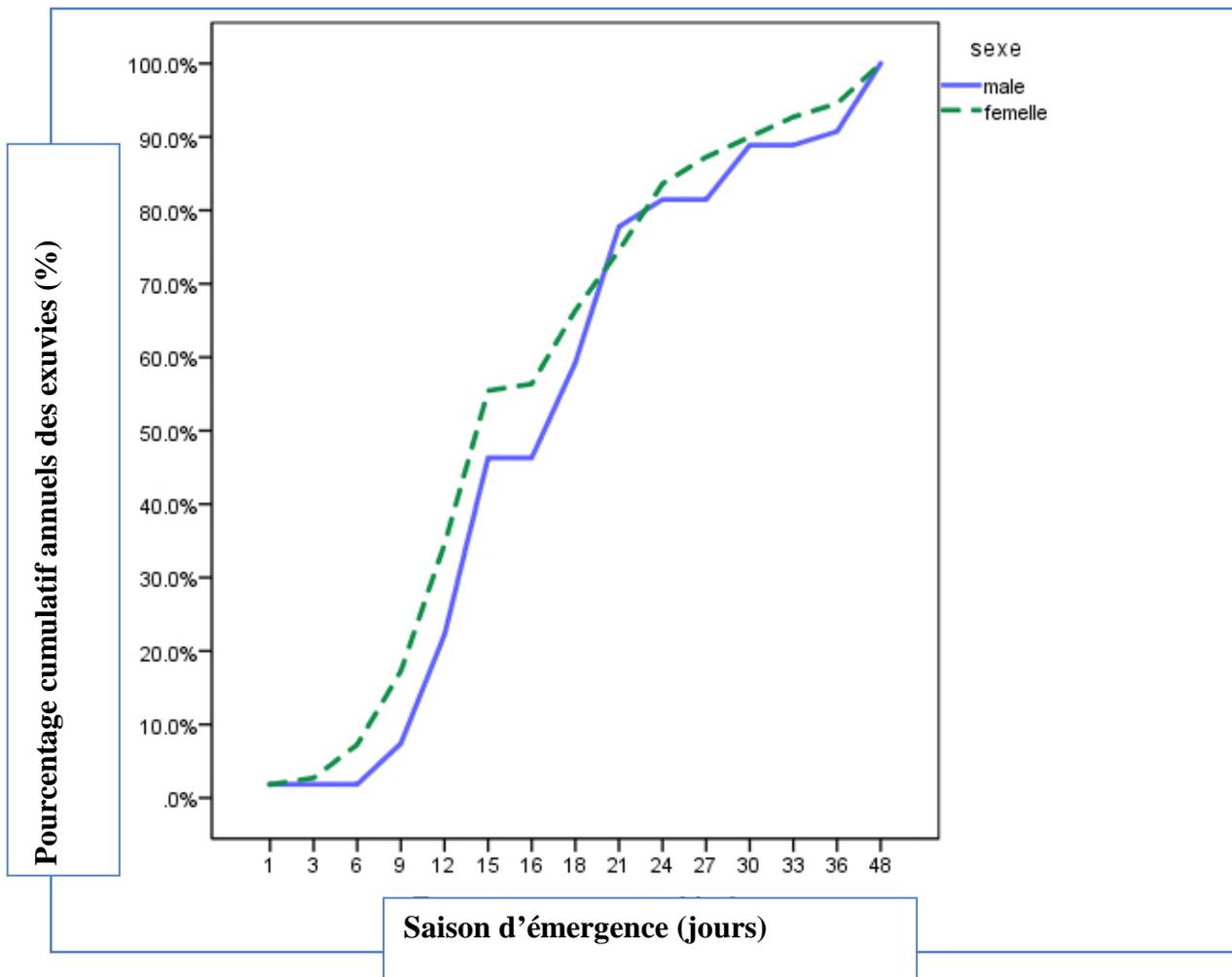


Figure 49 : Le pourcentage cumulatif de l'émergence annuel de *Sympetrum meridionale*

4.5.2.2. Choix du micro -habitat et taille des exuvies:

Les plantes émergentes utilisées par les exuvies sont généralement *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Paspalum distichum*, et *Lythrum junceum*.

Les données montrent que la hauteur moyenne de support (Hs) utilisé est 42.06 ± 15.93 et 40.67 ± 13.8 cm avec une hauteur moyenne d'exuvie (He) de 22.38 ± 7.51 cm et 22.31 ± 8.2 cm pour les mâles et les femelles respectivement.

Nous n'avons pas trouvé une différence significative concernant l'utilisation des différents supports de végétation entre les deux sexes ($P = 0.589$), par contre il y a une corrélation positive entre He et Hs (tableau 15), montrant que dès que la hauteur du support augmentait la larve grimpait plus haut pour faire la métamorphose.

Nos résultats montrent que la longueur du corps et la largeur de la tête du mâle (16.16 ± 0.85 mm; 5.22 ± 0.33 mm, respectivement) et de la femelle (16.1 ± 0.95 mm; 5.33 ± 0.84 mm, respectivement) n'ont pas montré une différence significative (U-test: $P = 0.64$; $P = 0.33$) pour les deux variables, respectivement) bien que la longueur du fourreau alaire des femelles (5.98 ± 0.41 mm) soit plus grand que celle des mâles (5.77 ± 0.49 mm) (U-test: $P < 0.000$) (tableau 13).

Tableau 13: Taille des exuvies de *Sympetrum meridionale* et paramètres caractérisant leur micro -habitat.

	Male	Female	U-test P value
Longueur du corps (mm)	16.95 ± 0.74	16.5 ± 0.72	0.001
Longueur du fourreau alaire (mm)	6.27 ± 0.4	6.23 ± 0.41	0.595
Largeur de la tête (mm)	5.33 ± 0.31	5.32 ± 0.26	0.951
Hauteur de l'exuvie (cm)	22.38 ± 7.51	22.31 ± 8.2	0.959
Hauteur du support (cm)	42.06 ± 15.93	40.67 ± 13.8	0.589
Rapport He/Hs(%)	0.5389 ± 0.23	0.55 ± 0.15	0.619

4.5.3. La comparaison entre les deux espèces :

4.5.3.1. La taille des individus :

Le tableau 14 présente les moyens \pm sd de la longueur du corps et de l'aile postérieure des deux sexes pour les deux espèces montre que *S.meridionale* est plus grande que *S.fonscolombii* (ANOVA: $F_{1,566} = 29.5$, $P < 0.0001$ pour la longueur du corps; ANOVA: $F_{1,567} = 14.03$; $P < 0.0001$ pour la longueur du fourreau alaire).

Les mâles sont plus larges que les femelles pour les deux espèces (ANOVA: $F_{1,566} = 2.95$, $P = 0.04$ pour longueur du corps; ANOVA: $F_{1,567} = 2.32$; $P = 0.001$ pour longueur du fourreau alaire).

Nous avons trouvé une interaction significative entre sexes et espèces (ANOVA: $F_{1,566} = 3.03$, $P = 0.04$ pour la longueur du corps; ANOVA: $F_{1,567} = 2.99$; $P = 0.0002$ pour la longueur de fourreaux alaires), ce qui révèle que la différence en longueur du corps entre les mâles et les femelles était plus grande chez *S.meridionale* que chez *S.fonscolombii*, la différence des fourreaux alaires a été inversées c-à-d les mâles ont un plus long fourreau alaire que les femelles chez *S.meridionale*, les femelles ont un fourreau alaire plus long que les mâles chez *S.fonscolombii* (figure 50). En plus, nous n'avons trouvé aucun pattern saisonnier de la longueur du corps et de la longueur du fourreau alaire pour les deux espèces (tableau14) montrons que les individus sont larges au début de la saison ainsi qu'à la fin de la saison ($R^2 = 0.14$, $P = 0.26$, pour la longueur du corps; et $R^2 = 0.08$, $P = 0.10$ pour la longueur du fourreau alaire).

Tableau 14 : Résumé du modèle saisonnier du corps et de fourreau alaire des exuvies de *Sympetrum fonscolombii* et *S. meridionale*.

		Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Longueur du corps	Intercept	6.549145	0.504668	12.977	< 2e-16
	Date julienne	-0.003292	0.002957	-1.113	0.2660
	Sexe [Mâle]	-1.607193	0.820339	-1.959	0.0506
	Espèces[<i>S.meridionale</i>]	0.247925	0.062522	3.965	8.27e-05
	Sexe[Mâle]:Espèces[<i>S.meridionale</i>]	0.233183	0.112859	2.066	0.0393
	Date julienne :Sexe[Mâle]	0.008254	0.004867	1.696	0.0904
Longueur de fourreau alaire		Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
	Intercept	17.30865	0.742020	23.326	< 2e-16
	Date julienne	-0.007076	0.004335	-1.632	0.1032
	Sexe[Mâle]	0.038974	0.086751	0.449	0.6534
	espèces[<i>S.meridionale</i>]	0.482956	0.110228	4.381	1.41e-05
	Sexe[Mâle]:Sespèces[<i>S.meridionale</i>]	0.382379	0.175576	2.178	0.0298

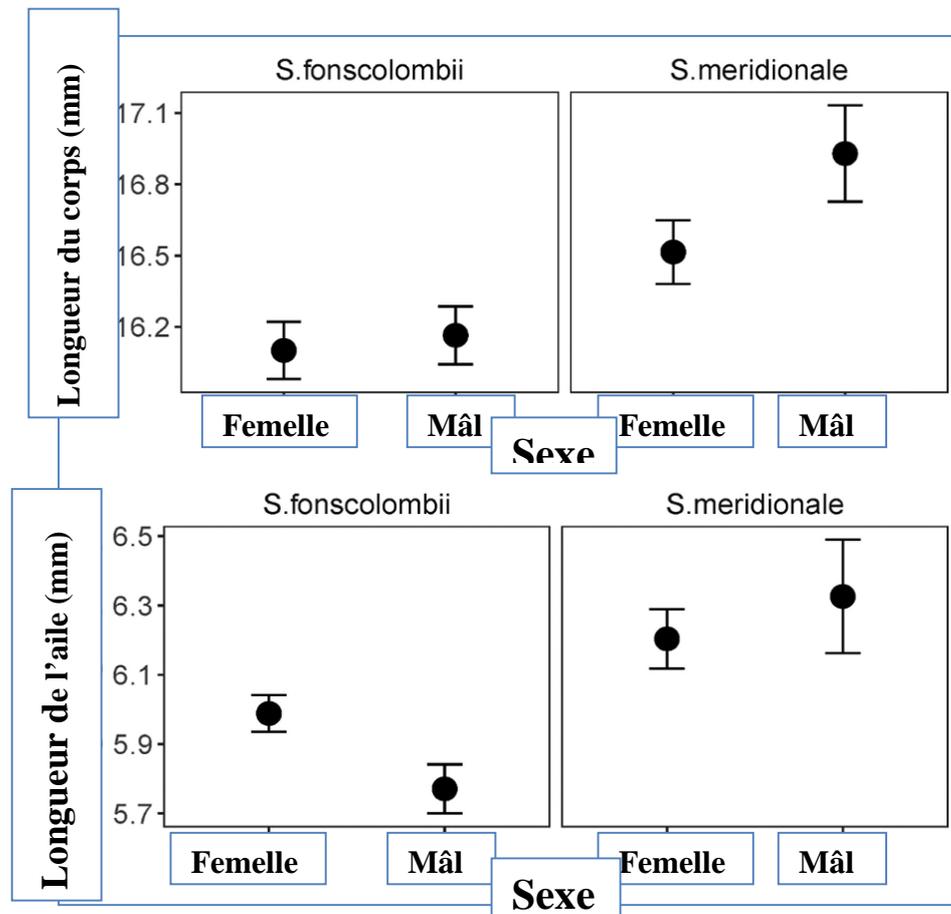


Figure 50 : La longueur du corps et du fourreau alaire des exuvies de *Sympetrum fonscolombii* et *S. meridionale* pour les deux sexes.

