

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

UNIVERSITE MOULOUD MAMMERRI DE TIZI-OUZOU
FACULTE DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET DES SCIENCES AGRONOMIQUES
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE ET VEGERALE



THESE
Présentée par

M. Rassim Khelifa

En vue de l'obtention du titre de
DOCTEUR EN SCIENCES BIOLOGIQUES

THEME

**Bioécologie de *Platycnemis subdilatata* (Odonata:
Platycnemididae) dans le bassin versant de la Seybouse**

Devant le jury composé de :

M. LOUNACI Said (Prof.)	Univ. de Tizi Ouzou	(Président)
M. HOUHAMDI Moussa (Prof.)	Univ. de Guelma	(Directeur de thèse)
M. MOHAMED SAHNOUN Aouaouche (MCA.)	Univ. de Tizi Ouzou	(Co-directrice de thèse)
Mme. BRAHIMI Karima	Univ. de Tizi Ouzou	(Examinatrice)
M. MOULAI Riadh (Prof.)	Univ. de Béjaia	(Examineur)
M. OUKID Mohamed-Laid (Prof.)	Univ. d'Annaba	(Examineur)

2016/2017

=ï= Remerciements =ï=

Tout d'abord, je voudrais remercier mes directeurs de thèse **Pr. Houhamdi Moussa** et **Dr. Mohamed Sahnoun Aouaouche** pour leur aide et patience durant la durée de ce doctorat. Ce mémoire a bénéficié de la lecture très attentive des membres de jury qui ont accepté de réviser le mémoire et d'assister à la présentation de ce travail.

Un grand merci au **Pr. Andreas Martens** pour m'avoir fourni de la documentation et donner des conseils et **Michael L. May** pour ses encouragements chaleureux. Je voudrais aussi remercier ma fiancée **Hayat Mahdjoub** pour avoir consacré beaucoup de temps au laboratoire avec mes expériences, les mesures d'exuvies et de larves et pour avoir rentré et arrangé les données sur Excel. Un grand merci à **Amina Guebailia** et **Hichem Amari** pour avoir pris la peine de mesurer des centaines d'exuvies.

Je remercie toutes les personnes qui m'ont aidé dans le travail de terrain et particulièrement **Hichem Amari, Rabah Zehsa, Mohammed Khalil Mellal** et **Amin Kahalerras**. Merci aussi à **Fritz Geller-Grimm** pour avoir identifié l'ascilid.

Ce travail n'aurait pas pu se réaliser sans votre aide et encouragements.

=ï= Dédicace =ï=

Je dédie ce travail à ma mère et mon père bien aimés qui m'ont toujours appris la valeur des études, du travail, de la science et de la vie. Ce travail est aussi dédié à mes frères Haroun et Amir, mes sœurs Romilā et Zahinā et ma nièce Vanessa.

Sommaire

LISTE DES FIGURES

LISTE DES TABLEAUX

INTRODUCTION.....	01
CHAPITRE 1: ODONATES ET ESPECE D’ETUDE.....	07
CHAPITRE 2: SITE D’ETUDE.....	19
CHAPITRE 3: MATERIAL ET METHODS.....	25
1 – Distribution et abondance.....	25
2 – Description d’exuvie.....	27
3 – Histoire de vie.....	27
4 – Comportement reproducteur et sénescence.....	30
5 – Paramètres démographiques.....	32
CHAPITRE 4: RESULTATS	35
1 – Distribution et abondance.....	35
2 – Description d’exuvie.....	38
3 – Histoire de vie.....	45
4 – Comportement reproducteur et sénescence.....	52
5 – Paramètres démographiques.....	59
CHAPITRE 5: DISCUSSION.....	65
1 – Distribution et abondance.....	65
2 – Description d’exuvie.....	66
3 – Histoire de vie.....	67
4 – Comportement reproducteur et sénescence.....	69
5 – Paramètres démographiques.....	71
CONCLUSION.....	73
REFERENCES.....	75
RESUME	

Liste des figures

Figure 1.1. Morphologie d'un adulte zygoptère.....	07
Figure 1.2. Tête de l'adulte odonate.....	08
Figure 1.3. La morphologie des ailes d'adulte d'odonate (Rehn, 2003).....	09
Figure 1.4. Tête de <i>Platycnemis pennipes</i> adulte	10
Figure 1.5. a – Nervation alaire de Platycnemididae (<i>Platycnemis pennipes</i>) compare à Coenagrionidae (<i>Coenagrion puella</i>). b - Nervation alaire des deux sous-familles de Platycnemididae, Platycnemidinae et Calicnemidinae (modifié de Martens, 1996).	11
Figure 1.6. Tibia et tarse de <i>Platycnemis</i> mâle de Madagascar et des Comores.....	12
Figure 1.7. L'aire de distribution de <i>Platycnemis subdilatata</i> (Boudot, 2009).....	15
Figure 1.8. Oviposition d'un pair de <i>Platycnemis subdilatata</i>	16
Figure 1.9. Des parties anatomiques de <i>P. subdilatata</i>	16
Figure 2.1. Carte du bassin versant de la Seybouse.....	20
Figure 2.2. Un mâle de <i>Calopteryx exul</i> à Ain Makhoulf (Ain Makhoulf, 2010).....	21
Figure 2.3. Construction de route à Ain Makhoulf en 2010 où une population de <i>Calopteryx exul</i> existe.....	22
Figure 2.4. Exemple de dégradation du cours d'eau à Ain Makhoulf en 2010.....	22
Figure 2.5. Vue aérienne du ruisseau de Boumahra.....	24
Figure 3.1. Sites d'étude au bassin versant de la Seybouse.....	25
Figure 3.2. Site d'étude de Boumahra, Nord-est Algérien.....	32
Figure 4.1.1. Oviposition de <i>Platycnemis subdilatata</i>	35
Figure 4.2.2. Ténérale et exuvies de <i>Platycnemis subdiatata</i> à Boumahra, Guelma.....	39
Figure 4.2.3. Vue dorsale du prémentum de (a) <i>Platycnemis subdilatata</i> et (b) <i>P. pennipes</i>	42
Figure 4.2.4. Vue ventrale du prémentum de (a) <i>Platycnemis subdilatata</i> et (b) <i>P. pennipes</i>	42
Figure 4.2.5. Patte postérieur droite de <i>Platycnemis subdilatata</i>	43
Figure 4.2.6. Vue ventrale de la moitié inférieur de l'abdomen de la femelle de (a) <i>Platycnemis subdilatata</i> et (b) <i>P. pennipes</i>	43
Figure 4.2.7. Vue ventrale de la partie basale de l'abdomen du mâle de (a) <i>Platycnemis subdilatata</i> et (b) <i>P. pennipes</i>	44
Figure 4.2.8. Lamelle caudale latérale de (a) <i>Platycnemis subdilatata</i> et (b) <i>P. pennipes</i>	44
Figure 4.2.9. Lamelle caudale médiane de (a) <i>Platycnemis subdilatata</i> et (b) <i>P. pennipes</i>	45

Figure 4.3.1. Température de l'air du laboratoire durant le suivie du développement embryonnaire.....	46
Figure 4.3.2. Pattern temporelle du développement embryonnaire de <i>Platycnemis subdilatata</i> sous des conditions de laboratoire.....	47
Figure 4.3.3. Distribution des fréquences des cinq derniers stades larvaires de <i>Platycnemis subdilatata</i>	48
Figure 4.3.4. Emergence de <i>Platycnemis subdiatata</i> à Boumahra, Guelma.....	49
Figure 4.3.5. Pattern temporelle d'émergence de <i>Platycnemis subdilatata</i> dans le site d'étude..	50
Figure 4.3.6. Pattern de la longueur du corps des exuvies de <i>Platycnemis subdilatata</i> dans le site d'étude.....	50
Figure 4.3.7. Comptage bimensuel des imagos de <i>Platycnemis subdilatata</i> dans le site d'étude	51
Figure 4.4.1. Relation entre la persistance du mâle et le soulèvement de l'abdomen durant le refus de la femelle.....	53
Figure 4.4.2. Oviposition de <i>P. subdilatata</i> sur des feuilles de <i>Typha angustifolia</i>	54
Figure 4.4.3. Prédation d'un mâle de <i>Platycnemis subdilatata</i> par l'Asilidae <i>Engelpegon brunnipes</i>	55
Figure 4.4.4. Changement chronologique de la coloration du corps de la femelle mature de <i>Platycnemis subdilatata</i>	56
Figure 4.4.5. Oviposition d'un groupe de <i>Platycnemis subdilatata</i>	57
Figure 4.4.6. (a) Taille de ponte et (b) taux d'oviposition des quatre classes d'âge matures de la femelle de <i>Platycnemis subdilatata</i>	58
Figure 4.5.1. Relation de la probabilité de recapture avec l'âge et le temps.....	60
Figure 4.5.2. Relation de la probabilité de survie avec l'âge et le statut de dispersion.....	62
Figure 4.5.3. Relation succès de reproduction avec l'âge, le sexe et le statut de dispersion.....	64

Liste des tableaux

Tableau 1.1. Différences entre Platycnemididae et Coenagrionidae (Fraser 1957; Davies & Tobin, 1984, modifié par Martens, 1996).....	13
Tableau 1.2. Vue d'ensemble des genres de la famille de Platycnemididae. * = Dijkstra et al. 2014.....	14
Tableau 1.3. Différences entre Platycnemididae et Calicnemidinae (Fraser 1957; Davies & Tobin, 1984, modifié par Martens, 1996).....	15
Tableau 1.4. Vue d'ensemble des espèces de <i>Platycnemis</i> (Martens, 1996).....	17
Tableau 1.5. Comparaison de certaines parties anatomiques de quelques <i>Platycnemis</i> du Paléarctique.....	18
Tableau 2.1. Surface des six sous-bassins de la Seybouse.....	20
Tableau 2.2. Check-list et nombre de site des odonates de la Seybouse.....	23
Tableau 3.1. Nom, coordonnées géographiques, altitude et nombre d'année d'échantillonnage des sites d'études.....	26
Tableau 4.1.1. Occurrence d'adulte et de reproduction de <i>Platycnemis subdilatata</i> dans le bassin versant de la Seybouse.....	36
Tableau 4.1.2. Approche de sélection de modèles POPAN utilisée pour l'estimation de l'abondance de <i>Platycnemis subdilatata</i>	37
Tableau 4.1.3. Résultat de la sélection des modèles POPAN pour l'estimation de l'abondance de <i>Platycnemis subdilatata</i>	38
Tableau 4.2.1. Résultats sommaires de l'analyse du modèle linéaire de comparaison des caractéristiques morphologiques entre <i>P. subdilatata</i> et <i>P. pennipes</i> et entre les deux sexes.....	41
Tableau 4.3.1. Echantillonnage des œufs et succès d'éclosion de <i>Platycnemis subdilatata</i> durant l'expérience de laboratoire.....	46
Tableau 4.3.2. Sommaire des résultats de la régression linéaire multiple de la longueur du corps de l'exuvie de <i>Platycnemis subdilatata</i> durant la saison d'émergence.....	49
Tableau 4.4.1. Sommaire des résultats du modèle de la régression beta à effets mixtes pour les effets de la persistance du mâle sur le comportement de refus de la femelle.....	52
Tableau 4.4.2. Comparaison de la taille de ponte et du taux d'oviposition des quatre classes d'âge de <i>Platycnemis subdilatata</i>	58
Tableau 4.5.1. Résultats du goodness-of-fit du modèle Cormack–Jolly–Seber.....	59

Tableau 4.5.2. Résultats de la sélection des modèles de la probabilité de recapture.....	61
Tableau 4.5.3. Résultats de la sélection des modèles de la probabilité de survie.....	62
Tableau 4.5.4. Sommaire des résultats du modèle généralisé Poisson du succès de reproduction en fonction de l'âge, sexes et le statut de dispersion.....	63

Introduction

Le bassin Méditerranéen possède l'une des plus riches biodiversités du monde faisant partie des 25 hotspots de biodiversité globale (Medail & Quezel, 1997, Myers et al., 2000). Cette région a une mosaïque de paysages naturels englobant des montagnes, rivières, désert, forêts et des milliers d'îles. L'unique association de géographie, d'histoire et de climat a généré une radiation évolutive étonnante produisant une grande diversité de plantes et d'animaux endémiques à la région (des espèces existent seulement dans cette région et nulle par ailleurs). Par exemple, 25000 espèces de plantes sont natives à la Méditerranée dont plus de 50% sont endémiques (Myers et al., 2000).

