



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي



Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

جامعة الشاذلي بن جديد

Université Chadli Bendjedid El-tarf

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Département de Biologie

Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et évolutive

THESE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE DOCTORAT
DE 3^{ème} CYCLE LMD

Option :

Ecologie Evolutive, Fonctionnelle et des communautés

THEME

**Bioécologie et statut des Lestidae dans la région de Guelma
(Nord-est de l'Algérie).**

Présentée par :

AMARI Hicham

Devant le jury :

Présidente : Pr TADJINE Aicha	Professeur	UCBET
Directeur de thèse : Pr HOUHAMDI Moussa	Professeur	Université de Guelma
Co-Directrice de thèse : Pr LAZLI Amel	Maitre de conférences « A »	UCBET
Examineurs : Dr BAKARIA Fatiha	Maitre de conférences « A »	UCBET
Dr HABACHI Wafa	Maitre de conférences « A »	Université d'Annaba
Dr ATOUSSI Sadek	Maitre de conférences « A »	Université de Guelma

Année universitaire : 2019-2020

Remerciements

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

Au terme de ce travail, je tiens à exprimer ma gratitude et présenter mes vifs remerciements à tous ceux qu`ont participé de près ou de loin à sa réalisation. Nous rendons un hommage particulier : Au président de jury Mme TADJINE Aicha, professeur à l'Université de d'El-Tarf qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury. A Mme BAKARIA Fatiha, maitre de conférences A à l'Université d'El-Tarf, à Mme HABBACHI Wafa , maitre de conférences A à l'Université d'Annaba, et à monsieur ATOUSSI Sadek, maitre de conférences A à l'Université de Guelma pour l'honneur qu'ils me font d'avoir bien voulu accepter d'examiner ce travail. A mon directeur de thèse, monsieur HOUHAMDI Moussa professeur à l'Université de Guelma l'homme de toutes les situations, malgré ses nombreuses obligations et mon co-directeur de thèse, Mme LAZLI Amel professeur à l'Université d'El-Tarf pour l'honneur qu'ils me font d'avoir acceptés de diriger ce travail. Un grand merci à Vous, ZABSA Rabeh KHELIFA Rassim pour toute l'aide que vous m'avez apportée.

Le travail de terrain n'aurait jamais eu lieu sans l'aide de plusieurs personnes qui sont : Rassim Khelifa, Rabah Zebsa, sofyene bensoulahe et yousfi abd eldjilile. Qu'ils soient vivement remerciés. Je remercie, BENSARKHRI Zinette et laila pour leur gentillesse et leur générosité. Je tiens à remercier toute l'équipe du laboratoire LBEE Université 8 Mai 1945 de Guelma. Enfin, je remercie tous les autres personnes que je n'ai pas citées mais à qui je pense aussi.

Dédicaces

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

A mes frères Ibrahim et Salim A mes sœurs Assia et Selma .

A mes neveux kossai et aya

A tous mes proches.

A monsieur Rachid Menai qui nous a quittés très tôt Et à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin pour que ce projet soit possible...

AMAR Hicham

SOMMAIRE

Sommaire

Liste de figure	-
Liste de tableau	-
Liste des abréviations.	-
Introduction	01
Chapitre 1 : Histoire, Morphologie et Ecologie des odonates.	04
1-1 Les Odonates : Origine et histoire de vie.	04
1-2 Systématique et classification :	06
1-2-1 Systématique	06
1-2-2 Classification :	06
1-2-2-1 Zygoptera (demoiselles) :	06
1-2-2-2 Anizoptera (vrai libellules) :	07
1-2-2-3 Anisozygoptères	08
1-3 Morphologie et anatomie des Odonates (La typologie d'une libellule)	09
1-3-1 Imagos	09
1-3-2 La larve	10
1-4 La vie d'un odonate (Cycle de vie).	13
1-4-1 L'œuf	14
1-4-2 La larve	15
1-4-3 L'émergence	15
1-4-4 La vie adulte	17

1-4-5 L'accouplement	18
1-5 les concepts écologique des odonate	19
1-5-1 Un modèle fiable pour la Dynamique de population	19
1-5-2 Dispersion	19
1-5-3 Réponse adaptative du cycle de vie au stress temporel chez les odonates	20
1-5-6 Quels facteurs régulent les abondances des populations localement ?	20
1-5-7 Valeur utilitaire et intrinsèque des libellules pour la conservation	21
Chapitre 2 : Matériel et méthodes	23
2-1 Site d'étude	23
2-1-1 La région de Guelma	24
2-1-1-1 Salah salah	28
2-1-1-2 Ben djerahe	28
2-1-1-3 Medjen (36 ° 26'9,25 "N, 7 ° 5'12,33" E)	29
2-1-1-4 Masmasa	30
2-1-2 La region de el tarf	31
2-1-2-1 La Tourbière du Lac NOIR	32
2- 1-2-2 Les marais de la Mékhada,	33
2-1-2-3 Garaat Dakhla (36° 50, 67'N, 07° 59, 08'E)	33
2-2 Lestedeia	34
2-2-1 La vie d'une lestidae	35
2-2-2 Écologie alimentaire	36

2-2-3 Écologie physiologique	36
2-3 Méthode de travail	36
2-3-1 Phénologie des lestides	36
2-3-2 Emergence	36
2-3-2-1 Les Méthode d'échantillonnage	36
2-3-2-2 En laboratoire	37
2-3-2-3 Analyse des données	37
2-3-3 Adulte	37
2-3-3-1 Contexte théorique	37
2-3-3-2 Échantillonnage ténéral et adulte	41
2-3-3-3 Estimation de la taille de la population	41
2-3-3-4 Densité d'individus en tant que substitut de l'abondance	43
2-3-3-5 Analyses statistiques	44
Chapitre 3 : Résultats	46
3-1-1 Phenologie des lestidae :	46
3-1-2 Emergence :	46
1.1.1.2. Stratification verticale des exuvies	48
2-1-2 Recapture	51
2-1-2-1 Abondance des individus recapturés lestes virens :	51
2-1-2-2 Abondance des individus recapturés de lestes numidicus :	53

<i>3-1-3 Phénologie de l'émergence en fonction d'élévation</i>	55
3-1-4 Phénologie de la reproduction en fonction d'élévation	57
3-1-5 Abondance en fonction d'altitude	60
Chapitre 4 : Discussions et Conclusion	
3- Discussion et Conclusion	64
3-1 Distribution géographique	64
3-2 Phénologie	64
3-3 Abondance	66
3-4 Reconsidération taxonomique	67
Perfectives.	
Perfectives.	69
Références bibliographiques	70
Résumés	-

LISTE DES FIGURES

<i>Liste des figures</i>		
Figure N°	Titre	Page
Figure 01	Meganeura : empreinte fossile	04
Figure 02	<i>Epiophlebia superstes</i>	05
Figure 03	Larve de <i>Lestes sp pris 2016</i>	06
Figure 04	Femelle de <i>Lestes sp pris 2016</i>	07
Figure 05	larve d'Anax amperathore	07
Figure 06	Femelle <i>Acisoma panorpoides pris 2019</i>	08
Figure 07	Morphologie générale des larves d'odonates	11
Figure 08	Pièces buccales de larve d'odonate	12
Figure 09	Extrémité abdominale des larves d'odonate	13
Figure 10	Cycle de vie des libellules	14
Figure 11	<i>Métamorphose de Gomphus lucasii (Anisoptère) (Photos par : Rabah Zebsa, 2011).</i>	17
Figure 12	cœur copulatoire de <i>Caloptéryx exul</i>	18
Figure 13	Carte topographique montrant les sites d'étude dans le nord-est de l'Algérie.	23
Figure 14	<i>Carte du bassin versant de la Seybouse</i>	24
Figure 15	Evolution des températures moyennes au cours des années (1994-2008) à la station de Guelma.	25
Figure 16	Evolution des précipitations moyennes mensuelles de la station de Guelma	26
Figure 17	Station de salah salah	28
Figure 18	Station de Ben djerahe.	29
Figure 19	Station de Medjen	30
Figure 20	station de masmasa (Guelma, L'Algérie) .	31
Figure 21	Figure 21 : Station de lac noir (El Tarf, L'Algerie) 28	32
Figure 22	Station de Mékhada (El Tarf, L'Algerie).	33
Figure 23	Station de Dekhla (El Tarf, L'Algerie).	34
Figure 24	Couple <i>lestes virens</i>	35
Figure 25	Prédictions théoriques du gradient d'altitude dans la phénologie de la génération d'été et de l'autre d'automne de <i>Lestes virens</i> .	40

Figure 26	La relation entre la densité d'individus et l'abondance estimée des adultes matures des populations d'été et d'automne de <i>Lestes virens</i> en altitude.	43
Figure 27	Courbe d'émergence de <i>lestes virens</i> a mesmasa durant la saison de l'émergence de 2015	47
Figure 28	Pourcentage cumulé de l'émergence annuel du <i>lestes virens</i> a mesmasa durant la saison de l'émergence de 2015	47
Figure 29	moyen de la longueur de corps des exuvies pour les deux sexe du <i>lestes virens</i> a mesmasa durant la saison de l'émergence de 2015.	48
Figure 30	Moyen de la largeur de la tête pour les deux sexe du <i>lestes virens</i> a mesmasa durant la saison de l'émergence de 2015.	49
Figure 31	Variation de La longueur du corps des exuvies du <i>Lestes virens</i> au cours de la saison de l'émergence de 2015.	49
Figure 32	Variation de La largeur de la tête des exuvies du <i>Lestes virens</i> au cours de la saison de l'émergence de 2015.	50
Figure 33	Variation de La longueur d'aile des adulte de la population printanière du <i>Lestes virens</i> au cours de la saison de reproduction de 2015.	51
Figure 34	Abondance des mâles et des femelles marqués de <i>lestes virens</i>	52
Figure 35	Répartition quantitative des mâles et des femelles marqués d' <i>Lestes virens</i>	52
Figure 36	Fréquence des nombre de recapture des individus de <i>lestes virens</i> premiere population	53
Figure 37	Abondance des mâles et des femelles marqués de <i>lestes numidicus</i>	54
Figure 38	Répartition quantitative des mâles et des femelles marqués de <i>Lestes numidicus</i> .	54
Figure 39	Répartition quantitative des nombres de recapture des individus de <i>lestes numidicus</i> .	55
Figure 40	<i>Le paterne altitudinale de l'émergence de Lestes virens dans le nord-est de l'Algérie. Les lignes sont des régressions linéaires.</i>	56
Figure 41	<i>Distribution phénologique selon l'altitude des mâles matures et des couples reproducteurs des générations d'été et d'automne dans le nord-est de l'Algérie.</i>	58

Figure 42	<i>Longueur corporelle de la génération d'automne de Lestes virens à basse altitude (LacMecada) et à haute altitude (Messmasa).</i>	59
Figure 43	Modèle saisonnier de la densité des adultes matures de la cohorte d'été et d'automne de Lestes virens en altitude dans le nord-est de l'Algérie.	60
Figure 44	<i>Le paterne altitudinale de l'abondance des adultes matures des générations d'été et d'automne de Lestes virens dans le nord-est de l'Algérie</i>	61

LISTE DES TABLEAUX

<i>Liste des tableaux</i>		
Tableau N°	Titre	page
Tableau 01	fossile temps : Périodes géologiques antéquatennaires au cours desquelles des fossiles d'odonoptères (Odonoptera). L'échelle de temps est celle de la commission Internationale de stratigraphie de l'UIGS (2004)	05
Tableau 02	Les principales différences morphologiques entre les anisoptères et les zygoptères	10
Tableau 03	Différences morphologiques entre les larves des deux sous-ordres d'odonates	13
Tableau 04	Les Coordonnées géographiques et l'élévation des sites d'étude	24
Tableau 05	Température moyenne mensuelle de la station de Guelma (1994-2008).	26
Tableau 06	Variation moyenne mensuelle de l'humidité relative à la station de Guelma (1994 - 2008)	26
Tableau 07	Inventaire et nombre de site des odonates de Guelma. Cette étude s'est basée sur l'échantillonnage de 61 sites. L'espèce étudiée dans cette thèse est en gras	27
Tableau 08	Résumé des résultats de la régression linéaire entre l'abondance estimée des adultes et la densité d'individus dans les populations d'été et d'automne de <i>Lestes virens</i> dans la région de Messmasa.	43
Tableau 09	L'émergence des Lestidae (2016)	46
Tableau 10	La période de vol des Lestidae (2016)	46
Tableau 11	Résumé des résultats de la régression linéaire évaluant le profil en élévation de la phénologie d'émergence et de la saison de reproduction des générations d'été et d'automne de <i>Lestes virens</i> dans le nord-est de l'Algérie.	56

Tableau 12	Description Statistiques du la longueur du corps et des ailes des populations d'automne de <i>Lestes virens</i> à une altitude basse et élevée.	58
Tableau 13	Résumé des résultats de la régression linéaire évaluant les différences de longueur de corps et de longueur d'aile de la génération d'automne entre les sites de basse et haute altitude et entre les sexes.	59
Tableau 14	Résumé des résultats de la régression linéaire évaluant le paterne d'altitude de la densité d'individus pendant la saison de reproduction des générations d'été et d'automne de <i>Lestes virens</i> dans le nord-est de l'Algérie.	61
Tableau 15	Tests d'ajustement du modèle général de capture-marquage-recapture pour les populations d'été et d'automne de <i>Lestes virens</i> .	62
Tableau 16	Sélection de modèles POPAN pour le modèles de capture-marquage-recapture de la population d'été et d'automne de <i>Lestes virens</i> .	63

INTRODUCTION

Introduction

Les zones humides se trouvent dans différents environnements à travers le monde et elles ont toutes des caractéristiques divergentes. Cependant, elles ont tous une chose en commun : ce sont des habitats extrêmement importants pour la richesse de la biodiversité et elles ont un rôle important à jouer dans la vie des humains et des animaux. Qu'il s'agisse d'un marais, mare, d'un lac, d'une tourbière, une zone humide est un écosystème unique, une zone de terre saturée d'eau, de manière permanente ou saisonnière. Elle abrite généralement de nombreuses espèces de plantes et d'animaux. Plusieurs raisons pour lesquelles nous devrions nous soucier des zones humides. Ils stockent l'eau puis la libèrent lentement, ce qui permet de faire face aux saisons sèches peu pluvieuses et peuvent aussi prévenir les inondations (Keddy, 2010). Les zones humides alimentent les eaux souterraines, aident à contrôler l'érosion (Emilio Custodio, 2000), fournissent des abris pour les animaux et les plantes et fournissent de la nourriture pour de nombreux animaux. Les zones humides offrent aussi de bonnes zones de pâturage en offrant une bonne variété d'herbes. Elles approvisionnent en eau courante, peuvent être bénéfiques pour l'élevage et protègent la biodiversité (Roggeri, 1995).

Ecologiquement dépendants des zones humides, les insectes d'eau en générale sont des indicateurs biologiques essentiels pour évaluer la qualité et l'importance de ces écosystèmes. En raison de la perte d'habitat, de la pollution, de la chasse excessive, des invasions biologiques et du changement climatique, ces milieux ont perdu de nombreuses espèces d'insectes : exemple, Hawaï a perdu cinq espèces de papillons à cause des extinctions de plantes (Gagne and Howarth, 1985). Les simulations suggèrent que la perte de seulement 5% à 10% des éléments clés des réseaux trophiques peut modifier radicalement le fonctionnement de ces écosystèmes. De nombreux effets de la contamination environnementale sont sub-létaux et sont souvent difficiles à détecter (Cilgi et Jepson, 1995).

Tilman *et al.*, (2001) estiment que d'ici 2050, 109 ha supplémentaires d'écosystèmes naturels seront convertis à l'agriculture, avec une multiplication par 2,5 de l'eutrophisation induite par l'azote et le phosphore. Ces changements seront synergiques avec la pollution, la fragmentation de l'habitat, l'impact des organismes exotiques envahissants et le réchauffement climatique. Ces impacts n'affecteront pas toutes les espèces de la même manière mais les spécialistes étant susceptibles de décliner plus bien que certaines espèces communes puissent également décliner considérablement (L'Eon-Cortes, *et al.*, 2000, Koh *et al.*, 2004).

Le changement climatique affecte également les interactions trophiques, toutes les composantes des réseaux trophiques, des agents pathogènes et des mycorhizes aux prédateurs et parasitoïdes étant directement et indirectement affectées (Harrington, *et al.* 1995, Gehring, *et al.* 1997, Ayres et Lombardero, 2000). Les insectes herbivores dans un taux élevé de dioxyde de carbone se développaient plus lentement, consommaient plus de matière végétale, prenaient plus de temps à se développer et souffrent d'une mortalité plus élevée que les témoins (Watt, *et al.* 1995).

Les menaces qui pèsent sur la faune d'insectes du monde sont souvent synergiques et se répercutent sur leur environnement. La déforestation encourage les espèces envahissantes et les agents pathogènes, qui à leur tour fragmentent les populations et réduisant leurs chances de se déplacer à travers le paysage pour survivre. Certains principes de recherches récentes émergent sur la façon dont nous pourrions gérer le paysage pour la conservation des insectes. Ces principes sont également positivement synergiques et interdépendants. Une stratégie de gestion idéale consiste à maintenir les réserves et l'hétérogénéité de l'habitat tout en réduisant les effets néfastes de la matrice transformée, en mettant de côté des habitats intermédiaires de qualité dans cette matrice et en introduisant des corridors écologiques et évolutifs. Le résultat de ce paquet de gestion du paysage ne peut être laissé à lui-même, mais doit être géré de manière adaptative pour simuler un ensemble particulier de conditions qui correspondent aux conditions écologiques à un moment donné dans le passé. Une telle approche prend toujours en considération l'importance des effets positifs combinés d'une grande taille de patch, d'une bonne qualité de patch et d'une isolation réduite du patch. Toutes les espèces ne survivront pas à l'énorme impact anthropique actuel et certaines décisions de triage difficiles feront probablement partie de la planification de la gestion future des insectes.

Les odonates font partie des insectes aquatiques qui sont inféodés à ces milieux. Zygoptères ou Anisoptères, ils vivent aussi bien dans les eaux courantes ou stagnantes (ou les deux) selon les espèces. Les odonates de l'Algérie ont été étudiés depuis plus de 150 ans enregistrant un total de 63 espèces dont plus de 70% peuvent être rencontrées en Numidie (Nord-est de l'Algérie). Les Lestidae sont dans l'ensemble peu étudiés. Ils possèdent des caractéristiques morphologiques, écologiques et comportementales particulières. Dans notre pays quatre espèces sont enregistrées ; l'une d'entre elles (*Lestes numidicus*) est endémique à l'Afrique du Nord. Cette étude a pour but d'étudier leur écologie et leur biologie avec la détermination de leur répartition et leur statut dans la région de Guelma (Nord-est de l'Algérie).

Ainsi afin de mieux conserver une espèce d'odonate, il est primordial d'étudier les trois stades de leur cycle, notamment l'œuf, la larve et l'adulte. Pour le stade œuf, nous allons nous baser sur l'émergence de l'espèce pour déterminer la saison d'émergence et son voltinisme. Le marquage des adultes a été réalisé pour récolter des informations sur la période de maturation, la durée de ponte, la durée de copulation...etc. La collecte des paramètres abiotiques dans différentes stations a été faite dans le but d'avoir une idée sur la préférence des habitats de ces espèces. De ce fait, l'écologie et le statut réel de ces insectes restent peu connus et le but de notre travail est de documenter ces composantes qui sont importantes pour établir des mesures et des plans de conservation pour ces insectes.

Les trois aspects étudiés dans cette thèse sont décrits ci-dessous :

- 1- La phénologie de l'émergence et du vol des Lestidae dans différents gradients environnementales dans le Nord-est de l'Algérie.
- 2- L'écologie de l'émergence de *Lestes virens* et de *Lestes numidicus*
- 3- L'écologie des stades Adultes de *Lestes virens* et de *Lestes numidicus* en fonction de l'Altitude où il peut s'agir d'un seul taxon et non de deux ?

CHAPITRE I
HISTOIRE, MORPHOLOGIE ET ECOLOGIE
DES ODONATES.

Chapitre 1 : Histoire, Morphologie et Ecologie des odonates.

1-1 Les Odonates : Origine et histoire de vie.

D'après les paléontologues, les odonates sont considérés comme étant les insectes les plus anciennement apparus sur terre, il y a plus de 320 millions d'années, au Carbonifère les fossiles des libellules connus comme insectes appartiennent au groupe Protodonata (Fig : 01). Avec une envergure plus de 70 cm (*Meganeuropsis permian*) acquière progressivement la structure de la nervation des ailes des libellules modernes (Brongniart, 1885) et représente l'espèce la plus grande connue au monde des insectes, inclus dans protodonate (Carpenter, 1939).

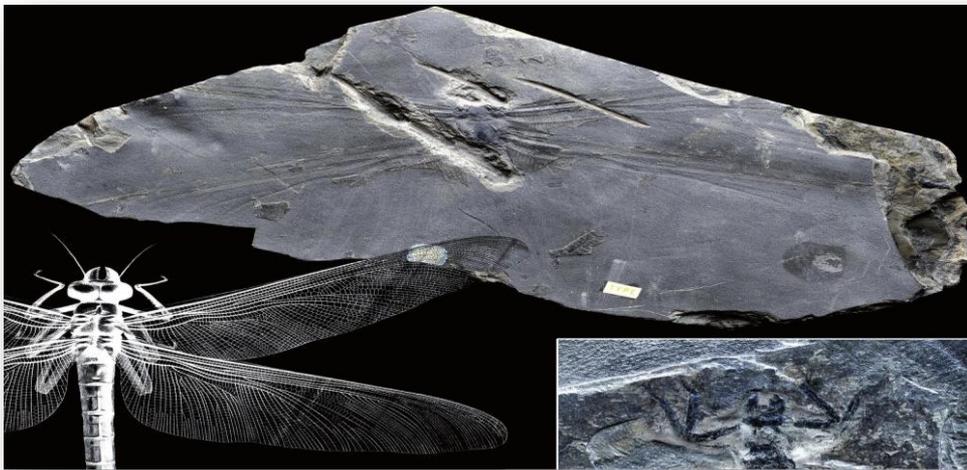


Figure 01 : *Meganeura* : empreinte fossile [1].

L'apparition des différents groupes d'Odonatoptère au cours des temps est assuré par les données enregistrées des fossiles (Tab : 01). La Vrai Odonata est paru au début de l'ère des Permien, représentée par les sous-ordres éteints Protanisoptera, Protozygoptera (nos Zygoptera actuels), (Tillyard, 1928). Depuis le début de jurassique, les sous ordres Anisoptera et Anizozygoptera sont connues par les paléontologues. Le sous ordre anizozygoptera ont été très répandues jusqu'au milieu crétacé puis ont presque entièrement disparu. ils ne sont pas parvenues que par deux espèces asiatique, *Epiophlebia superstes* (Fig :02) au Japon et *Epiophlebia laipali* au Népal.

Les libellules modernes (Odonata de stricto) sont un groupe monophylétique (Rehn, 2003 ; Wheeler et *al.* 200; Trueman, 1996 ; Kristensen, 1975). Ils partagent plusieurs caractères uniques, notamment des organes génitaux masculins secondaires et le masque labial préhensile des larves.

Tableur 01 : Périodes géologiques antéquatennaires au cours desquelles des fossiles d'Odonatoptères (Odonatoptera). L'échelle de temps est celle de la commission Internationale de stratigraphie de l'UIGS (2004)

Eres	Paleozoïque (Primaire)		Mezozoïque (Secondaire)			Cénozoïque	
Périodes	Carbonifère	Permien	Trias	jurassique	Crétacé	Tertiaire	
Echelle de temps (MA)	-359	-299	-251	-200	-145	-65	-1,8
Odonata							
Zygoptera			—————				
anizozygoptera			—————				
Anisoptera			—————				

Au sein de l'immense groupe des insectes, les odonates forment une minuscule entité taxonomique avec 6000 espèces et sous espèces (Aguilar et Dommanget, 1998; Silsby, 2001). C'est un ordre d'insectes à corps allongé, les yeux composés et généralement volumineux et dotés de deux paires d'ailes membraneuses généralement transparentes. Ils sont des prédateurs on peut les rencontrer dans tous types des milieux naturel. Ils sont aquatiques à l'état larvaire et terrestre à l'état adulte, plus fréquemment aux abords des zones humides, dont ils ont besoin pour se reproduire (Corbet, 1999).