4.5.3.2. Le choix du micro habitat :

La hauteur de fixation de l'exuvie(He) n'a montré aucune différence significative entre les deux espèces et les deux sexes, par contre il était positivement lié avec la hauteur du support (Hs) pour les deux espèces (tableau 15). Le rapport He/Hs n'a pas montré un pattern saisonnier significatif (tableau15). En outre, il montre une complexe relation avec la longueur du corps, avec un positif effet sur ces derniers et une interaction négative avec Hs. Ça veut dire quand Hs était courte, les individus les plus larges choisissaient un He plus haut mais quand Hs était longue, les individus les plus larges choisissaient un He plus basse (figure 51). Le rapport He/Hs est 0.51 qui signifie que la larve sélectionne une hauteur environ 50% de la hauteur totale du support. De plus, le rapport He/Hs n'a pas montré un pattern saisonnier significatif.

Tableau 15.Résumé de la relation entre He, Hs et longueur du corps des exuvies de *Sympetrum fonscolombii* et *S.meridionale*.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Intercept	-79.84068	35.390	-2.256	0.0249
Hs	2.59652	0.442	5.865	1.43e-08
Sexe [Male]	-1.05209	1.372	-0.766	0.4442
Espèces [S.meridionale]	-8.33691	29.998	-0.278	0.7813
Corps	5.18536	2.182	2.375	0.0183
Espèces [S.meridionale]:corps	0.39179	1.830	0.214	0.8307
Hs : corps	-0.13364	0.027	-4.874	1.95e-06
Hs: espèces [S.meridionale]	0.06489	0.066	0.975	0.3304

Tableau 16. Résumé des résultats du modèle de la régression linéaire du taux He/Hs au cours de la saison et longueur du corps de *Sympetrum fonscolombii* et *S.meridionale*.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Intercept	0.6392960	0.3281536	1.948	0.0525
Date juliennes (Jours)	0.0002029	0.0011488	0.177	0.8600
Sexe [Mâle]	-0.0128060	0.0250563	-0.511	0.6097
Espèces [<i>S.meridionale</i>]	0.0176477	0.0332246	0.531	0.5958
Corps	-0.0078786	0.0160309	-0.491	0.6235

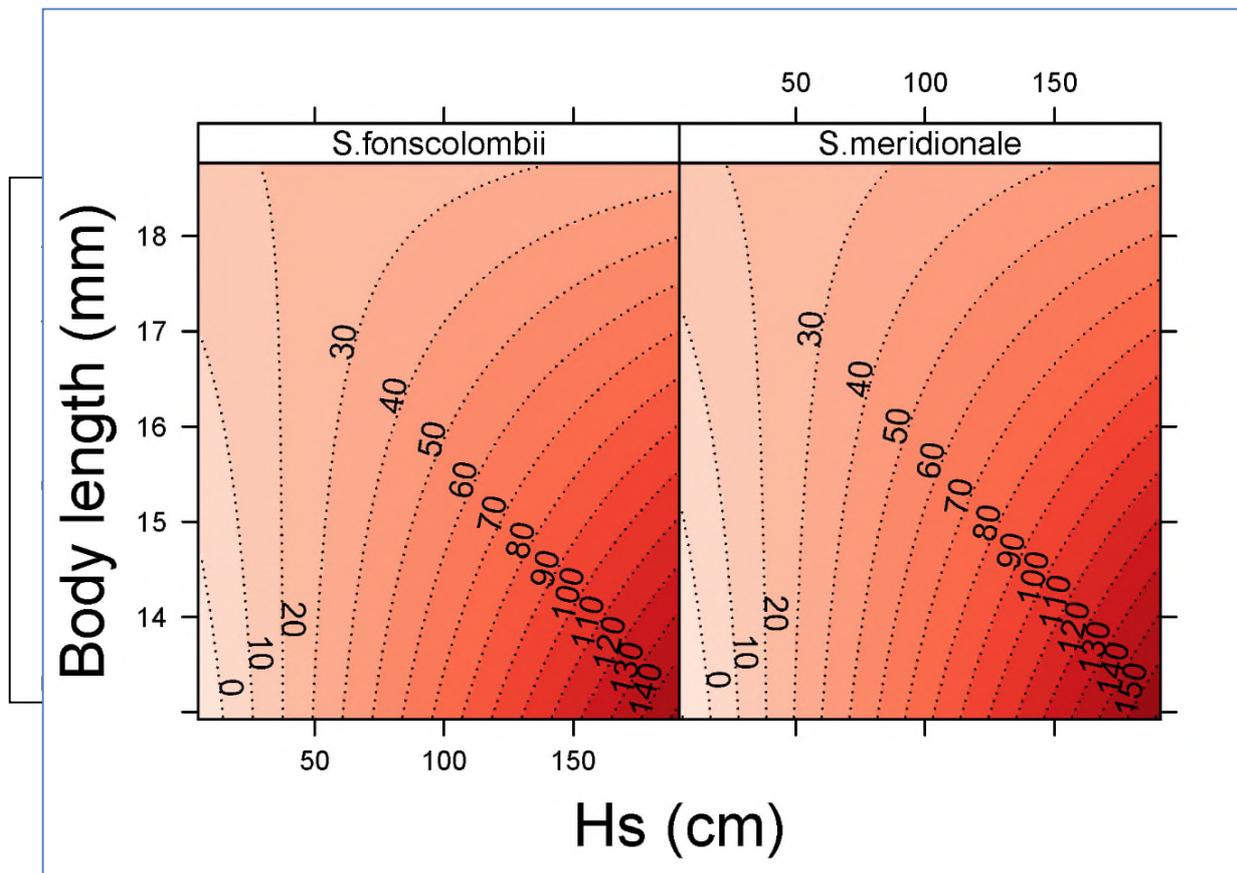


Figure 51: La relation entre la stratification verticale de l'exuvie (He), hauteur du support (Hs) et la longueur du corps de *Sympetrum fonscolombii* et *S.meridionale*.

4.6. Développement embryonnaire chez *Sympetrum meridionale* :

4.6.1. Variation intraspecific en grandeur de la ponte et en taille des œufs :

Les œufs de *Sympetrum meridionale* ont une couleur jaune claire et prennent la forme ovale et rarement ronde, en outre l'ensemble des œufs forme une masse collée entre eux grâce à une substance gélatineuse (figure 52)



Figure 52: Une masse des œufs de *Sympetrum meridionale* (photos prise par Amari Hichem).

La mensuration des œufs de *Sympetrum meridionale* montre que les œufs ont une longueur et largeur moyenne de 0.507 ± 0.77 mm et 0.322 ± 0.35 mm successivement (N : 609). Les valeurs maximales et minimales de la longueur sont 0.81 et 0.33mm et celles de la largeur sont 0.35 et 0.19 mm N(609) respectivement. La grandeur de la ponte avait une moyenne de 539.66 ± 340.845 et une valeur maximale et minimale de 1374 et 23 successivement (tableau 17). Nous avons trouvé une très grande variation intra-spécifique (au sein de la population) concernant la taille des œufs (longueur $P < 0.0001$, largeur $P < 0.0001$) et également la grandeur de la ponte ($P < 0.0001$) (tableau 17).

Tableau 17: Mensuration des œufs et grandeur de ponte de *Sympetrum Fonscolombii*

	Means	SD	Min	Max	N	One-Sample Test(<i>P value</i>)
Grandeur de ponte	554.703	340.84	23	1374	36	0.000
Longueur d'œuf	0.5	0.50	0.33	0.81	609	0.000
Largeur d'œuf	0.32	0.32	0.19	0.35	609	0.000

4.6.2. Relation entre grandeur de ponte, taille des œufs et taille de la femelle :

Nos données montrent une corrélation négative hautement significative entre la taille des œufs (longueur et largeur) et la grandeur de la ponte ($r=-0.191^{**}$, $P=0.000$; $r=-0.185^{**}$, $P=0.000$ respectivement) ce qui veut dire que plus la grandeur de la ponte était grande plus la taille des œufs diminuait (tableau 18) auprès une corrélation positive et significative entre la taille des femelles(longueur et aile postérieur) et la grandeur de ponte ($r=0.596^{**}$, $P=0.004$; $r=0.704^{**}$, $P=0.0001$) respectivement ; ce qui montre que les femelles les plus volumineuses possèdent des grandeurs de ponte plus grandes. La taille des femelles et la taille des œufs n'ont pas montré de corrélation (tableau 18).

Tableau 18: Différentes corrélations entre taille de la femelle, grandeur de la ponte et mensuration des œufs.

Correlation entre	Coefficient de corrélation	<i>P-value</i>
Grandeur de la ponte et longueur des œufs	-0.191**	0.000
Grandeur de la ponte et largeur des œufs	-0.185**	0.000
Longueur de la femelle et la grandeur de la ponte	0.596**	0.004
L'Aile postérieure de la femelle et grandeur de la ponte	0.704**	0.000
Longueur de la femelle et la longueur des œufs	-0.062	0.791
La longueur de la femelle et la largeur des œufs	0.048	0.835
L'aile postérieure de la femelle et la longueur des œufs	0.001	0.998
L'aile postérieure de la femelle et la largeur des œufs	0.033	0.886

4.6.3. Le développement embryonnaire :

Des œufs de *S.meridionale* ont été collectés sur terrain pour les faire éclore au laboratoire. Les œufs ont été mis dans des conditions de lumière et température naturelles. Notre analyse du développement embryonnaire est basée sur 19428 œufs pondus par 36 femelles. L'infertilité des œufs a été enregistrée dans presque 80% des œufs non éclos, mais le reste des œufs non éclos est dû à des causes inconnues. Le succès d'éclosion variait de 2.8 % 91% avec les femelles (tableau 19). Un total de 11313 œufs ont éclos ce qui donne un succès d'éclosion de 58.23%. Une variabilité de la durée du développement embryonnaire entre les œufs a été observée. Le minimum et maximum de la durée du développement embryonnaire étaient de 8 et 38 jours, respectivement. Cependant, la distribution temporelle des éclosions des œufs a montré une déviation positive ayant des pics aux 13^{ème}, 16^{ème} et 17^{ème} jours. La durée dans laquelle 50% des œufs ont éclos était de 23 jours (Figure 53).

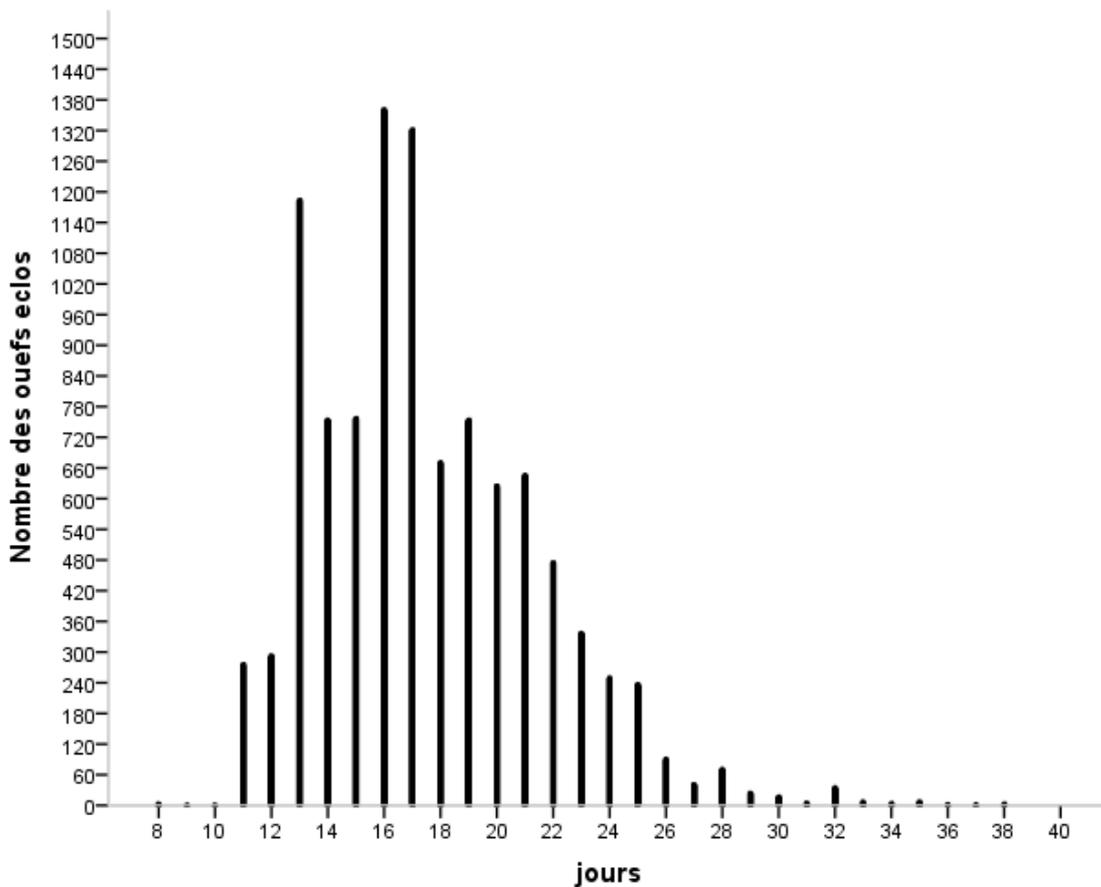


Figure 53: Suivie d'éclosion des œufs de *Sympetrum meridionale*.