La biodiversité d'eau douce du hotspot de la Méditerranée, récemment reconnue pour son importance majeure, a été évaluée comme considérablement diverse mais extrêmement en danger (Barrios et al., 2014). Cette biodiversité est caractérisée par le grand nombre d'espèce endémique aux rivières, lacs, ruisseaux et d'autres types de zones humides d'eau douce. En se basant sur trois sous-régions du hotspot notamment les Balkans (Jahorina, Bosnie-Herzégovine), Turquie et Levant (Azraq, Jordanie) et le Nord d'Afrique (Marrakech, Maroc), 167 zones d'eau douce couvrant une surface totale de 302557 km² comme KBA ('Key Biodiversity Areas' : Aires clés de biodiversité ; signifiant des aires qui contribuent significativement à la persistance globale de biodiversité) d'eau douce valide (Barrios et al., 2014). Parmi les 167 KBAs, 40 ont aussi été reconnues comme AZE (Alliance for Zero Extinction : Alliance Extinction Zéro) ; sites où les actions de conservation sont urgentes.

Les écosystèmes d'eau douce hébergent des communautés de macroinvertébrés riches et complexes dont les odonates (libellules et demoiselles) représentent une proportion importante de cette biomasse. Ce groupe d'insectes joue un rôle important dans le réseau trophique, étant prédateurs et proies. Ils constituent un outil utile pour différents types d'évaluations écologiques et de monitoring, telles que l'estimation de la biodiversité, l'étude de l'état de points d'eau (qualité de l'eau et fonctionnement des écosystèmes), le monitoring de l'aménagement des habitats ou de procédure de restauration, et la détection et prédiction de l'impact biologique du changement climatique (Oertli, 2008). De plus, le groupe a été largement utilisé pour tester des questions centrales d'écologie et d'évolution. Cependant, plusieurs espèces n'ont pas été étudiées jusqu'à maintenant. Ceci est le cas pour les espèces Africaines en général et Maghrébines en particulier. Il y a 83 espèces (35 zygoptères et 48 anisoptères) en Afrique du Nord, avec un taux d'endémisme

plus élevé chez les zygoptères (14.3%) que les anisoptères (4.2%) (Samraoui et al., 2010). Malheureusement, le manque d'information sur certaines de ces espèces endémiques a été problématique pour leur conservation. Récemment, certaines études ont investiguées certains aspects de l'écologie, l'histoire de vie et le comportement de certains odonates méditerranéennes endémiques comme *Calopteryx exul* (Khelifa, 2012, Khelifa, 2013, Khelifa, 2016, Khelifa et al., 2014), *Orthetrum nitidinerve* (Khelifa et al., 2012), *Urothemis edwardsii* (Khelifa et al., 2013a, Khelifa et al., 2013c), mais d'autres restent non étudiées.

Platycnemis subdilatata est la seule espèce de Platycnemididae d'Afrique du Nord, existante en Tunisie, Algérie et Maroc. Bien que l'espèce soit classée dans la catégorie 'préoccupation mineure' par la liste rouge de l'UICN (Samraoui et al., 2010), son habitat est sous une haute pression anthropogénique et ceci pourrait avoir des conséquences sur les populations naturelles dans un future proche. L'espèce habite les parties de rivières et ruisseaux où la vitesse du courant d'eau est relativement faible. Sa période de vol s'étend de Mai jusqu'à Octobre (Dijkstra & Lewington, 2007). L'espèce n'a pas fait l'objet d'étude auparavant et donc peu de connaissances sont disponibles. Dans le but de collecter des informations liées à la distribution et abondance, la taxonomie, le cycle de vie, le comportement et la démographie de l'espèce, cette étude a été faite dans l'un des plus grands bassins versants de l'Algérie, la Seybouse (Nord-est Algérien).

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

1- Distribution et abondance

La caractérisation de la distribution et l'abondance d'une espèce est une phase clé pour l'étude de son écologie car elle permet de déterminer le statut de conservation, les exigences écologiques et la taille de la population. Selon UICN, l'espèce est très abondante et largement répartie en Tunisie, Algérie et Maroc (Samraoui, 2010). Au niveau du bassin versant de la Seybouse, une étude ultérieure a été faite sur l'odonatofaune de la région montrant que l'espèce est assez ré pondue (Khelifa et al., 2011) mais cette étude se basait seulement sur 17 stations. Pour effectuer des estimations exhaustives de la taille de population de l'espèce dans le bassin versant de la Seybouse, une connaissance accrue de sa distribution est requise et des méthodologies fiables d'estimation de la taille de population sont nécessaires. Pour cela, (1) une mise à jour de la distribution de l'espèce dans ce bassin versant a été effectuée en échantillonnant 34 sites potentiels

(milieu lotique) et en enregistrant l'occurrence de population reproductrice à travers les exuvies, les copulations et l'oviposition ; (2) l'abondance a été estimée à l'aide de techniques de capture-marquage-recapture (CMR) sur une population naturelle et en extrapolant le nombre estimé sur l'aire de distribution de l'espèce à l'échelle du bassin versant.

2- Description de l'exuvie

L'étude de l'exuvie du dernier stade larvaire est utile pour différentes raisons. Premièrement, elle fait partie de la connaissance taxonomique de l'espèce, ce qui est la base de toute étude écologique. L'exuvie comme matériel d'étude est très important pour effectuer des études écologiques ou même génétiques (Corbet, 1999, Watts et al., 2005). Deuxièmement, les exuvies indiquent le succès de reproduction réel, mieux que celui des larves et des adultes (Raebel et al., 2010) car les adultes peuvent aïrer dans des habitats atypiques pour l'espèce, les œufs peuvent être pondus sans éclosion ultérieure et les larves peuvent vivre sans atteindre le stade adulte. Troisièmement, les exuvies peuvent indiquer la taille de la population larvaire du site (Foster & Soluk, 2006), ce qui sert à réduire l'échantillonnage des milieux aquatiques qui dégrade souvent l'habitat et affecte la biocénose. Quatrièmement, les sites où les exuvies se trouvent reflètent la préférence d'habitat et les décisions que les larves prennent durant la métamorphose (Hadjoudj et al., 2014, Zebbsa et al., 2014), la réponse aux facteurs environnementaux tels que le vent (Khelifa et al., 2013b) et la profondeur de l'eau ou la densité de population (Zebbsa et al., 2014). Finalement, utiliser les exuvies autant que matériel d'étude n'influence pas la survie des individus car l'exosquelette est un matériel inerte (Samways et al., 2010).

Les exuvies des espèces de *Platycnemis* sont connues pour être difficile à distinguer (Heidemann & Seidenbusch, 2002). Pour cela, cette étude vise non seulement à décrire l'exuvie du dernier stade larvaire de *P. subdilata*, mais aussi à fournir une comparaison avec une espèce du même genre, *P. pennipes*, qui est largement répartie en Europe.

3. Histoire de vie de l'espèce

Dans la zone tempérée, le développement est limité par les basses températures hivernales au Nord et par la sécheresse estivale au Sud. Ces facteurs de stress saisonniers affectent l'histoire

de vie et la régulation saisonnière des espèces (Stoks et al., 2008). Corbet (2003) a identifié trois types majeurs de régulation saisonnière dans la zone tempérée. Premièrement, les espèces printanières (spring species) synchronisent leur développement et atteignent le dernier stade larvaire avant l'hiver, entrent en diapause et émergent au printemps d'une manière synchronisée (courte saison d'émergence). Deuxièmement, les espèces estivales (summer species) sont des espèces dont les larves ne se développent pas d'une manière synchrone et possèdent une longue période d'émergence. Troisièmement, les espèces obligatoirement univoltines (e.g. *Lestes* et *Sympetrum*); celles qui produisent une génération par année indépendamment de leur environnement (Śniegula et al., 2014, Śniegula & Johansson, 2010).

Le type d'habitat est aussi un facteur qui influence l'histoire de vie des espèces. Les odonates des milieux stagnants ont un cycle de vie plus rapide (produisent plus d'une génération par an) que celui des eaux courantes (Corbet et al., 2006). Cependant, il est possible que des espèces qui vivent dans des eaux courantes dans des régions chaudes telles que l'Afrique du Nord produisent plus d'une génération par an. Cette hypothèse est testée dans cette étude sur *P. subdilatata* au Nord-est de l'Algérie en investiguant le développement embryonnaire et post-embryonnaire, le pattern d'émergence et la période de vol de l'espèce.

4. Comportement reproducteur et sénescence

Chez les odonates, un épisode de reproduction typique inclue la reconnaissance de l'espèce, formation de couple, copulation et oviposition (Corbet, 1999). La description du comportement d'une espèce devrait répondre aux questions : quand, où et comment ces composantes comportementales s'effectuent ? mais aussi, quel est le temps consacré pour chaque comportement ? Chez les zygoptères, l'oviposition est généralement le plus long comportement car les femelles prennent du temps pour choisir le site approprié et insérer des centaines d'œufs, un par un, dans des tissus végétaux (Fincke, 1985, Martens, 1992, Waage, 1978). La détermination des sites de ponte est très importante car ces sites représentent l'habitat préféré des larves (Corbet, 1999). Dans cette partie de la thèse, le comportement de reproduction de *P. subdilatata* est décrit en se basant sur une étude réalisée sur une population naturelle à Boumahra (Guelma).

L'effet de l'âge sur la fécondité a toujours été un sujet clé en biologie. L'acquisition d'information sur l'effet de l'âge sur la fécondité sur des populations naturelles animales a été difficile car la détermination de l'âge des individus est parfois impossible vu le manque de traits morphologiques liés à l'âge. Des études ont montré que l'âge affecte la fécondité de plusieurs organismes (Sherratt & Wilkinson, 2009). Les théories évolutives ont prédit que la fécondité diminue après la maturité (Hamilton, 1966, Williams, 1957). Cependant, des études sur terrain ou expérimentales ont réfuté cette hypothèse et ont suggéré que la fécondité augmente au début de la vie mature puis décroît (Gustafsson & Pärt, 1990, Nussey et al., 2006, Reed et al., 2008, Sharp & Clutton-Brock, 2011). Étant donné que *P. subdilatata* montre des traits (couleurs) qui varient en fonction de l'âge (voir résultats), elle représente un très bon modèle pour étudier l'effet de l'âge sur la survie et le succès de reproduction des individus.

5. Paramètres démographiques

La compréhension des facteurs qui affectent la capacité des individus à survivre et à se reproduire (fitness) est cruciale en écologie et biologie évolutive. Plusieurs études se sont focalisées sur des traits phénotypiques (Andersson, 1994, Blanckenhorn, 2005, Clutton-Brock, 1988, Reiss, 1989) et comportementaux (Koskela et al., 1997, Marmet et al., 2012) pour comprendre la variation du fitness dans les populations naturelles. Une composante importante du fitness est la capacité à acquérir de la nourriture (foraging). Généralement, les individus qui ont une bonne capacité à s'alimenter peuvent accumuler plus de masse, à augmenter leur probabilité de se reproduire et à produire plus de progéniture (Frey-Roos et al., 1995, Martin, 1987, Stearns, 1992).