Figure 02 : *Epiophlebia superstes* [2].

1-2 Systématique et classification :

1-2-1 Systématique

Règne : Animalia

Embranchement : Arthropoda

Sous Rembranchement : Hexapoda

Classe : Insecta

Sous-class : Pterygota

Ordre : Odonata

1-2-2 Classification :

Le groupe des odonates rassemble trois sous-ordres : Zygoptera, petites libellules parfois appelées demoiselles, Anisoptera (libellules) et Anisozygoptera (Anisozygoptères). Le troisième sous-ordre est représenté par une espèce himalayenne et une autre japonaise (Fraser, 1957).

1-2-2-1 Zygoptera (demoiselles) :

Les larves sont petites et fines avec à l'extrémité de l'abdomen, trois lame caudales ayant un rôle dans la respiration et la locomotion du la larve (Fig : 03).



Figure 03 : Larve de *Lestes sp* (Amari H 2016)

Les Imagos : leur taille est assez modeste avec deux yeux bien séparés, un abdomen long et fin, deux paires d'ailes semblables, souvent jointes au repos (excepté chez les Lestedeae), le vol mou et papillonnant (Fig : 04) (Durand et Lèveque, 1981 ; Aguilar et Dommanget, 1998).



Figure 04 : Femelle de *Lestes sp* (Amari H ; 2016)

1-2-2-2 Anizoptera (vrai libellules) :

Les Larves sont grosses et trapues, avec une cavité rectale pouvant aspirer et refouler l'eau, propulsant alors la larve à grande vitesse (Fig 05).



Figure 05 : larve de *Anax amperathore* (Amari H, 2017).

Les imagos ont des ailes postérieures plus larges que les antérieures, étalées au repos, permettant un vol puissant et rapide avec aussi la possibilité de le faire surplace (Aguilar et al. 1985) (Fig : 06).



Figure 06 : Femelle *Acisoma panorpoides* (Amari H, 2019)

1-2-2-3 Anisozygoptères

Les plus petites des trois sous-ordres des libellules :

Les larves montrent également des caractéristiques possédées par les deux autres sous-ordres. Les Anisozygoptères prospéré au cours de l'ère mésozoïque, quand ils ont remplacé l'ordre des libellules ancestrales Protanisoptera (Silsby, 2001 ; Brooks, 2002 ; Dijkstra&Lewington, 2006).

Les imagos comprenant des insectes qui sont superficiellement similaires aux Anisoptères, mais dont les ailes ont des bases étroites (une caractéristique de *Zygoptere* (Fraser, 1957 ; Trueman, 1996). La tête a des yeux très séparés, ressemblant à celle des *Lestidae* .

Aujourd'hui, seulement deux espèces sont existante, à la fois dans le genre *Epiophlebia*, trouvé en l'Inde ou Nepal et au Japon (Allaby, 2009).

1-3 Morphologie et anatomie des Odonates (La typologie d'une libellule)

Les odonates sont pourvus de trois paires de pattes et de quatre ailes indépendantes. Leur corps se divise en trois parties principales : la tête, le thorax et l'abdomen.

1-3-1 Imagos

La tête est extrêmement mobile. Elle porte deux gros yeux , une paire d'antennes très courtes et deux grands yeux et un appareil bucal est de type broyeur.

Chez les Zygoptères, la capsule céphalique est élargie perpendiculairement au corps et les yeux composés sont très nettement séparés.

Chez les Anisoptères, la tête est globuleuse, les yeux composés, très développés se rejoignent la plupart du temps sur le dessus, sauf exception, chez les Gomphidae où ils restent nettement séparés (Jacquemin et Boudot, 1999 ; Bybee, 2005 ; Moisan, 2006 ; Richard Lezington, 2006) (Tab : 02).

Le thorax : est formé de deux parties différentes : le prothorax et le synthorax, ce dernier étant composé du mésothorax et du métathorax fusionné. Le synthorax porte les deux paires d'ailes et les deux paires de pattes, médianes et postérieures. Quant au prothorax il porte la tête, et la paire de pattes antérieures.

Les pattes : Chez les odonates et d'autres insectes aquatiques, la particularité c'est que celles-ci sont toutes dirigées vers l'avant, et ne servent pas au déplacement, mais permettent à l'insecte de s'accrocher sur des supports(Aguesse, 1959 ; Miyakawa, 1990 ; Corbet, 1999).

- **Les ailes** : sont considérées comme un critère d'identification Elles sont deux paire. Le vol des odonates est extraordinaire de rapidité et de virtuosité, elles sont capables de planer, d'effectuer : un virage sur l'aile, un vol stationnaire, une marche arrière, ou une montée verticale pour capturer une mouche (Aguesse, 1959 ; Corbet, 1999).

Chez les *Zygotères*, elles sont de forme et de dimension égale par contre chez les *Anisoptères* les ailes postérieures sont plus larges. La membrane souvent transparente s'appelle "hyaline"

L'abdomen : Il est toujours allongé, cylindrique est formé de dix segments bien visibles. Les formes et couleurs des dessins situés sur cette partie du corps sont importants pour la détermination de certaines espèces (Dijkstra & Lewington, 2007).

Tableau 02 : Les principales différences morphologiques entre les anisoptères et les zygoptères

	La taille	Les yeux	La base des ailes postérieures	Les ailes au repos
Zygotère	Petite taille	Se rejoint à un point	Semblable aux ailes antérieures	Généralement fermée
Anisoptère	Grande taille	Complètement éparés	Plus large que les ailes antérieures	Complètement étalée

1-3-2 La larve

Comme pour les adultes, la forme générale (ou habitus) permet de distinguer aisément le sous-ordre auquel appartiennent les larves d'Odonates (Zygotères ou Anisoptères, Fig : 07, tap : 03) :

- Les Zygotères, sont facilement reconnaissable à leur forme fine et grêle terminée par trois lamelles caudales.
- Les larves d'Anisoptères, comme cette espèce appartenant au genre *Sympetrum* (photographie ci-contre), sont trapues, courtes ou allongées, parfois aplaties et pourvues d'appendices anaux courts, non foliacés.

Les larves d'Odonates se reconnaissent aussi parmi tous les autres insectes, grâce à un labium spécialisé en un organe préhensile de capture des proies (Durand & Lèveque, 1981)..

Le corps se divise en trois parties : la **tête**, le **thorax** avec trois paires de pattes et l'**abdomen** composé de dix segments. L'abdomen est terminé par des appendices anaux de forme et de structures différentes chez les Zygotères (lamelles caudales) et les Anisoptères (pyramide anale) (Robert, 1957).

La **tête** se rattache au thorax par un court et large cou. Les yeux composés occupent en général une partie importante de la tête mais ne se rejoignent pas. Ils sont plutôt hémisphériques chez les Zygoptères et ovales chez les Anisoptères (Heidemann & Seidenbusch, 2002).

Les **antennes** sont fines et grêles composées de 7 articles au maximum . Leur forme peut être très particulière chez certaines familles (exemple : les Gomphidae) (Heidemann et Seidenbusch, 2002).

Le **labium** : plat ou concave selon les groupes (ici en forme de « cuillère »), la conformation des différentes pièces, le nombre et la disposition des soies situées à la face interne, la présence ou non d'un sillon à la base du mentum (Anisoptères), sont des caractères fréquemment utilisés pour la distinction des familles, des genres et des espèces (Heidemann et Seidenbusch, 2002).

Les pièces buccales portent le labre, les mandibules et les maxilles peu différentes de celles des adultes, par contre le labium se présente sous la forme d'un organe de préhension articulé qui est projeté en avant lors de la capture des proies. (Heidemann et Seidenbusch, 2002) (Fig : 08).

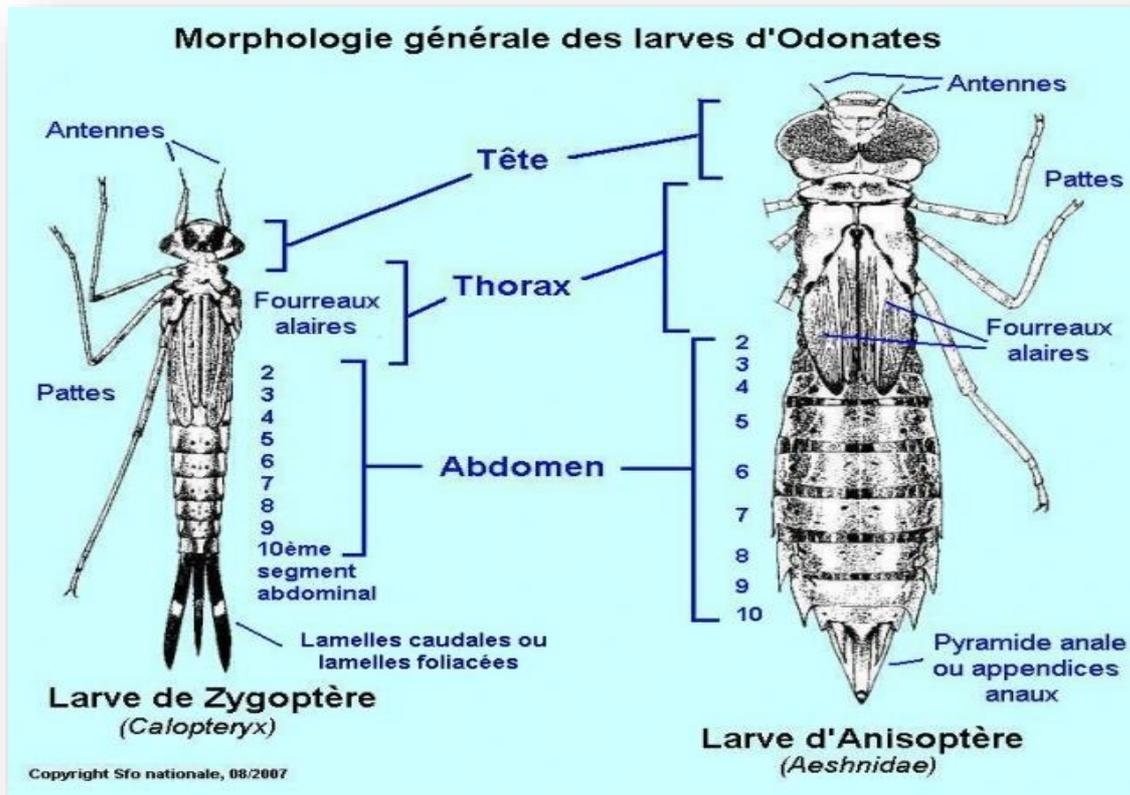


Figure 07 : Morphologie générale des larves d'odonates [3].

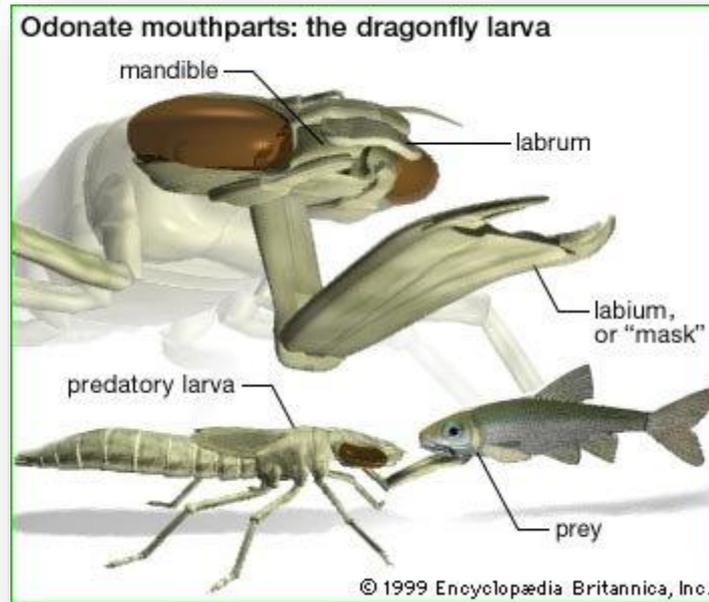


Figure 08 : Pièces buccales de larve d'odonate [4].

Le thorax est situé entre la tête et l'abdomen. Il est formé de trois parties distinctes : prothorax, mésothorax et le métathorax. Les 4 fourreaux alaires apparaissent progressivement à partir de la troisième ou de la quatrième mue larvaire, recouvrant peu à peu les premiers segments abdominaux. Quelques jours avant la métamorphose thorax et fourreaux alaires augmentent de volume (Aguilar et Dommanget, 1998).

Les pattes présentent la même morphologie que celles de l'adulte. Elles sont plus longues et adaptées à la marche et maintien des proies ou à l'enfouissement dans le substrat (Aguilar et Dommanget, 1998 ; Heidemann et Seidenbusch, 2002).

L'abdomen est constitué de dix segments visibles. Chez les Anisoptères, on remarque sur chaque segment la présence ou l'absence d'épines ou tubercules médio-dorsaux ou d'épines latérales, il s'agit un critère d'identification des espèces (Tachet et *al.* 2000 ; Heidemann et Seidenbusch, 2002).

Les appendices anaux se présentent dans les deux sous-ordres. Chez les Zygoptères sont constitués par trois lamelles caudales. Chez les Anisoptères, les appendices anaux forment une pyramide anale (Heidemann et Seidenbusch, 2002)..

L` ovipositeur ou l'appareil de ponte sont apparentes à la face ventrale des huitième et neuvième segments.

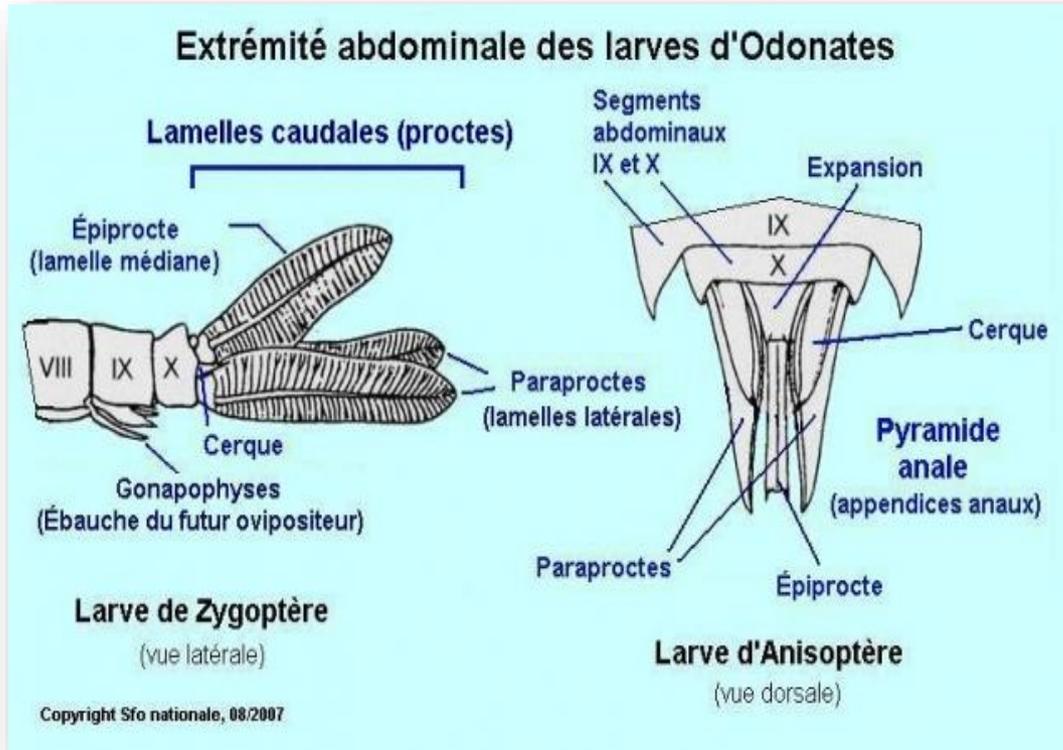


Figure 09 : Extrémité abdominale des larves d'odonate [3].

Tableau 03. Différences morphologiques entre les larves des deux sous-ordres d'odonates

	Antennes	L'extrémité de l'abdomen	Épines latérales et dorsales
Zygoptère	Assez longues	Se termine par des lamelles caudales	Absence
Anisoptère	Peu visible	Se termine par une pyramide caudale	Présence

1-4 La vie d'un odonate (Cycle de vie).

Les odonates sont des insectes à métamorphose incomplète (hémimétaboles), autrement dit, leur cycle vital se fait en trois étapes différentes : l'œuf, la larve (nymphe adaptée à la vie aquatique) et l'adulte (imago adapté à la vie aérienne) (Tachet et al., 2000; Resh & Cardé, 2009).

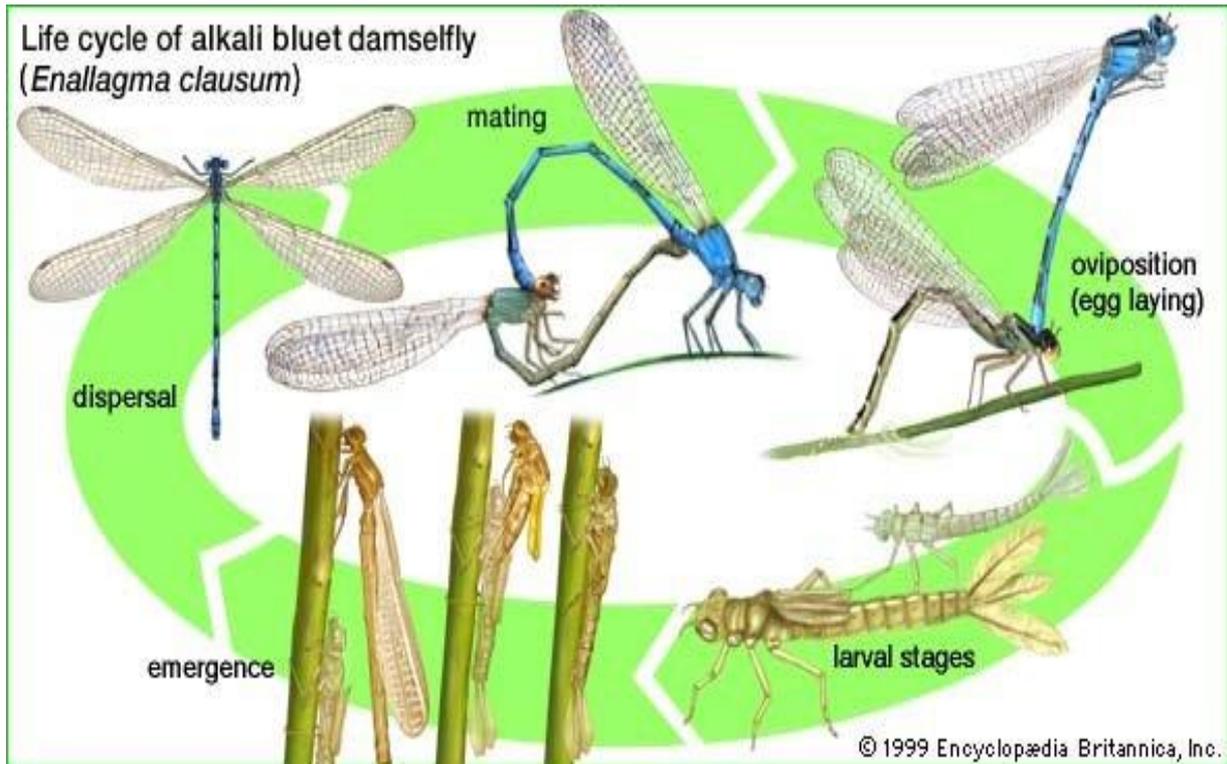


Figure 10 : Cycle de vie des libellules [4]

1-4-1 L'œuf

Les femelles des zygoptères et des *Æshnides*, qui possèdent un oviscapte, insèrent leurs œufs dans le tissu des végétaux aquatiques. Chez les autres familles d'anisoptères, ils sont déposés directement dans l'eau, sur un sol humide ou sur un tapis végétal) (Robert, 1958 ; Resh & Cardé, 2009)..

Les œufs, relativement petits par rapport à la taille de l'adulte, sont produits en grand nombre : quelques centaines chez les petites espèces à quelques milliers chez les grandes espèces(D'Aguilar & Dommenget, 1985).

Le développement embryonnaire peut durer quelques jours à quelques semaines pour certaines espèces voire plusieurs mois pour celles dont l'éclosion des pronymphes (naïades inactives et emmaillotées) se fait au printemps suivant la ponte (Aguesse, 1959 ; Miyakawa, 1990 ; Corbet, 1999).

1-4-2 La larve

Les larves possèdent une structure buccale unique chez les insectes qu'elles utilisent pour capturer leurs proies. Cette pièce buccale spécialisée « masque » est un labium, articulé, muni d'une paire de crochets sur sa partie antérieure. Au repos, il est replié sous la tête et la partie antérieure du thorax. Elles utilisent ce masque pour capturer leurs proies en le projetant rapidement vers l'avant. Il existe trois catégories de naïade chez les odonates.

Les zygoptères et les *Æshnides* ont des larves errantes ; elles vivent librement dans l'eau en s'accrochant à la végétation aquatique. Les larves des *Cordulides*, rampantes, se tiennent au fond de l'eau, à demi enfouies ou partiellement recouvertes d'algues. Les *Gomphides* ont des larves fouisseuses ; elles vivent dans les sédiments de leur habitat (Corbet, 1999).

La vie aquatique dure, selon les espèces, de quelques mois à trois ou quatre ans. À la fin de sa croissance, la larve se métamorphose et quitte son milieu aquatique à la recherche d'un support aérien convenable pour effectuer sa dernière mue pour prendre son envol : c'est l'émergence (Corbet, 1956; Aguesse, 1961; Schaller, 1968).

1-4-3 L'émergence

On différencie généralement deux types d'émergences ; les espèces printanières sont relativement synchrones, des espèces dites estivales, dont les émergences sont très étalées dans le temps. En fait, en fonction de leur environnement, une espèce peut être printanière ou estivale (Jourde, 2009).

- A leur sortie de l'eau, les larves de libellules gagnent un perchoir où elles pourront se transformer. Selon les espèces et les individus, ce parcours peut n'être que de quelques centimètres, mais certains insectes peuvent se métamorphoser exceptionnellement à plusieurs dizaines de mètres de l'eau.
- La plupart des larves se perche sur des supports verticaux pour cette mutation. Certaines entreprennent toutefois leur transformation à l'horizontale (onychogomphes).

- Le choix du support est essentiel. Il doit permettre à la libellule d'étendre son corps et ses ailes fragiles sans risquer de les abîmer par le contact d'une tige ou d'une branchette balancée par le vent.

L'intérêt des exuvies dans l'étude des libellules

La collecte et la détermination des exuvies permettent de dresser l'inventaire des espèces se reproduisant dans l'habitat étudié. Il est parfois plus facile de trouver les exuvies que les imagos de certaines espèces discrètes, notamment de celles qui s'éloignent rapidement de l'eau.

Le dénombrement des exuvies permet aussi de comprendre les modalités d'émergence et de développement des libellules. En collectant quotidiennement toutes les exuvies d'une espèce dans un endroit donné, il est possible de déterminer sa phénologie d'émergence, de calculer la date à laquelle 50 % des émergences ont eu lieu (EM50) ou la période durant laquelle 90 % des émergences se sont produites (EM90).

Le décompte des exuvies peut aussi permettre de suivre l'évolution des populations dans le long terme et d'identifier les milieux optimaux de développement larvaire de chaque espèce.



Figure 11 : Métamorphose de *Gomphus lucasii* (Anisoptère) (Photos par : Rabah Zebsa, 2011).

1-4-4 La vie adulte

Le jour de l'émergence, la vie adulte commence par un état de fragilité, de vulnérabilité et d'immaturité sexuelle : c'est le stade ténéral durant lequel les adultes, au tégument mou, décoloré et luisant, ont un vol faible (Corbet, 1962)..

Les libellules entreprendront par la suite une période de maturation sexuelle variable selon les espèces. Les petites espèces resteront généralement près des milieux aquatiques. En revanche, pour les grandes espèces, cette maturation se fera souvent loin de l'habitat qui les a vues naître. À ce stade de leur développement, elles peuvent être rencontrées dans les espaces dégagés, dans les clairières ou en marge des forêts, en train de chasser leurs proies ou se reposer au soleil (Buchholtz, 1951 ; Corbet, 1962).