Tableau 19 : La grandeur de ponte et le taux d'éclosion des œufs de *Sympetrum meridionale*

Femelle	Date	Nombre des œufs pondus	Nombre des œufs éclos	Succès d'éclosion %
1	24-10-2015	874	517	60
2	24-10-2015	179	94	52.51
3	24-10-2015	185	120	64.83
4	25-10-2015	702	392	56
5	27-10-2015	826	588	71.18
6	28-10-2015	1083	804	74.23
7	28-10-2015	637	23	3.61
8	28-10-2015	595	334	56.13
9	28-10-2015	571	350	61.3
10	28-10-2015	178	99	55.6
11	28-10-2015	520	91	17.5
12	28-10-2015	375	93	24.8
13	28-10-2015	593	126	21.24
14	28-10-2015	227	187	82
15	28-10-2015	142	52	36.6
16	28-10-2015	1374	367	26.7
17	29-10-2015	494	31	6.3
18	01-11-2015	1215	1003	82.55
19	01-11-2015	390	11	2.8
20	01-11-2015	822	599	73
21	09-11-2015	335	281	84
22	09-11-2015	45	35	77.77
23	09-11-2015	381	232	61
24	09-11-2015	397	359	90.4
25	09-11-2012	320	208	65
26	11-11-2015	779	709	91
27	11-11-2015	391	232	60
28	11-11-2015	611	486	80
29	11-11-2015	890	470	53
30	11-11-2015	666	483	72.5
31	11-11-2015	144	108	75
32	12-11-2015	60	36	60
33	12-11-2015	841	726	86.3
34	12-11-2015	514	362	70.4
35	12-11-2015	1049	638	60.8
36	12-11-2015	23	17	74

4.7. Discussion

Marquage et recapture (*Sympetrum fonscolombii*) :

A cause de la facilité de la collection des données à partir des odonates, ceux-ci ont été inspirés comme des organismes typiques à utiliser pour le développement des méthodes de marquage –recapture (Parr, 1965, Jolly, 1965, Cormack 1965, Cordero et Stoks 2008). Nos données concernant la recapture des individus montrent un taux qui ne dépasse pas 0.0739 ± 0.0167 .

Sympetrum fonscolombii est une espèce non territoriale ce qui reflète ce taux très bas de recapture comparant aux espèces territoriales qui ont un taux de recapture plus élevé, celui-ci explique la fidélité à leurs sites défendus et pas nécessairement une différence au niveau de taux de survie (Cordero et Stoks 2008).

Les résultats du taux de recapture pour les deux sexes montrent que les mâles ont un taux de recapture plus élevé que celui des femelles ce qui confirme plusieurs études qui ont été réalisées (Utzeri et al 1988). Kery and Juillerat 2004 dans une étude sur *Orthetrum coerulescens* ont montré des taux de recapture des mâles plus élevés que chez les femelles pendant trois ans successives (mâle 0.61 ± 0.03 , femelle 0.2 ± 0.03 , mâle 0.7 ± 0.03 , femelle 0.17 ± 0.03 , mâle 0.87 ± 0.06 , femelle 0.23 ± 0.07).

Les femelles avaient un taux de capture moins élevé que celui des mâles ce qui est très commun chez les odonates, Il y a beaucoup d'explications dont l'utilisation de différents habitats durant le stade adulte, une tendance moindre de fidélité au site de reproduction chez les femelles, l'évitement des mâles par les femelles pour réduire le dérangement et de potentielle coûts sur la santé et les ailes, ce qu'on appelle le « fitness costs ». Ceci a été décrit chez beaucoup d'autres espèces (Gosden et Svensson, 2007; Cordoba-Aguilar, 2009). Donc, cette séparation spatiale et différence comportementale entre les sexes fait que les femelles sont généralement moins visibles que les mâles dans les sites de reproduction.

Beirinckx, et al 2006 ont réétudié la littérature de marquage –recapture des zygoptères en utilisant une meta –analyse. Cette étude a constaté que la probabilité de recapture d'un animal au moins une seule fois est très élevée pour les mâles que pour les femelles, ils ont attribué cette différence à la grande dispersion chez les femelles. Néanmoins le taux de

recapture est une combinaison entre la probabilité de la survie de l'animal après son marquage, et la probabilité de quitter le site.

Nos données concernant le taux de survie (0.881 ± 0.029) ressemblent de celles de Boano et Rolando (2003) sur *Libellula fulva* (mâle 0.880 ± 0.010 , femelle 0.830 ± 0.020 ; mâle 0.910 ± 0.010 , femelle 0.850 ± 0.030), Watanabe et Taguchi 1988 sur *Sympetrum darwinianum* et *Sympetrum eroticum* respectivement (mâle 0.828 ± 0.067 , femelle 0.719 ± 0.292 ; mâle 0.974 ± 0.079 , femelle 0.879 ± 0.090), Watanabe et Taguchi 1988 sur *Sympetrum parvulum* et *Sympetrum pedemontanum* respectivement (mâle 0.805 ± 0.068 ,femelle 0.721 ± 0.053 ; mâle 0.870 ± 0.043 , femelle 0.829 ± 0.090).

Scan et sex-ratio :

Le sex -ratio est fortement biaisé vers les mâles pendant cette étude pour *Sympetrum fonscolombi*. L'effectif des femelles sur le site de reproduction est généralement faible. Ces résultats sont similaires à d'autres études (Campanella, 1975; Garrison et Hafernik, 1981; Corbet, 1999; Stoks, 2001).

Plusieurs facteurs expliquant le sex-ratio biaisée vers les mâles, un sex-ratio biaisée en émergence, ou bien une émergence non synchronisée des mâles et des femelles (De Block et Stoks 2003), Bien que ces études suggèrent une faible probabilité de survie chez les femelles, notre étude a montré le contraire.

L'ensemble de ces facteurs peuvent contribuer au sex ratio typiquement biaisé mais ils ne sont pas suffisants pour causer ce pattern .Le mécanisme le plus raisonnable est déterminé par une baisse probabilité de survie des femelles pendant la période de maturation, dont il est probablement dû à un grand taux de mortalité par la prédation. Malheureusement, le stage de maturation est spécialement difficile à étudier, résultant des lacunes évidentes en estimation de grand taux de prédation pour les femelles immatures (Kery et Juillerat 2004).

Les données du scan confirment celles citées par Corbet (1999) où toutes les pontes ont été achevées durant la matinée

Le dimorphisme sexuel chez les adultes de *Sympetrum fonscolombii* et *Sympetrum meridionale*.

Nos résultats sur le SSD (dimorphisme sexuelle) chez les adultes sont similaires au pattern connu chez les anisoptères où le SSD de la longueur du corps et la largeur de la tête tend à être symétrique autour du zéro ce qui veut dire qu'il est mono-morphique. Par contre la longueur de l'aile tend à être biaisée vers les femelles. Chez les zygoptères, la longueur du corps est biaisée vers les mâles, et la longueur de l'aile est biaisée vers les femelles (Serrano-Meneses *et al.* 2007). Trois hypothèses fonctionnelles majeurs ont été avancées pour expliquer les processus sélectifs séparant la taille des deux sexes : la sélection sexuelle, l'utilisation différentielle de la niche (ou bien la division écologique des ressources) et la sélection de fécondation (Blanckenhorn 2005; Fairbairn *et al.* 2007).

Darwin, en 1971, a proposé que certains individus possèdent un avantage reproductif vis-à-vis des autres individus du même sexe. Ainsi, quand la compétition entre les individus de même sexe (habituellement les mâles) est plus intensive que l'autre sexe, la sélection sexuelle va conduire la taille du sexe le plus compétitif vers leur optimale. (Fairbairn *et al.* 2007)

La sélection de fécondation a probablement existé si les larges femelles achèvent un grand succès de reproduction à travers une grande capacité de production des œufs et de ponte (Hone, 1993). Consistant à la sélection de fécondation, des études sur des araignées, des insectes et des vertébrées ectothermiques (des grenouilles, et poissons) ont démontré une relation positive entre la taille du corps et la fécondité (Fairbairn *et al.* 2007). La sélection de fécondité peut également favoriser les femelles les plus larges car elles produisent une meilleure progéniture (Ralls 1976; Wauters et Dhondt 1995).

La spéciation en exploitation des ressources est probablement le centre de divergence morphologique (Temeles *et al.* 2000). Chez les odonates, l'occupation spatiale des deux sexes est très mal connue, particulièrement pour les femelles. Cependant, il est bien connu que cette dernière diffère entre mâle et femelle (Corbet 1999).

Le comportement reproducteur:

Les résultats montrant la durée de copulation à travers cette étude diffèrent de celle cités par Miechiels (1992) sur *Sympetrum danae*. Dans cette étude la durée moyenne était de 23.19

± 12.75 min avec un intervalle de 6 min à plus d'une heure ce qui est beaucoup plus long que les résultats obtenus au même site et années d'études sur trois autres libellulidées *Crocothemis annulata* (10.72 ± 3.41 intervalle 2 – 17 s), *C.arteriosa* (6.94 ± 2.72 , intervalle 2.5 – 14.5) s et *C.erytraea* (6.95 ± 2.30 interv 2 – 15) s (Guebailia et al 2016). Cette différence interspécifiques au niveau de la durée de copulation est peut être expliquée par des différentes adaptations due à la sélection sexuelle et/ou naturelle qui peut se refléter par la compétition intraspécifique entre les mâles dans une sorte de course pour la fertilisation des œufs des femelles (Moore 1964 ; Parr 1983 ; Stoks & Córdoba-Aguilar 2012 ; Khelifa 2017, 2019) La variation interspécifique dans la durée de copulation chez les libellulidae est remarquable et elle est généralement liée à la stratégie d'oviposition. Par exemple, les espèces territoriale telle que *Crocothemis* et *Trithemis* ne s'attachent pas à la femelle durant l'oviposition et ont une durées de copulation très courte tandis que les espèces de *Sympetrum* telle que *S. fonscolombi* déposent leur œufs en tandem (mâle et femelle attachés) ont une durées de copulation plus longue. La variation intraspécifique dans la durée de copulation due à des facteurs intrinsèques et extrinsèques tels que l'âge, virginité de la femelle, températures. (Siva-Jothy, 1988).

Le dérangement n'a pas montré un effet sur la ponte (nombre de dips, durée et hauteur d'oviposition) comme celui obtenu par Koch (2006) qui a réalisé une étude sur un ensemble d'espèces des libellulidées, où le nombre de dips et la durée de ponte augmentent en correspondance à un dérangement faible.