Dans les habitats naturels, la nourriture n'est souvent pas distribuée de manière homogène. Donc, les individus doivent se déplacer pour chercher de la nourriture dans des 'patches d'habitat' et subvenir à leurs besoins énergétiques (Fryxell et al., 2004, Owen-Smith et al., 2010). Cependant, il y a un tradeoff (coût et bénéfice) entre la survie et la dispersion et probablement entre le fitness et la dispersion (Charnov, 1976) car les individus qui se déplacent, particulièrement en vol, sont facilement détectables par leur prédateur (Janson, 1990). Donc, il est raisonnable d'émettre l'hypothèse que les individus qui se déplacent ont une faible survie et un faible succès de reproduction.

Sur terrain, il est difficile d'obtenir des estimations sur l'effet de dispersion dans les sites d'alimentation sur la survie et le succès de reproduction des espèces sauvages car il faut marquer les individus et les suivre durant toute leur vie. Les odonates et particulièrement les zygoptères représentent un excellent modèle pour obtenir des paramètres démographiques (Cordero-Rivera & Stoks, 2008) car (1) les individus marqués ne se déplacent généralement pas beaucoup, (2) la distance entre site de reproduction et site d'alimentation est courte et (3) les individus font des déplacements réguliers entre site d'alimentation et site de ponte.

Dans cette étude, les effets des facteurs intrinsèques, soit l'âge, le sexe et la dispersion entre patches d'alimentation sur la survie et le succès de reproduction ont été documentés sur *P. subdilatata* dans la population de Boumahra (Guelma).

Chapitre I

Odonates et espèce d'étude

1.1. Ordre des odonates

L'ordre des odonates comprend près de 5500 espèces réparties dans tous les continents, excepté l'antarctique. La diversité la plus grande a été enregistrée dans les tropiques (Corbet, 1999). Ce groupe d'insecte est divisé en trois sous-ordres notamment les anisoptères (libellules) (8 familles vivantes actuellement), les zygoptères (demoiselles) (17 familles vivantes) et les anisozygoptères (une seule famille) (Williams & Feltmate, 1992). La quasi-totalité de la diversité de l'ordre est représentée par les anisoptères et les zygoptères. Le sous-ordre des anisozygoptères, cependant, est représenté que par deux espèces appartenant à la même famille ; une vivante dans les montagnes de Himalaya et l'autre au Japon. Cependant, des évidences de fossiles de 10 familles éteintes indiquent une diversité plus grande dans ce sous-ordre. La diversité du groupe d'odonates reste toujours à explorer car 60 nouvelles espèces Africaines ont été récemment décrites (Dijkstra et al., 2015).

1.2. Morphologie des odonates

Les odonates adultes sont des insectes de taille intermédiaire à grande. Le corps des odonates, comme les autres insectes, est divisé en trois parties : la tête, le thorax et l'abdomen. La tête porte les yeux composés et les pièces buccales, le thorax porte les trois paires de pattes et les deux paires d'ailes et l'abdomen qui est très allongé se termine par des appendices anaux (Figure 1.1).

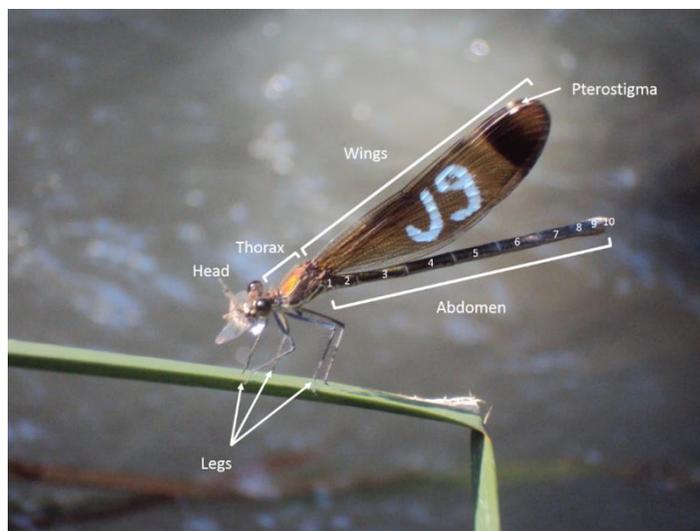


Figure 1.1. Morphologie d'un adulte zygoptère. L'individu est une femelle de *Calopteryx haemorrhoidalis*.

La tête est très mobile et porte une paire d'yeux très grands. La disposition des yeux est un trait très important pour l'identification des sous-ordres. Chez les zygoptères, les yeux sont clairement séparés, mais chez les anisoptères à l'exception des gomphidés, les yeux se rejoignent (Figure 1.2).

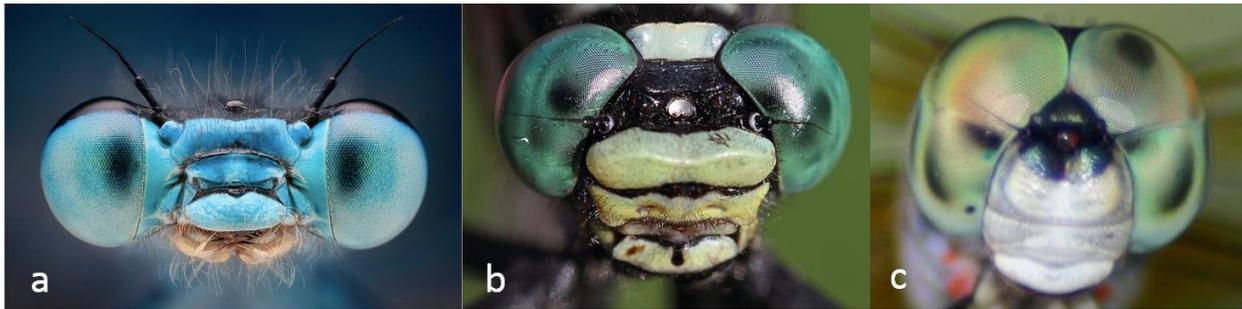


Figure 1.2. Tête de l'adulte odonate. a – Zygoptère [1], b - Anisoptère (Gomphidae) [2], c – Anisoptère [3].

Le thorax se compose de prothorax et de synthorax. Le prothorax porte la tête et la première paire de pattes. Sa forme est très variable d'une espèce à une autre et par conséquent il est souvent utilisé comme un critère d'identification (surtout chez les zygoptères). Le synthorax (l'association du mésothorax et métathorax) est plus volumineux et porte les deux paires d'ailes et de pattes (médianes et postérieures). Toutes les pattes sont dirigées vers l'avant ce qui est adapté à leur mode de prédation et de perche.

Les ailes ont une nervation complexe (Figure 1.3). Elles ont été longtemps utilisées comme critères d'identification des familles, genres et même d'espèces. La forme des ailes diffèrent entre zygoptères et anisoptères. Les ailes antérieures et postérieures des zygoptères sont identiques, mais les ailes postérieures chez les anisoptères sont plus grandes que les ailes antérieures. En plus de la forme, la densité des cellules, l'occurrence de nervures longitudinales ou transversales, orientation des cellules, présence de tâches, forme et couleur de ptérostigma ... tous sont des critères important d'identification (Corbet 1999).

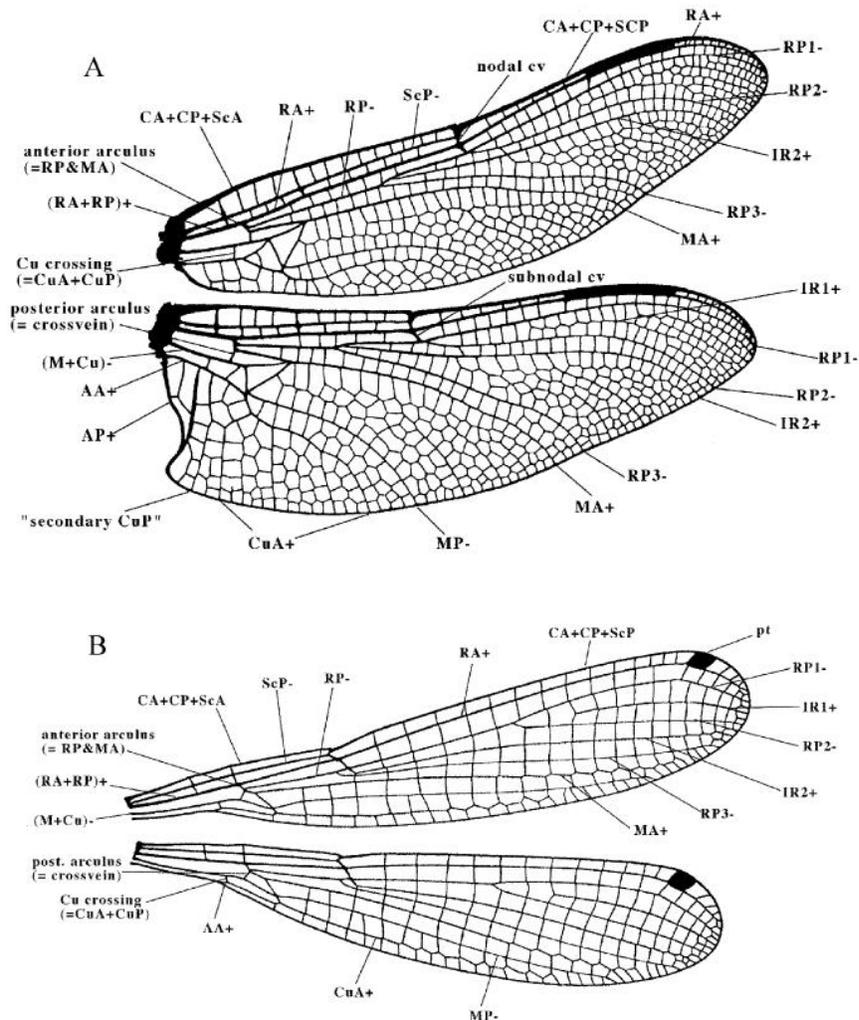


Figure 1.3. La morphologie des ailes d'adulte d'odonate (Rehn, 2003). A – Anisoptera, B – Zygoptera. Il y a cinq nervures principales sur les anisoptères et les zygoptères (R+M sont compté comme 1). **Costa (C)** : à la pointe de l'aile, forte et marginale, s'étend à l'apex de l'aile. **Subcosta (Sc)** : deuxième nervure longitudinale, elle est non ramifiée, rejoint C au nodus. Radiale et médiane (**R + M**) : troisième et quatrième nervure longitudinale, c'est la nervure la plus forte de l'aile, avec des branches, **R1-R4**, atteignant le bord de l'aile, la médiane antérieur (**MA**) atteint également le bord de l'aile. **IR2** et **IR3** sont des nervures intercalaires derrière **R2** et **R3**, respectivement. **Cubitus (Cu)** : cinquième nervure longitudinale, cubitus postérieure (**CuP**) est non ramifié et atteint le bord de l'aile. **Nervures anales (IA)** : veines non ramifiées derrière le cubitus. Le **nodus** est formé où la seconde nervure principale rencontre le bord de l'aile. Le **ptérostigma**, souvent noir ou marron, est situé près de la pointe de l'aile.

L'abdomen est toujours long, généralement cylindrique, formé de 10 segments et se termine par les appendices anaux : deux anaux supérieurs nommés cercoïdes (chez les deux sous-ordres) et des anneaux inférieurs soit en paire nommés cerques (chez les zygoptères), soit en une pièce nommée lame supra-anale (chez les Anisoptères). Pour les femelles, seulement les cercoïdes sont présents (Corbet, 1999).