Lorsque les adultes ont atteint leur maturité sexuelle, ils reviennent près des milieux aquatiques pour entreprendre leur période de reproduction. Les mâles de plusieurs espèces sont territoriaux et défendent énergiquement leur territoire. Certains feront leur patrouille pendant une période assez longue, d'autres se percheront sur un support bien en vue qu'ils quitteront

pour capturer une proie ou pour pourchasser un intrus pénétrant dans leur territoire. Les femelles fréquentent les milieux aquatiques lorsqu'elles sont prêtes pour pondre.

1-4-5 L'accouplement

L'accouplement chez les libellules est unique dans le monde des insectes. Quand un mâle d'anisoptère a repéré une femelle, il la saisit derrière la tête à l'aide de ses appendices préhenseurs situés à l'extrémité de son abdomen. Les deux partenaires voleront en tandem. Selon l'espèce, le mâle transférera, avant ou après la saisie de la femelle, son sperme de l'extrémité de son abdomen dans ses organes génitaux secondaires situés à la partie ventrale de son deuxième segment abdominal. Lorsque la femelle accepte le mâle, elle recourbe son abdomen pour mettre en contact son orifice génital avec l'appareil copulateur du mâle (Arnaud, 1999).

Les deux partenaires forment alors par leur union un « cœur copulateur ». Avant de passer son sperme, le mâle nettoiera les voies génitales de la femelle. Chez plusieurs espèces, les partenaires restent en tandem jusqu'à ce que la ponte soit terminée (Corbet, 1962) (Fig :12).



Figure 12 : cœur copulateur de *Caloptéryx exul* (Amari H ;2016)

1-5 les concepts écologique de l'odonate

1-5-1 Un modèle fiable pour la Dynamique de population

L'écologie des populations concerne les estimations de la composition et de la taille des populations et des processus qui déterminent leur dynamique. Pour ce faire, les écologistes des populations doivent suivre les animaux sauvages tout au long de leur vie, et cette tâche n'est possible que si les animaux sont marqués individuellement et peuvent être recapturés par la suite. Les odonates sont des organismes modèles pratiques pour les études de marquage-recapture, ils ont souvent été utilisés dans ces études de marquage-recapture pour évaluer la dispersion et les paramètres démographiques (Cordero-Rivera et Stoks 2008). Le schéma de déplacement général des odonates pendant la saison de vol est que les deux sexes quittent l'eau après l'émergence et passent un certain temps dans les habitats terrestres pour mûrir puis retournent à l'eau pour se reproduire. Les mâles matures passent la majeure partie de leur journée près de l'eau tandis que les femelles ne visitent l'eau que pour pondre puis retournent vers les zones terrestres (Corbet 1999, Stoks et Cordoba-Aguilar 2012). L'importance relative des processus aux stades larvaire et adulte dans la dynamique des populations et la contribution des processus locaux et régionaux à la formation de la dynamique des métapopulations.

1-5-2 Dispersion

À l'émergence, les odonates peuvent rester dans la zone natale ou se disperser dans les habitats adjacents. Les libellules adultes sont généralement capables de voler à longue distance, y compris une véritable migration saisonnière (Corbet 1999). La dispersion des adultes peut cependant être coûteux car le vol des insectes impose des coûts énergétiques importants et peut augmenter la probabilité de prédation par des prédateurs aériens tels que les faucons (Jaramillo 1993). Dans les paysages où la qualité de l'habitat est plus variable dans l'espace que dans le temps, la sélection agit pour limiter les taux de dispersion (Levin et al., 1984) et ce modèle peut conduire à l'évolution de la spécialisation de l'habitat. Alternativement, les femelles peuvent utiliser la dispersion comme stratégie de couverture des paris pour augmenter les chances qu'au moins une partie de sa progéniture survive, en particulier si la qualité de l'environnement local est médiocre ou très variable (Hopper 1999). Le déplacement vers des habitats adjacents peut exposer la progéniture larvaire des femelles en dispersion à des prédateurs auxquels elles sont mal adaptées et / ou des habitats avec des caractéristiques

physiques sous-optimales, en particulier en ce qui concerne l'hydropériode (McPeck 1989, McCauley 2007).

1-5-3 Réponse adaptative du cycle de vie au stress temporel chez les odonates

La plupart des études sur le stress temporel chez les demoiselles se sont penchées sur le stress temporel associé à l'avancement de la saison de croissance et ce sera l'objectif principal de notre chapitre. Le travail de pionnier a été réalisé par Corbet (1956), Lutz (1968, 1974) et Norling (1984a, 1984b). Ces auteurs n'ont pas manipulé le déroulement de la saison dans leurs expériences et l'accent était principalement mis sur le développement en soi, avec peu et ces études ont montré des réponses absentes ou apparemment non adaptatives. Fischer (1964) a signalé que les étangs temporaires *Lestes dryas* et *Lestes virens* n'ont pas réagi aux signaux associés à l'assèchement de l'étang. Dans une étude où l'assèchement des étangs a été imité en retirant l'eau des grandes cuves, *L. viridis* a répondu à l'assèchement des étangs avec exactement la réponse du cycle de vie opposée comme prévu par la théorie (Abrams et al., 1996a) : le taux de développement larvaire et le taux de croissance ont été réduits (De Block et Stoks, 2005). Cela était probablement dû à la détérioration des conditions de croissance lorsque les niveaux d'eau ont chuté dans les bacs d'élevage expérimentaux.

1-5-6 Quels facteurs régulent les abondances des populations localement ?

L'abondance de la population locale est le résultat des processus démographiques qui affectent tous les stades de la vie d'une espèce. Le cycle de vie de l'odonate comporte trois étapes principales : les œufs, les larves et les adultes (Corbet 1999). Les œufs sont déposés dans les plans d'eau et peuvent entrer dans une phase de diapause pour traverser des conditions environnementales difficiles (par exemple, de nombreuses espèces de *Lestes* dans des étangs temporaires ont des œufs en diapause, traverser des périodes de séchage de la zone humide) ou commencer à se développer immédiatement. Après l'éclosion, les individus émergent sous forme de larves aquatiques ou semi-aquatiques. Les individus peuvent rester sous forme de larves pendant des semaines. À la fin de la phase larvaire, les individus se métamorphosent en adultes aériens qui peuvent survivre pendant quelques jours (la plupart des espèces) à des mois (par exemple les espèces qui passent la saison sèche dans les climats tropicaux). L'abondance de la population locale est déterminée par les taux démographiques des composantes de chacun de ces stades biologiques (McPeck et Peckarsky 1998). Ces taux démographiques sont les suivants : taux de mortalité aux trois stades, taux de croissance et de

développement aux stades ovule et larvaire, et taux de fécondité à l'âge adulte. Pour la plupart, ces taux démographiques sont déterminés par la façon dont les phénotypes des individus à un stade interagissent avec l'environnement écologique dans laquelle ils se trouvent, mais la taille et les réserves d'énergie à la fin de la phase larvaire peuvent également avoir une certaine influence sur la fécondité des adultes. L'abondance de la population locale peut être assez constante d'une génération à l'autre, ce qui suggère une forte régulation de la population (Crowley et Johnson 1992).

1-5-7 Valeur utilitaire et intrinsèque des libellules pour la conservation

Dans la gestion de la conservation, nous devons commencer par nous demander sur quelles valeurs nous fondons notre action de conservation (Rolston 1994). L'approche des valeurs adoptée par la plupart des décideurs politiques de conservation est celle de valeur utilitaire ou instrumentale. Cette approche postule que la nature est là pour notre bénéfice et pour que nous l'utilisions. L'utilitarisme peut être de consommation (nous le consommons physiquement) ou non de consommation (nous l'utilisons pour satisfaire nos besoins culturels, esthétiques, éducatifs ou scientifiques sans les épuiser) (Rolston 1994).

Du côté de la non-consommation, les libellules ont fortement figuré dans de nombreuses cultures. L'art traditionnel d'Asie de l'Est a souvent présenté des libellules. Le Japon a même des parcs dédiés aux libellules (Primack *et al.* 2000). Les sentiers d'observation des libellules et les étangs artificiels sont de plus en plus courants (Suh et Samways 2005; Niba et Samways 2006) et des livres sont publiés sur les endroits où aller voir les libellules (Hill et Twist 1998), en plus de la montée en flèche des guides sur le terrain des libellules dans le monde. Ces guides de terrain sont essentiels à première étape pour accroître la sensibilisation (Pearson et Shetterly 2006).

Les libellules figurent également régulièrement comme motifs sur les tissus, ainsi que pour les bijoux et les articles ménagers, illustrant avec force qu'il existe un secteur de la société qui apprécie suffisamment les libellules pour acheter ces produits. D'Aguilar *et al.* (1986) donnent une illustration intéressante d'un Indien d'Amérique du Sud portant une aile de demoiselle à travers le septum du nez.

Ces valeurs non-consommatrices, utilitaires, culturelles et esthétiques ont généralement peu de rapport avec la conservation des espèces rares, bien qu'elles respectent néanmoins les droits des individus. On peut cependant soutenir que les libellules ont une valeur

utilitaire indirecte très importante en ce qu'elles sont un taxon d'invertébrés auquel le public peut se rapporter, et donc les libellules ont une fonction d'ambassadeur importante (Rolston 1994).

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Chapitre 2 : Matériel et méthodes

2-1 Site d'étude

L'étude a été réalisée dans le nord-est de l'Algérie. Huit sites ont été visités avec des altitudes allant de 5 à 1012 m (Fig : 13, Tab : 04). La région est caractérisée par un climat typiquement méditerranéen avec un long été sec et un hiver doux. La température annuelle moyenne dans les trois wilayas est de 17,9 ° C et avec une précipitation annuelle moyenne avoisinant de 654,3 mm. Les deux wilayas côtières ; Annaba et El Taref, où se trouvent les sites de basse altitude (sites 5 à 8) qui ont une température annuelle plus chaude (18,3 ° C) et des précipitations plus élevées (703 mm) par rapport à la wilaya de Guelma (17,2 ° C et 557 mm) où les sites se trouvent à des haute altitudes (sites 1 à 4) sont existés. Cette région est un point chaud qui abrite une diversité odonatologique à fort endémisme (Khelifa *et al.*, 2016).

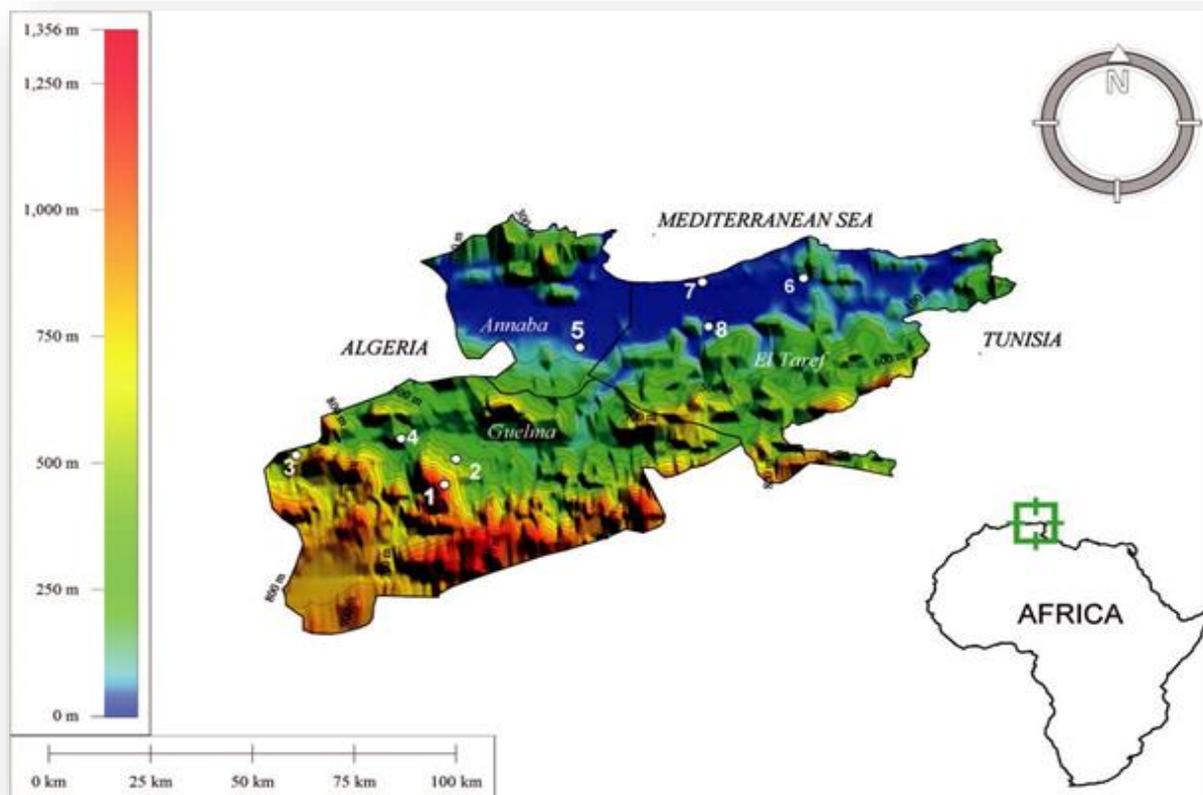


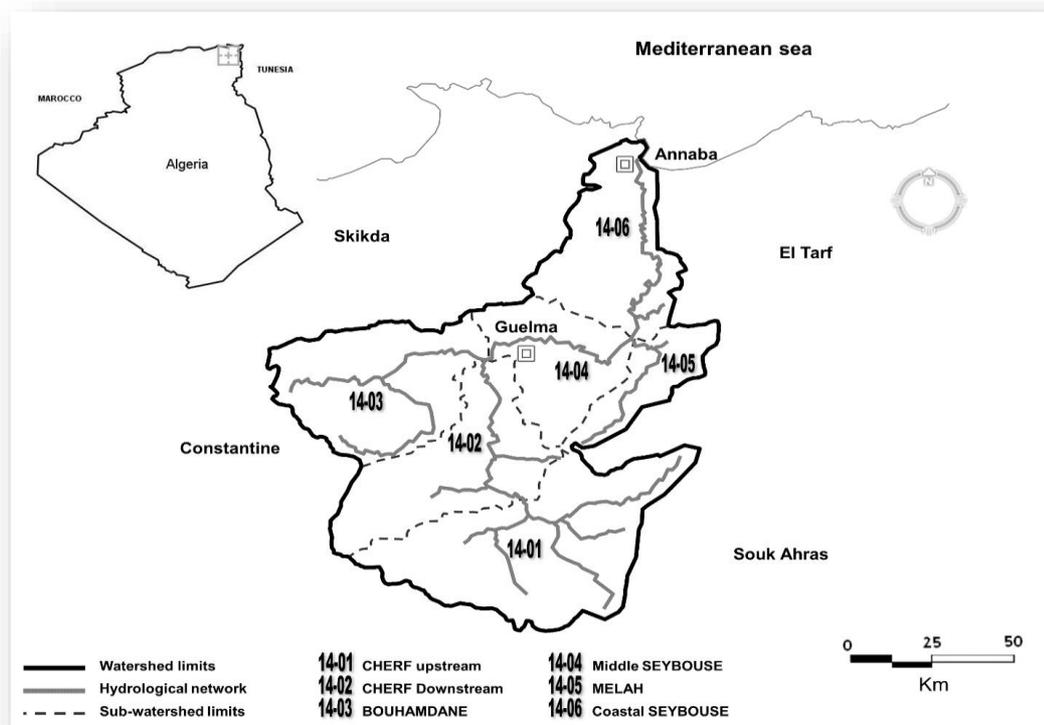
Figure 13 : Carte topographique montrant les sites d'étude dans le nord-est de l'Algérie. Les chiffres renvoient aux codes des sites, donnés dans le Tableau 04. Le gradient d'élévation dans cette zone varie de 0 à 1356 m (du bleu au rouge) (Amari *et al.*, 2018)

Table 04 : Les Coordonnées géographiques et l'élévation des sites d'étude

Code	Site	Latitude (°)	Longitude (°)	Elevation (m)	Province
1	Masmasa	36.366773	7.413287	1012	Guelma
2	Ben Djarh	36.427420	7.438903	614	Guelma
3	El Majan	36.435953	7.086622	505	Guelma
4	Salah Salah	36.475483	7.317961	488	Guelma
5	Drean	36.689758	7.711890	86	Annaba
6	Lac Noir	36.852886	8.204707	66	El Taref
7	Estah	36.843704	7.981714	5	El Taref
8	Lac Mecada	36.738659	7.995504	5	El Taref

2-1-1 La région de Guelma

La wilaya de Guelma est située au Nord-est du pays. Créée en 1974, Sur une superficie de 3.686,84 Km². la géographie de la Wilaya est caractérisée par un relief diversifié (Montagnes représente 37,82 %, Plaines et Plateaux 27,22 %, Collines et Piémonts 26,29 %, Autres 8,67 %) ou on retient essentiellement une importante couverture forestière et le passage de la Seybouse qui constitue le principal cours d'eau (Fig : 14).

**Figure 14** : Carte du bassin versant de la Seybouse

La région a un climat méditerranéen qui est caractérisé par un été aride et chaud et un hiver humide et froid. Les variations de températures sont parfois brutales et les précipitations sont irrégulières et violentes de courtes périodes (Tab : 05, 06 et 04, Fig : 15 ,16 et 17).

Concernant la biodiversité, la region Guelma abrite une diversité faunistique et floristique très intéressante (Meziane, 2009, Mellal, 2013). L'étude de la flore et la faune a montré des espèces qui sont endémique à l'Afrique du Nord qu'est principalement dominée par *Alisma plantago aquatica michaletti*, *Typha Angustifolia*, *Apium nodiflorum*, *Alisma plantago-aquatica michaletti*, *Phragmites australis australis*, *Nasturtium officinale* et *Veronica anagallis-aquatica*, le Cerf de Berberie qui est une espèce protégée (*Cervuselaphus barbarus*), le Porc épic (*Hystrix cristata*), le Hérisson d'Algérie (*Erinaceus algirus*), le Chardonneret (*Carduelis carduelis*) (espèce protégée), (Khelifa et al., 2011, Khelifa et al., 2016)

La dernière étude odonatologique a montré un total de 42 espèces d'odonate, parmi ces espèces *Calopteryx exul* et *coenagrion mercuriale* deux espèce très rare dans le nord d'Afrique (Zebba et al., 2014 ; Khelifa et al., 2016);(Tab : 07).

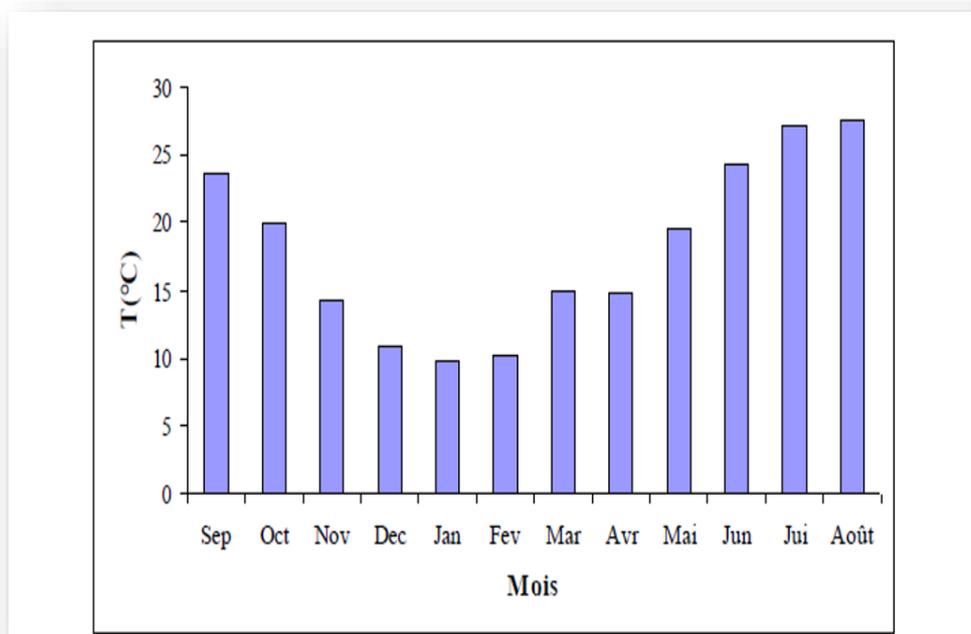


Figure 15: . Evolution des températures moyennes au cours des années (1994-2008) à la station de Guelma.

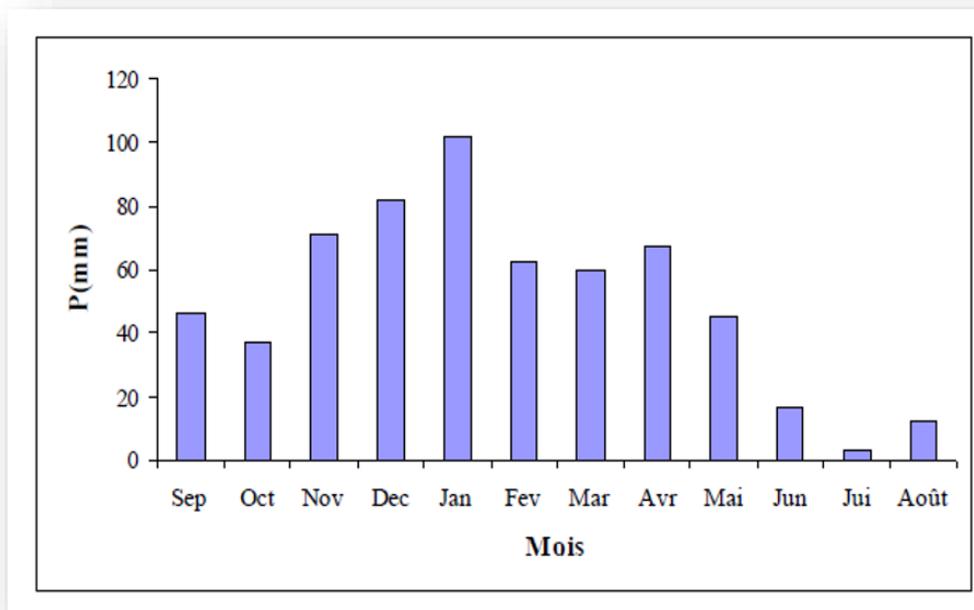


Figure 16 : Evolution des précipitations moyennes mensuelles de la station de

Tableau 05 : Température moyenne mensuelle de la station de Guelma (1994-2008).

Mois	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Jun	Jui	Août
T(°C)	23.56	19.83	14.33	10.87	9.76	10.19	12,46	14,84	19,65	24.25	27.16	27.51

Tableau 06 : Variation moyenne mensuelle de l'humidité relative à la station de Guelma (1994 - 2008)

Mois	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Jun	Jui	Août	Sep	Oct	Nov	Dec
Humidité relative (%)	76.52	75.71	73.62	72.08	68.2	60.67	55.17	56.43	66.1	69.75	72.7	76.02

Tableau 07 : Inventaire et nombre de site des odonates de la Seybouse. Cette étude s'est basée sur l'échantillonnage de 61 sites. L'espèce étudiée dans cette thèse est en *gras*.