Durant l'oviposition, les odonates sont très vulnérables à la prédation (Corbet 1962 ; Pajunem, 1962 ; Waage, 1979 ; Michiels et Dhond 1988). Le risque de prédation est principalement lié au taux de rencontre entre proie et prédateur et la probabilité de prédation qui peut influencer le comportement d'oviposition chez les odonates. Le changement de la hauteur de dips enregistré dans cette étude est peut être un comportement de vigilance qui réduit le risque de prédation car au cours de cette étude nous avons enregistré beaucoup de prédation essentiellement par les deux espèces d'*Anax* et les grenouilles.

Emergence :

Notre étude montre que ces deux espèces congénériques de *Sympetrum* montrent des similarités et des différences en écologie d'émergence, dimorphisme sexuel en taille (SSD) et en écologie d'émergence. *Sympetrum meridionale* a une émergence plus synchronisé que *S.*

fonscolombii mais les deux espèces ont une similarité en sex-ratio biaisé vers les femelles en émergence.

Le SSD biaisé vers les mâles concernant la longueur du corps et du fourreau alaire a été noté chez *Sympetrum meridionale* mais un SSD inversé a été enregistré chez *S.fonscolombii* où les mâles sont plus longs que les femelles mais les femelles ont un fourreau alaire plus grand que les males. Il n'y a pas un pattern saisonnier de la taille du corps. Le choix de la position verticale de la métamorphose dépend de la hauteur du support et la taille du corps.

S.fonscolombii commence à émerger plus tôt que *S.merdionale*, ce ci est probablement dû au climat plus froid où la dernière espèce a été étudiée (300 m par apport à 1010 m d'altitude) (Samways et Niba, 2010). Les deux *Sympetrum* ont relativement une longue saison d'émergence, ce qui est typique des espèces d'été 'summer species' (Corbet, 1954). La population du nord (au sud du Suède) du *S. sanguinum* montre plus de synchronisation en émergence (Falck et Johansson, 2000) probablement dû au courte saison humide (contraintes saisonnières).

S.merdionale été plus synchronisé. La différence interspécifique en pattern d'émergence est probablement due à la différence en histoire de vie. *S.merdionale* passe par une diapause en stage d'œuf, qui suppose que l'éclosion est probablement plus synchronisée que chez les espèces qui ont un développement embryonnaire directe où la saison d'éclosion dépend de la durée de la saison de reproduction (Verberk *et al.*, 2008).

Le sex-ratio en émergence était significativement biaisé vers les femelles chez les deux espèces, et surtout pour *S. meridionale*. Cette différence est probablement due à la différence du taux de mortalité durant le stade larvaire. La grande mortalité chez les males est peut-être due à sa grande large taille (plus conspecific) ou à ma moindre vigilance (plus active) durant le comportement de recherche de nourriture (Baker *et al.*, 1999). Ces résultats confirment la négative relation entre sex-ratio et le SSD (Johansson *et al.*, 2005).

La longueur du corps et du fourreau alaire montre un SSD biaisée vers les mâles chez *S. meridionale*, mais un SSD inversé chez *S. fonscolombii* ou les mâles sont plus longs mais ont des courts fourreaux alaires. Un tel SSD inversé est également enregistré chez la demoiselle *Erythromma lindenii*, (Bouiedda *et al.*, 2018)

Une relation positive entre la taille de la larve et la taille de l'adulte a été trouvée chez les odonates (Serrano-Meneses *et al.*, 2007). Ceci suggère que la pattern de la taille des exuvies pourrait s'appliquer aux adultes

Le SSD est très grand chez l'espèce la plus grande *S. meridionale*, chez *S. fonscolombii* ce qui correspond à la loi de Rensch (Johansson *et al.* 2005). La différence en modèle de SSD pour la longueur du corps et la longueur de l'aile suppose que la sélection agit différemment sur ces caractères des deux espèces. Un long corps peut conférer une grande habileté à défendre les territoires, acquérir des copulations et se reproduire (Serrano-Meneses *et al.*, 2007).

Cependant une grande aile peut donner un avantage de vol ce qui peut également traduire par une grande habileté de dispersion et un grand succès de recherche et de capture de proies (Rundle *et al.*, 2007). Une grande aile chez la femelle de *S. fonscolombii* pourrait être dû à une grande tendance à se disperser et à faire des trajets réguliers entre lieu de reproduction et lieu de nourriture (Angelibert et Giani, 2003). Cette étude a montré pour la première fois l'absence d'une tendance saisonnière du corps au nord d'Afrique où d'autres montrent soit un accroissement (Hadjoudj *et al.*, 2014; Zebsa *et al.*, 2014 a : Baaloudj 2019) soit un décroissement (Mahdjoub *et al.*, 2015).

La sélection de la hauteur où la métamorphose est achevée était similaire pour les deux espèces, bien qu'ils ont vécu dans des environnements différents (eau courant contre une mare). La larve sélectionne les hauteurs dépendantes de la hauteur du support choisi, en fixant à une position ou presque la moitié de la hauteur du support choisi.

Étonnement ce pattern n'a pas changé au cours de la saison, ce qui veut dire que même si la structure de la végétation change au cours de la saison, le choix du micro-habitat ne change pas. Les deux sexes ont la même stratification verticale pour les deux espèces. Ce qui suggère que la prédation agit d'une manière similaire sur les femelles que sur les mâles durant l'émergence.

Ce qui est intéressant est que chez les deux espèces la taille du corps (la longueur du corps) joue un rôle significatif à la détermination de la stratification verticale des individus. Bien que la relation soit assez complexe. Quand le support est court (<50 cm), la taille du corps était positivement corrélée avec la hauteur de l'exuvie (He), mais quand le support est plus grand

(>50cm), la taille du corps était négativement corrélée avec He. Cette dépendance entre le choix du micro-habitat et la taille du corps peut- être due aux facteurs abiotiques et/ou abiotiques premièrement et il peut être partiellement entraîné par le vent (Khelifa *et al.*, 2013 b). Il est probable que la stabilité de la plante support contre le vent est plus élevée quand elle est courte. Ainsi, grimper plus haut ne met pas en danger les individus émergents, mais les maintient plus loin des prédateurs terrestres.

Cependant, lorsque le support de fixation de l'exuvie (généralement une tige d'une plante est longue, la stabilité devient dépendante de la masse ; c'est-à-dire que les individus les plus grands ont tendance à occuper les strates inférieures parce qu'elles sont plus stables, tandis que les individus les plus petits peuvent occuper des strates plus élevées. Deuxièmement, le choix du micro habitat pourrait être en partie géré par la compétition intra- et interspécifique pour un espace favorable de métamorphose. En fait, cette hypothèse a été soulevée par Corbet (1957).

Les larves les plus volumineuses peuvent exclure celles qui sont petites de meilleurs micro- habitats (endroits plus stables avec une faible risque de prédation) ; Ce qui augmente leur probabilité d'émergence. Ainsi, lorsque le support est long, il risque d'être à des strates plus élevées où une potentielle détection par les prédateurs et un rejet par le vent, donc les larves les plus volumineux des hauteurs relativement faibles. Cependant, lorsque le support est court et donc stable, il est préférable de rester à des positions plus élevées pour éviter les prédateurs terrestres. Ces hypothèses devraient être testées avec des expériences qui manipulent les caractéristiques abiotiques et biotiques du micro -habitat afin d'identifier les principaux facteurs qui influencent la stratification verticale des odonates.

Développement embryonnaire chez *Sympetrum meridionale* :

Nous avons trouvé une relation négative entre la grandeur de la ponte et la taille des œufs. Les analyses de Smith et Fretwell (1974) sur l'évolution de la grandeur de la ponte optimale assument qu'une telle relation négative généralement existe. La plupart des études qui testent cette hypothèse trouve une corrélation négative à travers les différentes espèces (Roff 1992). La comparaison avec d'autres espèces de *Sympetrum* montrent un intervalle très grand de grandeur de la ponte. Bien que la littérature montre des grandeurs de la ponte plus grand que

celles citées dans notre étude (Max =1374) e.g. *S. fonscolombii* ≈2,200 and *S. striolatum* 1,525, *Crocothemis erythraea* 1, 837 (Tableau n 20), les grandeurs moins importante enregistrées dans cette étude pourrait être due à la petite taille des individus étudiés durant la 2ème génération de l'année pour l'espèce pourrait être sous estimé. Nos mensurations montrent qu'il ya une variation intra spécifique dans la taille des œufs et dans la grandeur de la ponte. Les facteurs qui affectent la grandeur de la ponte au sein d'une espèce incluent l'âge, la taille de la femelle, le volume de l'œuf, l'intervalle entre deux grandeurs de la ponte, la température, le en génotype et le parasitisme (Atkinson et Begon 1987; Corbet 1999). La taille de la femelle joue un rôle central en nombre et en taille des progénitures

Un développement direct des œufs existe chez la majorité des odonates (Corbet 1962). *Sympetrum meridionale* montre une synchronisation en éclosion des œufs ou après 22 jours plus de 90% ont été éclos. Aguesse (1959) trouve que 96% des œufs de *Sympetrum meridionale* éclosent après 22 jours et celles de *Crocothemis erythraea* éclosent après 13jours

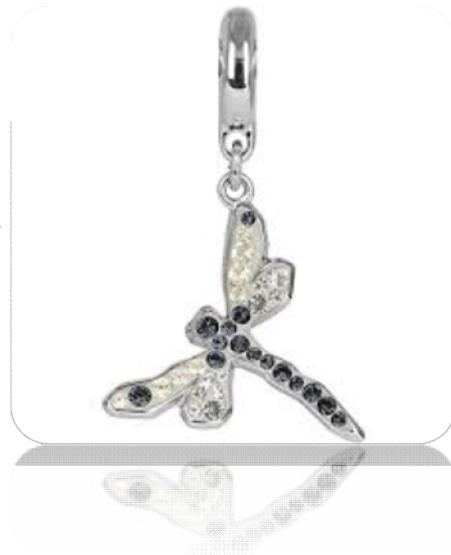
La durée du développement embryonnaire est déterminée par deux événements : l'achèvement du développement embryonnaire et l'éclosion. L'hypoxie, la lumière, le contact avec l'eau et la température de l'eau peuvent être un stimulant qui influence le temps d'éclosion (Corbet, 1999).

Bien que l'eau dans des flacons où les œufs ont été placés soit renouvelée fréquemment, dans certains champignons se sont développés dans nos échantillons. Il est possible que ces champignons ont contribué à la mortalité des œufs. Une proportion d'œufs a été identifié comme infertile parce que leur coloration est restée blanche jaunâtre et ne brunit pas comme celle de la majorité des œufs. Ceci est probablement dû à l'oviposition artificielle (Corbet 1999).

Tableau n 20 : Comparaison de grandeur de ponte de *Sympetrum* spp avec des études précédentes

Espèce	N	Max des œufs	Références
<i>S.meridionale</i>	36	1374	Cette étude
<i>Crocothemis erythraea</i>	21	1,837	Katzur (1998)
	3	1,835	Sahlen,(2002)
	31	1,570	Convey (1989)
<i>Sympetrum danae</i>	7	991	Sahlen,(2002)
	1	> 910	Waringer (1983)
	37	905	Michiels & Dhondt (1988)
<i>S. depressiusculum</i>	6	632	Sahlen, (2002)
	17	440	Katzur (1998)
<i>S. flaveolum</i>	8	241	Sahlen,(2002)
<i>S. fonscolombii</i>	1	≈ 2,200	Lempert (1987)
	51	956	Katzur (1998)
	3	951	Goran(2002)
<i>S. meridionale</i>	2	247	Aguesse (1959)
<i>S. nigrescens</i>	6	951	Goran(2002)
<i>S. sanguineum</i>	18	403	Goran(2002)
	6	301	Convey (1989)
	-	≈ 240	Miller (1995)
<i>S. striolatum</i>	3	1,525	Katzur (1998)
	6	1,004	Goran(2002)
<i>S. vulgatum</i>	16	1,438	Goran(2002)

Conclusion



Conclusion

En conclusion, notre contribution a apporté de nouvelles données sur l'écologie et le comportement reproducteur de deux espèces congénères de la famille des Libellulidae dans les milieux lenticules du bassin versants de la Seybouse (Nord est Algérien).