L'organe sexuel mâle se situe sur la face ventrale du second segment abdominale mais la vésicule séminale se situe sur la face ventrale du neuvième segment. Les organes sexuels de la femelle sont disposés sur la face ventrale des segments 8 et 9. Sur cette partie du corps, les organes génitaux présentent soit un ovipositeur composés de trois valves qui permettent d'insérer les œufs dans des tissus végétaux, soit un ovipositeur réduit en une lame vulvaire qui lâche les œufs sur la surface de l'eau (Corbet, 1999).

1.3. Platycnemididae

Bien que les Platycnemididae soient morphologiquement similaires aux Coenagrionidae, il y a des différences notables au niveau de la forme de la tête (Figure 1.4), la forme discoïdale des cellules alaires, taille et la nervation alaire qui permettent de différencier ces deux familles (Tableau 1.1; Figure 1.5). Les adultes ont souvent des têtes étendues latéralement (avec généralement une fente labiale peu profonde et aucune trace de suture postfrontale) et des tibias ronflés (Figure 1.6) avec des épines longues et denses (Carle et al., 2008, Rehn, 2003).



Figure 1.4. Tête de *Platycnemis pennipes* adulte [4].

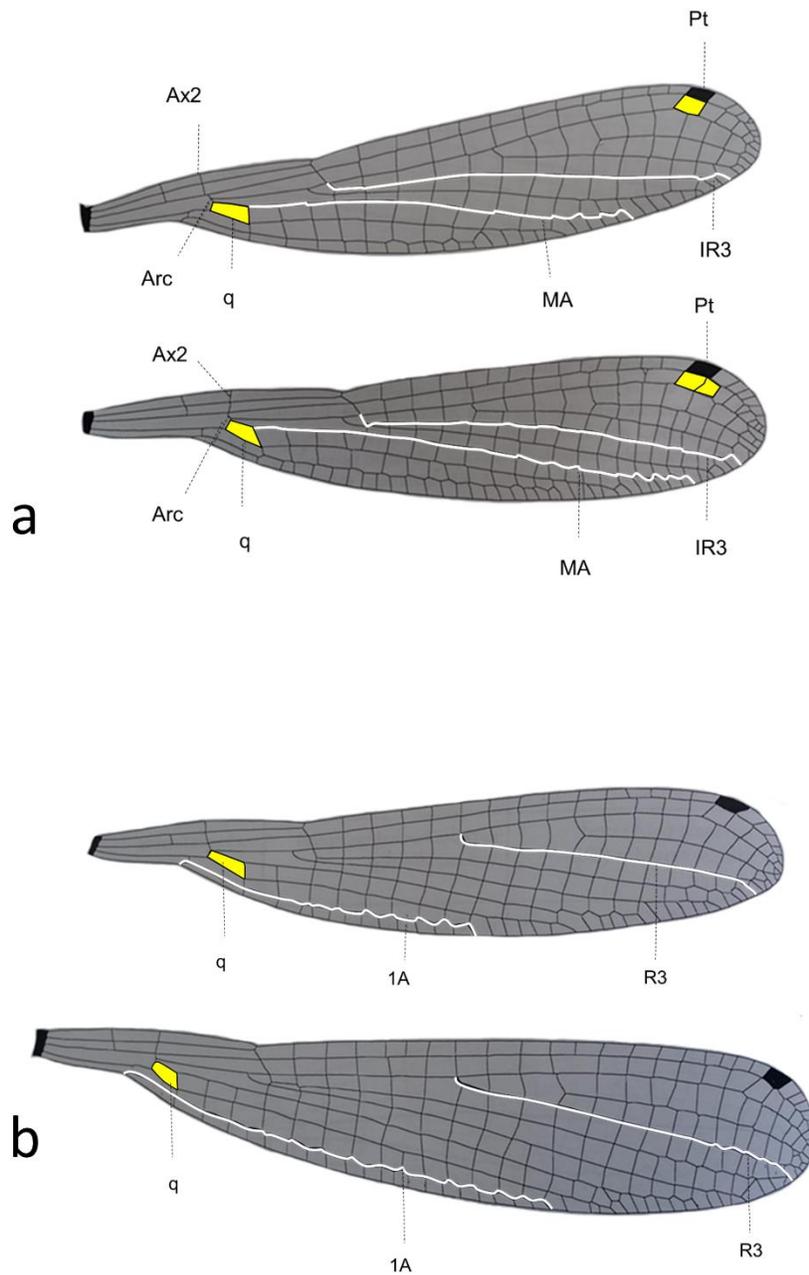


Figure 1.5. a – Nervation alaire (aile postérieure droite) de Platycnemididae (*Platycnemis pennipes*) comparé à Coenagrionidae (*Coenagrion puella*). b - Nervation alaire (aile postérieure droite) des deux sous-familles de Platycnemididae : Platycnemidinae et Calicnemidinae (modifié de Martens, 1996).

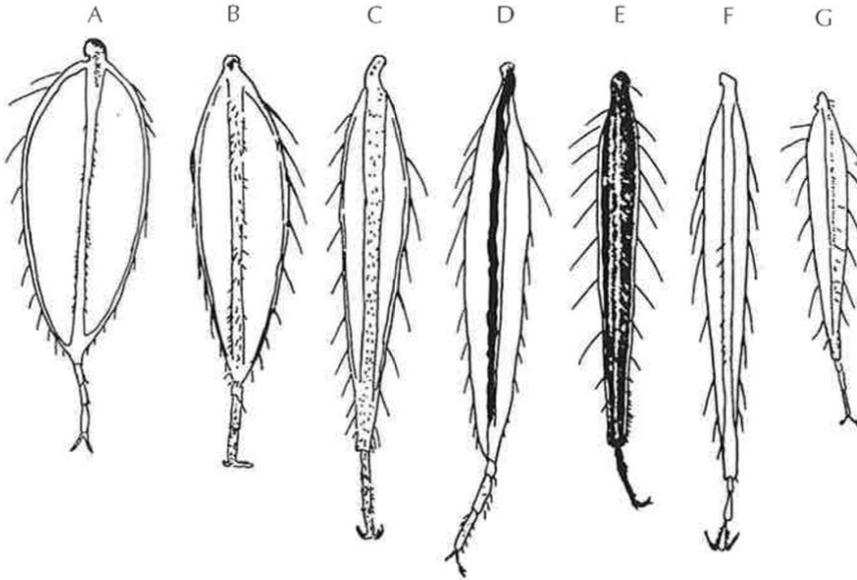


Figure 1.6. Tibia et tarse de *Platycnemis* mâle de Madagascar et des Comores. A: *P. alatipes*, B: *P. pseudalatipes*, C: *P. hova*, D: *P. malgassica*, E: *P. agrioides*, F: *P. sanguinipes*, G: *P. longiventris* (Schmidt, 1961 in Martens, 1996).

Aucune apomorphie morphologique (caractère qui est différent de l'état ancestral) n'est connue dans la famille, bien que ces les espèces manquent d'épines sur la ligula génitales (Pessacq, 2008, Kalkman et al., 2010), comparé à beaucoup d'autres genres de Coenagrionidae (Dijkstra et al., 2014). La famille de Platycnemididae regroupe 38 genres qui ont été considérablement restructurés durant les deux décennies passées. Récemment, Dijkstra et al. (2013) ont reconstitué la famille en incorporant les 'protoneurids' de l'ancien monde (Tableau 1.2). Les évaluations récentes de Dijkstra et al. (2014) indiquent que la famille inclue plus de 400 espèces confiné à l'ancien monde. Rehn (2003) a suggéré que la famille est paraphylétique, les Platycneminae (*Platycnemis* et *Copera*) étant pas le groupe sœur de Calicnemiinae (limité aux genres orientales *Calicnemia*, *Coeliccia* et *Indocnemis*). Les différences morphologiques entre les deux sous-familles sont présentées dans le Tableau 1.3 et illustrées dans la Figure 1.5. Dijkstra et al. (2014) ont proposé que la sous-famille Platycnemidinae caractérisée par ses tibias des mâles en forme de plume, est un groupe monophylétique de près de 40 espèces incluant les radiations de Malagasy et

Paléarctiques. Elle inclue deux clades ; les deux contiennent des espèces qui sont à présent classées dans les genres *Platycnemis* et *Copera* (Tableau 1.4).

Tableau 1.1. Différences entre Platycnemididae et Coenagrionidae (Fraser 1957; Davies & Tobin, 1984, modifié de Martens, 1996).

Feature	Platycnemididae	Coenagrionidae
Forme de la cellule discoïdale (q)	2 – 3 fois plus long que large, face supérieure et inférieure de la même longueur, pointe plutôt terne	Cellule courte en trapèze. Cellule courte, d'une forme trapézoïdale avec un angle distal très aiguë
Ptérostigma (Pt)	Parallèle à une cellule	Parallèle à une ou un peu plus d'une cellule
Position de l'Arculus (Arc)	Aligné avec la 2ème veine transverse anténodale (Ax2)	Au même niveau mais pas aligné avec la 2ème veine transverse anténodale (Ax2)
Médiane antérieur (MA) et nervure intercalaire (IR3)	en zigzag à la partie apicale	En zigzag
Taille du corps	Petite à intermediaries	Généralement petite

1.4. *Platycnemis subdilatata*

Platycnemis subdilatata Selys, 1849 est une espèce commune et endémique au Maghreb (Tunisie, Algérie et Maroc) (Figure 1.7, Figure 1.8). Elle habite les rivières et ruisseaux de la région. Bien que l'espèce (un individu) ait été observée aux îles Canaries en Tenerife en 1971, aucune population n'a été confirmée par la suite (Kalkman & Smit, 2002). C'est la seule espèce de *Platycnemis* qui existe au Nord d'Afrique et elle est classée 'préoccupation mineure' dans la liste rouge de l'UICN (Samraoui, 2010). La saison de vol est de près de six mois, de Mai jusqu'à Octobre (Dijkstra & Lewington, 2007). Morphologiquement, les adultes de l'espèce ressemblent à ceux de l'espèce Européenne *P. pennipes*, particulièrement dans la distribution de la couleur noire sur l'abdomen et les pattes mais les tibias de *P. subdilatata* sont beaucoup plus fins et les appendices anaux des mâles et le pronotum des femelles sont différents de ceux de *P. pennipes* (Figure 1.9). Le Tableau 1.5 présente une clé d'identification de *P. subdilatata* par rapport à d'autres espèces du même genre qui vivent dans le Paléarctique (Dijkstra & Lewington, 2007).