Sous ordre	Famille	Species	Nombre de site	
Zygoptère	Calopterygidae	<i>Calopteryx exul</i>	14	
		<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>	21	
	Coenagrionidae	<i>Ceriagrion tenellum</i>	12	
		<i>Coenagrion caerulescens</i>	13	
		<i>Coenagrion mercuriale</i>	12	
		<i>Coenagrion puella kocheri</i>	10	
		<i>Coenagrion scitulum</i>	2	
		<i>Enallagma deserti</i>	7	
		<i>Erythromma lindenii</i>	14	
		<i>Erythromma viridulum</i>	4	
		<i>Ischnura graellsii</i>	39	
		<i>Ischnura pumilio</i>	6	
	Lestidae	<i>Lestes barbarus</i>	10	
		<i>Lestes numidicus</i>	10	
		<i>Lestes v. virens</i>	12	
		<i>Chalcolestes viridis</i>	13	
		<i>Sympetma fusca</i>	10	
		Platycnemididae	<i>Platycnemis subdilatata</i>	31
	Anisoptère	Aeshnidae	<i>Aeshna mixta</i>	12
			<i>Aeshna affinis</i>	1
<i>Aeshna isosceles</i>			1	
<i>Anax imperator</i>			20	
<i>Anax parthenope</i>			11	
Gomphidae		<i>Boyeria irene</i>	3	
		<i>Onychogomphus costae</i>	11	
		<i>Onychogomphus forcipatus unguiculatus</i>	4	
Libellulidae		<i>Onychogomphus uncatus</i>	1	
		<i>Gomphus lucasii</i>	14	
		<i>Crocothemis erythraea</i>	19	
		<i>Diplacodes lefebvrei</i>	9	
		<i>Brachythemis impartita</i>	3	
		<i>Orthetrum coerulescens anceps</i>	16	
		<i>Orthetrum cancellatum</i>	16	
		<i>Orthetrum chrysostigma</i>	17	
		<i>Orthetrum nitidinerve</i>	15	
		<i>Orthetrum trinacria</i>	4	
		<i>Sympetrum fonscolombii</i>	12	
		<i>Sympetrum meridionale</i>	3	
<i>Sympetrum striolatum</i>	8			
<i>Trithemis annulata</i>	8			
<i>Trithemis arteriosa</i>	5			
<i>Trithemis kirby</i>	4			

2-1-1-1 Salah Salah

Une Mare naturelle d'une superficie de 0,4 ha, situés à 7 km au Nord-est de la province Medjez Amar (Guelma, Algérie). Les espèces végétales dominantes sont limitées. Elles sont composées principalement par *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Cyperus longus* et *Paspallum distichum*. La végétation terrestre est principalement herbacée, dominée par *Dittrichia viscosa* et *Lythrum junceum*. Cette mare représente un refuge pour plusieurs espèces d'Anisoptères comme : *Anax imperator*, *A. parthenope*, *Crocothemis erythraea* et *Orthetrum cancellatum*, et des Zygoptères comme : *Erythromma lindenii*, *Coenagrion puella* et *Coenagrion scitulum*.(Fig : 14) .



Figure 17 : Station de salah salah (Amari/H ;2015)

2-1-1-2 Ben djerahe

Un Marais artificiel créé pour un aspect de drainage des terres agricoles à une altitude de 835 m dans la région avec une superficie de 2 h et profondeur entourée par une forêt de Pistachier lentisque ; le Marais représente un refuge pour quelque individus de canard colvert (*Anas platyrhynchos*) et Grèbe castagneux (*Tachybaptus ruficollis*). On a enregistré 15 espèces des

odonates tel qu'*Aeshna mixta* (Latreille, 1805), *Anax imperator* (leach ; 1815), *Crocothemis erythraea* (Brullé, 1832) (Fig : 18).



Figure 18 : Station de Ben djerah.

2-1-1-3 Medjen (36 ° 26'9,25 "N, 7 ° 5'12,33" E)

Un étang naturel de 0,5 ha à 4 km au nord-est de la commune de Bouhamdane, (Guelma, Algérie). La communauté Odonata qui vivait dans cet étang sans poisson se composait principalement d'*Ischnura graellsii*, *Coenagrion scitulum*, *Erythromma viridulum*, *Enallagma deserti*, *Crocothemis erythraea*, *Orthetrum cancellatum* et *Anax imperator*. La végétation émergente des berges est hétérogène, autrement dit dense dans les parties sud de l'étang et clairsemée dans les parties nord, et se composait principalement de *Cyperus longus* (Linnaeus, 1753), et de *Paspalum distichum* (Linnaeus, 1753)(Fig : 19).



Figure 19 : Station de Medjen

2-1-1-4 Masmasa

Un Mare naturelle de 0,5 ha sur une altitude 1010 m , , situe dans la région de Mahouna a 12 km de la commune de Belkhire et 6 km de la commune de Ben Djerah. La végétation abondante composée de *Sparganum sp.*, *Ranunculus aquatilis*, *Phragmites australis*, *Juncus sp* et *Paspalum distichum*. L'odonatofaune de l'étang est dominée par *Anax imperator*, *A. parthenope*, *Aeshna mixta*, *aeshna affinis*, *C. erythraea*, *S. striolatum* et *S. sanguineum* (Fig :20).



Figure 20 : Station de Masmasa (Guelma, L'Algérie) .

2-1-2 La region de el tarf

La wilaya d'El Tarf est située à l'extrême nord-est de l'Algérie à la frontière tunisienne. Ses coordonnées géographiques sont comprises entre une Longitude de $36^{\circ}53'$ N et Latitude de $08^{\circ}31'$ E avec une superficie de 2.700 hectares (Raachi, 2007).

La région a un climat méditerranéen caractérisé par une pluviométrie abondante pendant la saison humide et les mois froids, et par une sécheresse pendant l'été (Ozenda, 1982, Samraoui & de Belair, 1998). La température dépend de l'altitude, de la distance de littorale et de la topographie (Seltzer, 1946 in Touati 2008). Les mois les plus froids sont Janvier et Février, alors que Juillet et Août constituent les mois les plus chauds, les précipitations sont régulées par trois autres facteurs : l'altitude, la longitude (elles augmentent de l'Ouest vers l'Est) et la distance par rapport à la mer (Seltzer, 1946. La forte humidité de la région est causée par la forte évaporation les nombreuses zones humides et la proximité de la mer. Elle est invariable au cours de l'année. Les valeurs minimales sont observées pendant les mois de juillet pour la région d'El Kala, alors que les valeurs maximales sont observées au mois de Décembre.

La région d'El Tarf est considérée comme la région la plus humide d'Algérie. Ainsi, elle est dotée d'une grande diversité et sa richesse biologique. Sa richesse floristique et faunistique à fait l'objet de plusieurs études depuis le début du siècle, c'est pour cette raison qu'elle a été déclarée le 23 juillet 1983 un parc national

2-1-2-1 La Tourbière du Lac NOIR

La tourbière fait partie de la commune de Berrihane, de la daïra de Bouteldja et se localise dans le complexe des zones humides d'El Kala. Il a été jadis recouvert par des îlots de *nénuphars jaunes*. Il était également entouré par une forêt très dense de chêne liège qui protégeait le lac et sa richesse spécifique. Du point de vue floristique, on rencontre 18 familles de plantes supérieures est des ptéridophytes (Graminées, Bétulacées, Fagacées, Typhocées, Poodiacées, Rosacées, Cuprécées, Myricacées, Cypéracées, Polygonacées, Rubiacées, Liliacées, Malvacées, Papilionnacées, Rymphacées, Urticacées, Labiacées, Mimosacées). Du point de vue faunistique, le site est fréquenté par des espèces intéressantes comme le Cerf de Barbarie (*Cervus elaphus barbarus*), la Genette (*Genetta genetta*), la Mangouste (*Herpestes ichneumon*) et laHyène rayée (*Hyena hyena*).



Figure 21 : Station de lac noir (El Tarf, L'Algerie)

2- 1-2-2 Les marais de la Mékhada,

Ce Marais est alimenté par les oueds « Bounamoussa » et « Kébir ». Il couvre de leur côté une superficie évaluée à 8.900 hectares. Classé site Ramsar d'importance internationale en 2002, d'une profondeur ne dépassant guère trois mètres, et qui est submergé d'une riche végétation, de sols détrempés et de marais perdus dans les aulnaies. Sa partie centrale où se rencontrent les deux oueds est difficilement accessible et la végétation y est abondante (Fig 22).



Figure 22 : Station de Mékhada (El Tarf, L'Algerie).

2-1-2-3 Garaat Dakhla (36° 50, 67'N, 07° 59, 08'E)

Un étang dunaire situé à quelques kilomètres à l'Est de l'embouchure de la Mafragh (Fig. 23), occupant une position intéressante, étant pratiquement à l'interface des dunes et de la plaine alluviale de la Mekhada (Layachi, 1997). C'est un étang peu profonds d'une superficie 2 ha et caractérisé par des sols sablo- tourbeux. En effet, le substrat est un mélange de sable dunaire et de tourbe. L'étangs est occupé par une végétation très dense dominée par des Hélophytes (*Phragmites australi*, *Scirpus lacustris*, *Typha aungustifolia*, *Typha latifolia*, *Cladium*

mariscus, et *Carex divers*) (Mekki, 1998). Peu d'études ont été faites sur ce site, une étude d'ingénierat a révélé la présence de 28 taxa faunistiques et 122 espèces végétales dont 12 rares (Layachi, 1997, Samraoui Chenafi, 2009).



Figure 23 : Station de Dekhla (El Tarf, L'Algerie).

2-2 Lestedeia

Il existe 2 genres en Algérie *Chalcolestes* et *Lestes* (Paulson, 2011.). Les larves habitent des environnements de cours d'eau à écoulement lent, (Thorp, J.H. and A.P. Covich. 2010., Paulson, D, 2011.). Les larves de *Lestes* se trouvent dans des environnements lentisques, tels que les mares vernaies et les marais, bien qu'elles habitent occasionnellement des zones d'eau stagnante de cours d'eau lents (Thorp, J.H. and A.P. Covich. 2010.). Les deux genres, quel que soit le type d'eau, se trouvent dans la végétation (Paulson. 2011.). Certaines espèces de *Lestes* n'occupent que des plans d'eau temporaires tandis que d'autres sont des espèces permanentes d'étang (Fig : 24).

Contrairement à celles des *Caloptéryx*, les ailes des Lestidae sont toujours transparentes, Les *Lestes* ont des ptérostigmas rectangulaires, beaucoup plus longs que larges, situés au-dessus de deux à quatre cellules, l'espace compris entre leur point d'attache et le nodus ne comprend que deux nervures transversales (Thorp, J.H. and A.P. Covich. 2010.).



Figure 24 : Couple *lestes virens*

2-2-1 La vie d'une Lestidae

Les espèces de *Lestes* pondent leurs œufs dans les plans d'eau temporaires, restent en état de diapause jusqu'au printemps suivant où elles éclosent. Les larves passent par une période de développement rapide de deux à trois mois et les adultes émergent en été. Cependant, les *Lestes* dans les plan d'eau permanents ont un développement direct des œufs dans lequel les œufs éclosent à la fin de l'été et les larves ont une période de développement de 10 mois, et émergent en adultes matures au début de l'été (Block, M et al, 2008). Toutes les espèces de Lestidae sont univoltines (Capinera, J. 2008.).

2-2-2 Écologie alimentaire

Généralement, le régime alimentaire des Lestidae est constitué de nombreuses petites larves de Lestidae, se nourrissant d'individus de la même espèce qui sont plus petits (canibalisme) (Stoks, R. 1998.). D'autres larves consomment une large gamme d'invertébrés à corps mou comme les larves d'éphémère diptère trichoptère ... etc (Pecharsky, B et al, 1997).

2-2-3 Écologie physiologique

Les larves peuvent autotomiser leurs lamelles pour échapper à la prédation en brisant l'articulation de fixation lorsqu'elles sont saisies par un prédateur (Stoks, R. 1998. Eriksen, C.H. 1986). Les lamelles sont également utilisées dans les échanges gazeux, ce qui facilite la respiration pendant les périodes de stress d'oxygène (Stoks, R. 1998.). Bien que les lamelles puissent être remplacées en 2 à 3 mues, les multiples utilisations des lamelles exposent les larves à un risque accru de prédation lorsqu'une ou plusieurs lamelles manquent, ce phénomène a été observé chez *L. sponsa* (Stoks, R. 1998.)

2-3 Méthode de travail

2-3-1 Phénologie des lestides

Cette étude a été réalisée dans deux régions, Maouna la haute altitude (Guelm.) et la Mekhada la basse altitude (El Tarf). Afin d'enregistrer la date de début de l'émergence et le vol des quatre espèces de lestides (*Lestes barbarus*, *Lestes numidicus*, *Lestes virens virens* et *Chalcolestes viridis*) des visites régulières chaque quinze jours de janvier à décembre ont été faites en 2014.

2-3-2 Emergence

2-3-2-1 Les Méthode d'échantillonnage

Basée sur des observations antérieures durant la période de vol des espèces au site d'émergence (Khelifa et al. 2011), nous avons commencé des visites quotidiennes au site de reproduction à la mi-janvier 2015, afin de souligner le début exact de l'émergence. La fin de l'émergence a été confirmée après trois visites ultérieures échouées de collection d'exuvie. Les exuvies ont été collectées chaque trois jours en fin de journée (à 15 :00) en effectuant une recherche intensive dans la végétation des berges.

2-3-2-2 En laboratoire

Le sexe des exuvies a été déterminé. La longueur du corps d'exuvie est mesurée à l'aide d'un pied à coulisse numérique (plus proche 0,01 mm). Les exuvies brisées ou fragmentées n'ont pas été mesurées ou incluses dans les analyses statistiques.

L'un des caractères les plus déterminants d'une espèce de printemps (spring species), est que la plupart des larves hivernent dans le dernier stade de sorte que leur émergence au printemps sera synchrone (Corbet, 1954).

2-3-2-3 Analyse des données

Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel SPSS 17.0. Les tests non-paramétriques ont été appliqués lorsque les données ne sont pas distribuées normalement. Les tests de Chi carré ont été utilisés pour révéler les écarts de sexe ratio de l'unité (1 :1) à l'émergence.

Les tests Mann-Whitney ont été utilisés pour vérifier s'il y a une différence significative entre la longueur du corps et la hauteur des exuvies sur le support, hauteur du support, ratio He/Hs et la distance exuvies / eau, entre les males et les femelles.

2-3-3 Adulte

2-3-3-1 Contexte théorique

Dans cette étude, les deux générations ne sont pas considérées comme deux espèces séparées, comme le suggèrent Samraoui *et al.* (2003). La logique derrière cette considération est qu'il y a une faible variation génétique entre les deux générations, aucune différence phénotypique apparente et un flux génétique potentiel entre des générations de différentes altitudes. On se réfère que ces deux populations sympatriques sont une génération estivale et une génération automnale. Pour proposer certaines hypothèses concernant le gradient altitudinal de la phénologie des deux générations, il est important de décrire le gradient saisonnier d'émergence et de reproduction de chaque génération (Fig : 25a). Premièrement, l'émergence des deux générations se déroule au même temps au printemps. Après l'émergence, la génération estivale relativement mûrit plus rapidement (1 mois) et commence à se reproduire à la fin du printemps ou au début de l'été. En revanche, la génération d'automne retarde sa maturation et commence

à se reproduire à la fin de l'été / au début de l'automne (Figure 25b). En principe, il existe un écart temporel de 1 ou 3 mois entre les deux générations en fonction de l'altitude.

Les effets potentiels de l'élévation sur la phénologie des deux générations de *L. virens* sont variables. En effet, la phénologie de la reproduction de la génération estivale dépend principalement du développement des larves et donc des conditions climatiques rencontrées au cours de cette étape de vie (Agüero-Pelegrin et al. 1999). Cependant, la phénologie de la reproduction de la cohorte automnale pourrait dépendre non seulement du développement larvaire, mais également de la maturation et d'autres facteurs environnementaux tels que les précipitations, la photopériode ou la température, qui affectent le stade adulte. Nous présentons ici quatre scénarios possibles de l'effet de l'altitude sur la phénologie de la reproduction des deux générations (Fig : 25c). Les scénarios I et II supposent qu'il n'y a pas (ou peu) de contrainte de temps en haute altitude, en particulier pour la génération d'automne :

- Scénario I - Retard parallèle d'altitude : les deux générations modifient leur phénologie avec la même amplitude que l'élévation, car le développement larvaire et la période de maturation durent plus longtemps à l'altitude la plus élevée en raison de la température plus basse.
- Scénario II - Retard différentiel d'altitude : l'amplitude du changement phénologique avec l'altitude est plus élevée ou plus basse dans la génération automnale que dans la génération estivale, probablement parce que les deux générations utilisent des indices différents pour marquer le début de la saison de reproduction ;

Dans les scénarios III et IV, le gradient en altitude (ampleur du changement phénologique) de la génération d'automne est absent ou inversé en raison de contraintes de temps. Comme pour de nombreux odonates tempérés (Corbet et al., 2006), la longueur de la phénologie de reproduction est généralement limitée par l'hiver. Ainsi, à une altitude plus élevée, les individus devraient disposer de mécanismes physiologiques ou écologiques leur permettant de commencer la reproduction plus tôt, en répondant à des signaux photopériodiques plutôt que thermiques.

En d'autres termes, bien que la température change considérablement en fonction de l'altitude, la durée du jour ne le fait pas. Contrairement à la température, la photopériode est un repère plus fiable dans un contexte de contraintes saisonnières :

- Scénario III - Absence de changement d'altitude à la génération automnale : les populations de basse et haute altitude commencent à se reproduire en même temps.
- Scénario IV - Changement phénologique opposé : contrairement à la génération estivale, la phénologie de la génération automnale se déplace vers les dates antérieures avec l'altitude.

En ce qui concerne la cooccurrence des générations à travers l'altitude et la population de chaque génération, nous supposons que, dans une population donnée, il est probable que la génération soit plus nombreuse que l'autre (dominance) ou qu'elle a une abondance relativement similaire (codominance).). Sur un gradient d'altitude, il est probable que l'état de dominance reste inchangé ou change (Fig : 25d).

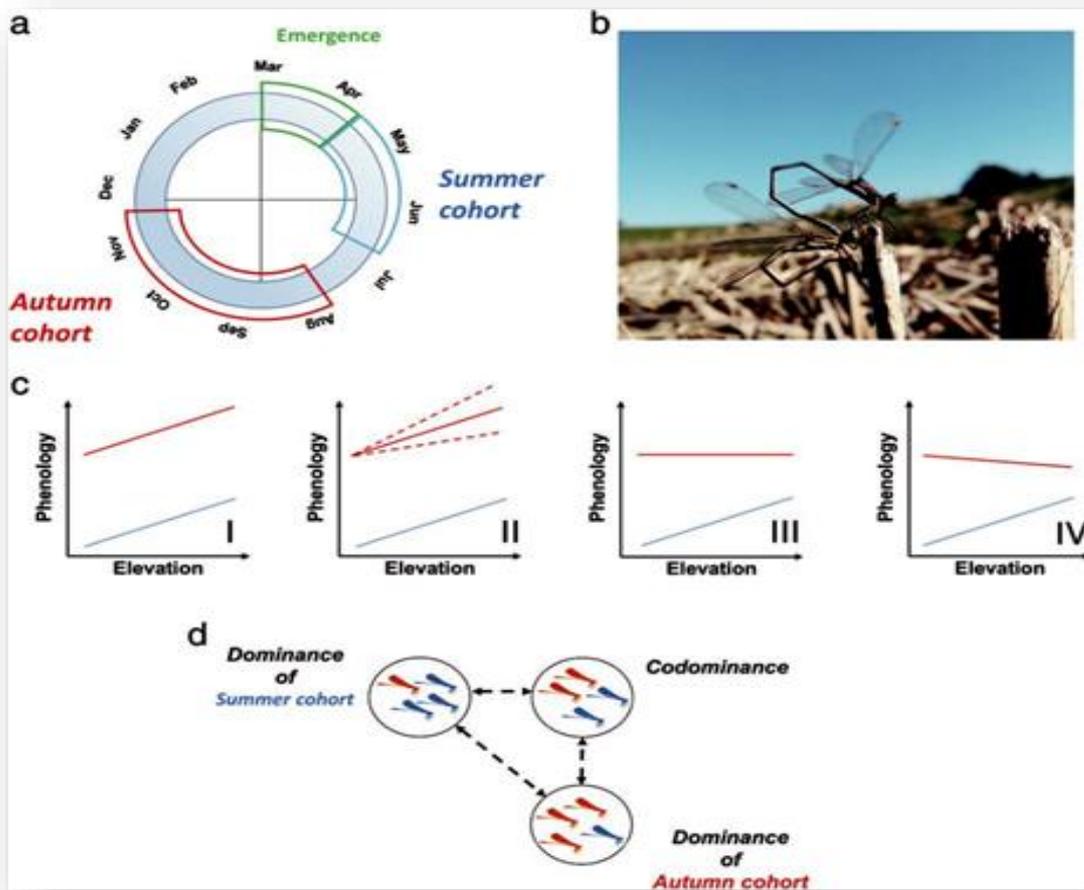


Figure 25 : Prédications théoriques du gradient d'altitude dans la phénologie de la génération d'été et de l'autre d'automne de *Lestes virens*. (a). Phénologie de l'émergence et de la reproduction des deux générations. (b). Oviposition d'un couple reproducteur de la génération d'automne dans l'habitat naturel. (c) Gradient d'altitude dans la phénologie: (I) les deux générations changent de phénologie de manière similaire à l'altitude (décalage parallèle); (II) il existe une interaction entre la génération et l'altitude, c'est-à-dire qu'une génération (génération automnale) se déplace plus ou moins que l'autre (génération estivale); (III) une génération (génération d'été) modifie sa phénologie mais l'autre (génération d'automne) ne change pas du tout; (IV) il y a un changement d'altitude contrasté, c'est-à-dire qu'une génération (génération estivale) montre un retard par rapport à l'altitude, alors que l'autre (génération automnale) montre un progrès. (d) gradient d'altitude potentielle dans l'état de dominance des deux générations sympatriques. Il est possible que, dans certaines conditions environnementales, une génération soit dominante en termes d'abondance (génération d'été et génération d'automne) ou que les deux générations soient co-dominantes (abondance relativement égale). En hauteur, il est possible que nous trouvions une transition dans l'état de dominance telle que, par exemple, la co-dominance puisse passer à la domination ou le sens de la domination passer de la basse à la haute altitude. (Amari et al, 2018).

2-3-3-2 Échantillonnage ténéral et adulte

Un transect de 30 m a été réalisé sur chaque site au moins deux fois par mois du mars jusqu'au décembre 2016. L'échantillonnage a été effectué uniquement à beau temps (pas de pluie ni de vents violents). Nous avons enregistré le nombre de ténéraux (corps très doux avec une couleur pâle), individus immatures, mâles seuls, femelles seules et couples reproducteurs.

En raison du faible nombre de femelles seules, elles ont été retirées pour une analyse ultérieure. Grâce aux données d'abondance, nous avons établi une distribution phénologique pour l'émergence et la reproduction et calculer trois quantiles, 10%, 50% et 90%, pour décrire respectivement les phases précoces, moyennes et tardives.

La phase phénologique (phénophase) peut être définie ici comme une période décrivant le stade de la saison de vol de l'insecte. Par exemple, la phase initiale correspond à la date à laquelle 10% (10% quantile) de la distribution phénologique est atteinte et décrit le début de la saison. Le calcul des phénophases nous permet d'examiner si les différentes phénophases se déplacent différemment selon l'altitude.

On a mesuré un échantillon d'individus de la génération d'automne aux sites de basse (Marais de Mekhada) et de haute altitude (Mesmassa) ; pendant la saison de reproduction de 2017, afin de déterminer s'il y avait des différences dans la taille corporelle en fonction du gradient d'élevation géographique, suggérant des coûts liés aux contraintes saisonnières (Sniegula *et al.*, 2012). Un temps de développement plus court induit un taux de développement plus rapide, ce qui entraîne une taille corporelle plus petite (Johansson et Rowe, 1999). La longueur du corps et la longueur de l'aile postérieure ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse électronique à 0,01 mm de précision.

2-3-3-3 Estimation de la taille de la population

La capture – la marque – la recapture a été réalisée pendant la saison de reproduction des deux générations de 2015 à Mesmassa (site 1). L'échantillonnage a eu lieu du 21 juin au 9 août pour la génération d'été ; et du 18 septembre au 24 octobre pour la génération d'automne. Pour éviter les biais dans l'estimation de l'abondance, nous avons utilisé les données de 17 occasions d'échantillonnage réalisées entre 35 et 36 jours ; pour les générations d'été et d'automne. La recapture a été poursuivie jusqu'à ce que des individus marqués ne soient plus observés. La même méthodologie a été réalisée pour les deux générations. À compter du matin

(09h 00), un observateur a passé 4 h sur le site au cours duquel les individus matures ont été capturés à l'aide d'un filet à main et marqués d'un marqueur permanent sur l'aile arrière gauche. Des recaptures ont également été effectuées à chaque occasion d'échantillonnage. Comme ils étaient remarquables, les individus ne furent plus capturés après la première libération. Un historique des rencontres a été généré pour chaque individu, enregistré sous la forme d'un «1» ou d'un «0», avec un «1» indiquant que la demoiselle a été détectée et «0» qu'il ne l'a pas été. Par exemple, un historique de rencontres de "101" à trois reprises signifie que la demoiselle a été marquée et relâchée la première fois, non observée la deuxième fois mais repérée à la troisième fois.