Le taux de recapture pour les deux sexes chez *Sympetrum fonscolombii* montre que les mâles ont un taux de recapture plus élevé que celui des femelles et un taux de survie plus élevé chez les femelles que chez les mâles, ce qui n'est pas très fréquent. Une sex-ratio biaisée en faveur des mâles est enregistrée, une très bonne compréhension de ces résultats exige une étude approfondie des stades de maturation chez les deux sexes qui demeurent moins documentée.

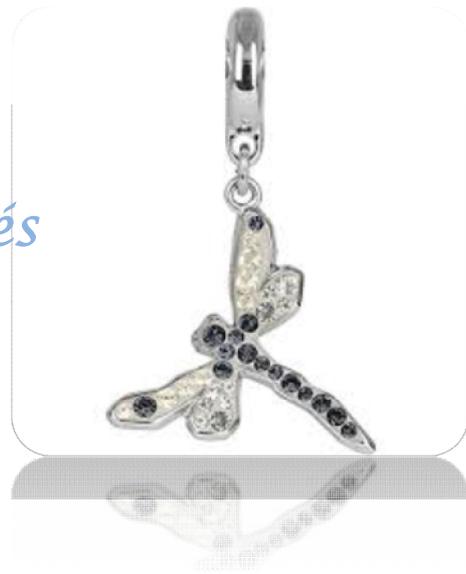
Le dérangement n'a pas montré un effet sur le comportement reproducteur chez *Sympetrum fonscolombii*. La grandeur de la ponte enregistrée pour *Sympetrum meridionale* est peut être la plus grande enregistrée dans la littérature. Une variation intraspecific dans la grandeur de la ponte et dans la taille des œufs a été trouvée ainsi qu'une confirmation de 'trade-off' (coût et bénéfice) entre grandeur de ponte et taille des œufs.

Cette étude présente de nouvelles données sur l'histoire de vie, le SSD (le dimorphisme sexuel en taille) et le choix du micro-habitat à l'émergence des deux espèces de *Sympetrum* en Afrique du Nord.

D'une manière générale, il est préférable de continuer à travailler et développer les points suivants : (1) l'implication du sex-ratio à l'émergence sur l'évolution de la territorialité et du système d'accouplement (Suhonen *et al.* 2008), (2) la fréquence d'inversion des SSD chez les odonates (3) le rôle de la taille corporelle dans la détermination du choix du micro habitat et dans l'implication de ce dernier sur la survie et le succès reproductif des adultes (Serrano-Meneses *et al.* 2007).

Enfin, bien que les espèces étudiées figurent parmi les moins préoccupantes sur la liste rouge de l'UICN, nos données pourraient être applicables à d'autres odonates menacés pour organiser une meilleure gestion des odonates et des biotopes.

Résumés



Résumé.

Le taux de recapture pour les deux sexes chez *Sympetrum fonscolombii* montre que les mâles ont un taux de recapture plus élevé que celui des femelles. Une variation intraspécifique dans la grandeur de la ponte et dans la taille de la ponte a été trouvée ainsi qu'une confirmation de "trade-off" (coût et bénéfice) entre grandeur de ponte et taille des oeufs. L'étude de l'émergence des libellules donne un aperçu de la compréhension de l'histoire de la vie, de l'adaptation et de la sélection sexuelle. Nous étudions ici l'écologie émergente et la taille de deux libellules congénères (*Sympetrum fonscolombii* et *S. meridionale*) dans le nord-est algérien, en mettant en évidence le pattern saisonnier, le sex-ratio à l'émergence, le dimorphisme sexuel et la stratification verticale. Nous avons trouvé que les deux espèces présentaient une émergence assez asynchrone, en particulier pour *S. fonscolombii*. Le sex-ratio était biaisé chez les femelles chez les deux espèces, et plus encore chez la plus grande espèce *S. meridionale*, ce qui correspond à l'hypothèse d'une relation négative entre la SSD (dimorphisme sexuel) et le sex-ratio. Il n'y avait pas de pattern saisonnier de la taille du corps chez les deux espèces. Le SSD était biaisé par les mâles dans *S. meridionale* pour la longueur du corps et du fourreau alaire, mais il était biaisé vers les mâles pour le corps et biaisé vers les femelles pour l'aile chez *S. fonscolombii*. La stratification verticale dépendait de la hauteur du support (plus le support était haut, plus la hauteur de la fixation de l'exuvie était élevée), mais avait une relation complexe avec la taille du corps. La signification biologique et les implications de cette relation entre la stratification verticale et la taille corporelle sont discutées.

Mots clés : émergence, capture et recapture, Sympittrinae, Seybouse, comportement reproducteur.

Abstract

This study was conducted to understand the life history of two dominant dragonflies in North Africa, *Sympetrum fonscolombii* and *S. meridionale*. The study was carried out in Northeast Algeria where the two species have difference life histories; *S. fonscolombii* is a bivoltine species (one generation in the spring and a second generation in late summer) whereas *S. meridionale* is univoltine autumn species. I used capture-mark-recapture on the former species to estimate recapture and survival parameters as well as their determinants. I found that the recapture rate for both sexes in *Sympetrum fonscolombii* shows that males have a higher recapture rate than females. Based on egg collections, I found off intraspecific variation in clutch size and egg size was found as well as a confirmation of trade- between clutch size and egg size. By means of exuviae collections on the two species, I found that both species showed a quite asynchronous emergence, especially for *S. fonscolombii*.

Sex ratio was at emergence was female-based in both species, and more so for the larger *S. meridionale*, which is in line with the hypothesis of negative relationship between sexual size dimorphism (SSD) and sex ratio.

There was no seasonal pattern of body size in both species. SSD was male-biased in *S. meridionale* for both body and wing sheath length, but it was male-biased for body and female-biased for wing in *S. fonscolombii*. Vertical stratification depended on support height (the higher the support the higher the height of exuvia fixation), but had a complex relationship with body size. The biological significance and implications of this vertical stratification-body size relationship are discussed. The ecology and biology of many other species of *Sympetrum* are still understudied and remain to be explored.

key word : emergence, capture and recapture, Sympittrinae, Seybouse, reproductif behavior.

ملخص

s.fonscolombii يظهر أن الذكور لديهم معدل ظهور أعلى من الإناث ولكن معدل البقاء على قيد الحياة أعلى لدى الإناث. يوجد اختلاف بين الأنواع في عدد البيض وحجم البويضة، فضلا عن تواجد علاقة طردية بين عدد البيض وحجم البيض. تعتبر دراسة اليعسوب أثناء خروجه من مرحلة اليرقة وتحوله إلى حشرة بالغة مهمة لفهم دورة الحياة والتكيف والاختيار الجنسي. قمنا بدراسة بيئية ليعسوبيين متقاربين (*Sympetrum fonscolombii* و *S. meridionale*) في شمال شرق الجزائر، مع إبراز النموذج الموسمي؛ نسبة كل جنس عند الظهور؛ الاختلاف بين الجنسين و موضعهما العمودي على مستوى النبة الداعمة. وجدنا أن كلا النوعين قد ظهر بشكل غير متزامن إلى حد ما، وخاصة بالنسبة ل *S. fonscolombii*. كانت النسبة بين الجنسين متحيزة إلى الإناث في كلا النوعين، خاصة عند اليعسوب الأكبر حجما *S. meridionale*. وهذا يتوافق مع فرضية وجود علاقة سلبية بين SSD والنسبة بين الجنسين. لم يكن هناك نمط موسمي لحجم الجسم في كلا النوعين. كان اختلاف SSD من قبل الذكور في *S. meridionale* لطول الجناح، ولكن كان منحاذاة من قبل الذكور للجسم وتميل من قبل الإناث للجناح في *S. fonscolombii*. يعتمد التموثق العمودي على ارتفاع الدعم (كلما ارتفع الدعم، ارتفع ارتفاع التثبيت)، ولكن كان له علاقة معقدة مع حجم الجسم. الدالة البيولوجية والارتباطات المتعلقة بهذه العلاقة تستحق ان تناقش.