Tableau 1.2. Vue d'ensemble des genres de la famille de Platycnemididae. * = Dijkstra et al. 2014

Genre	N. espèces	Auteur	Remarques
<i>Allocnemis</i>	2	Selys 1863	
<i>Arabicnemis</i>	1	Waterston 1984	
<i>Archboldargia</i>	2	Lieftinck 1949	Transféré de Coenagrionidae à Platycnemididae (*)
<i>Arrhenocnemis</i>	2	Lieftinck 1933	
<i>Asthenocnemis</i>	1	Lieftinck 1949	
<i>Caconeura</i>	4	Kirby 1890	Un nom de remplacement pour <i>Alloneura</i> Selys 1860. Autrefois classé comme Protoneuridae
<i>Calicnemia</i>	18	Selys 1863	
<i>Chlorocnemis</i>	11	Selys 1863	Autrefois classé comme Protoneuridae, synonyme juniore de <i>Allocnemis</i> ? (*)
<i>Coelicia</i>	57	Kirby 1890	Nom de remplacement pour <i>Trichocnemis</i> Selys 1857
<i>Copera</i>	10	Kirby 1890	
<i>Cyanocnemis</i>	1	Lieftinck 1949	
<i>Denticnemis</i>	1	Bartenev 1956	
<i>Disparoneura</i>	4	Selys 1860	Autrefois classé comme Protoneuridae
<i>Elattonaura</i>	33	Cowley 1935	Autrefois classé comme Protoneuridae
<i>Esme</i>	3	Fraser 1922	Autrefois classé comme Protoneuridae
<i>Hylaeargia</i>	2	Lieftinck 1949	Transféré de Coenagrionidae à Platycnemididae (*)
<i>Idiocnemis</i>	18	Selys 1878	
<i>Indocnemis</i>	2	Laidlaw 1917	
<i>Isomecocnemis</i>	3	Cowley 1936	Autrefois classé comme Protoneuridae. Synonyme de <i>Allocnemis</i> ? (*)
<i>Lieftinckia</i>	6	Kimmins 1957	
<i>Lochmaeocnemis</i>	1	Lieftinck 1949	
<i>Melanoneura</i>	1	Fraser 1922	Autrefois classé comme Protoneuridae
<i>Mesocnemis</i>	3	Karsch 1891	Transféré de Coenagrionidae à Platycnemididae (*)
<i>Metacnemis</i>	4	Selys 1863	Dijkstra et al 2013b suggère que ce genre devrait être limité à <i>Metacnemis valida</i>
<i>Nososticta</i>	57	Selys 1860	Autrefois classé comme Protoneuridae
<i>Onychargia</i>	3	Selys 1865	Transféré de Coenagrionidae à Platycnemididae (*)
<i>Palaiargia</i>	20	Förster 1903	Transféré de Coenagrionidae à Platycnemididae (*)
<i>Papuargia</i>	1	Lieftinck 1938	Transféré de Coenagrionidae à Platycnemididae (*)
<i>Paracnemis</i>	1	Martin 1902	
<i>Paramecocnemis</i>	2	Lieftinck 1932	
<i>Phylloneura</i>	1	Fraser 1922	Autrefois classé comme Protoneuridae
<i>Platycnemis</i>	35	Charpentier 1840	
<i>Prodasineura</i>	36	Cowley 1934	Autrefois classé comme Protoneuridae
<i>Rhyacocnemis</i>	3	Lieftinck 1956	
<i>Risiocnemis</i>	36	Cowley 1934	Nom de remplacement pour <i>Prionocnemis</i> Selys, 1886
<i>Salomocnemis</i>	1	Lieftinck 1987	
<i>Stenocnemis</i>	1	Karsch 1899	
<i>Torrenticnemis</i>	1	Lieftinck 1949	

Tableau 1.3. Différences entre Platycnemididae et Calicnemidinae (Fraser 1957; Davies & Tobin, 1984, modified by Martens, 1996).

Feature	Platycnemidinae	Calicnemidinae
Angle bas de la cellule discoïdale distale (q)	Pas en pointe	En pointe
Nervure anale	Atteint la hauteur de l'origine de la branche Médiane (R3)	4-6 cellules de l'origine de R3
Tibias du mâle	élargis	Pas élargis

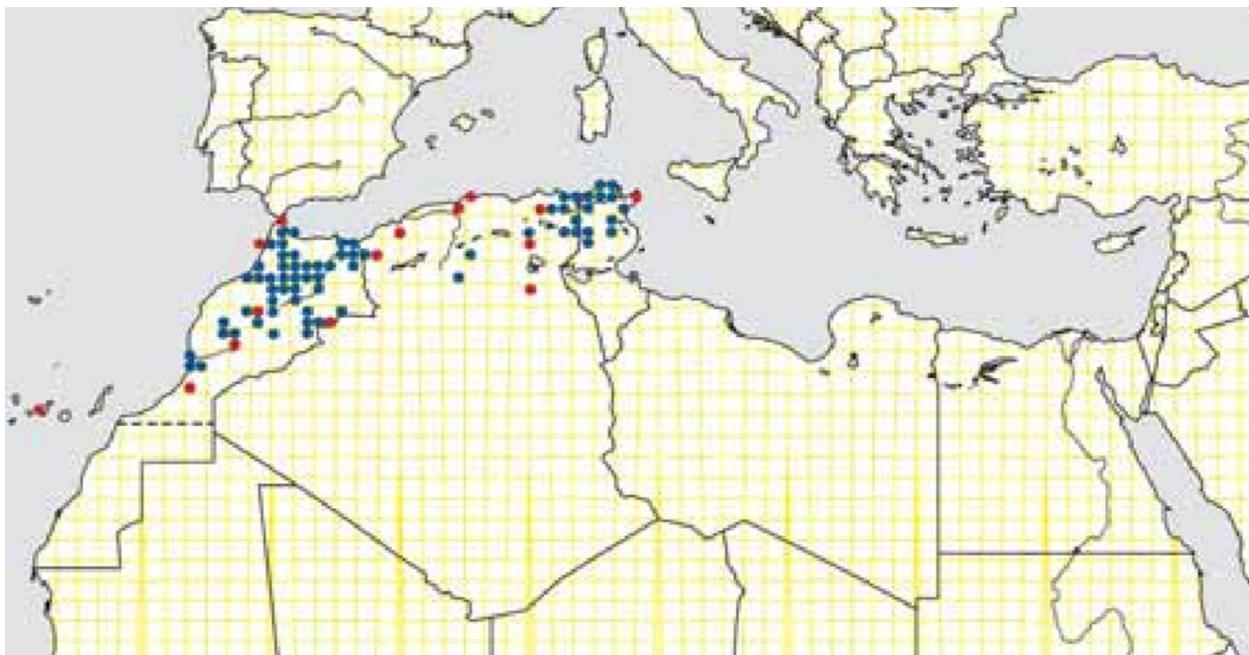


Figure 1.7. L'aire de distribution de *Platycnemis subdilatata* (Boudot et al., 2009). Les observations qui ont été faites avant 1980 sont en rouge et celles réalisées après 1980 années sont en bleu.



Figure 1.8. Oviposition d'un pair de *Platycnemis subdilatata*.



Figure 1.9. Des parties anatomiques de *P. subdilatata*. a – Appendices annaux du mâle (vue latérale). b- Pronotum de la femelle (vue dorsale). c- Tibia postérieure du mâle (Dijkstra & Lewington, 2007).

Tableau 1.4. Vue d'ensemble des espèces de *Platycnemis* (Martens, 1996). L'espèce étudiée est indiquée en gris.

Species	Distribution
<i>Platycnemis acutipennis</i> Selys, 1841	Sud-Ouest d'Europe
<i>Platycnemis agrioides</i> Ris, 1915	Comores
<i>Platycnemis alatipes</i> McLachlan, 1872	Madagascar
<i>Platycnemis aurantipes</i> Liefinck, 1965	Madagascar
<i>Platycnemis bilineata</i> Barteneff, 1909	Sikok (Japon)
<i>Platycnemis congolensis</i> Martin, 1908	Afrique centrale
<i>Platycnemis dealbata</i> Selys, 1963	Asie de l'Ouest
<i>Platycnemis echigoana</i> Asahina, 1955	Honshu (Japon)
<i>Platycnemis escherichi</i> Schmidt, 1951	Cameroun
<i>Platycnemis flavipes</i> Navás, 1924	Afrique de l'Est
<i>Platycnemis foliacea</i> Selys, 1886	Chine, Japon
<i>Platycnemis foliata</i> Navás, 1932	Chine, Japon
<i>Platycnemis guttifera</i> Fraser, 1950	Afrique de l'Ouest
<i>Platycnemis hova</i> Martin, 1909	Madagascar
<i>Platycnemis kervillei</i> Martin, 1909	Moyen-Orient
<i>Platycnemis latipes</i> Rambur, 1842	Sud-Ouest d'Europe
<i>Platycnemis longiventris</i> Schmidt, 1951	Madagascar
<i>Platycnemis malgassica</i> Schmidt, 1951	Madagascar
<i>Platycnemis mauriciana</i> Selys, 1863	Ile Maurice
<i>Platycnemis melanus</i> Aguesse, 1968	Comores
<i>Platycnemis nyansana</i> Förster, 1916	Ouganda
<i>Platycnemis pennipes</i> Pallas, 1771	Eurasie
<i>Platycnemis phyllopoda</i> Djakinov, 1926	Asie de l'Est
<i>Platycnemis pierrati</i> Navás, 1935	Chine, Japon
<i>Platycnemis protostictoides</i> Fraser, 1953	Madagascar
<i>Platycnemis pseudalatipes</i> Schmidt, 1951	Madagascar
<i>Platycnemis rufipes</i> Selys, 1886	Cameroun
<i>Platycnemis sanguinipes</i> Schmidt, 1951	Madagascar
<i>Platycnemis sikassoensis</i> Martin, 1912	Afrique de l'ouest, Ouganda
<i>Platycnemis subdilatata</i> Selys, 1849	Maghreb
<i>Platycnemis xanthopus</i> Navás, 1924	Kenya

Tableau 1.5. Comparaison de certaines parties anatomiques de quelques *Platycnemis* du Paléarctique (Dijkstra & Lewington, 2007).

Abdomen du mâle mature	Largeur tibia de la patte postérieure; ligne noire du mâle	Extrémités des lobes des cercoïdes du mâle	Dents de la marge du pronotum	Espèces
Blanc à bleu-vert	Étroite; complète	A peu près égales	Absentes	<i>subdilatata</i>
Blanc	Très large; au plus à la base	Inférieure plus longue	Petites, sublatérales	<i>latipes</i>
Orange à roussâtre	Très étroite; complète	Supérieure plus longue	Grandes, latérales	<i>acutipennis</i>
Bleu pâle	Large, au moins à la base; souvent complète	A peu près égales	Absente	<i>pennipes</i>
Blanc	Large; absente	Non divisées	Petites, latérales	<i>dealbata</i>
Pruinosité gris-bleu	Très étroite; complète	A peu près égales	Absentes	<i>kervillei</i>

Site d'étude

2.1. Bassin versant de la Seybouse

Le bassin versant de la Seybouse est le troisième plus large bassin de l'Algérie ayant une aire de 6471 km² (Figure 2.1). Il est situé au Nord-est du pays au cœur de la Numidie. La rivière de la Seybouse se forme après que les deux affluents, oued Bouhamdane et oued Cherf, se rencontrent à Medjez Amar et débouche dans la méditerranée près de Sidi Salem, Annaba (36°52'3" N, 7°46'25" E). L'hydropériode est caractérisée par une saison humide s'étendant d'Octobre à Mai et une saison sèche de Juin à Septembre. La pluviométrie annuelle varie de 350 mm en amont à 608 mm en aval (ABHCSM, 2009) (Tableau 2.1). Le bassin versant est généralement subdivisé en six sous-bassins (Tableau 2.1).

Le bassin versant de la Seybouse a fait l'objet d'aménagement hydraulique visant à réguler le flux d'eau depuis le début des années 80. Il y a cinq barrages dans le bassin versant de la Seybouse ; deux sont de grande taille ayant une capacité de 337 hm³ (Foum El Khanga à Zouabi avec 157 hm³ et Hammam Debagh à Bouhamdane avec 220 hm³) et un potentiel de régulation de 110 hm³. Les trois autres ont une taille intermédiaire. Un total de 64 étangs artificiels ayant une capacité de 7.5 construit pour l'irrigation 7.5 hm³ (Tiffech à Tiffech avec 5.8 hm³, Medjez El Bgar à Ain Makhoulouf avec 2.86 hm³ et El Haria Ben Badis avec 1.8 hm³) (ABHCSM, 2009).

Un inventaire de la diversité et la distribution de la flore dans la Seybouse a montré qu'il y a près de 140 espèces appartenant à 41 familles et 107 genres (Mellal, 2013). Deux espèces sont endémiques au Nord d'Afrique. Les hydrophytes dominantes sont *Typha Angustifolia*, *Nasturtium officinale*, *Alisma plantago aquatica michaletti*, *Apium nodiflorum*, *Phragmites australis australis*, *Veronica anagallis-aquatica* et *Alisma plantago-aquatica michaletti*. Cependant, la flore dominante de ripisylve se compose de *Calendula arvensis*, *Centaurea napifolia*, *Galactites tomentosa*, *Taraxacum officinale*, *Brassica napus* et *Diplotaxis eruroides*.