Nous avons évalué la validité des estimations dérivées du modèle CMR en vérifiant deux hypothèses fondamentales (Lebreton *et al.* 1992). Nous avons évalué s'il existait un problème structurel dans les données CMR et si le comportement ou la reprise des demoiselles était indépendant de leur capture initiale. Les tests de goodness-of-fit ont été effectués avec la fonction `release.gof` dans le package `rmark` (Laake, 2013), qui calcule `Test2`, `Test3` et le total (somme de `Test2` et `Test3`) (Burnham, 1987). Le `Test2` évalue si les demoiselles marquées ont une probabilité de capture égale ; en testant si la probabilité de recapture de la demoiselle dépend du moment où cet insecte a été capturé pour la première fois. `Test3` teste si la probabilité de survie est hétérogène entre les individus. La signification de chaque test montre une violation du modèle des hypothèses. Nous avons étudié la surdispersion en calculant \hat{c} qui est le total X^2 divisé par les degrés de liberté. Lorsque $\hat{c} > 1$, il y a surdispersion qui devrait être prise en compte en ajustant les modèles à la valeur de \hat{c} , mais lorsque $\hat{c} < 1$, il existe une sous-dispersion qui n'est pas prise en compte avec des ajustements (Cooch et White, 2006). Dans nos données, les valeurs de \hat{c} étaient de 0,83 et 0,81 respectivement pour les générations d'été et d'automne. Également, nos modèles, montrant une légère sous-dispersion, n'ont donc pas été ajustés à ces valeurs.

Nous avons utilisé le modèle de Jolly – Seber (formulation popan) (Schwarz et Arnason, 1996) pour estimer la taille et l'abondance de la population globale durant la période d'échantillonnage. La formulation du popan modélise quatre paramètres, à savoir la probabilité de survie (Ψ), la probabilité de recapture (p), la probabilité d'entrée dans la population par occasion (p_{ent}) et la taille de la superpopulation (N). La superpopulation est l'abondance cumulative estimée pour chaque échantillonnage. Les estimations pour les quatre paramètres ont été estimées avec un maximum de vraisemblance à l'aide de la marque R package `RMARK`.

Nous avons testé l'effet du temps et du sexe sur les probabilités de récupération, de survie et d'entrée dans la population. La taille de la superpopulation a été testée uniquement pour l'effet du sexe. Nous avons adapté différents modèles pour chaque paramètre, augmentant progressivement la complexité du modèle, passant d'un modèle constant à un modèle dépendant du temps et du sexe, puis nous avons classé tous les modèles en fonction du critère d'information Akaike information criterion (AICc) (Burnham et Anderson, 2004). Pour générer des estimations de l'abondance, nous avons utilisé une approche basée sur un modèle.

2-3-3-4 Densité d'individus en tant que substitut de l'abondance

Pour chaque échantillonnage au cours de l'enquête CMR, la densité d'individus dans le transect de 30 m a été estimée toutes les heures à trois heures différentes de la journée (11h00, 12h00 et 13h00) lorsque l'abondance et l'activité reproductrice sont généralement maximales (Stoks *et al.*, 1997 ; Corbet, 1999). La densité moyenne d'individus pour chaque échantillonnage a été calculée et corrélée à l'abondance estimée existant sur le site de l'étude au cours du même échantillonnage dérivé du modèle de Popan (voir Résultats). La forte relation positive entre les générations estivale et automnale, dérivée des régressions linéaires de r 3.3.2 ($P < 0,0001$; Fig. 25; Tableau 08), montre que la densité d'individus pendant 30 m pourrait être utilisée comme substitut d'abondance.

Tableau 08. Résumé des résultats de la régression linéaire entre l'abondance estimée des adultes et la densité d'individus dans les populations d'été et d'automne de Lestes virens dans la région de Messmasa

Cohort	Parameter	Estimate	Std.Error	t value	P
<i>Summer</i>	Intercept	366.52	97.28	3.76	0.0005
	Density	8.910	1.765	5.04	<0.0001
<i>Autumn</i>	Intercept	232.55	132.7287	1.752	0.095
	Density	4.043	0.7159	5.649	<0.0001

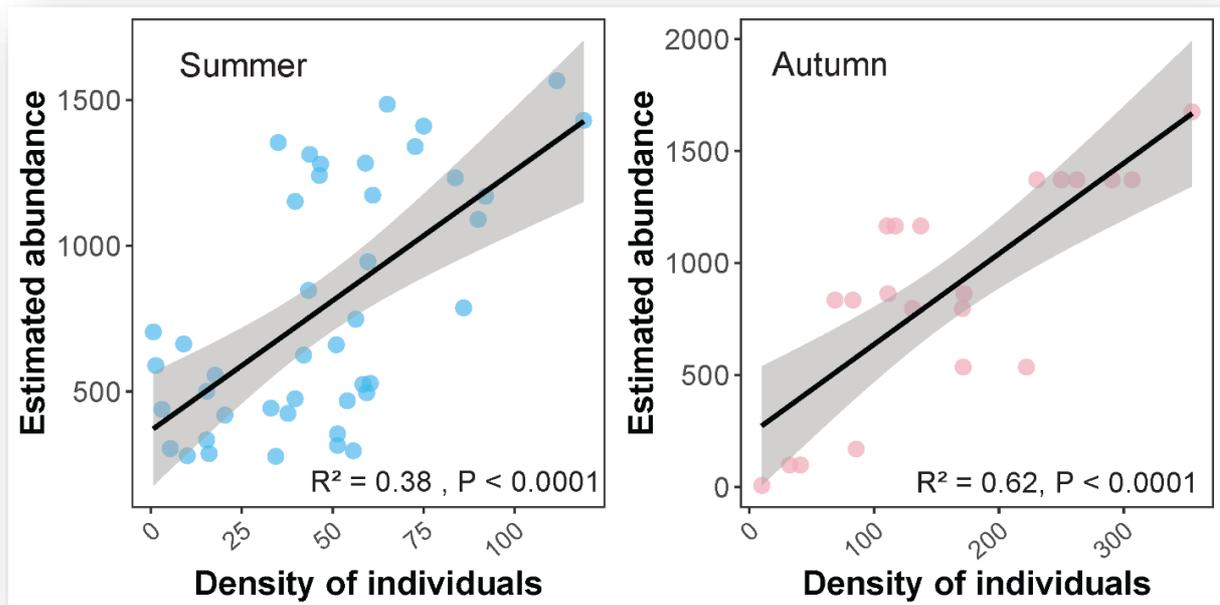


Figure 26. La relation entre la densité d'individus et l'abondance estimée des adultes matures des populations d'été et d'automne de *Lestes virens* en altitude. La densité d'individus a été calculée le long d'un transect de 30 m. L'abondance estimée a été dérivée du modèle POPAN en estimant l'abondance pour chaque occasion d'échantillonnage.

statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées avec le R 3.3.2 (R Development Core Team, 2017). Des régressions linéaires ont été effectuées pour analyser le gradient altitudinale des trois phénophases de l'émergence et de la saison de reproduction. Au lieu d'utiliser un modèle distinct pour chaque phénophase, nous avons utilisé un modèle global qui analyse toutes les phénophases en même temps. Le modèle contient la phénophase en tant que variable de réponse, l'élévation (variable continue) et le quantile (variable de regroupement à trois niveaux : 10%, 50% et 90%) en tant que variables explicatives. L'utilisation de la variable de regroupement quantile nous permet de tester l'interaction avec l'altitude, ce qui dénoue les changements potentiels dans la durée de l'émergence ou de la saison de reproduction à travers l'altitude. Pour évaluer les différences potentielles entre les tailles du corps des populations de basse et haute altitude, nous avons calculé deux modèles linéaires, l'un pour la longueur du corps et l'autre pour la longueur de l'aile (variables de réponse) ; en testant l'effet du sexe, du

site (haute et basse altitude).) et leur interaction. Pour étudier le paterne spatial de la densité d'adultes matures en fonction de l'altitude, nous avons effectué une régression linéaire à la fois pour les males seuls et les couples reproducteurs regroupés en tant que facteur (avec deux niveaux : male et paire).

CHAPITRE III

RÉSULTATS

Chapitre 3 : Résultats

3-1-1 Phenologie des lestidae :

Les relevés mensuels des adultes obtenus en 2016 sont présentés dans les tableaux 09 et 10. L'Emergence des Lestidae est enregistré entre mars à mai dans la basse altitude (Dekhla, el tarf) et mai à la deuxième semaine de juin dans la haute altitude (Mahouna, Guelma). La période de vol ente avril à début novembre pour *Lestes barbarus*, *Lestes numidicus*, *Chalcolestes viridis* et avril a aout pour *Lestes virens*

Tableau 09 : L'émergence des *Lestidae* (2016)

	Espèces	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Juin	Juil	Aout	Sep	Oct	Nov	Dec
basse altitude	<i>L. barbarus</i>			■									
	<i>L. numidicus</i>			■									
	<i>L. virens</i>			■									
	<i>L. viridis</i>				■								
haute altitude	<i>L. barbarus</i>					■							
	<i>L. numidicus</i>					■							
	<i>L. virens</i>					■							
	<i>L. viridis</i>						■						

Tableau 10 : La période de vol des *Lestidae* (2016)

	Espèces	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Juin	Juil	Aout	Sep	Oct	Nov	Dec	
basse altitude	<i>L. barbarus</i>					■								
	<i>L. numidicus</i>									■				
	<i>L. virens</i>					■								
	<i>L. viridis</i>					■								
haute altitude	<i>L. barbarus</i>						■							
	<i>L. numidicus</i>									■				
	<i>L. virens</i>						■							
	<i>L. viridis</i>						■							

3-1-2 Emergence :

Toutes les exuvies ont été émergées dans les 29 jours du 13 juin au 11 juillet. Un modelé bimodal du pic, le premier pic est le 22 juin et le deuxième le 1 juillet qui représentent 06,69 et 06,12% de la population totale émergente, respectivement. Le pourcentage cumulatif de l'émergence annuel présenté dans la (Fig : 27).

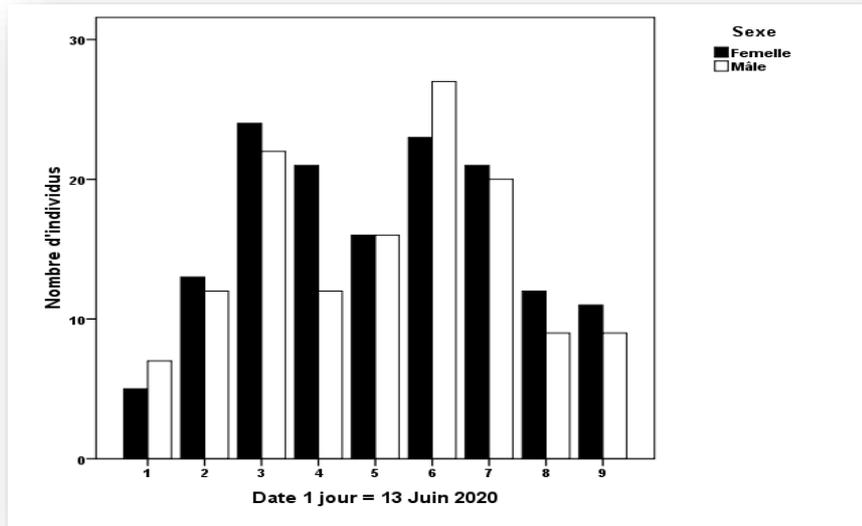


Figure 27 : Courbe d'émergence de lestes virens a mesmassa durant la saison de l'émergence de 2015. Les barres noires présentes les mâles et les barres ouverts présentes les femelles.

EM50 a été atteint après 15 jours d'émergence. Durant l'émergence le sexe ratio n'est pas biaisée entre mâle et femelle ($\chi^2 = 0.28$, $df = 1$, $P = 0.59$), avec un totale de 138 mâles et 148 femelles(Fig 28).

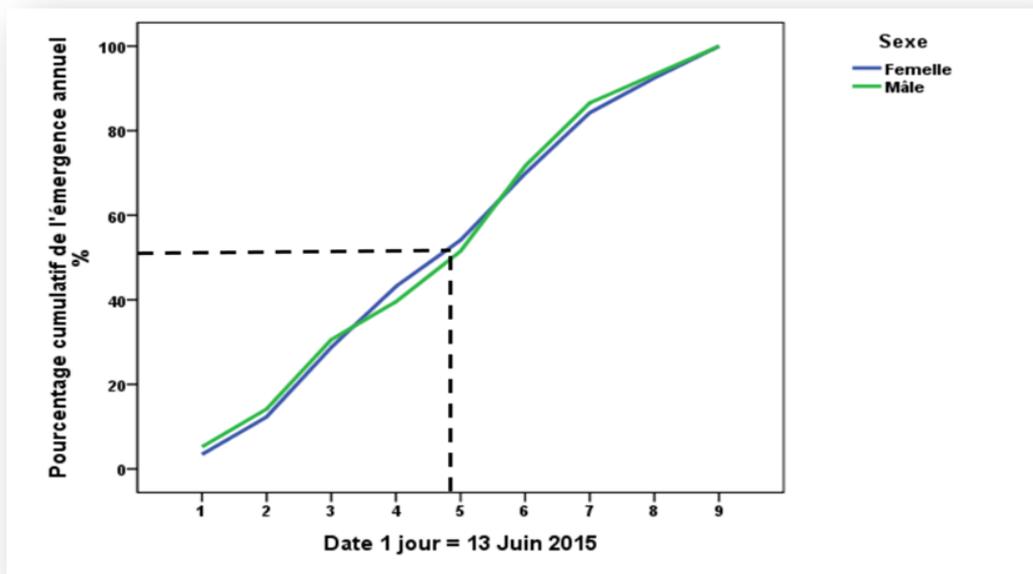


Figure 28 : Pourcentage cumulé de l'émergence annuel du *lestes virens* a mesmassa durant saison de l'émergence de 2015. La ligne horizontale est fixée à 50%, de sorte que les lignes verticales indiquent l'EM50 de chaque étirement.

1.1.1.2. Stratification verticale des exuvies

Les exuvies de la femelle (15.45 ± 1.53 mm, N = 148) sont significativement plus longues que celles des mâles ($15,51 \pm 1.29$ mm, N = 134) (U-test, $P = 0.018$) (Fig : 29). Il y a une différence significative dans la largeur de la tête d'exuvie entre mâles et femelles (U-test, $P = 0.000$). La largeur moyenne de la tête des mâles et femelles était $2,87 \pm 0.18$ mm et $2,95 \pm 0.026$ respectivement (Fig 30).

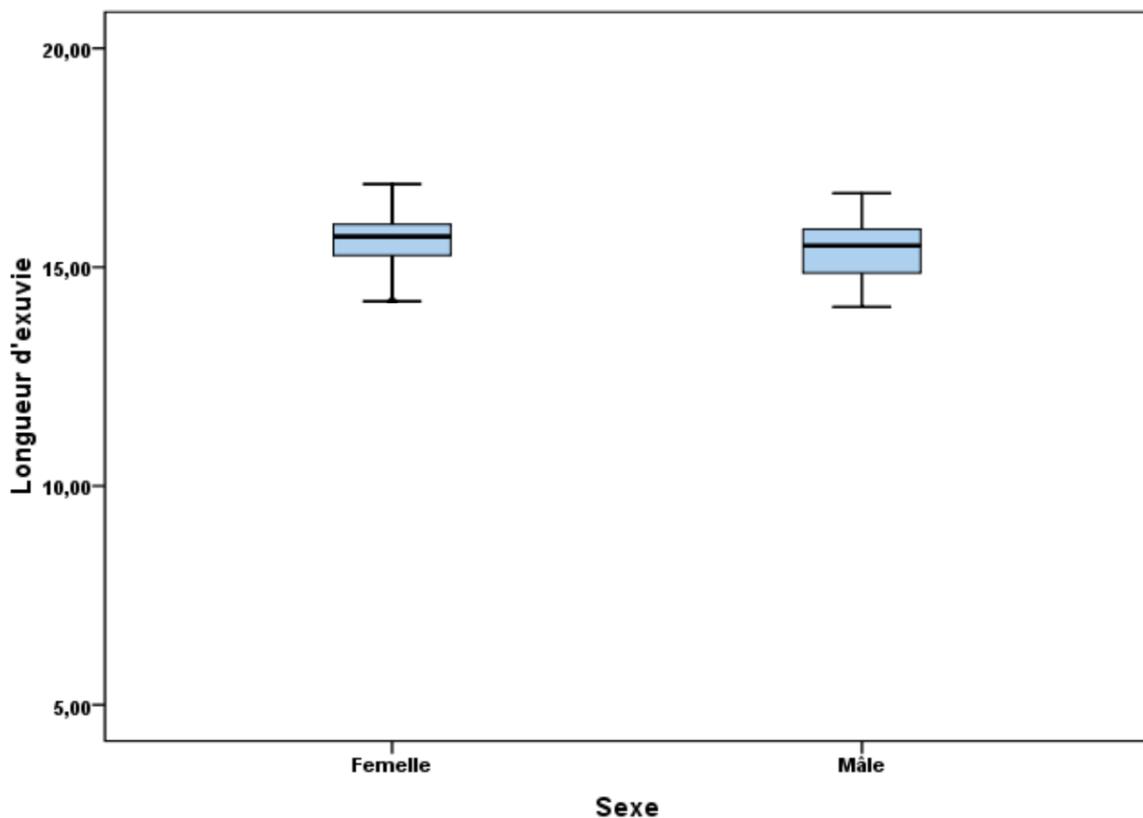


Figure 29 : moyen de la longueur de corps des exuvies pour les deux sexes du *Lestes virens* à mesmassa durant la saison de l'émergence de 2015.

La longueur du corps des exuvies a augmenté au cours de la saison d'émergence ($r = 0.19$, $P = 0.755$) (Fig : 31). La largeur de la tête a diminué au cours de la saison d'émergence ($r = -0.28$, $P = 0.000$) (Fig : 32)

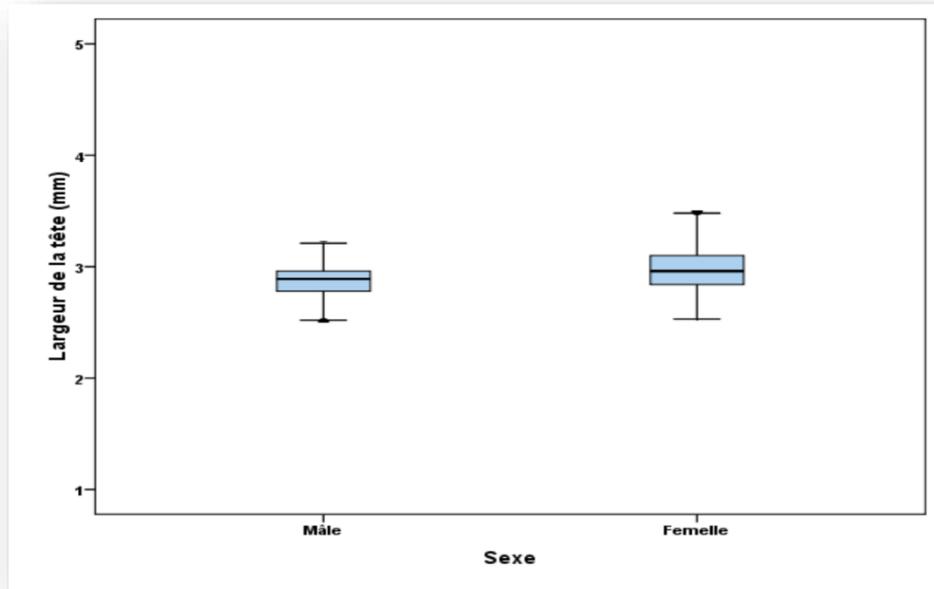


Figure 30 : Moyenne de la largeur de la tête pour les deux sexes du *Lestes virens* a mesmass a durant la saison de l'émergence de 2015.

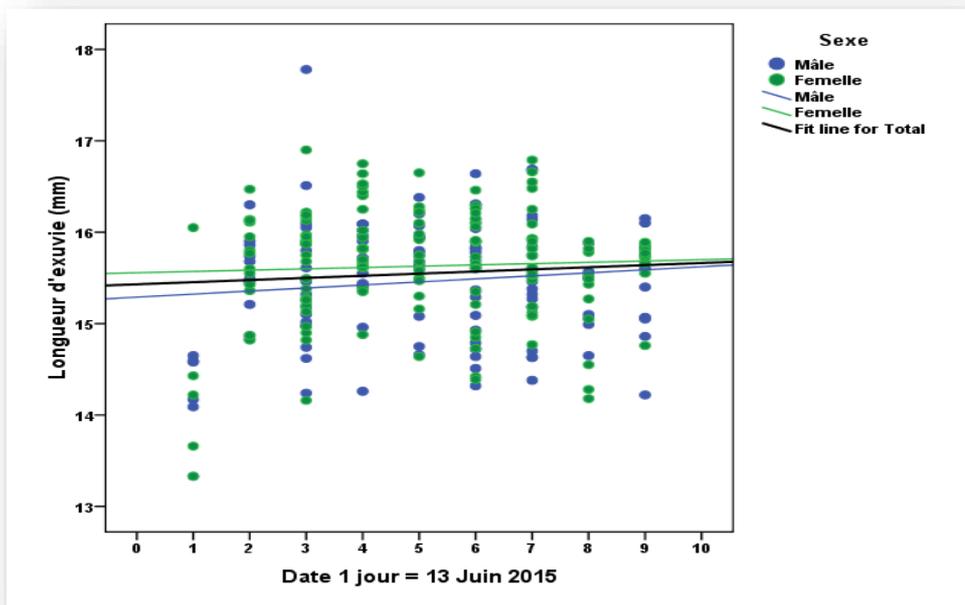


Figure 31 : Variation de la Longueur du corps des exuvies du *Lestes virens* au cours de la saison de l'émergence de 2015.

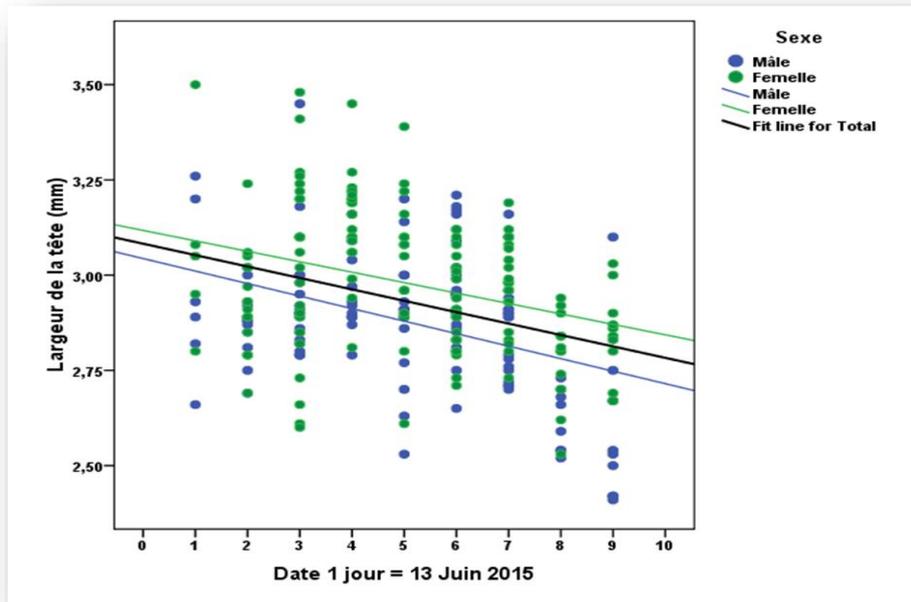


Figure 32 : Variation de la largeur de la tête des exuvies du *Lestes virens* au cours de la saison de l'émergence de 2015.

Les individus sont apparus (émerge) a une hauteur moyenne de $13.16 \pm 6,45$ cm au-dessus de la surface de l'eau avec un maximum de 42 cm tandis que le ratio moyen He et Hs 3.03 ± 2.47 cm.