الكلمات المفتاحية: اليعسوب، الصيد وإعادة الصيد السيوس؛ السلوك التكاثري

*References
bibliographiques*



REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adetunji J F, Parr M J. (1974). Color change and maturation in *Brachythemis leucosticta* (Burmeister). *Odonatologica Utrecht* 3:1 3-20. 149.
- Adjissi O. (2009). *Etude hydrologique de l'écoulement moyen interannuel du bassin de Seybouse*. Memoire de magister. Université de Badji Mokhtar. Annaba.
- Agence des Bassins hydrographiques –Constantinois- Seybouse – Mellegue. (1999). Cahiers de l'agence (ministère de l'équipement et de l'aménagement du territoire).
- Aguesse P. (1959). Notes biologiques sur l'éclosion des œufs de quelques Libellulidae. *La terre et la vie* 106:165-173.
- Aguilar D, Dommanget J L. 1985. *Guide des libellules d'Europe et d'Afrique du Nord*. Delachaux et Niestlé Paris.
- Amari, H., Zebsa, R., Lazli, A., Bensouilah, S., Mellal, M.K., Mahdjoub, H. et al. (2019). Differential elevational cline in the phenology and demography of two temporally isolated populations of a damselfly: not two but one taxa? *Ecological entomology*, 44, 93-104.
- Angelibert S, Giani N.(2003). Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography*, 26, 13-20.
- Anholt B R, Werner E E. (1994). Interaction between food availability and predation mortality mediated by adaptive behavior. *Ecology* 76, 2230–2234.
- Anholt B R. (1997). Sexual size dimorphism and sex specific survival in adults of the damselfly *Lestes disjunctus*. *Ecological Entomology* 22, 127–132.
- Atkinson D, Begon M. (1987). Reproductive variation and adult size in two co-occurring grass hopper species. *Ecological Entomology* 12: 119-127.
- Baaloudj A (2019). Emergence ecology of the critically endangered *Urothemis edwardsii* in anew colonized site in el Kala national Park (Algeria): conservation implications. *Zoology and Ecology*. Volume n 29, Issue 2.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Baaloudj A. (2008). *Contribution à la mise à jour de l'odonatofaune de l'Est Algérien*. Thèse de Magister. Université de 08 Mai 1945 Guelma.
- Baker R L, Elkin C.M, Brennan H A.(1999). Aggressive interactions and risk of fish predation for larval damselflies. *Journal of Insect Behavior*, 12, 213-223.
- Beaton G. (2007). *Dragonflies and damselflies of Georgia and southeast*. University of Georgia press. ISBN -13:978-0-8203-279-2.
- Beirinckx K, Van Gossum H, Lajeunesse J, Forbes R. (2006). Sex biases in dispersal and philopatry: insights from a meta-analysis based on capture-mark-recapture studies of damselflies. *Oikos*.113, 539–547.
- Benchalel W. (1994). *Contribution à l'étude écologique des odonates des eaux courantes (Oued El –Kebir et Oued Bouarroug .wilaya d'El-Tarf*. Thèse de Magister, université d'Annaba.
- Bilek A. (1962) .*Orthetrum albistylum* Selys.Entwicklungvom Eibiszur geschlecht reifen Imago. *Nachrichtenbl Bayer Entomol*. 1 1:33-38, 648 1.
- Blanckenhorn WU. (2000) .The evolution of body size: what keeps organisms small?. *Rev Biology*. Dec. 75(4):385-407.
- Blanckenhorn WU. (2005). Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*. **111**.977–1016.
- Blois B. (1985). The larval diet of three anisopteran (Odonata) species .*Freshwater Biology*.15.505.514.
- Boano G, Rolando A. (2003). Aggressive interactions and demographic parameters in *Libellula fulva* (Odonata, Libellulidae). *Italian Journal of Zoology*. 70, 159–166.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Boucenna N, Kahalerras A, Boukhemza-Zemmouri N, Houhamdi M, Khelifa R. (2018). Niche partitioning at emergence of two sympatric top-predator dragonflies, *Anax imperator* and *A. parthenope* (Odonata: Aeshnidae). *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.), 54:1, 73-80, DOI:
- Boucenna, N., Kahalerras, A., Boukhemza-Zemmouri, N., Houhamdi, M. & Khelifa, R. (2018). Niche partitioning at emergence of two sympatric top-predator dragonflies, *Anax imperator* and *A. parthenope* (Odonata: Aeshnidae). *Annales de la Société entomologique de France* (NS), 54, 73-80.
- Bouchelaghem E. (2008). *Caractéristique du peuplement odonatologique des bassins versants des oueds Charef et Seybouse*. Thèse de Magister. Université de 08 Mai 1945 Guelma.
- Boudot J P, Grand D. (2006). Les libellules de France, de Belgique et du Luxembourg. *Parthenope collection*. Mèze .France.
- Bouiedda, N., Amari, H., Guebailia, A., Zebsa, R., Boucenna, N., Hadjadji, S. et al. (2018). Reproductive behaviour and body size of *Erythromma lindenii* (Zygoptera: Coenagrionidae) in Northeast Algeria. *Odonatologica*, 47 267-276.
- Boulahbal R. (1992). *Contribution à l'étude de la diapause estivale chez les genres *Sympetrum* et *Aeschna**. Mémoire de DES en Biochimie. Université d'Annaba.
- Buskirk R E, Sherman K J. (1985). The influence of larval ecology on oviposition and mating strategies in dragonflies. *Fla. Entomol.* 68: 39–51.
- Büsse S, Hörnschemeyert T. (2013).The thorax musculature of anisoptera (Insecta, Odonata), nymphs and its evolutionary relevance *BMC. Evolutionary biology*.13.273.
- Byers C J, Eason P K. (2009). Conspecifics and their posture influencesite choice and oviposition in the damselfly *Argia moesta*. *Ethology* .115:721–730.
- Campan R, Scapini F. (2002). *Ethologie: Approche systematique du comportement*. Edition de Boek université. ISBN 2-8041-3765-1.ISSN 1376-2273.
- Campanella PJ. (1975). The evolution of mating systems in temperate zone dragonflies (Odonata: Anisoptera) *Libellula luctuosa* (Burmeister). *Behavior*. 54:278-309.
- Cesar N. (2006) .des odonates dans l'assiette, les insectes consommés à Bali. *Insectes*. 6 n° 140.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Chaoui W. (2007). *Impact de la population organique et chimique des eaux de l'oued Seybouse et de l'oued Mellah sur les eaux souterraines de la nappe alluviale de Bouchegouf*. Thèse de magister. Université de Badji Mokhtar. Annaba.
- Claus Walker D B, Crowley P H, Johansson F. (1997) .Fish predation, cannibalism, and larval development in the dragonfly *Epiheca cynosura*. *Canadian Journal of Zoology*. 75, 687–696.
- Convey P. (1989). Post-copulatory guarding strategies in the non-territorial dragonfly *Sympetrum sanguineum* (Miiller) (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour* .37: 56-63.
- Corbet P S. (1954). Seasonal regulation in British dragonflies. *Nature*. 174, 655.
- Corbet P S. (1962). Biology of Dragonflies. *E W. Classey LTD*, Farington.
- Corbet P S. (1957). The life-history of the emperor dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *The Journal of Animal Ecology*, 1-69.
- Corbet PS .(1999). *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*. Colchester: Harley Books.
- Corbet PS. (2002). Stadia and growth ratios of Odonata. a review. *International Journal of Odonatology*. 5:1, 45-73.
- Corbet, P.S. (1980). Biology of odonata. *Annual review of entomology*, 25, 189-217.
- Cordero A, Miller PL. (1992). Sperm transfer, displacement and precedence in *Ischnura graellsii*(O d o n a t a :Coenagrionidae). *Behavior. Ecology. Sociobiology*.3 0, p. 261–267.
- Cordero A, Santolamazza-Carbone S, Utzeri C. (1995). Male disturbance, repeated insemination and sperm competition in the damselfly *Coenagrions scitulum* (Zygoptera :Coenagrionidae). *Animal Behavior*. 49, p. 437–449.
- Cordero A, Stoks R. (2008). *Mark-recapture studies and demography*. In: *Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research*, (Córdoba-Aguilar, A., ed.). pp. 7-20. Oxford University Press, Oxford.
- Cordoba-Aguilar A. (2008). *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford, UK: Oxford University Press. 290 pp.
- Cordoba-Aguilar A. (2009). A female evolutionary response when survival is at risk: male harassment mediates early re-allocation of resources to increase egg number and size. *Behavior Ecology Sociobiology*. 63: 751–763.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Cormack R M. (1965). Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* .51, 429–438.
- Crassé P. (1979). *Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie: insecte-thorax- abdomen*. Tome 08.Fascicule 2. Library of Congress catalog .card number: 492833. ISBN: 2-225-62667-7.
- Crowder L B, Cooper W E. (1982). Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology*. 63, 1802–1813.
- Crumrine P W. 2005. Size structure and substitute ability in an odonate intraguild predation system.*Oecologia*.145, 132–139.
- David J, Thompson1, Ola M. Fincke. (2002).Body size and fitness in Odonata, stabilising selection and a meta-analysis too far? *Ecological Entomology* .Volume 27, Issue 3, pages 378–384, June 2002.
- De Block M, Stoks R. (2003). Adaptive sex-species life history plasticity to temperature description of a new species of *Ischnura*. *Entomologist's Monthly Magazine* 16: 146.
- Dijkstra K-D B, Lewington R. (2007). *Guide des libellules de France et d'Europe*. De lachaut et Niestlé. Paris ISBN 978-2-603-01504-9.
- Dijkstra KDB, Bechly G, Bybee S, Dow R, Dumont H, Fleck G, Garrison R, Hämäläinen M, Kalkman V, Karube H, May M, Orr A, Paulson D, Rehn A; Theischinger G, Trueman J W H, Tol J, Ellenrieder N, Ware J. (2013). The classification and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). *Zootaxa*. Magnolia press ISSN 1175-5334.
- Dionne M, Folt C L. (1991). An experimental analysis of macrophyte growth forms as fish foraging habitat .*Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48,123–131.
- Dumont H J, Vanfleteren J R., De Jonckheere J F, Weekers P H H.(2005). Phylogenetic relationships, divergence time estimation, and global biogeographic patterns of calopterygoid damselflies (Odonata, Zygoptera) inferred from ribosomal DNA sequences. *Systematic Biology*, 54, 347–362.
- Dumont H J, Vierstraete A, Vanfleteren J R .(2010). A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). *Systematic Entomology*, 35, 6–18.
- Fairbairn DJ, Blanckenhorn W, Szekely T. (2007). Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. *Oxford University Press*, Oxford.
- Falck J, Johansson F. (2000). Patterns in size, sex ratio and time at emergence in a south Swedish population of *Sympetrum sanguineum* (Odonata). *Aquatic Insects*, 22, 311-317.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Fostër S.(1998).oviposition high above water *Micraphyriadictynna* (anisoptera, libellulidae). *Odonatological*. 27(3):35-369.
- Fraser, F.C. & Tillyard, R.J. (1957). *Reclassification of the order Odonata*. Royal Zoological Society of New South Wales.
- Garrison R W, Hafernik J E.(1981). Population structure of the rare damselfly, *Ischnura gemina* (Kennedy) (Odonata: Coenagrionidae). *Oecologia* 48:377–384.
- Gosden, T P, Svensson E I. (2007).Female sexual polymorphism and fecundity consequences of male mating harassment in the wild. *P LoS ONE* 2: e580. doi: 10.1371/journal.pone.0000580).
- Grimaldi D, Engel MS. (2005). Evolution of the Insects. *Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press*
- Guachi A.(1986). *Hydrologie et utilisation de la ressource en eau en Algérie (Le Bassin de la Seybouse)*. OPU. Alger.
- Guebailia A, Khelifa R, Bouyedda N, Amari H, Hadjadji S, Zebza 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
- Gullan PJ, Cranston P S. (2014). *The insects an outline of entomology*. Fifth edition .Library of congress cataloging-in publication data.ISBN 978-1-118-84615-5 (cloth).
- Hadjoudj S, Khelifa R., Guebailia A, Amari H., Hadjadji S, Zebza 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* (NS), 50, 343-349.
- Heckman C W.(2006). *Encyclopedia of South American aquatic insects*. Odonata Anisoptera. *Springer* ISBN- 10-1-4020-4801-7(HB), ISBN-13- 978-1-4020-4801-2(HB), ISBN -10-1-4020-4802-5(ebook), ISBN-13-978-1-4020-4802-5.
- Heidemann H, Seidenbusch R. (2002). *Larves et exuvies des libellules de France et d'Allemagne (sauf corse)*. *Société française d'odonatologie*. ISBN(13) 978-2-9507295-6.
- Heymer A. (1973).Verhaltens studienan Pracht libellen. *J. Comportent Etholgy Supply*. 1 1: 1-100.
- Hone k A.1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* **66**, 483–492.
- Hooper RE, Siva-Jothy M T. (1996). Last male sperm precedence in a damselfly demonstrated by RAPD profiling. *Molecular Ecology*. **5**, p. 449–452.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Hopper K R, Crowley P H, Kielman D. (1996). Density dependence, hatching synchrony, and within cohort cannibalism in young dragonfly larvae. *Ecology*.77, 191–200.
- Ilmonen J, Suhonen J. (2006). Intraguild predation, cannibalism, and microhabitat use in *Calopteryx virgo* and *Somatochlora metallica* larvae: a laboratory experiment. *Aquatic Ecology* .40, 59–68.
- Johansson F, Brodin T. (2003). Effects of fish predators and abiotic factors on dragonfly community structure. *Journal of Freshwater Ecology* 18, 415–423.
- Johansson F, Crowley P H , Brodin T.(2005). Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86, 507-513.
- Johansson F, Crowley PH, Brodin T.(2005). Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86, 507-513.

- Johnson C. (1973). Ovarian development and age recognition in the damselfly ,*Argia moesta* (Hagen, 1961).*Odonatologica* Utrecht 2:69-8 1
- Johnson DM, Martin T H, Crowley P H., and Crowder, L.B. (1996). Link strength in lake littoral food webs: net effects of small sunfish and larval dragonflies. *Journal of the North American Benthological Society* 15, 271–288.
- Johnson DM, Martin TH, Mahato M, Crowder L.B, Crowley P.H. (1995). Predation, density dependence, and life histories of dragonflies: a field experiment in a freshwater community. *Journal of the North American Benthological Society* 14, 547–562.
- Jolly G M. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and in migration: stochastic model. *Biometrika* 52, 225–247.
- Kalavati C, Narasimhamurti C. (1978). New microsporidian parasite, *Toxoglugeatillargi* Sp-N from an odonate, *Tholymistillarga*. *Acta Protozoologica* 17, 279–283.
- Katzur K. (1998). Untersuchungen zur Ei- und Larval entwicklung einiger typischer Libellen (Odonata: Libellulidae) in Reisfeldern der Camargue. *Diplomarbeit, Technische Universität Braunschweig*.
- Kery M, Juillerat L. (2004). Sex ratio estimation and survival analysis for *Orthetrum coerulescens* (Odonata, Libellulidae).*Canadian Journal of Zoology* 82, 399–406.
- Khelifa R. & Kahalerras A. 2008. *Inventaire odonatologique du bassin versant de la Seybouse*. Mémoire d'ingénieur, Université de Guelma.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Khelifa R, Youcefi A, Kahlelras A, Alfarhan A, Alrached A S. (2011). L'odonatofaune (Insecta, Odonata) du bassin versant de la Seybouse en Algérie: Intérêt pour la biodiversité du Maghreb. *Revu d'écologie* -vol 66.
- 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., Zebba 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. (2012). Description of the final instar larva of *Calopteryx exul* Sélys, 1853 (Zygoptera: Calopterygidae). *International Journal of Odonatology*, 15, 107-114.
- Khelifa, R., Zebba, R., Kahalerras, A., Laouar, A., Mahdjoub, H. & Houhamdi, M. (2013a). Description of the Final Instar Exuvia of *Urothemis edwardsii* with reference to its Emergence site Selection (Odonata: Libellulidae). *Entomologia Generalis*, 34, 303-312.
- Khelifa R, Zebba R, Amari H, Mellal MK. (2013b). Does Wind Affect Emergence Site Selection in Odonata? *African Entomology* 21(2): 383-387/107.
- Khelifa R, Zebba R, Moussaoui A, Kahalerras A, Bensouilah S, Mahdjoub H. (2013c). 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., 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: .1080/21658005.2013.837265.
- Khelifa R., Zebba R., Sekrane N., Youcefi A., Bensouilah S. & Amari H. (2013 e). Long range movements of an endangered endemic damselfly *Calopteryx exul* Selys, 1853 (Calopterygidae: Odonata). *African Journal of Ecology* DOI: 10.1111/aje.12107