Concernant la diversité de l'odonatofaune du bassin versant, une mise à jour récente a montré qu'il y a un total de 42 espèces (Tableau 2.2 ; Khelifa et al. 2016). Parmi ces espèces, *Calopteryx exul* est l'espèce de zygoptère la plus rare du Nord d'Afrique (Figure 2.2). Cette espèce a été redécouverte en Algérie à oued Seybouse en 2007 après 100 ans d'absence (Figure 2.2). Elle est classée Endangée par l'UICN. Par contre, d'autres espèces comme *P. subdilatata*, sont très abondante et occupe la plupart des habitats potentielles étudiés (voir résultats).

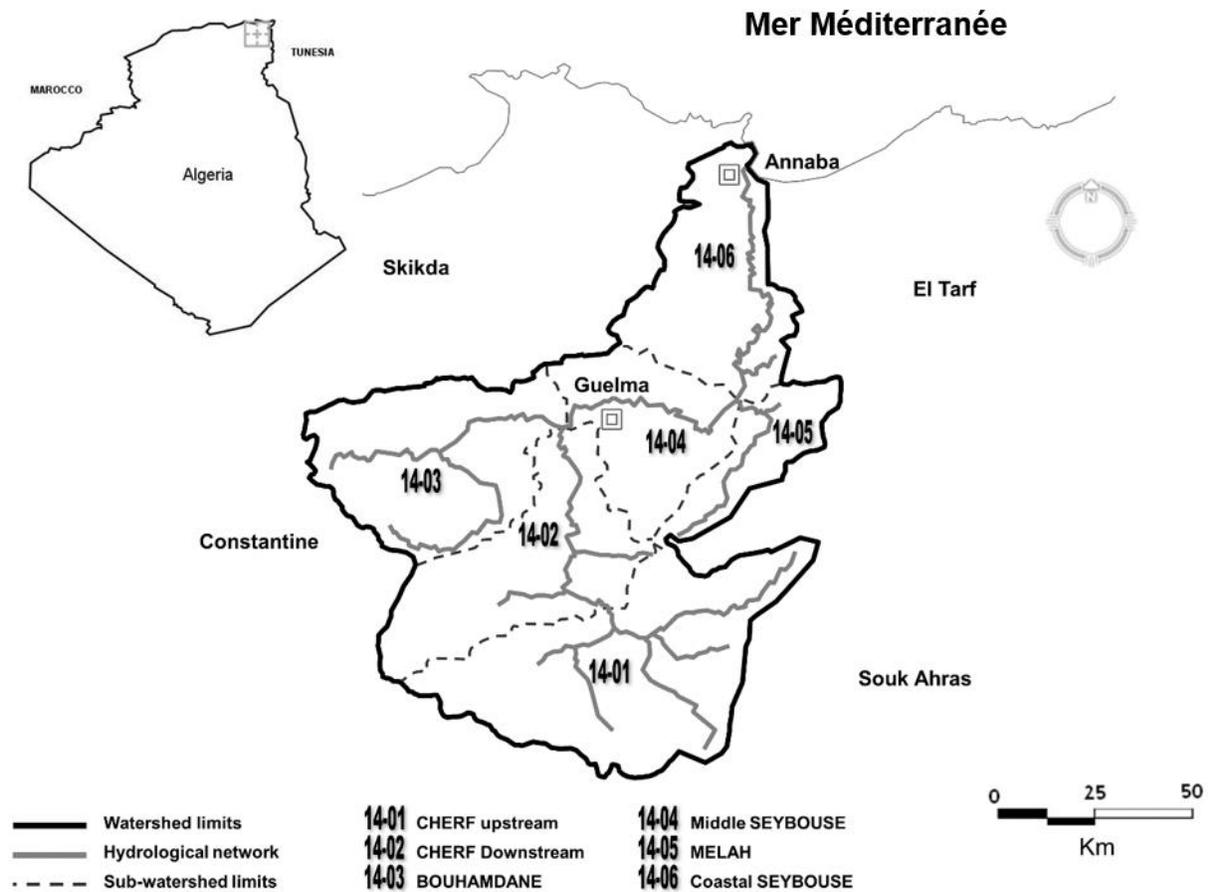


Figure 2.1. Carte du bassin versant de la Seybouse.

Tableau 2.1. Surface des six sous-bassins de la Seybouse.

Partie du bassin versant	Sous-bassin	Surface (km ²)
Seybouse amont	14-01	1739
	14-02	1166
	14-03	1136
Moyenne Seybouse	14-04	818
Seybouse aval	14-05	555
	14-06	1057
Total		6471



Figure 2.2. Un mâle de *Calopteryx exul* à Ain Makhlouf (Ain Makhlouf, 2010).

La pollution de la rivière de la Seybouse est relativement importante, particulièrement en aval où les concentrations de sulfate, les orthophosphates, les chlorures, les matières en suspension et les composés azotés sont élevées (Reggam et al.). Cette pollution est due aux décharges liquides et solides qui influencent sur la qualité de l'eau. La diminution importante de l'oxygène dissous le long de la rivière, soit de 1.47 mg/l en amont jusqu'à 1.16 mg/l en aval, est aussi considérée comme un signe de pollution. En plus, d'autres facteurs anthropiques de dégradation d'habitat comme la dégradation de la végétation des bords, le pompage de l'eau et l'artificialisation des cours d'eau sont aussi répons (Figure 2.3, 2.4). Ces pressions anthropiques peuvent influencer les populations de vertébrés et macroinvertébrés. Par exemple, la plupart des populations de l'espèce endangée, *Calopteryx exul*, ont disparu durant les 10 dernières années, et il est suggéré que la dégradation d'habitat est le facteur majeur de ces extinctions (Khelifa & Mellal, In press). Donc, bien que le bassin versant de la Seybouse soit riche en odonatofaune (considéré comme un hotspot des odonates Méditerranéens) (Khelifa et al., 2016), la persistance des espèces à long-terme est douteuse.



Figure 2.3. Construction de route à Ain Makhlouf en 2010 où une population de *Calotperyx exul* existe.

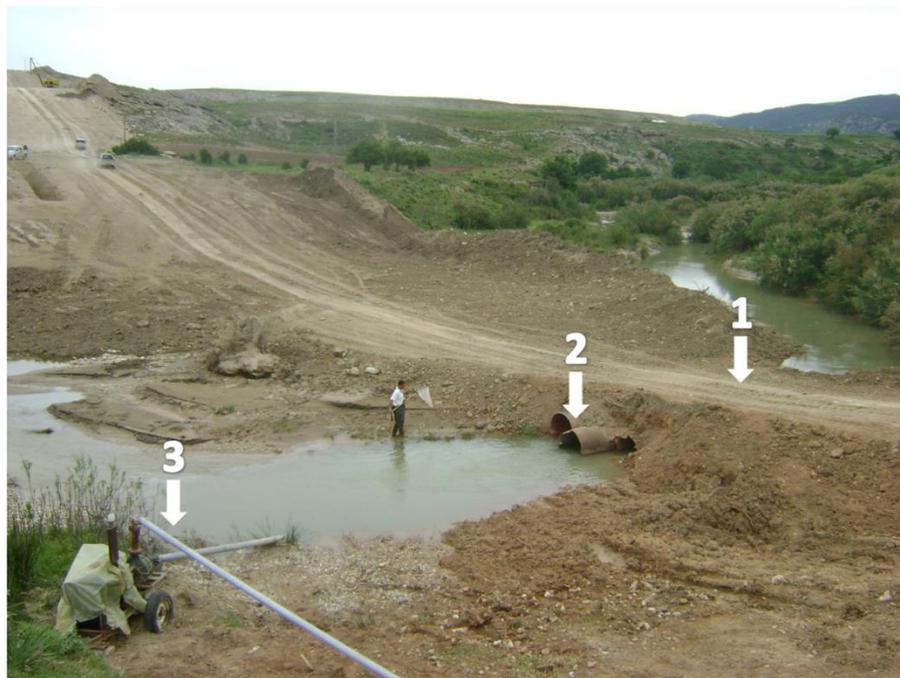


Figure 2.4. Exemple de dégradation du cours d'eau à Ain Makhlouf en 2010. 1- Route, 2- tuyaux, 3- pompe à eau pour l'irrigation.

Tableau 2.2. Check-list et fréquence (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. Noter que *Platycnemis subdilatata* est l'une des espèces les plus répondues du bassin versant.

Sous-ordre	Famille	Espèce	Fréquence
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>Sympecma fusca</i>	10
		<i>Platycnemis subdilatata</i>	31
		Platycnemididae	
	Anisoptère	Aeshnidae	<i>Aeshna mixta</i>
<i>Aeshna affinis</i>			1
<i>Aeshna isosceles</i>			1
<i>Anax imperator</i>			20
<i>Anax parthenope</i>			11
<i>Boyeria irene</i>			3
Gomphidae			<i>Onychogomphus costae</i>
		<i>Onychogomphus forcipatus unguiculatus</i>	4
		<i>Onychogomphus uncatus</i>	1
Libellulidae		<i>Gomphus lucasii</i>	14
		<i>Crocothemis erythraea</i>	19
		<i>Diplacodes lefebvreii</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		

2.2. Ruisseau de Boumahra

Le site d'étude où l'estimation d'abondance (partie 1), l'histoire de vie de l'espèce (partie 3), comportement reproducteur et senescence (partie 4) et l'estimation des paramètres démographiques (partie 5) ont été réalisés se situe à Boumahra, 6 km à l'Est de la ville de Guelma, Nord-est d'Algérie (36°27'24"N, 7°30'31"E). C'est un ruisseau peu profond et ombragé par des arbres de *Salix pedicellata*, *Populus alba* et *Eucalyptus globulus* (Figure 2.5). La végétation qui domine les bords du ruisseau se compose de *Typha angustifolia*, *Apium nodiflorum*, et *Nasturtium officinale*. Au niveau de la flore terrestre avoisinant le ruisseau, il y avait une dominance de *Daucus carota carota*, *Carduus tenuiflorus*, *Anacyclus clavatus*, *Bellis annua*, *Calendula arvensis*, et *Dittrichia viscosa*. L'odonatofaune du ruisseau se composait de *Platycnemis subdilatata*, *Calopteryx haemorrhoidalis*, *Gomphus lucasii* et *Orthetrum coerulescens*.



Figure 2.5. Vue aérienne du ruisseau de Boumahra. Noter la densité de végétation autour du ruisseau (ligne bleu) qui le rend particulièrement ombragé.

Matériel et méthodes

3.1. Distribution et abondance

3.1.1. Distribution de l'espèce

Pour déterminer la distribution de l'espèce, une compilation des données déjà disponibles (2007-2011) avec des observations effectuées durant cette étude (2012-2016) a été réalisée. Un total de 34 stations le long du bassin versant de la Seybouse a été visité (Figure 3.1, Tableau 3.1). La méthodologie était la même durant la période 2007-2016 ; un transect de 200 m le long de la berge du cours d'eau a été effectué et l'occurrence de l'espèce a été enregistrée. Une visite est effectuée au moins une fois par mois dans chaque site durant la période de vol (Mai-Octobre).