Adulte :

Population 01 :

Le travail sur la reproduction de l'espèce *Lestes virens* étalé sur 32 jours, concerne, le marquage, la mesure des individus marqués (corps et aile postérieure), la recapture, le suivi de la ponte et enfin le comptage des couples.

Un total de 1000 individus (493 males et 507 femelles) a été marqué pendant toute la période d'étude dans tous les habitats.

La longueur des ailes des adultes a diminué au cours de la saison d'émergence ($r = 0.14, P = - 0.78$) (Fig :33).

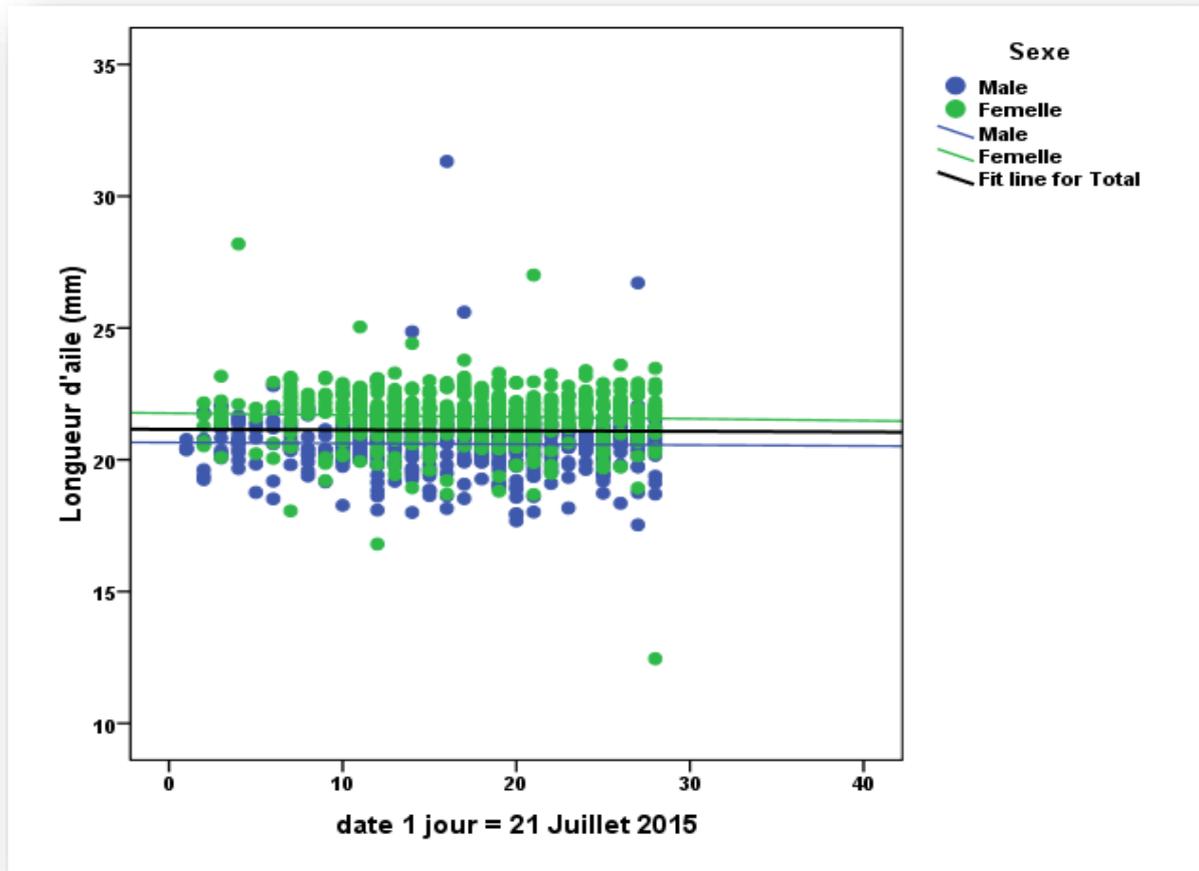


Figure 33 : Variation de la Longueur d'aile des adulte de la population printanière du *Lestes virens* au cours de la saison de reproduction de 2015.

2-1-2 Recapture

2-1-2-1 Abondance des individus recapturés lestes virens :

Parmi les 1000 individus marqués de *Lestes virens*, 460 recapture est enregistré de 293 individus sont recaptures pendant 42 jours (21 juillet 2015 jusqu'a 31 aout 2015) de travail (29,30%), le premier individu recapture après 3 jour de marquage (Fig : 34) .

Ce qu'est remarquable est que les mal sont plus recapturés que les femelles, seulement 293 individus sont recapturés (29.3%) dont 58 % mâles (169 ind) et 42% femelles (124 ind) (Fig : 35).

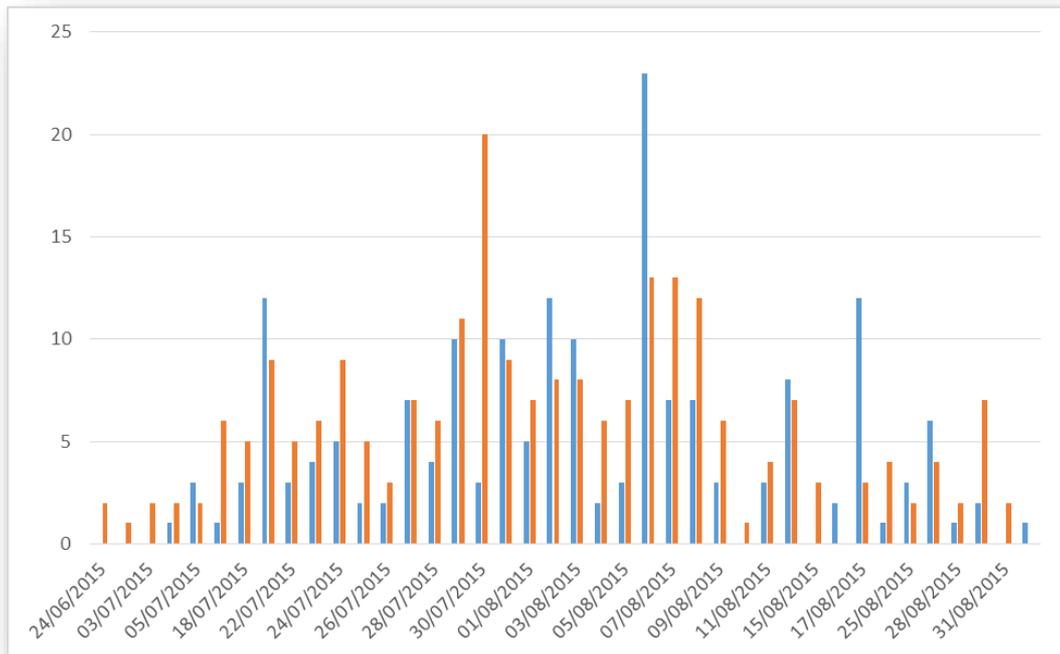


Figure 34 : Abondance des mâles et des femelles marqués de *Lestes virens*

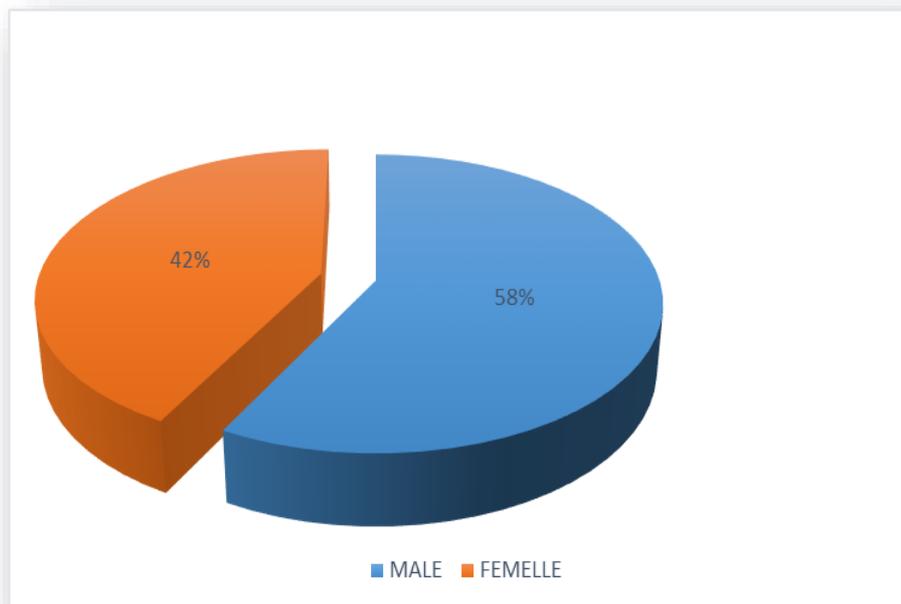


Figure 35 : Répartition quantitative des mâles et des femelles marqués de *Lestes virens*

La fréquence du nombre des recaptures des individus enregistrés chez la première population est hétérogène et varie durant la période d'étude : 46% d'individus sont recapturés une seule fois, 28% deux fois, 18% trois fois et finalement 8% quatre fois (Fig 36)

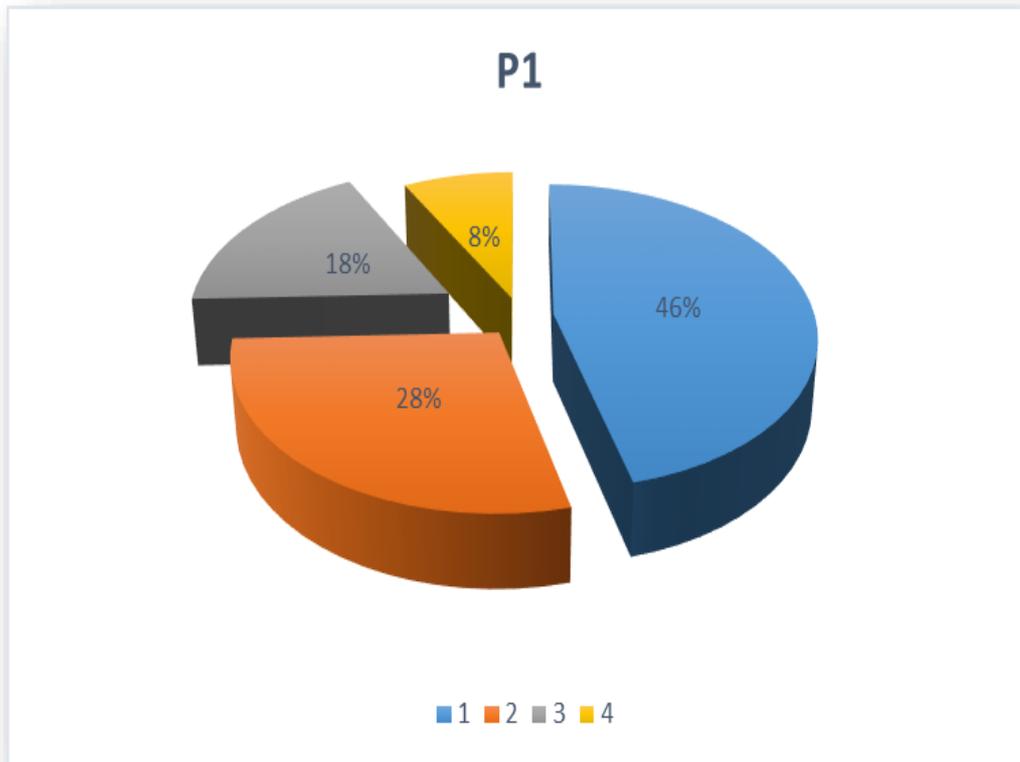


Figure 36 : Fréquence des nombre de recapture des individus de lestes virens

2-1-2-2 Abondance des individus recapturés *Lestes numidicus* :

Parmi les 1000 individus marqués de lestes numidicus 311 individus sont recapturés pendant 42 jours (15 septembre 2015) jusqu'au 11 novembre 2015) de travail (29,30%), le premier individu a été recapturé après 3 jours de marquage (Fig : 37).

Nous remarquons que les mâles sont plus recapturés que les femelles, ces individus sont répartis en 57 % mâles avec 173 individus et 43% femelles avec 135 individus (Fig : 38).

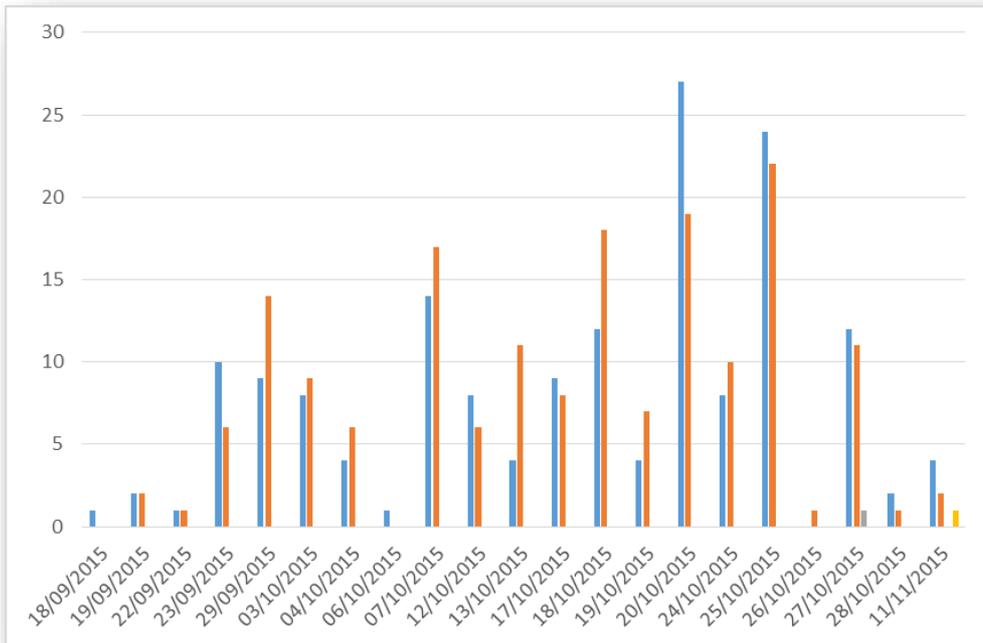


Figure 37 : Abondance des mâles et des femelles marqués de *Lestes numidicus*

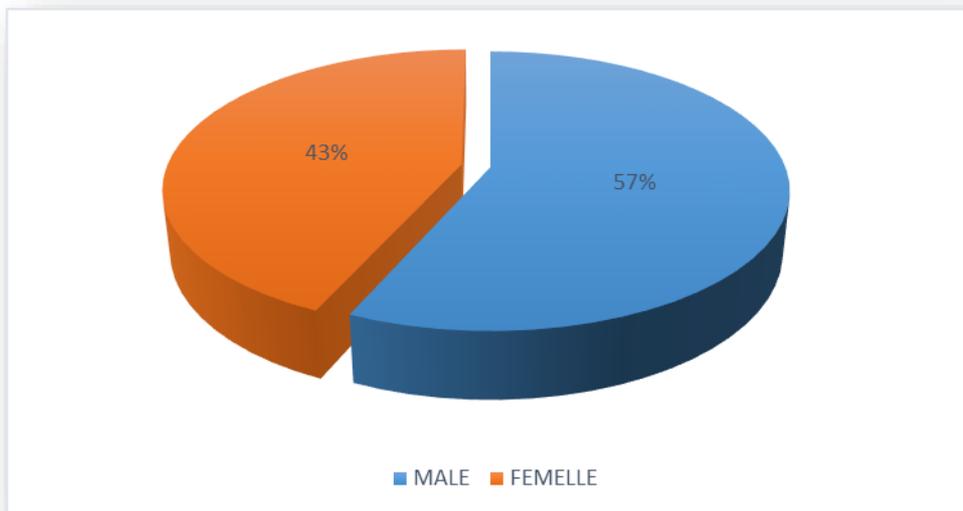


Figure 38 : Répartition quantitative des mâles et des femelles marqués de *Lestes numidicus*.

La répartition quantitative des mâles et des femelles marqués de *Lestes numidicus* et la fréquence du nombre de recapture des individus enregistrés chez la première population est

hétérogène et varie durant la période d'étude : 42% d'individus recapturés une seule fois, 34% deux fois, 14% trois fois et finalement 10% quatre fois (Fig : 39)

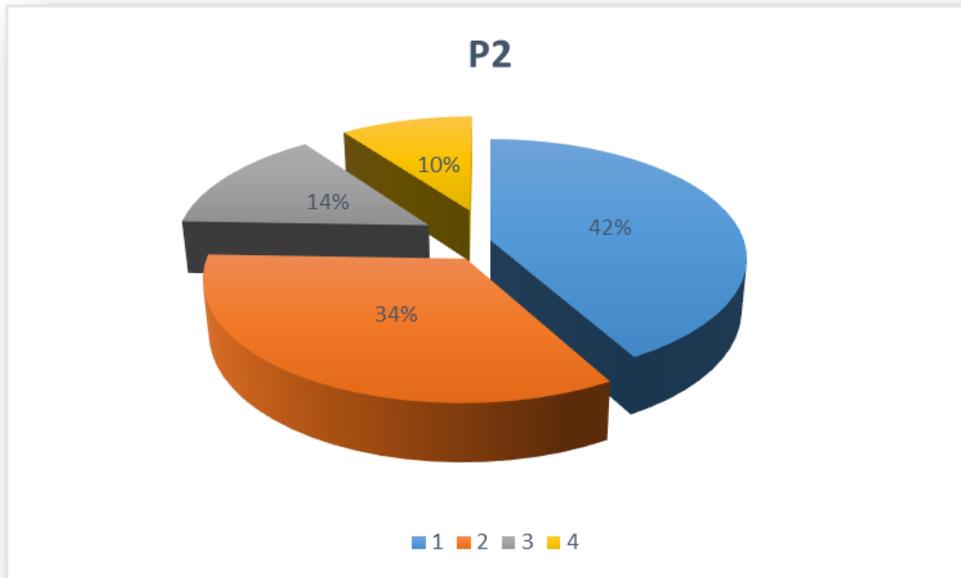


Figure 39 : Répartition quantitative des nombres de recapture des individus de lestes numidicus.

3-1-3 Phénologie de l'émergence en fonction d'élévation

En raison de l'absence de traits morphologiques permettant de différencier les deux générations, leur phénologie de l'émergence a été mise en commun. Il y avait un retard saisonnier d'émergence significatif en fonction d'altitude pour les trois phases phénologiques (Fig. 40, Tab 11), révélant que les populations à plus haute altitude apparaissent plus tard que les populations à plus basse altitude. Le taux de retard était de 3,3 jours par 100 m. La durée de la saison d'émergence n'a pas changé en fonction d'altitude, révélée par l'altitude non significative \times interaction quantile ($p = 0,89$). Cette interaction non significative signifie que les trois phases de la phénologie se sont déplacées parallèlement (avec la même magnitude) à travers l'altitude.

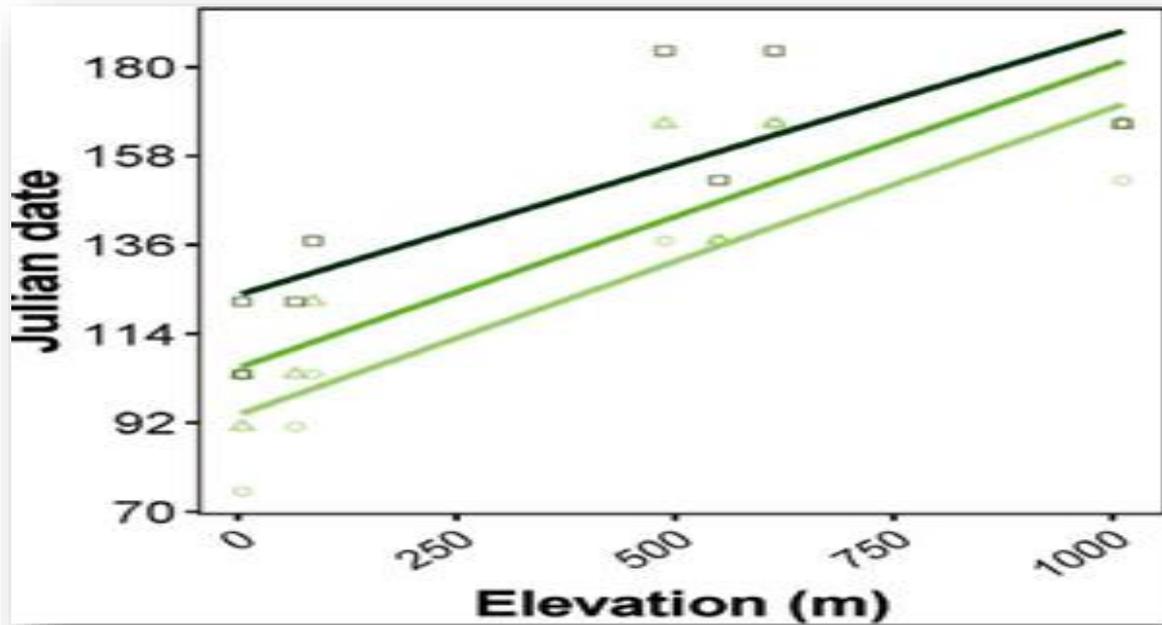


Figure 40 : Le paterne altitudinale de l'émergence de Lestes virens dans le nord-est de l'Algérie. Les lignes sont des régressions linéaires. Les couleurs claires (cercle), intermédiaires (triangle) et foncées (carré) font référence aux quantiles 10%, 50% et 90%, r respectivement.

Tableau 11 : Résumé des résultats de la régression linéaire évaluant le profil en élévation de la phénologie d'émergence et de la saison de reproduction des générations d'été et d'automne de Lestes virens dans le nord-est de l'Algérie. Le quantile 10% est utilisé comme niveau de base (intercepte) pour le calcul du contraste.

	Estimate	SE	t-value	P
Teneral				
Intercept	93.919	8.756	10.726	< 0.0001
Elevation	0.076	0.018	4.287	0.0004
Quantile 50%	11.615	12.383	0.938	0.361
Quantile 90%	29.652	12.383	2.395	0.028
Elevation: quantile 50%	-0.001	0.025	-0.041	0.968
Elevation: quantile 90%	-0.011	0.025	-0.455	0.655
Mature adults				
Intercept	137.728	4.525	30.438	< 0.0001
Elevation	0.052	0.009	5.733	< 0.0001
Cohort (autumn)	100.600	4.525	22.232	< 0.0001
Quantile 50%	19.340	5.542	3.490	0.001
Quantile 90%	42.253	5.542	7.624	< 0.0001
Elevation: cohort (autumn)	-0.033	0.009	-3.599	0.001
Elevation: quantile 50%	-0.005	0.011	-0.464	0.645
Elevation: quantile 90%	-0.009	0.011	-0.837	0.408

1-4 Phénologie de la reproduction en fonction d'élévation

Dans les deux générations, nous avons constaté un retard saisonnier significatif en fonction de l'élévation pour les trois phases phénologiques (Fig 41), autrement dit que plus l'élévation est élevée, plus la phase phénologique est tardive (tab : 11). Cependant, il existait une interaction significative entre l'élévation et la génération ($P < 0,0001$), ce qui montrait que le déclin d'élévation dans la phénologie de la reproduction est plus rapide dans la génération d'été que dans la génération d'automne (tab : 11). La phénologie s'est décalé de 2,2 et 0,7 jour par 100 m d'altitude, respectivement pour les générations d'été et d'automne. L'interaction non significative entre le quantile et l'altitude ($p = 0,74$) montre que la durée de la saison n'a pas changé de manière significative selon l'altitude. Notre modèle prédit que l'isolement temporel des deux générations, estimé comme étant la distance entre le quantile 90% de la génération d'été et 10% du quantile de la génération d'automne, était de 60,1 jours au niveau de la mer (0 m d'altitude) et de 27,9 jours à 1 000 m d'altitude.

Sur le site de plus haute altitude (site 1), un ancien mâle de la génération estivale marqué en été a été observé au début de la saison de reproduction de la génération d'automne, loin des sites de reproduction ; cependant, aucun couple reproducteur entre les deux générations n'a été observé.