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Khelifa, R. (2013). Flight period, apparent sex ratio and habitat preferences of the Maghribian endemic *Calopteryx exul* Selys, 1853 (Odonata: Zygoptera). *Revue d'écologie (La Terre et La Vie)*, 68, 37-45.
- Khelifa, R., Zebba, R., Sakrane, N.E., Youcefi, A., Bensouilah, S. & Amari, H. (2014). Long-range movements of an endangered endemic damselfly *Calopteryx exul* Selys, 1853 (Calopterygidae: Odonata). *African Journal of Ecology*, 52, 375-377.
- Khelifa R, Guebailia A, Mahdjoub H, Mohamed Sahnoun A, Houhamdi M. (2015b). Aspects of life history of *Platycnemis subdilata* (Zygoptera: Platycnemididae) in Northeast Algeria. *International Journal of Odonatology* 18: 317- 327
- Khelifa R. (2015 a). 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., Aouaouche, M.S. & Houhamdi, M. (2015). Aspects of life history of *Platycnemis subdilata* (Zygoptera: Platycnemididae) in Northeast Algeria. *International Journal of Odonatology*, 18, 317-327.
- Khelifa, R., Zebba, R., Amari, H., Mellal, M.K., Mahdjoub, H. & Kahalerras, A. (2016c). 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.
- 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.
- Khelifa, R., Mahdjoub, H., Aouaouche, M.S. & Houhamdi, M. (2016a). Reproductive behaviour of a North African endemic damselfly, *Platycnemis subdilata* (Odonata: Platycnemididae) and probable senescence effects. *Journal of Odonatology*, 19, 157-167.
- Khelifa, R., Mellal, M.K., Zouaimia, A., Amari, H., Zebba, R., Bensouilah, S. et al. (2016b). On the restoration of the last relict population of a dragonfly *Urothemis*

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- edwardsii Selys (Libellulidae: Odonata) in the Mediterranean. *Journal of Insect Conservation*, 20, 797-805.
- Khelifa, R. & Mellal, M.K. (2017). Host-plant-based restoration as a potential tool to improve conservation status of odonate specialists. *Insect Conservation and Diversity*, 10.2, 151-160.
 - Khelifa, R. (2017). Partial bivoltinism and emergence patterns in the North African endemic damselfly *Calopteryx exul*: conservation implications. *African Journal of Ecology*, 55, 145-151.
 - Khelifa, R., Theischinger, G. & Endersby, I. (2017). A century on from The Biology of Dragonflies by Tillyard 1917: what have we learned since then? *Austral Entomology*, 56, 138-147.
 - Khelifa, R., Zebba, R., Amari, H., Mellal, M.K., Zouaimia, A., Bensouilah, S. et al. (2018). The hand of man first then Santa Rosalia's blessing: a critical examination of the supposed criticism by Samraoui (2017). *Journal of Insect Conservation*, 22, 351-361.
 - Khelifa, R. (2019a). Females 'assist' sneaker males to dupe dominant males in a rare endemic damselfly: sexual conflict at its finest. *Ecology*, 100, e02811.
 - Khelifa, R. (2019b). Sensitivity of biodiversity indices to life history stage, habitat type and landscape in Odonata community. *Biological Conservation*, 237, 63-69.
 - Khelifa, R., Zebba, R., Amari, H., Mellal, M.K. & Mahdjoub, H. (2019). Field estimates of fitness costs of the pace-of-life in an endangered damselfly. *Journal of Evolutionary Biology*, 32, 943-954.
 - Koch K. (2006). Effects of male harassment on females' oviposition behavior in Libellulidae (Odonata). *International Journal of Odonatology*. 9: 71–80.
 - Kolbe H.J. (1885). Beitrag zur Kenntniss der Pseudoneuroptera Algeriens und der Ostpyrenien. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 29: 151-157
 - Kumar A. (1972). The phenology of dragonflies in the Dehra Dun Valley, India. *Odonatologica* Utrecht 1: 199-207.
 - Lempert J. (1987). Das Vorkommen von *Sympetrum fonscolombei* in der Bundesrepublik Deutschland. *Libellula* 6: 59-69.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Louamri A. (2013). *Le bassin versant de la Seybouse (Algérie orientale) hydrologie et aménagement des eaux*. Thèse de Doctorat. Université de Constantine 01.
- Mahdjoub H, Khelifa R, Zebsa R, Bouzlama 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., Zebsa, R., Bouzlama, 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., Zebsa, R., Mellal, M.K., Bouzlama, 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
- Matushkina N, Gorb S. (2001). Stylus of the odonate endophytic oviposition : a mechanosensory organ controlling egg positioning. *Insect physiology* Volume 48 issue 02, 213-219.
- Mc Millan V E. (2000). Aggregating behavior during oviposition in the dragonfly *Sympetrum vicinum* (Hagan) (Odonata: Libellulidae). *The American Midland Naturalist*. 144: 11–18.
- Mc Peek M A, Brown M B. 2002. Building a regional species pool : diversification of the *Enallagma* damselflies in Eastern north America. *Ecology*, 81(4), 2000, pp. 904–920.
- Mc Peek M A, Crowley PH. (1987). The effects of density and relative size on the aggressive behavior, movement and feeding of damselfly larvae (Odonata, Coenagrionidae). *Animal Behaviour* 35, 1051–1061.
- Mc Peek M A. (1998). the consequences of changing the top predator in a food web: a comparative experimental approach. *Ecological Monographs* 68, 1–23.
- Mc Peek M.A. (1990). Determination of species composition in the *Enallagma* damselfly assemblages of permanent lakes. *Ecology* 71. 83–98.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Mc Peek MA. (2004). The growth/predation risk trade off: so what is the mechanism? *American Naturalist* .163, E88–E111.
- McLachlan R. (1897). Odonata collected by the Rev. E.A. Eaton in Algeria, with annotations. *Entomologist's Monthly Magazine* 8: 152-157.
- McLachlan R.(1896). Oceanic migration of a nearly cosmopolitan dragonfly (*Pantala flavescens*, F.). *Entomologist's Monthly Magazine* 7: 254.
- Mellal, M.K., Bensouilah, M., Houhamd, M. & Khelifa, R. (2018a). Reproductive habitat provisioning promotes survival and reproduction of the endangered endemic damselfly *Calopteryx exul*. *Journal of Insect Conservation*, 22, 563-570.
- Mellal, M.K., Zebsa, R., Bensouilah, M., Houhamdi, M. & Khelifa, R. (2018b). Aspects of the emergence ecology of the regionally endangered *Coenagrion mercuriale* (Odonata: Coenagrionidae) in Northeast Algeria. *Zoology and Ecology*, 28, 224-230.
- Michiels N, Dhondt A A .(1988). Direct and indirect estimates of sperm precedence and displacement in the dragonfly *Sympetrum danae* (Odonata: Libellulidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23: 257-263.
- Michiels N K. (1992). Consequences and adaptative significance of variation in copulation duration in the dragonfly *Sympetrum danae*. *Behavioral ecology and sociobiology*. 29:429-435.
- Midttun B. (1974).The anatomy of themale internal organs of reproduction of *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) withremarks on the development, structure and behaviour of the spermatozoa. *Norwegian journal of zoology*. 22: 105-24.
- Miller P L. (1995). *Dragonflies*. Naturalists' Handbooks. Richmond Publishing, Slough.
- Mitchell R.(1969). The use of parasiticmites to age dragonflies. *The American Midland Naturalist*.82:359-66
- Moison J. (2010).*Guide d'identification des principaux macroinvertébrés benthiques d'eau douce du Québec 2010 surveillance volontaire des cours d'eau peu profonds*. direction du suivi de l'état de l'environnement ministère de développement durable de l'environnement et des parcs, ISBN : 978-2-550-58416-2.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Moravec F, Skorikova B. (1998). Amphibians larvae of aquatic insects as new paratenic hosts of *Anguillicolacrossus* (Nematoda: Dracunculoidea), a swimbladder parasite of eels. *Diseases of Aquatic Organisms* 34, 217–222.
- Moore N W. (1964). Intra- and interspecific competition among dragonflies (odonata). *Journal of Animal Ecology*, Vol. 33, No. 1
- Morin PJ. (1984). The impact of fish exclusion on the abundance and species composition of larval odonates: Results of short term experiments in a North Carolina farm pond. *Ecology* 65, 53–60.
- Morton K.J. (1905). Odonata collected by Miss M. Fountaine in Algeria, with description of a new species of *Ischnura*. *Entomologist's Monthly Magazine* 16: 146-149.
- Natalia A. Matushkina .(2011). Morphology of exophytic ovipositors in dragonflies (Odonata: Gomphidae, Corduliidae, Libellulidae), with particular reference to ovipositor muscles and sensilla. *International Journal of Odonatology*. 14:3, 233-248,
- Needham JG, Westfall MJ, May M L. (2000). *Dragonflies of North America*. Gainesville, Florida: Scientific Publishers.
- Neville A C. (1963). Daily growth layers for determining the age of grass hopper populations. *Nordic Society Oikos* Vol. 14, Fasc.
- Nylin S1, Gotthard K. (1998).Plasticity in life-history traits. *Annual review entomology*. 43:63-83
- Pajunen V 1. (1962). Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubiav. d.* Lind. *Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae* . Vanamo 24:1-79.
- Parr M J. (1965).A population study of a colony of imaginal *Ischnura elegans*(Van der Linden) (Odonata: Coenagrionidae) at Dale, Pembrokeshire. *Field Studies*2, 237–282.
- Parr M J. (1973). Ecological studies of *Ischnura elegans* (Vander Linden). I .Age groups, emergence patterns and numbers. *Odonatologica* Utrecht 2: 139-57.
- Paulson D. (2011). *Dragonflies and damselflies of the Est*. Princeton University press. ISBN 978-0-691-12282-3(hard back all paper).ISBN 978-0-691-12283-0.
- Pierce C L, Crowley P H, Johnson D M. (1985). Behavior and ecological interactions of larval odonata. *Ecology* 66: 1504-1512.
- Pilgrim E, Vondohlen C. (2012). The phylogeny of the dragonfly genus *Sympetrum* (Odonata, libellulidae). *Organisms, Diversity, Evolution*, ong, diverevoldoi 10-1007/s 13227-012-00817.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Rademacher M. (2011). Dragonflies in quarries & gravel pits, the life of the quik and beautiful. *Global manager biodiversity & naturel resources*. heidelbergcement, inula-institut für natur schutz und lands chafs analyse, Freiburg I Br. 1st edition.
- Ralls K. (1976). Mammals in which females are larger than males. *Quarterly Review of Biology* **51**, 245–276.
- Rantala M J, Ilmonen J, Koskimaki J, Suhonen J, Tynkkynen K. (2004). Themacrophyte, *Stratiotes aloides*, protects larvae of dragonfly *Aeshna viridis* against fish predation. *Aquatic Ecology* **38**, 77–82.
- Resetarits W J. (1996). Oviposition site choice and life history evolution. *Am zoologist*. **36**: 205–215.
- 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.
- Rolff J. (1999). Parasitism increases offspring size in *Coenagrion puella*: experimental evidence for parasitemediated maternal effects. *Animal Behaviour* **58**: 1105-1108.
- Roth M. (1980). *Initiation à la morphologie, la systématique et la biologie des insectes*. Office de la recherche scientifique et technique Outre-mer. ISBN 2-70990327.
- Rundle S D, Bilton D T, Abbott J C, Foggo A. (2007). Range size in North American Enallagma damselflies correlates with wing size. *Freshwater Biology*, **52**, 471-477.
- Rundle S D, Bilton D T, Abbott J C, Foggo A. (2007). Range size in North American Enallagma damselflies correlates with wing size. *Freshwater Biology*, **52**, 471-477.
- Ryazanova GI, Mazokhin-Porshnyakov G A. (1998). Cannibalism of predatory insects: Selecting conspecific prey in Odonata larvae. *Zoologi chesky Zhurnal* **77**, 191–195.
- Sánchez A, Perez J, Jimenez E, Toras C. (2009). Los odonatos de Extramadura. Consejería de Industria. *Energia y Medio Ambiente*.
- Sahlén G, Suhling F. (2002). Relationships between egg size and clutch size among European species of Sympetrinae (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology*. **5**:2, 181-191.
- Samraoui B, Bouzid S, Boulahbal R, Corbet P.S. (1998). Postponed reproductive maturation in Upland refuges maintains Life-cycle continuity during the hot, dry