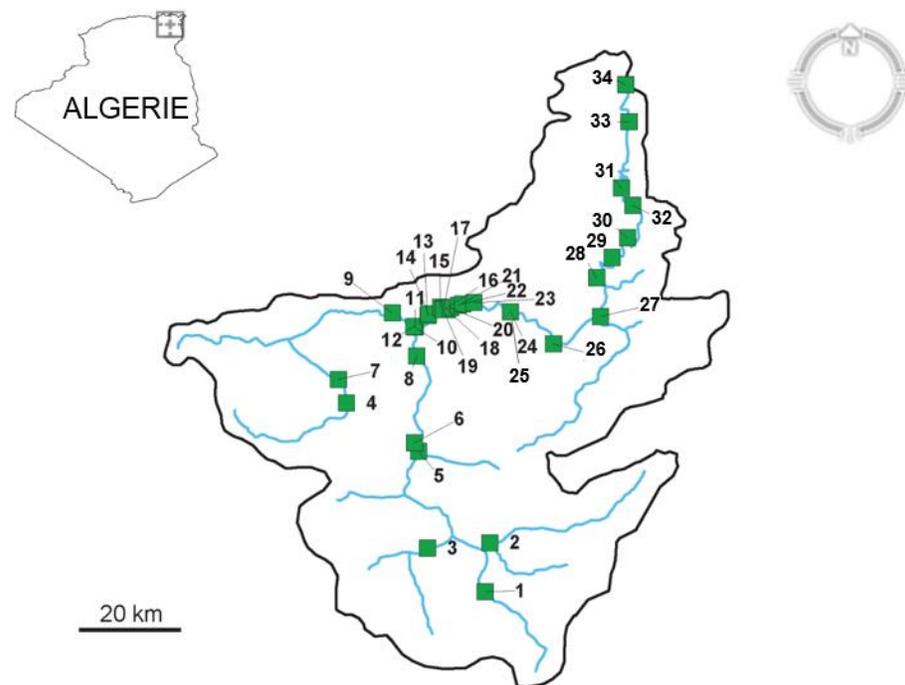


Figure 3.1. Sites d'étude dans bassin versant de la Seybouse. Les carrées verts sont les sites d'échantillonnage.

Tableau 3.1. Nom, coordonnées géographiques, altitude et nombre d'année d'échantillonnage des sites d'études.

Code	Site	Latitude	Longitude	Altitude	Nombre d'années d'échantillonnage
1	Oued Trouche	35.982702	7.463914	800	10
2	Oued Lahmimine	36.06765	7.4735	752	10
3	Oued Settara	36.058089	7.338734	749	10
4	Oued Zenati	36.310264	7.163603	733	10
5	Cheniour	36.22635	7.319372	608	9
6	Ain Makhlouf	36.240844	7.310817	597	10
7	Oued Zenati 2	36.35108	7.145975	595	10
8	Ain Hessainia	36.391927	7.315856	316	6
9	Hammam D	36.466556	7.262807	272	10
10	Medjez Amar Cherf	36.442022	7.311294	254	10
11	Medjez Amar Seybouse	36.443209	7.312397	248	10
12	Medjez Amar Bouhamdane	36.442942	7.309131	247	10
13	Salah Salah	36.462089	7.339578	230	10
14	Salah Salah 2	36.465433	7.340964	228	6
15	El Fedjoudj G	36.476802	7.367433	212	9
16	El Fedjoudj P	36.472745	7.376172	210	8
17	El Fedjoudj H	36.474812	7.374233	210	10
18	El Fedjoudj K	36.472739	7.38158	210	6
19	Old Bridge	36.472603	7.372959	210	10
20	El Fedjoudj E	36.475472	7.388636	208	6
21	El Fedjoudj S	36.479519	7.405678	206	10
22	El Fedjoudj Pont	36.481978	7.414653	198	10
23	Heliopolis Pont	36.484494	7.439503	187	10
24	Boumahra Pont	36.468339	7.518253	161	10
25	Boumahra	36.456797	7.508208	196	9
26	Halia	36.412812	7.61123	133	10
27	Boucheggouf Maleh	36.460569	7.713211	111	10
28	Fragha	36.527831	7.704197	86	10
29	Fragha 2	36.562625	7.738287	54	10
30	Boukamouza	36.596819	7.771242	54	10
31	Dréan	36.683325	7.758558	17	10
32	Chihani	36.653514	7.782528	16	10
33	Ahmed	36.798614	7.774469	7	10
34	Sidi Salem	36.863003	7.767833	5	10

3.1.2. Abondance de l'espèce

Puisque c'est difficile de quantifier le nombre d'individus d'une espèce de demoiselle à l'échelle du bassin versant, j'utilise ici une approche qui consiste à (1) faire un CMR des adultes dans une station durant toute la saison de vol (2) avoir des estimations d'abondance avec des modèles POPAN en utilisant les données collectées et (3) extrapoler l'estimation d'abondance par le nombre de stations où l'espèce est reproductrice. Ceci nous donnera une estimation minimale du nombre d'individus adultes qui existent dans le bassin versant de la Seybouse. La station choisie pour effectuer les estimations d'abondance à travers MCR est Bouhamra (Tableau 3.1), et l'étude a été effectuée durant la saison de 2012.

Pour choisir le meilleur modèle pour l'estimation d'abondance, une liste de modèles candidat a été établie (voir Tableau 4.1.2). La procédure qui a été suivie consiste à comparer un modèle avec des paramètres constants avec des modèles dépendants du temps (série 1). Puis, la complexité du modèle augmente en ajoutant le sexe à la probabilité de survie (Φ) (série 2), l'addition du temps et sexe avec l'interaction à la probabilité de recapture (p) et la probabilité d'entrée ($pent$) (série 3) et en ajoutant le sexe à l'abondance (N) (série 4). A chaque analyse de série, une sélection de modèles qui se base sur l'AIC (critère d'information d'Akaike ; plus ce critère est bas, plus le modèle est meilleur) a été effectuée.

3.2. Description d'exuvie

La description des exuvies de *P. subdilatata* est basée sur des individus collectés à Medjez Amar Cherf et Boumahra durant la saison d'émergence de 2016. Une comparaison avec l'espèce congénérique *P. pennipes* collectée en Suisse (Zurich : 47.436085°N, 8.560323°E) a été réalisée.

Pour effectuer la description d'exuvie, une binoculaire Zeiss munie d'une caméra AxioVision a été utilisée. Des photos ont été prises des différents caractères phénotypiques au niveau de la tête, le thorax et l'abdomen. La longueur du corps et la largeur de la tête ont été mesurées avec un pied à coulisses avec une précision de 0.01 mm. Les caractères les plus petits ont été mesurés avec la binoculaire et les ratios ont été calculés.

La comparaison morphologique entre les deux espèces de *Platycnemis* a été réalisée en se basant sur certains caractères jugés efficaces pour leur différenciation. Cela dit, des études ultérieures peuvent faire des analyses morphométriques plus poussées notamment sur les pièces buccales (les mandibules, les maxilles,...).

3.3. Histoire de vie

3.3.1. Développement embryonnaire

Dans le but d'obtenir des œufs de l'environnement naturel de *P. subdilatata*, des feuilles de *Typha angustifolia* qui ne contiennent pas d'œufs ont été placées sur la surface de l'eau près de sites de reproduction. Il était sûr que les feuilles ne contenaient pas d'œufs car seulement les parties émergées qui se situent à plus de 30 cm de la surface de l'eau (où les odonates endophytiques locaux ne pondent pas leur œufs) ont été sélectionnées, puis laissées dans l'eau au laboratoire pendant 24 heures afin d'amollir le substrat. L'expérience était réalisée lorsque la température était entre 26° et 27°C pour éviter l'effet de la température sur les estimations du taux d'oviposition. Après oviposition, les sites d'oviposition artificiels (feuilles de *Typha*) ont été pris au laboratoire et les parties contenant les œufs ont été placées dans des récipients rectangulaires (10 x 5 x 3 cm³) remplis d'eau de robinet (ancienne : laissée au moins 48h avant utilisation). On a enregistré une température de l'air au laboratoire avec un thermomètre électronique à 0.1°C près trois fois par jour (à 09:00, 14:00 et 20:00) durant toute l'expérience. L'eau a été remplacée trois fois par semaine pour éviter la croissance des algues. L'éclosion des œufs était vérifiée chaque jour. Après l'éclosion les larves ont été placées dans d'autres récipients, comptées et retournées à leur site d'origine.

3.3.2. Collection d'exuvies

Les visites sur terrain ont commencé en mi-avril 2012 et ont pris fin lorsqu'aucune exuvie n'a été observée pendant plusieurs visites consécutives (7 visites). Du 25 Avril jusqu'au 28 Juillet, les visites ont été réalisées quotidiennement, mais chaque trois jours par la suite. Trois sections de 20 m de la berge ont été sélectionnées et échantillonnées à la fin de l'après-midi (16:00 – 17:00). Toutes les exuvies se trouvant dans les trois sections ont été récoltées après chaque visite. Le piétinement des berges était réduit en utilisant le même chemin à chaque fois. Les exuvies récoltées ont été prises au laboratoire pour l'identification du sexe et les mensurations. La longueur du corps et la largeur de la tête ont été mesurées avec un pied à coulisse à une précision de 0.01 mm. L'EM50, le temps nécessaire pour que la moitié de la population larvaire émerge, a été estimé pour les deux sexes. Le sexe ratio à l'émergence était aussi calculé comme le pourcentage de femelle par rapport au total des exuvies collectées.

3.3.3. Collecte de larves

De Décembre 2011 à Juillet 2012, les larves ont été collectées mensuellement à la dernière semaine du mois avec un filet troubleau de 0.5 mm de maille sur trois différentes sections de 2 x 1 m² qui sont éloignées l'une de l'autre de 20 m. Les larves collectées ont été mises dans de l'éthanol à 70% et puis mesurées au laboratoire (longueur du corps sans les lamelles caudales et la largeur de la tête) avec un pied à coulins avec une précision de 0.01 mm. Seulement les cinq derniers stades larvaires ont été pris en considération dans l'analyse du développement larvaire. Ces stades larvaires ont été déterminés grâce à la largeur de la tête, le nombre de segments couvert par les fourreaux alaires et le pronotum. Par la suite, le stade larvaire F-0 indique le dernier, F-1 indique l'avant dernier etc.

3.3.4. Période de vol et longévité

Durant les visites sur terrain de 2012, la date d'observation du premier individu adulte et celle du premier couple ont été enregistrées pour déterminer le début de la saison de vol et la saison de reproduction. Pour déterminer le pattern d'abondance durant la saison de vol, des estimations du nombre d'individus ont été faite régulièrement. Etant donné que la période de vol de l'espèce est longue (de Mai jusqu'à Octobre, Djikstra & Lewington, 2007), l'échantillonnage des adultes a été fait deux fois par mois (dans la deuxième et dernière semaine du mois). Le nombre de mâles et femelles ont été estimé le long d'un transect de 200 m de cours d'eau. Le comptage a été fait seulement dans de bonnes conditions climatiques.

Pour estimer la durée de maturation et la longévité des adultes, un total de 942 adultes a été individuellement marqué avec un marqueur permanent sur l'aile postérieure avec un code alphanumérique et recapturé d'une manière quotidienne. Puisque l'âge des individus a été estimé, la longévité été calculer en additionnant l'âge de la première capture avec le nombre de jour entre la première capture et la dernière recapture. Un échantillon de ténéales a été marqué pour déterminer la période de maturation. Cette dernière était estimée comme le nombre de jours entre le marquage et la première reproduction. Vu que cette procédure a été faite sur plusieurs individus, la période de maturation minimale a été prise comme une mesure de maturation sexuelle. Le choix de la période minimale au lieu de la période moyenne a été pris car des individus qui prennent une longue période de maturation pourraient avoir reproduit en dehors du site d'étude.

3.3.5. Analyses statistiques

Toutes les analyses ont été faites avec le logiciel R 3.0.1 (R Core Development Team, 2014). Un teste de Chi² a été réalisé pour voir si la fréquence de distribution des cinq stades larvaires change durant l'hiver (Décembre à Février) et pour déterminer si le sexe ratio à l'émergence est à l'équilibre (1 : 1). Des tests de Mann-Whitney-Wilcoxon ont été faits pour voir s'il y a une différence significative entre la longueur du corps des mâles et des femelles. Pour déterminer s'il y a un pattern saisonnier de la taille des individus, une régression multiple a été réalisé avec la longueur du corps comme la variable dépendent et la saison et le sexe comme une variable indépendante. Les valeurs présentées dans les résultats représentent la moyenne \pm écart type.