Pour étudier les coûts potentiels de la contrainte saisonnière sur la taille du corps, nous avons comparé la longueur du corps et des ailes dans la génération d'automne entre les sites de basse altitude (site 8) et de haute altitude (site 1) (Fig : 42). Nous avons mesuré 52 (27 mâles et 25 femelles) et 51 (26 mâles et 25 femelles) adultes de la génération d'automne, respectivement aux sites de basse et haute altitude (Tab : 12). La variation de la longueur du corps était mal expliquée par le sexe et le site (et leur interaction), comme le révèle le faible R^2 de 0,06 (tab : 10).

Cependant, la longueur des ailes est relativement bien expliquée par le sexe, le site et le sexe \times interaction du site ($R^2 = 0,50$). Nous avons trouvé un dimorphisme sexuel à prédominance féminine dans la longueur des ailes ($P < 0,0001$), et un site significatif ($P = 0,01$) et des effets site par sexe ($P = 0,03$) (Tab : 13), montrant que les femelles des sites de haute altitude avaient des ailes plus courtes que les femmes au site de basse altitude.

Tableau 12 : Description Statistiques de la longueur du corps et des ailes des populations d'automne de *Lestes virens* à une altitude basse et élevée.

Trait	Site	Sex	Mean	N	SD	Min	Max	95%LCI	95%UCI
Body length	Lac Mecada	Female	36.62	27	1.24	33.92	38.24	36.15	37.09
	Lac Mecada	Male	36.46	25	2.20	28.19	39.45	35.60	37.32
	Messmasa	Female	36.00	26	1.17	32.41	37.52	35.55	36.45
	Messmasa	Male	37.18	25	1.52	31.79	39.47	36.58	37.78
Wing length	Lac Mecada	Female	22.46	27	0.68	21.10	23.26	22.20	22.71
	Lac Mecada	Male	20.98	25	0.63	20.09	22.03	20.74	21.23
	Messmasa	Female	22.03	26	0.59	20.87	23.10	21.81	22.26
	Messmasa	Male	21.08	25	0.60	19.99	21.98	20.85	21.32

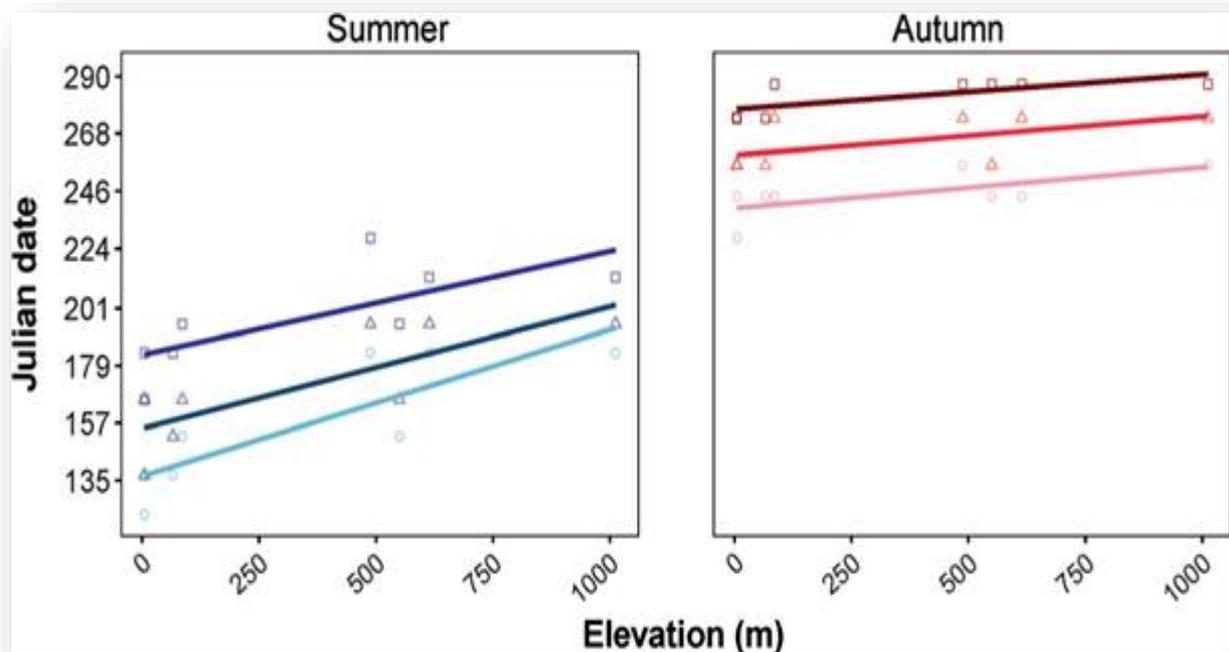


Figure 41 : Distribution phénologique selon l'altitude des mâles matures et des couples reproducteurs des générations d'été et d'automne dans le nord-est de l'Algérie. Les lignes sont des régressions linéaires. Les couleurs claires, intermédiaires et sombres se réfèrent aux quantiles 10%, 50% et 90% de la phénologie, respectivement.

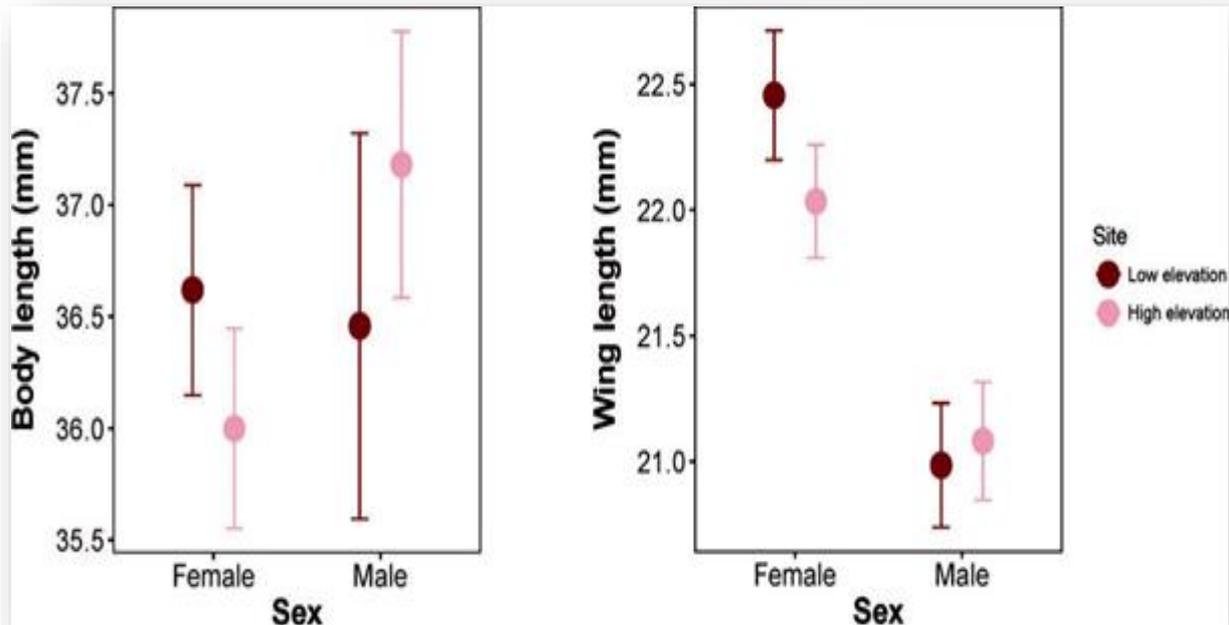


Figure 42 : Longueur corporelle de la génération d'automne de *Lestes virens* à basse altitude (LacMecada) et à haute altitude (Messmasa). Les barres d'erreur correspondent à des intervalles de confiance de 95%.

Tableau 13 : Résumé des résultats de la régression linéaire évaluant les différences de longueur de corps et de longueur d'aile de la génération d'automne entre les sites de basse et haute altitude et entre les sexes. La femelle et le site de basse altitude sont utilisés comme niveau de base pour le calcul du contraste.

	Estimate	Std. Error	t value	P
Body length				
Intercept	36.5754	0.3112	117.546	< 0.0001
Sex (male)	-0.1746	0.4484	-0.389	0.698
Site (high)	-0.7191	0.4441	-1.619	0.108
Sex (male): site (high)	1.3460	0.6370	2.113	0.037
Wing length				
Intercept	22.4563	0.1208	185.877	< 0.0001
Sex (male)	-1.4719	0.1742	-8.448	< 0.0001
Site (high)	-0.4225	0.1725	-2.449	0.0161
Sex (male): site (high)	0.5193	0.2475	2.098	0.0385

3-1-5 Abondance en fonction de l'altitude

Les deux générations de *L. virens* sont sympatriques dans toutes les populations étudiées, du niveau de la mer jusqu'à 1012 m. La distribution saisonnière de la densité des mâles adultes et des couples reproducteurs pendant la saison de reproduction est illustrée dans la Figure 43. En régressant l'abondance en fonction d'altitude de génération et groupe (mâle isolé ou paire), nous avons constaté un effet positif de l'altitude, montrant que le nombre de couples reproducteurs augmente avec l'altitude ($P = 0,004$) (Fig. 44), mais l'interaction significative de l'altitude \times groupe a révélé que la densité des mâles seuls ne changeait pas géographiquement ($p = 0,04$) (Tab 14). En outre, l'effet significatif de génération ($P = 0,006$) montre que la densité des adultes de la génération automnale est supérieure à celle des adultes de la génération estivale, et l'interaction significative de la génération \times groupe ($P = 0,04$) indique que la différence de densité des individus n'est significative que pour les couples reproducteurs et non pour les mâles seuls.

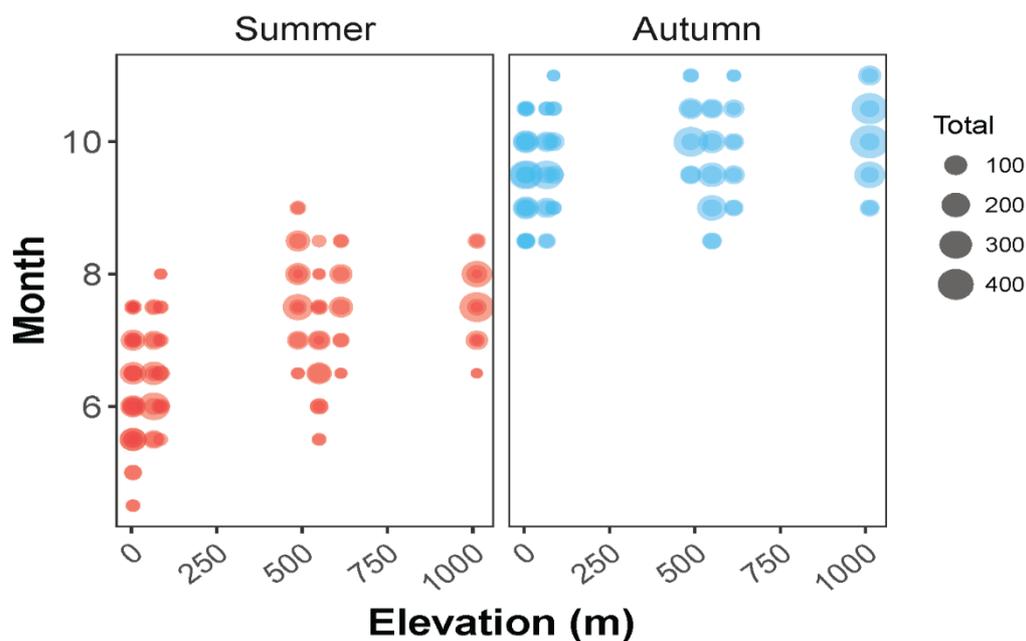


Figure 43: Modèle saisonnier de la densité des adultes matures de la cohorte d'été et d'automne de *Lestes virens* en altitude dans le nord-est de l'Algérie. La taille du point indique le nombre d'individus (les deux sexes réunis) enregistrés dans un transect de 30 m.

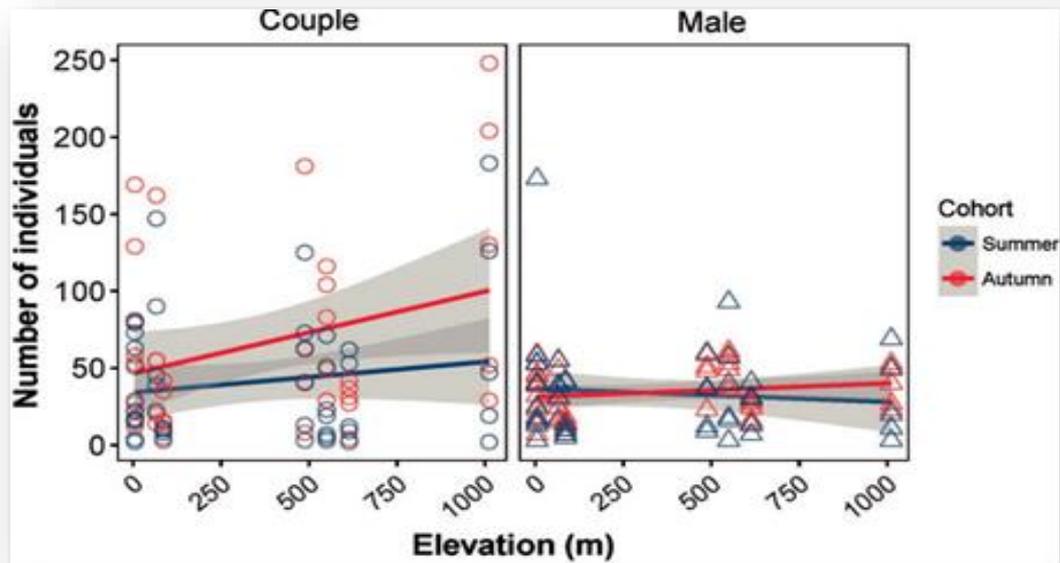


Figure 44: Le paterne altitudinale de l'abondance des adultes matures des générations d'été et d'automne de *Lestes virens* dans le nord-est de l'Algérie. La ligne est une régression linéaire et le ruban fait référence à l'erreur standard. .

Tableau 14 : Résumé des résultats de la régression linéaire évaluant le paterne d'altitude de la densité d'individus pendant la saison de reproduction des générations d'été et d'automne de *Lestes virens* dans le nord-est de l'Algérie. La génération d'été et le couple reproducteur sont utilisés comme niveau de base pour le calcul du contraste. $R^2 = 0,24$. L'état est un facteur à deux niveaux (male ou couple reproducteur).

	Estimate	SE	t-value	P
Intercept	57.051	13.597	4.196	< 0.0001
Elevation	0.072	0.023	3.095	0.002
Cohort (autumn)	48.014	15.993	3.002	0.003
State (male)	-23.167	19.125	-1.211	0.228
Elevation: group (male)	-0.072	0.033	-2.204	0.029
Cohort (autumn): group (male)	-46.101	22.619	-2.038	0.043

Pour vérifier si la différence interspécifique dans la densité des adultes était due à une différence réelle dans la taille de la population, nous avons effectué une CMR pendant la saison de reproduction des deux générations du même site et de la même année. La CMR a donné un total de 448 adultes marqués (229 males et 219 femelles) pour la génération d'été et 994 adultes

marqués (497 males et 497 femelles) pour la génération d'automne. Nos données répondent aux hypothèses retenues pour l'analyse CMR (Tab : 15). Nous avons adapté des différents modèles de POPAN pour expliquer les données CMR, puis nous avons procédé à une sélection de modèle basée sur l'AICc (Tab : 16). Pour la génération d'été, le meilleur modèle [$\Psi (\sim 1) p (\sim \text{temps}) pent (\sim \text{temps} + \text{sexe}) N (\sim \text{sex})$] comprenait une survie constante, une probabilité de recapture dépendant du temps, une entrée de population dépendante du temps et du sexe et la taille de population dépendante du sexe. La taille brute de la population estimée à partir du modèle est de 1051,4 individus, soit 512,5 (IC 95%: 398,2 à 626,7) des mâles et 538,9 (421,6 à 656,1) de femelles. Pour la génération d'automne, le meilleur modèle [$\Psi (\sim \text{temps} + \text{sexe}) p (\sim \text{temps} + \text{sexe}) pent (\sim \text{temps} + \text{sexe}) N (\sim \text{sex})$] incluait une dépendance temporelle et sexuelle de la probabilité de survie, de la probabilité de recapture et de l'entrée dans la population, et une taille de population dépendante du sexe. La taille de la population totale était de 2806,9 individus, soit 1431,1 (1151,1–1711,1) males et 1 375,8 (1095,2–1656,3) femelles.

Tableau 15. Tests d'ajustement du modèle général de capture-marquage-recapture pour les populations d'été et d'automne de *Lestes virens*. La non-signification de tous les tests signifie que les hypothèses d'égalité de capturabilité et d'homogénéité de la probabilité de survie parmi les individus pour l'estimation de la survie et de l'abondance sont satisfaites.

Cohort	Test	Chi.square	df	P
<i>Autumn</i>	TEST2	67.34	67	0.47
	TEST3	16.53	33	0.99
	Total	83.87	100	0.88
<i>Summer</i>	TEST2	90.18	94	0.59
	TEST3	43.40	69	0.99
	Total	133.58	163	0.96

Tableau 16. Sélection de modèles POPAN pour les modèles de capture-marquage-recapture des populations d'été et d'automne de Lestes virens. Les modèles ont été classés par l'AICc.

Le meilleur modèle est en gras.

Cohort	Model	npar	AICc	Δ AICc	weight
<i>Summer</i>	$\Psi(\sim 1)p(\sim \text{time})\text{pent}(\sim \text{time} + \text{sex})N(\sim \text{sex})$	56	4284.877	0.000	0.726
	$\Psi(\sim \text{time} + \text{sex})p(\sim \text{time} + \text{sex})\text{pent}(\sim \text{time} + \text{sex})N(\sim \text{sex})$	67	4287.456	2.580	0.200
	$\Psi(\sim 1)p(\sim \text{time} + \text{sex})\text{pent}(\sim \text{time} + \text{sex})N(\sim \text{sex})$	59	4289.430	4.553	0.074
	$\Psi(\sim \text{time})p(\sim 1)\text{pent}(\sim \text{time} + \text{sex})N(\sim \text{sex})$	26	4366.248	81.371	0.000
	$\Psi(\sim 1)p(\sim 1)\text{pent}(\sim \text{time} + \text{sex})N(\sim 1)$	11	4531.515	246.639	0.000
<i>Autumn</i>	$\Psi(\sim \text{time} + \text{sex})p(\sim \text{time} + \text{sex})\text{pent}(\sim \text{time} + \text{sex})N(\sim \text{sex})$	38	3472.867	0.000	1.00E+00
	$\Psi(\sim 1)p(\sim \text{time})\text{pent}(\sim \text{time} + \text{sex})N(\sim \text{sex})$	29	3492.657	19.789	5.04E-05
	$\Psi(\sim 1)p(\sim \text{time} + \text{sex})\text{pent}(\sim \text{time} + \text{sex})N(\sim \text{sex})$	30	3494.259	21.391	2.26E-05
	$\Psi(\sim \text{time})p(\sim 1)\text{pent}(\sim \text{time} + \text{sex})N(\sim \text{sex})$	16	3676.238	203.370	0.00E+00
	$\Psi(\sim 1)p(\sim 1)\text{pent}(\sim \text{time} + \text{sex})N(\sim 1)$	10	3887.487	414.620	0.00E+00

CHAPITRE IV

DISCUSSION ET CONCLUSION

4- Discussion et conclusion

Sur la base de notre étude des populations naturelles des générations d'été et d'automne de *L. virens*, nous apportons un soutien important au gradient d'altitude dans la phénologie de l'émergence, de la reproduction et de l'abondance. Le changement altitudinal de la phénologie n'était pas égal entre les générations, autrement dit que le délai est plus long dans la génération estivale que dans la génération automnale. La distance entre la distribution temporelle des deux générations devient plus petite à des altitudes plus élevées, suggérant un brassage potentiel des générations dans les populations de haute altitude. Les deux générations sont assez abondantes sur tous les sites, mais la génération automnale est plus abondante que celle estivale et la différence augmentait avec l'altitude.

4-1 Distribution géographique

Notre étude révèle de nouvelles données sur la distribution de l'espèce. La génération d'automne est supposée migrer de basse en haute altitude pour se rendre compte puis revenir en basse altitude pour se reproduire (Samraoui, 2009). Nous avons montré ici qu'il y avait des populations reproductrices de la génération automnale à haute altitude et que la reproduction de l'espèce ne se limitait pas à la basse altitude, mais qu'elle avait une grande distribution en hauteur. En outre, les individus de la génération d'automne issus de populations de haute altitude ne se dispersent pas massivement mais se rendent dans les forêts avoisinantes (Obs pers.). Cela implique que la génération n'a pas de migration obligatoire pour la maturation ou que des populations distinctes pourraient avoir des stratégies écologiques différentes en fonction du paysage et des exigences environnementales de l'espèce. Nos résultats sur la répartition des espèces suggèrent également que la sympatrie des deux générations est commune dans le nord-est de l'Algérie selon un grand gradient d'altitude.

4-2 Phénologie

Sur la base de l'échantillonnage des ténérales, nous n'avons détecté aucun schéma géographique au cours de la saison d'émergence, mais la distribution phénologique a été fortement modifiée en fonction de l'altitude. Ce gradient d'altitude dans l'émergence est très probablement dû à la différence de température entre les sites d'altitude basse et haute (Hodkinson, 2005). À basse altitude, la température est plus chaude, ce qui permet aux larves de se développer plus rapidement et d'émerger plus tôt, tandis qu'en haute altitude, elle est plus

froide et donc plus lente (Lutz, 1968; Pickup *et al.*, 1984; Pickup et Thompson, 1990). La similitude dans la durée de la saison d'émergence des deux générations à travers l'altitude montre que la synchronisation de la population des deux générations n'est pas altérée par les conditions environnementales, ce qui suggère que des contraintes de temps pourraient dicter la synchronisation du développement larvaire (Johansson *et al.*, 2001).

Semblable à la phénologie de l'émergence, la phénologie de la reproduction a également changé en fonction de l'altitude pour les deux générations, mais le déclin était plus raide dans la génération d'été que dans celle de l'automne. Ceci correspond à notre deuxième prédiction de gradient d'altitude, décrite dans la Fig.25c. La phénologie de la génération estivale s'est déplacée géographiquement 3,1 fois plus rapidement que celle de la génération automnale, ce qui suggère que les signaux environnementaux qui déclenchent le début de la reproduction de chaque génération pourraient être différents. Sachant que la température varie assez rapidement en altitude (Colwell *et al.* 2008), il est probable que la phénologie de la période de reproduction de la génération estivale dépende fortement de la phénologie de l'émergence, elle-même influencée par la température printanière. Les effets de la température printanière sur la phénologie de l'adulte sont typiques chez les odonates tempérés (Hassall *et al.* 2007 ; Dingemanse et Kalkman, 2008). La phénologie de la reproduction de la génération automnale, qui survient après une longue période estivale de trois à quatre mois, pourrait ne pas être contrôlée par le seul moment de l'émergence, mais aussi par d'autres mécanismes adaptatifs liés aux contraintes de temps imposées par la longueur de la saison chaude. L'hiver commence plus tôt en haute altitude qu'en basse altitude.

Étant donné que les individus émergent plus tard en haute altitude, ils ont peu de temps pour arriver à maturité et terminer la saison de reproduction plus tôt. Un tel schéma de régulation saisonnière a été détecté chez les odonates obligatoirement univoltins (De Block & Stoks, 2004 ; De Block *et al.*, 2008). La faible longueur d'aile des femelles de la génération d'automne en haute altitude par rapport à une altitude basse est probablement le coût d'un développement plus rapide en haute altitude (Sniegula *et al.*, 2012). L'absence d'un tel schéma géographique chez les males devrait être approfondie.

Alors, qu'est-ce que déclenche le début de la saison de reproduction pour la génération d'automne ? L'effet de la température au début de la saison de reproduction est probablement mineur car il change considérablement d'une année à l'autre. Le début de la reproduction est probablement déclenché par la photopériode car elle ne change pas d'une année à l'autre, ni

d'une altitude basse à élever, ce qui en fait un facteur fiable pour chronométrer des événements phénologiques tels que la reproduction (Körner et Basler, 2010). Le mécanisme photopériodique exact qui déclenche la saison de reproduction est encore inconnu, mais il se pourrait que les individus réagissent soit à un seuil de longueur de jour spécifique, soit au taux de diminution de la durée de jour (Norling, 1984; Tauber et al., 1986).