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- season in Algerian Dragonflies (Anisoptera) *International Journal of Odonatology* 1 (2): 118-135.
- Samraoui B, Menai R. (1999). A contribution to the study of Algerian Odonata. *International Journal of Odonatology* 2: 145-165
 - Samraoui B., Benyacoub S., Mecibah S. & Dumont H.J. (1993). Afro tropical 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.
 - Samways M, Niba A. (2010). Climate and elevational range of a South African dragonfly assemblage. *Dragonflies and Climate Change. Bio Risk*, 5, 85-107.
 - Samways M. (2008). Dragonflies and damselflies of South Africa. *Pensoft series faunistica* N°70 ISSN 1312-0174, ISBN 978-954-642-330-6.
 - Sánchez- M H, Ware LM. (2012). *Biogeography of Dragonflies and Damselflies: Highly Mobile Predators*, Global Advances in Biogeography, Dr. Lawrence Stevens (Ed.). ISBN: 978-953-51-0454-4.
 - Satha A. (2008). *Caractérisation de peuplement odonatologique des bassins versants de Bouhamden et Seybouse*. Thèse de Magistère. Université de 08 Mai 1945 Guelma.
 - Schenk K, Suhling F, Martens A. (2004). Egg distribution, mate-guarding intensity and offspring characteristics in dragonflies (Odonata). *Animal Behavior*. 68: 599–606.
 - Schmidt E. (1964). Biologisch-okologische Untersuchungen an Hochmoor libellen. *Z. Wiss. Zoologische Jahrbücher*. A 169:3 13-86.
 - Selys-Longchamps E.de. (1849). *Les libelluliens*. In: H. Lucas (Ed.), *Exploration Scientifique de l'Algérie. Animaux Articulés* 3: 115-135
 - Selys-Longchamps E.de. (1866). Additions aux odonates de l'Algérie. *Bulletin de l'Académie d'Hippone* 2: 40-41
 - Selys-Longchamps E.de. (1865). Odonates de l'Algérie. *Bulletin de l'Académie d'Hippone* 1: 31-34

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- 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
- Serrano-Meneses M A, Azpilicueta-Amorín M, Székely T, Córdoba-Aguilar A. (2007). The development of sexual differences in body size in Odonata in relation to mating systems. *European Journal of Entomology*, 104, 453.
- Serrano-Meneses M A, Córdoba-Aguilar A, Méndez V, Layen S J, Székely T. (2007) Sexual size dimorphism in the American Ruby spot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour* 73, 987–997.
- Serrano-Meneses M, Córdoba-Aguilar A, Méndez V, Layen S, Székely T. (2007). Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behavior*, 73, 987-997.
- Serrano-Meneses M, Córdoba-Aguilar A, Méndez V, Layen S, Székely T.(2007). Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behavior*, 73, 987-997.
- Siva – Jothy M T. (1988).Sperm “repositioning” in *Crocothemis eruthraea*, a libellulid dragonfly with brief copulation.*J. Insect Behavior*. **1**, p. 235–245.
- Siva-Jothy MT, Blake D E, Thompson J, Ryder JJ. (1996). Short- and long-term sperm precedence in the beetle *Tenebrio molitor*: a test of the adaptative “sperm removal” hypothesis. *Physiology Entomology*. **21**, p. 313–316.
- Siva-Jothy MT, Tsubaki Y. (1989). Variation in copulation duration in *Mnaispruinosa apruinosa* Selys (Odonata:Calopterygidae) 1. Alternative mate-securing tactics and sperm precedence. *Behavior Ecology Sociobiology*. **24**, p. 39–45.
- Siva-Jothy MT, Tsubaki Y. (1994). Sperm competition and sperm precedence in the dragon fly *Nanophya pygmaea*. *Physiology Entomology* .**19**. p. 363–366.
- Siva-Jothy MT. (1987).Variation in copulation duration and the resultant degree of sperm removal in *Orthetrum cancellatum*(L.) (Libellulidae: Odonata). *Behavior. Ecology Sociobiology*. **20**, p. 147–151.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Siva-Jothy MT., Tsubaki Y.(1994). Sperm competition and sperm precedence in the dragon fly *Nanophya pygmaea*. *Physiology Entomology*. 19, p. 363–366.
- Smith H G, Fretwell S D. (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499-506.
- Stoks R, Cordoba-Aguilar A. (2012). Evolutionary Ecology of Odonata: A Complex Life cycle Perspective. *Annual Review of Entomology*. 2012. 57:249–65
- Stoks R, Mc Peek M A, Mitchell J L. (2003). Evolution of prey behavior in response to changes in predation regime: damselflies in fish and dragonfly lakes. *Evolution* 57, 574–585.
- Stoks R. (2001). Male-biased sex ratios in mature damselfly populations: real or artefact? *Ecological Entomology* 26: 181–187
- Suhonen J, Rantala M J, Honkavaara J. (2008). Territoriality in odonates. Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research. *Oxford University Press*, Oxford, 203-217.
- Temeles E J, Pan IL, Brennan J L, Horwitt JN. (2000). Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. (*Science*) **289**,441–443.
- Testar P (1981) .Odonates in Flore et faune aquatique de l’Afrique sahélo-soudanienne. *Initiation. Orstom Paris* 45 -445 -481.
- Thornton1 JL, Switze P V. (2015). Factors Affecting the Spatial Distribution of Oviposition Sites for Tandem Black Saddlebags Dragonflies (Odonata: Libellulidae) . *Insect Sciobiology*. 15(1): 54; DOI.
- Tillyard, R.J. (1917). *The biology of dragonflies:(Odonata or Paraneuroptera)*. CUP Archive.
- Trottier R. (1971).Effect of temperature on the life-cycle of *Anax junzus* (Odonata: Aeshnidae) in Canada. Volume 103. *The Canadian entomologist*. 103: 1671-1683.
- Trueman, J.W. (2007). A brief history of the classification and nomenclature of Odonata. *Zootaxa*, 1668, 381-394.
- Ubukata H. (1974). Relative abundance and phenology of adult dragonflies at adystrophic pond in Usubetsu, near Sapporo. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 6, ZooLogy* 19:758-76.
- Ueda T. (1978). Geographic variation in the life cycle of *Lestes sponsa*. *TomboTokyo* 21 :27-4

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Utzeri C, Carchini G, Falchetti E. (1988). Aspects of demography in *Lestes barbarous* (Fabr.) and *L. virensvestalis* Ramb. (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica* 17, 107–114.
- Van Buskirk J. 1989. Density-dependent cannibalism in larval dragonflies. *Ecology* 70, 1442–1449.
- Van Buskirk J.(1987). Influence of size and date of emergence on male survival and mating success in a dragonfly *Sympetrum rubicundulum*. *The American Midland Naturalist*. 118:169–176. Libellules, entre ciel et eau – Muséum d'histoire naturelle de Nantes
- Venable N, Butler L. (1980). *Introduction to dragonflies and damselflies of West Virginia*. West Virginia university extension service, serie 801.
- Verberk W C Siepel H, Esselink H. (2008). Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 53, 1722-1738.
- Veron J E N. (1973). Age determination of adult Odonata. *Odonatologica* Utrecht 2:21-28 *Oikos* 14: 1-8
- Waage JK. (1979). Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* **203**, p. 916–918.
- Waage JK. (1984). Sperm competition and the evolution of Odonate mating systems. In Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Tucson, Arizona, USA: Ed. *Smith Academic Press*. p. 251–290.
- Waage JK. (1986). Evidence for widespread sperm displacement ability among *Zygoptera* (Odonata) and the means for predicting its presence. *Biological Journal of the Linnean Society*. **28**, p. 285–300.
- Walker E M, Corbet P S. (1975). *The Odonata of Canada and Alaska* .vol. 3. Toronto: *Toronto University Press*.
- Ware J, Karlsson M, Sahle'n G. (2012). Evolution of reproductive strategies in libellulid dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Organisms Diversity Evolution*. 12 313–323.
- Warfe D M, Barmuta L A. (2004). Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141, 171–178.
- Waringer J. (1983). A study on embryonic development and larval growth of *Sympetrum danae* (Sulzer) at two artificial ponds in Lower Austria (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 12: 331-343.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Watanabe M, Matsuoka, Taguchi M. (2004). Habitat selection and population parameters of *Sympetrum infuscatum* (Selys) during sexually mature stages in a cool temperate zone of Japan (Anisoptera :Libellulidae). *Odonatologica* 33, 169–179.
- Watanabe M., Taguchi M, Ohsawa N .(1998).Population structure of the damselfly *Calopteryx japonica* Selys in an isolated small habitat in a cool temperature zone of Japan (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 27, 213–224.
- Watanabe W, Taguchi M.(1988). Community structure of coexisting *Sympetrum* in central Japanese paddy Helds in autumn (Anisoptera: L ibellulidae).*Odonatologica*17, 249–262.
- Wauters L A, Dhondt A A. (1995). Lifetime reproductive success and its correlates in female Eurasian red squirrels.*Oikos*72, 402–410.
- Wissinger A.(1988). Effects of food availability on larval development and inter-instar predation among larvae of Libellulalydia and *Libellula luctuosa* (Odonata: Anisoptera). *Canadian Journal of Zoology* .66: 543 - 549.
- Wissinger S.A. (1992). Niche overlap and the potential for competition and intraguild predation between sizes structured populations. *Ecology* 73, 1431–1444.
- Wissinger SA, Mc Grady J. (1993). Intraguild predation and competition between larval dragonflies: direct and indirect effects on shared prey. *Ecology* 74,207–218.
- Young A M. (1967). Oviposition Behavior in Two Species of Dragonflies .*Ohio Journal of Science*. Volume 67, Issue 5.
- Zebba R, Khelifa R. , Kahalerras A. (2014 a). 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., Djalal, H. & Houhamdi, M. (2014b). Emergence pattern, site selection, and seasonal regulation of Onychogomphus costae Selys, 1885 (Odonata: Gomphidae) in northeastern Algeria. *Aquatic Insects*, 36, 257-265.
- Zebba R. (2015). *Ecologie et statut des Gomphidae (Odonata) à Oued Seybouse*. thèse doctorat. Université Guelma.
- Zebba, R., Khelifa, R. & Kahalerras, A. (2015). Adult movement pattern and habitat preferences of the Maghribian endemic Gomphus lucasii (Odonata: Gomphidae). *Journal of Insect Science*, 15, 151.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Zouaidia H. (2006). *Bilan des incendies des forêts de l'est algérien cas de Mila, Constantine, Guelma et Souk-Ahras*. Thèse de magister. Université Mentouri. Constantine

SITES- WEB

- [1] <http://www.dragonflies.co.za>
- [2] www.martinique.developpement-durable.gouv.fr
- [3] <https://bugguide.net/node/view/568330>
- [4] <http://www.entomologa.ru/outline/19.htm>
- [5] WWW.DRAGONHUNTER.NET
- [6]: www.northshorenature.blogspot.com
- [07].<http://tombon.com/ENGS002.htm>
- [08] www.clementblin.fripage.emergence.anax.html.