4-3 Abondance

Nos résultats sur la taille de la population à la reproduction montrent que les individus de la génération automnale sont plus nombreux que ceux de la **population** estivale en fonction du gradient altitudinal. Il est probable que la différence de taille de la population entre les générations d'été et d'automne résulte de la disparité de la stratégie adoptée principalement par *L.virens*. Dans ce cas, l'origine de cette disparité est une question intéressante qui mérite d'être abordée, car elle pourrait éclairer l'origine de la scission des générations. Lorsque nous comparons les deux stratégies, elles présentent des avantages et des inconvénients. La stratégie de reproduction estivale est caractérisée par une période de maturation plus courte (1 mois), mais une période plus longue de diapause (environ 6 mois), tandis que la stratégie de reproduction en automne a une longue période de maturation des adultes (3 mois), mais une période plus courte de diapause des œufs (environ 2 mois). Ainsi, la stratégie optimale devrait être celle qui minimise les coûts de mortalité globaux, y compris la mortalité des adultes immatures et la mortalité des œufs. Les adultes immatures qui retardent la reproduction (longue période de maturation) sont plus susceptibles d'être prédatés que ceux qui ne retardent pas la reproduction (courte période de maturation). De manière similaire, les œufs avec des périodes de diapause plus longues ont une probabilité de mortalité liée à des facteurs biotiques tels que le parasitisme par les guêpes parasitoïdes plus élevées que ceux avec des périodes de diapause plus courtes (Reinhardt et Gerighausen, 2001 ; Harabis et al. 2015). Par conséquent, si nous émettons l'hypothèse que la stratégie de reproduction en automne est prédominante et qu'il ne s'agit pas d'un artefact (mortalité immature différentielle), la mortalité globale, englobant la mortalité des œufs et la mortalité des adultes immatures, est plus élevée dans la stratégie de reproduction estivale que dans la stratégie de reproduction automnale.

D'autres hypothèses pourraient contribuer ou exacerber la différence de taille de la population entre les populations d'été et de printemps. Par exemple, nos observations sur le terrain montrent que les bovins consomment les feuilles vertes des sites de ponte au printemps et en été, mais cela ne se produit pas à l'automne en raison de l'absence de supports de ponte verts. Ainsi, il est

probable qu'une partie des œufs de la génération estivale soit tuée régulièrement (Tschardtke, 1997; Lee Foote et Rice Hornung, 2005; Van Noordwijk *et al.*, 2012), ce qui entraîne un biais dans la taille de la population entre les générations.

Outre, la différence d'abondance entre des individus, il existe une variation intra-génération à travers le gradient d'altitude dans les deux générations. L'abondance des adultes a augmenté avec l'altitude, en particulier dans la génération d'automne. L'absence de changement significatif dans la durée de la saison de reproduction à plus haute altitude implique qu'il n'y a pas de synchronisation majeure susceptible d'influencer l'abondance à travers le gradient. Ce schéma d'abondance géographique est très probablement lié à la période de maturation. Il est prévisible qu'une période de maturation plus longue entraîne une mortalité plus élevée (Anholt, 1992) car la probabilité de prédation augmente avec le temps. Nos résultats concernant le gradient d'altitude dans la phénologie d'émergence et la reproduction des deux générations montrent que les changements dans la phénologie de la reproduction des générations d'été et d'automne étaient respectivement 30% et 80% inférieurs à ceux de l'émergence. Ceci implique que la période de maturation diminue avec l'altitude dans les deux générations, en particulier dans la génération d'automne. Ce schéma géographique correspond à celui de l'abondance des deux générations.

4-4 Reconsidération taxonomique

Comme nous l'avons souligné précédemment, la taxonomie de *L. virens* en Afrique du nord devrait être réexaminée. Pour considérer les deux générations comme des espèces distinctes fondées sur la ségrégation temporelle, il convient de considérer l'ensemble de l'aire géographique de l'espèce. Lorsqu'on visite un seul site dans les terres basses, il peut sembler que les deux générations sont clairement isolées dans le temps. Cependant, dans le contexte d'une métapopulation où se produit une dispersion, une population estivale de haute altitude débutant tard peut rencontrer une population d'automne de basse altitude débutant très tôt par la dispersion, et un mélange ultérieur de générations peut se produire (Hughes *et al.* 1999).

Cependant, les données disponibles ne montrent aucune différence morphologique, une faible variation génétique et un flux génétique potentiel entre les générations au sein d'une même population (en particulier à haute altitude) et parmi les populations (mélange entre populations de basse et haute altitude). En effet, la régulation saisonnière peut aboutir à une population totalement isolée et à la spéciation, mais nous pensons que les données disponibles

actuelles suggèrent une seule espèce avec différentes stratégies de régulation saisonnière. D'autres analyses génétiques incluant plusieurs populations de l'aire géographique de l'espèce sont nécessaires pour éclairer la différenciation génétique et la taxonomie.

PERFECTIVES

Directions futures

Deux questions importantes doivent être abordées dans les études futures. La première est, quand se produit la scission de la génération, au stade œuf ou larve ? Dans les autres demoiselles d'Afrique du Nord où la scission d'une génération est un bivoltinisme partiel, la génération principale émerge au printemps et en été, tandis qu'une autre moins nombreuse émerge à l'automne (Mahdjoub et al., 2015; Khelifa, 2017) et que la «décision» individuelle est prise au stade larvaire. Des études expérimentales ont montré que les conditions environnementales au stade larvaire sont une force motrice de la variation du cycle vital pouvant mener à la scission d'une génération (Johansson et al., 2001). Chez *L. virens*, le stade de l'œuf doit également être pris en compte, car les œufs pondus en été rencontrent des conditions différentes de celles de l'automne. La deuxième question est la suivante : y a-t-il un changement de génération ? Autrement dit, les œufs pondus en été ne produisent-ils que des reproducteurs d'été ou produisent-ils à la fois des reproducteurs d'été et d'automne ? Il est possible de répondre à cette question par des expériences ontogéniques au laboratoire et sur le terrain, dans lesquelles les œufs sont conservés dans des conditions différentes et, après l'émergence, les adultes sont détenus dans un environnement commun.

Notre étude soulève une question importante : comment les changements climatiques pourraient-ils perturber le maintien de l'isolement temporel dans les deux générations dans la haute altitude ? Si le réchauffement futur retarde la reproduction de la génération estivale (Doi, 2008) et l'avancement de l'autre automnale, la probabilité de chevauchement des deux générations augmentera. Cependant, comme on sait que les espèces *Lestes* ont une diapause des œufs (Corbet et al., 2006), certains processus réfractaires peuvent entraver le changement phénologique des années suivantes (Harrington et al., 2007; Hassall et al., 2007). Il faut donc étudier la sensibilité de la saison de reproduction à la température pour pouvoir prédire la dynamique future de la phénologie des deux générations.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références

- Agüero-Pelegrin, M., Ferreras-Romero, M. & Corbet, P.S. (1999)** The life cycle of *Lestes viridis* (Odonata: Lestidae) in two seasonal streams of the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Aquatic Insects*, **21**, 187–196.
- Anholt, B.R. (1992)** Sex and habitat differences in feeding by an adult damselfly. *Oikos*, **65**, 428–432.
- Ayres MP, Lombardero MJ. 2000.** Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Sci. Total Environ.* **262** :263–86
- Block, M., M. McPeck, and R. Stoks. 2008.** Stronger compensatory growth in a permanent-pond *Lestes* damselfly relative to temporary-pond *Lestes*. *Oikos*. 245-254.
- Boumans, L., Hogner, S., Brittain, J. & Johnsen, A. (2017)** Ecological speciation by temporal isolation in a population of the stonefly *Leuctra hippopus* (Plecoptera, Leuctridae). *Ecology and Evolution*, **7**, 1635–1649.
- Brown, J.H. (1984)** On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, **124**, 255–279.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2004)** Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, **33**, 261–304.
- Burnham, K.P. (1987)** Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fisheries Society Monographs*, **5**, 1–437.
- Butler, M.G. (1984)** Life histories of aquatic insects. *The Ecology of Aquatic Insects* (ed. by V. H. Resh and D. M. Rosenberg), pp. 24–55. Praeger, New York, New York.
- Capinera, J. 2008.** Family Lestidae (Spreadwinged damselflies). *Encyclopedia of Entomology*. 2nd. Springer Science, Gainesville.
- Cilgi T, Jepson P. 1995.** Pesticide spray drift into field boundaries and hedgerows: toxicity to nontarget Lepidoptera. *J. Environ. Pollut.* **87**:1-9
- Cleland, E.E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H.A. & Schwartz, M.D. (2007)** Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 357–365.

- Colwell, R.K., Brehm, G., Cardelús, C.L., Gilman, A.C. & Longino, J.T. (2008)** Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, **322**, 258–261.
- Cooch, E. & White, G. (2006)** *Program MARK: a gentle introduction* [WWW document]. URL <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book> [accessed on 26 November 2017].
- Corbet, P. (1999)** *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata* Harley Books. Harley Books, Colchester, U.K.
- Corbet, P.S., Suhling, F. & Soendgerath, D. (2006)** Voltinism of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, **9**, 1–44.
- Cormack, R. (1964)** Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, **51**, 429–438.
- Coyne, J.A. & Orr, H.A. (2004)** *Speciation* Sinauer Associates, Inc Sunderland, Massachusetts.
- Cummings, K.W. and R.W. Merritt. 1996.** An Introduction to the Aquatic Insects of North America. Kendall and Hunt Publishing Company. Boston.
- De Block, M. & Stoks, R. (2004)** Life-history variation in relation to time constraints in a damselfly. *Oecologia*, **140**, 68–75.
- De Block, M., Slos, S., Johansson, F. & Stoks, R. (2008)** Integrating life history and physiology to understand latitudinal size variation in a damselfly. *Ecography*, **31**, 115–123.
- Dijkstra, K.-D.B., Monaghan, M.T. & Pauls, S.U. (2014)** Freshwater biodiversity and aquatic insect diversification. *Annual Review of Entomology*, **59**, 143–163.
- Dingemanse, N.J. & Kalkman, V.J. (2008)** Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands. *Ecological Entomology*, **33**, 394–402.
- Doi, H. (2008)** Delayed phenological timing of dragonfly emergence in Japan over five decades. *Biology Letters*, **4**, 388–391.
- Eriksen, C.H. 1986.** Respiratory roles of caudal lamellae (gills) in a lestid damselfly (Odonata: Zygoptera). *Journal of the North American Benthological society* **5**:17.

Gagn'e WC, Howarth FG. 1985. Conservation status of endemic Hawaiian Lepidoptera. Proc. Third Congr. Eur. Lepidop. Cambridge 1982, pp. 74-84

Gehring CA, Cobb NS, Whitham TG. 1997. Three-way interactions among ectomycorrhizal mutualists, scale insects and resistant and susceptible pinyon pines. *Am. Nat.* **149**:824-41

Harabis, F., Dolny, A., Helebrandova, J. & Rusková, T. (2015) Do egg parasitoids increase the tendency of *Lestes sponsa* (Odonata: Lestidae) to oviposit underwater? *European Journal of Entomology*, **112**, 63.

Harrington R, Bale JS, Tatchell GM. 1995. Aphids in a changing climate. In *Insects in a Changing Climate*, ed. R Harrington, NE Stork, pp. 125-55. London: Academic

Harrington, R., Clark, S.J., Welham, S.J., Verrier, P.J., Denholm, C.H., Hullé, M. et al. (2007) Environmental change and the phenology of European aphids. *Global Change Biology*, **13**, 1550-1564.

Hassall, C. (2015) Odonata as candidate macroecological barometers for global climate change. *Freshwater Science*, **34**, 1040-1049.

Hassall, C., Thompson, D.J., French, G.C. & Harvey, I.F. (2007) Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Global Change Biology*, **13**, 933-941.

Hengeveld, R. & Haeck, J. (1982) The distribution of abundance. Measurements. *Journal of Biogeography*, **9**, 303-316.

Hodkinson, I.D. (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, **80**, 489-513.

Hughes, J.M., Mather, P.B., Sheldon, A.L. & Allendorf, F.W. (1999) Genetic structure of the stonefly, *Yoraperla brevis*, populations: the extent of gene flow among adjacent montane streams. *Freshwater Biology*, **41**, 63-72.

Johansson, F. & Rowe, L. (1999) Life history and behavioral responses to time constraints in a damselfly. *Ecology*, **80**, 1242-1252.

Johansson, F., Stoks, R., Rowe, L. & De Block, M. (2001) Life history plasticity in a damselfly: effects of combined time and biotic constraints. *Ecology*, **82**, 1857-1869.

- Jolly, G.M. (1965)** Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, **52**, 225–247.
- Kharouba, H.M., Paquette, S.R., Kerr, J.T. & Vellend, M. (2014)** Predicting the sensitivity of butterfly phenology to temperature over the past century. *Global Change Biology*, **20**, 504–514.
- 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., Zebba, R., Amari, H., Mellal, M.K., Mahdjoub, H. & Kahalerras, A. (2016)** 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.
- Koh LP, Sodhi NS, Brook BW. 2004.** Ecological correlates of extinction proneness in tropical butterflies. *Conserv. Biol.* **18**:1571-78
- Körner, C. & Basler, D. (2010)** Phenology under global warming. *Science*, **327**, 1461–1462.
- L'eon-Cortes JL, Cowley MJR, Thomas CD. 2000.** The distribution and decline of a widespread butterfly *Lycaena phlaeas* in a pastoral landscape. *Ecol. Entomol.* **25**:285-94
- Laake, J. (2013)** *RMark: An R Interface for Analysis of Capture–Recapture Data with MARK, AFSC Processed Rep 2013-01*. Alaska Fisheries Science Center, NOAA, National Marine Fisheries Service, Seattle, WA.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992)** Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Mono-graphs*, **62**, 67–118.
- Lee Foote, A. & Rice Hornung, C.L. (2005)** Odonates as biological indicators of grazing effects on Canadian prairie wetlands. *Ecological Entomology*, **30**, 273–283.
- Lieth, H. (2013)** *Phenology and seasonality modeling Springer Science & Business Media*. Springer Verlag, New York, New York and Springer, Berlin, Germany.

- Lucentini, L., Reborá, M., Puletti, M.E., Gigliarelli, L., Fontaneto, D., Gaino, E. et al. (2011)** Geographical and seasonal evidence of cryptic diversity in the *Baetis rhodani* complex (Ephemeroptera, Baetidae) revealed by means of DNA taxonomy. *Hydrobiologia*, **673**, 215–228.
- Lutz, P.E. (1968)** Effects of temperature and photoperiod on larval development in *Lestes eurinus* (Odonata: Lestidae). *Ecology*, **49**, 637–644.
- Mahdjoub, H., Khelifa, R., Zebsa, R., Bouslama, Z. & Houhamdi, M. (2015)** Bivoltinism in *Coenagrion mercuriale* (Zygoptera: Odonata) in the southern margin of its distribution range: emergence pattern and larval growth. *African Entomology*, **23**, 59–67.
- Marshall, D.C. & Cooley, J.R. (2000)** Reproductive character displacement and speciation in periodical cicadas, with description of a new species, 13-year *Magicicada neotredecim*. *Evolution*, **54**, 1313–1325.
- Mayr, E. (1970)** *Populations, Species, and Evolution: an Abridgment of Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Norling, U. (1984)** The life cycle and larval photoperiodic responses of *Coenagrion hastulatum* (Charpentier) in two climatically different areas (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, **13**, 429–449.
- Paulson, D. 2011.** Spreadwing Family Lestidae. Dragonflies and Damselflies of the East. Princeton University Press, pp. 59-81. Princeton.
- Pecharsky, B., S. Cooper, and A. McIntosh. 1997.** Extrapolating from individual behavior to populations and communities in streams. *Journal of the North American Benthological Society* **16.2**:375-390.
- Pickup, J. & Thompson, D.J. (1990)** The effects of temperature and prey density on the development rates and growth of damselfly larvae (Odonata: Zygoptera). *Ecological Entomology*, **15**, 187–200.
- Pickup, J., Thompson, D. & Lawton, J. (1984)** The life history of *Lestes sponsa* (Hansemann): larval growth (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica*, **13**, 451–459.

- Pielou, E.C. (1969)** *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience, New York, New York.
- Pollock, K.H., Nichols, J.D., Brownie, C. & Hines, J.E. (1990)** Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*, **170**, 3–97.
- Pradel, R. (1996)** Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, **52**, 703–709.
- R Development Core Team (2017)** *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reinhardt, K. & Gerighausen, U. (2001)** Oviposition site preference and egg parasitism in *Sympecma paedisca* (Odonata: Lestidae). *International Journal of Odonatology*, **4**, 221–230.
- Richter, O., Suhling, F., Müller, O. & Kern, D. (2008)** A model for predicting the emergence of dragonflies in a changing climate. *Freshwater Biology*, **53**, 1868–1880.
- Riservato, E.B., Boudot, J.-P., Ferreira, S., Jović, M., Kalkman, V.J., Schneider, W. et al. (2009)** *The Status and Distribution of Dragonflies of the Mediterranean Basin*. IUCN, Gland, Switzerland and Malaga, Spain.
- Rundle, H.D. & Nosil, P. (2005)** Ecological speciation. *Ecology Letters*, **8**, 336–352.
- Samraoui, B. (2009)** Seasonal ecology of Algerian Lestidae (odonata). *International Journal of Odonatology*, **12**, 383–394.
- Samraoui, B., Weekers, P.H. & Dumont, H. (2003)** Two taxa within the North African *Lestes virens* complex (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica*, **32**, 131–142.
- Santos, H., Rousselet, J.M., Magnoux, E., Paiva, M.-R., Branco, M & Kerdelhué, C. (2007)** Genetic isolation through time: allochronic differentiation of a phenologically atypical population of the pine processionary moth. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **274**, 935–941.
- Stoks, R. (1998)** Effects of lamellae autotomy on survival and foraging success of the damselfly *Lestes sponsa* (Odonata: Lestidae). *Oecologia* **117**:443-448.

Stoks, R. 1998. Indirect monitoring of agonistic encounters in larvae of *Lestes viridis* (Odonata: Lestidae) using exuviae lamellae status. *Aquatic Insects: International Journal of Freshwater Entomology* **20**:173-180.

Thorp, J.H. and A.P. Covich. 2010. Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates, pp. 587-657. Elsevier Inc. Boston.

Tilman D, Fargione J, Wolff B, D' Antonio C, Dobson A, et al. (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292:281-84

Watt AD, Whittaker JB, Docherty M, Brooks G, Lindsay E, Salt DT (1995) The impact of elevated atmospheric CO₂ on insect herbivores. In *Insects in a Changing Environment*, ed. R Harrington, NE Stork, pp.197–217. London: Academic

RÉSUMÉ

Résumé

L'isolement temporel par division de cohorte est un mécanisme du cycle biologique qui a été signalé chez de nombreux insectes tempérés, y compris ceux qui habitent des habitats d'eau douce. Bien que les cohortes semblent maintenir des niches temporelles distinctes dans un emplacement spécifique, l'isolement temporel peut être perturbé à travers un gradient géographique en raison des contraintes imposées par la saisonnalité.

*Cette prédiction a été testée sur deux populations isolées temporellement des *Lestes virens* univoltins obligatoires (Odonata, Lestidae) dans le nord-est de l'Algérie. Bien que les deux cohortes émergent en même temps au printemps, une cohorte se reproduit en été, tandis que la deuxième cohorte estivale en été et se reproduit en automne. Un relevé évaluant la phénologie et l'abondance a été mené sur huit étangs à travers un gradient d'élévation (5–1012 m asl) en utilisant l'échantillonnage par capture – marque – recapture et la densité des adultes.*

Dans tous les sites de faible à haute altitude, l'espèce a montré une division de cohorte. La phénologie de la reproduction des deux cohortes a montré un retard avec l'élévation, mais le cline était de 2,2 jours pour la cohorte d'été et de 0,7 jour pour la cohorte d'automne pour 100 m d'altitude. De plus, la densité d'adultes dans la cohorte d'automne était plus élevée que celle de la cohorte d'été dans toute la gamme d'altitude, et la différence augmentait avec l'altitude.

Ces résultats concernant le cline d'élévation différentielle dans la phénologie montrent que l'isolement temporel des deux cohortes devient plus étroit à haute altitude, suggérant un chevauchement temporel inter-cohorte potentiel à des altitudes plus élevées.

*L'affirmation selon laquelle les deux cohortes de *L. virens* sont de véritables espèces isolées temporellement doit faire l'objet d'un examen plus approfondi*

Mots clés :

Lestidae, Ecologie, biologie, comportement, Statut, Guelma, Algérie.

Abstract

Temporal isolation by cohort splitting is a life-history mechanism that has been reported in many temperate insects, including those inhabiting freshwater habitats. Although the cohorts seem to maintain separate temporal niches in a specific location, the temporal isolation may be disrupted across a geographic gradient due to constraints imposed by seasonality.

*This prediction was tested on two temporally isolated populations of the obligatory univoltine *Lestes virens* (Odonata, Lestidae) in north-east Algeria. Although the two cohorts emerge at the same time in spring, one cohort reproduces in summer, while the second cohort estivates in summer and reproduces in autumn. A survey assessing the phenology and abundance was conducted on eight ponds across an elevational gradient (5–1012 m asl) using capture–mark–recapture and adult density sampling.*

In all sites from low to high elevation, the species showed cohort splitting. The phenology of reproduction of both cohorts showed a delay with elevation, but the cline was 2.2 days for the summer cohort and 0.7 days for the autumn cohort per 100 m of elevation. Moreover, the density of adults in the autumn cohort was higher than that of summer cohort across the entire elevational range, and the difference increased with elevation.

These findings regarding the differential elevational cline in the phenology show that the temporal isolation of the two cohorts becomes narrower at high elevation, suggesting potential inter-cohort temporal overlap at higher elevations.

*The claim that the two cohorts of *L. virens* are true temporally isolated species needs further investigation*

Keywords:

Lestidae, Ecology, biology, behavior, Status, Guelma, Algeria.

ملخص

إن العزلة الزمنية عن طريق تقسيم المجموعة هي آلية لتاريخ الحياة تم الإبلاغ عنها في العديد من الحشرات المعتدلة ، بما في ذلك تلك التي تعيش في المياه العذبة. على الرغم من أنه يبدو أنها تحافظ على منافذ زمنية منفصلة في موقع معين ، فقد يتم تعطيل العزلة الزمنية عبر التدرج الجغرافي بسبب القيود التي تفرضها الموسمية .

تم اختبار هذا التنبؤ على مجموعتين معزولتين مؤقتًا من إلزامية فيرست (*Odonata*) ، *Lestes virens* ، (*Lestidae*) في شمال شرق الجزائر. على الرغم من ظهور الفوجين في نفس الوقت في الربيع ، إلا أن الفوج الأول يتكاثر في الصيف ، بينما ينمو الفوج الثاني في الصيف وينتج في الخريف. أجري مسح لتقييم الطواهر والوفرة على ثمانية أحواض عبر التدرج المرتفع (5-1012 م فوق سطح البحر) باستخدام علامة الالتقاط - إعادة الالتقاط وأخذ عينات من كثافة البالغين.

في جميع المواقع من ارتفاع منخفض إلى مرتفع ، أظهرت الأنواع انقسام الفوج. أظهرت دراسة تكاثر كل من الأفواج تأخرًا في الارتفاع ، ولكن كان التدرج 2.2 يومًا للفوج الصيفي و 0.7 يومًا لفوج الخريف لكل 100 متر من الارتفاع. علاوة على ذلك ، كانت كثافة البالغين في فوج الخريف أعلى من تلك الفوج الصيفي عبر النطاق المرتفع بأكمله ، وازداد الفرق مع الارتفاع.

تظهر هذه النتائج المتعلقة بالخلية المرتفعة التفاضلية في علم الأحياء أن العزلة الزمنية للجماعتين تصبح أضيق عند الارتفاع العالي ، مما يشير إلى تداخل زمني محتمل بين الأتراب عند الارتفاعات الأعلى.

إن الادعاء بأن مجموعتي *L. virens* نوعان حقيقيان معزولان مؤقتًا يحتاجان إلى مزيد من البحث.

الكلمات المفتاحية:

Lestidae ، علم البيئة ، علم الأحياء ، السلوك ، الحالة ، قالمة ، الجزائر.