3.4. Comportement reproductive et sénescence

3.4.1. Comportement reproductive

Puisque les individus de la population de Boumahra ont été marqués, le suivie du comportement a été réalisé seulement sur des individus marqués. Entre le 03 Mai et le 16 Juin 2012, les individus matures marqués ont été suivis dans 3 patches terrestres (10 x 5 m) au bord du cours d'eau (considérés comme sites d'alimentation) pour suivre la formation de couple dans l'habitat terrestre entre 09 :00 et 10 :30. De 10:30 jusqu'à 16:00, l'épisode de reproduction des individus marqués a était suivit. La durée de copulation et de repos post-copulatoire a été enregistrée à la seconde près. Dans plusieurs espèces de demoiselles, particulièrement de *Platycnemis*, un comportement de refus de la femelle consiste à soulever l'abdomen pour éviter que le mâle saisisse la femelle sans son consentement (Gorb, 1992). Pour comprendre la variabilité dans l'angle auquel l'abdomen est soulevé, l'effet de la persistance du mâle (le nombre de tentative qu'un mâle essaye de saisir la femelle par son thorax) a été quantifié et l'angle de soulèvement de l'abdomen de la femelle a été enregistré avec une précision de 15° (e.g. 45°, 60°, 75°...).

Dans le site d'étude, l'espèce réalise son oviposition dans quatre substrats : feuilles de *Typha angustifolia*, tiges d'*Apium nodiflorum*, racines d'arbres submergées et brindilles. Dans le but de tester s'il y a une préférence entre les substrats d'oviposition, l'abondance des substrats potentiels dans une surface de 2 x 2 m a été manipulée et le nombre de minutes passées sur chaque substrat

a été enregistré. Premièrement, entre le 25 et le 26 Mai, tous les substrats ont été enlevés et une abondance similaire (en termes de surface) a été fournie (25% de couverture pour chaque substrat). Puisque l'espèce pont fréquemment sur les feuilles de *T. angustifolia*, une autre expérience a été réalisée entre le 27 et le 28 Mai où l'abondance de ce substrat a été réduite à 10 % et celle des autres substrats à 30% dans le but de voir si l'espèce préfère les feuilles de *T. angustifolia* indépendamment de leur abondance.

3.4.2. Sénescence des femelles

Pour étudier la sénescence, il faut une bonne estimation de l'âge des individus vivant dans leur habitat naturel. En utilisant la technique de CMR sur un échantillon de femelles immatures (40 individus), le changement de coloration à travers l'âge a été suivi en prenant des photos chronologiques pour déterminer les caractères morphologiques clés qui aident à estimer l'âge des individus. Après une analyse des photos, quatre classes d'âge ont été déterminées (A, B, C et D). L'effet de l'âge a été investigué sur la taille de ponte et le taux d'oviposition. Pour estimer la taille de ponte pour chaque classe d'âge, un échantillon de chaque classe d'âge a été collecté sur terrain puis mis dans de l'éthanol (70%). Ces individus ont été déplacés au laboratoire pour être disséqués puis le nombre d'œufs a été estimé avec une loupe binoculaire. Le taux d'oviposition (la vitesse à laquelle la femelle pond ses œufs) a été estimé en suivant l'oviposition (sur des feuilles de *T. angustifolia* mises dans le site de ponte) de certaines femelles de différentes classes d'âge durant 10 minutes et en comptant le nombre d'œufs pondus. Ensuite, le taux d'oviposition est calculé en divisant le nombre d'œufs par la durée d'oviposition.

3.4.3. Analyses statistiques

Les analyses ont été réalisées avec le logiciel R 3.1.2 (R Development Core Team, 2014). Pour tester la relation entre la persistance du mâle et l'angle de soulèvement de l'abdomen de la femelle (comportement de refus), une régression beta à effet mixte a été réalisée grâce au package de R *hglm* (Rönnegård et al., 2010), où l'angle est la variable dépendante, la persistance du mâle est la variable indépendante et l'identifiant des femelles est l'effet aléatoire. Le teste χ^2 a été réalisé pour tester si le temps consacré à l'oviposition sur les différents substrats était égale quand : (1) la disponibilité des substrats est égale (fréquence de 0.25 pour chaque substrat) et (2) en biaisant les fréquences des substrats (*T. angustifolia* = 0.1, *A. nodifolium* = 0.3, radicelle d'arbre = 0.3, et brindilles = 0.3). Pour voir si la taille de ponte et le taux d'oviposition diffère entre les classes

d'âge, des tests Kruskal–Wallis suivis par des tests Nemenyi post-hoc ont été réalisés. Les valeurs présentées dans les résultats de cette section représentent la moyenne \pm écart-type.

3.5. Estimations des paramètres démographiques

5.1. Capture-marquage-recapture

Un transect de 100 m où la reproduction de *P. subdilatata* est commune a été choisi. La technique de CMR a été réalisée quotidiennement entre 06 Mai et 16 Juin 2012 (voir partie 4) au niveau de trois patches terrestres (Figure 3.2). Ici, l'effet de la dispersion d'un patch à un autre sur la survie et succès de reproduction (le nombre de fois qu'un individu se reproduit durant sa vie) est investigué. Le code, le sexe, le patch occupé et l'état reproducteur (seule ou en couple) ont été enregistrés durant le marquage et les recaptures. Les individus ont été divisés en deux catégories : disperseur (ceux qui ont été enregistré dans différents patches durant leur vie) et résident (ceux qui sont restés dans le même patch dans toutes les occasions de recaptures).

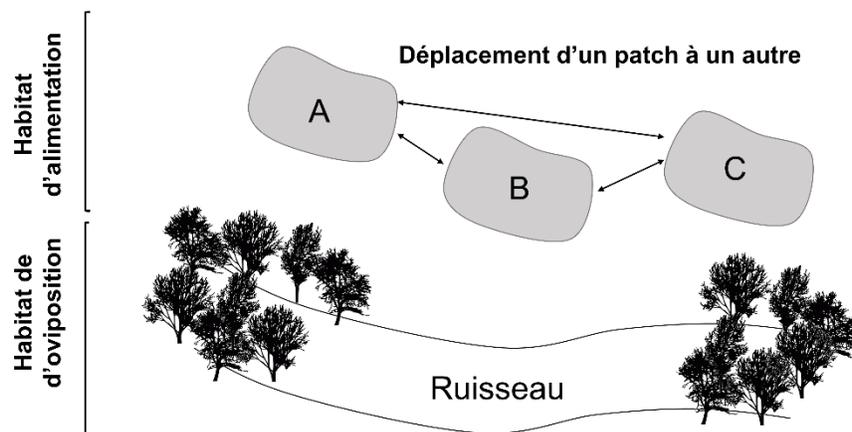


Figure 3.2. Site d'étude de Boumahra, bassin versant de la Seybouse. Les trois patches d'alimentation (A, B et C) sont des pelouses déconnectés par des surfaces dépourvues de plantes. Ces patches sont interconnectés avec des déplacements des individus. L'habitat aquatique est naturellement limité par l'ombre des roseaux denses et arbres, contrairement à l'habitat terrestre (site d'alimentation) qui est ouvert.

3.5.2. Modélisation

Le modèle Cormack-Jolly-Seber (CJS) a été utilisé pour estimer les probabilités de survie (Φ) et de recapture (p). La survie est la probabilité de survivre d'une occasion i à $i+1$; tandis que la recapture est la probabilité de rencontrer un individu à condition d'être en vie et dans l'échantillon. Une matrice de présence-absence a été conçue en utilisant une série binaire de '0' et '1' qui représentent 'non-détection' et 'détection', respectivement. Par exemple, une série de recapture de '1011' veut dire que l'individu a été marqué et relâché au jour 1, pas recapturé au jour 2 et recapturé au jour 3 et 4.

Les analyses de CMR ont été faites avec le package R RMark (Laake, 2013). Tout d'abord, les tests du *goodness of fit* (Test2, Test3, et le total des tests) du modèle CJS ont été réalisés pour voir si les hypothèses du modèle sont remplies. Ces tests vérifient si tous les individus ont la même chance d'être recapturés (Test2), et s'ils ont la même probabilité de survivre (Test3) à n'importe quelle occasion (Choquet et al., 2009). Puis, une liste de modèles pour Φ et p a été établie en introduisant différents facteurs (temps, température moyenne de l'aire, sexe et état de dispersion) et en augmentant la complexité du modèle. Premièrement, Φ est fixée comme constante, p varie en fonction de différents facteurs (temps, température moyenne de l'aire, sexe ; avec différentes combinaisons et interactions) et le meilleur modèle pour p est sélectionné en fonction de l'AIC (Akaike Information Criterion) le plus bas. La même procédure est répétée en fixant p à son meilleur modèle, variant Φ en fonction de différents facteurs (temps, sexe et état de dispersion ; avec différentes combinaisons et interactions) et le meilleur modèle pour Φ est sélectionné en fonction de l'AIC le plus bas.

3.5.3. Succès de reproduction

Dans cette étude, le succès de reproduction est estimé en quantifiant le nombre de fois qu'un individu se reproduit (suit d'une oviposition) durant sa vie. Donc, le nombre de reproductions des mâles et femelles marqués était enregistré. Ce nombre de reproduction a été converti en nombre d'œufs en le multipliant par la taille de ponte de chaque classe d'âge de la femelle. Par exemple, si un mâle se reproduit avec deux femelles durant sa vie, une de classe d'âge A et une de classe d'âge C, le succès de reproduction est égale à la somme du nombre d'œufs moyen de la classe d'âge A et C (voir résultat). Il est raisonnable de suggérer qu'un couple ne pond qu'une seule fois

par jour car c'est ce qui a été observé dans cette étude et dans d'autres études sur d'autres zygoptères (Bennett & Mill, 1995). Donc, l'estimation du succès de reproduction est assez précise.

3.5.4. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été faites avec R 3.1.2 (R Development Core Team, 2014). Pour tester si l'âge, le sexe et le statut de dispersion influencent le succès de reproduction, un modèle généralisé Poisson a été effectué en mettant le nombre de reproduction autant que variable dépendante et l'âge, le sexe et le statut de dispersion autant que variables indépendantes. Les valeurs présentées dans cette partie représentent la moyenne \pm écart-type.

Résultats

La partie 3 et 4 ont été publiées dans la revue *International Journal of Odonatology*.

Partie 3

Khelifa, R., Guebailia, A., Mahdjoub, H., Aouaouche, M. S., & Houhamdi, M. (2015). Aspects of life history of *Platycnemis subdilatata* (Zygoptera: Platycnemididae) in Northeast Algeria. *International Journal of Odonatology*, 18(4), 317-327.

Partie 4

Khelifa, R., Mahdjoub, H., Aouaouche, M. S., & Houhamdi, M. (2016). Reproductive behaviour of a North African endemic damselfly, *Platycnemis subdilatata* (Odonata: Platycnemididae) and probable senescence effects. *International Journal of Odonatology*, 19(3), 157-167.

4.1. Distribution et abondance

4.1.1. Occupation spatiale du bassin versant

Pour déterminer la distribution de *Platycnemis subdilatata* dans le bassin versant de la Seybouse, des données collectées durant la dernière décennie (2007-2016) ont été utilisées (Khelifa et al., 2016). Un total de 29 stations a été occupé par l'espèce, ayant des altitudes qui varient de 9 à 936 m. L'espèce a montré des signes de reproduction dans toutes les stations, notamment la copulation, l'oviposition (Figure 4.1.1) et l'émergence d'individus. Ceci montre que l'espèce est très répandue dans le bassin versant. Les habitats occupés sont exclusivement des milieux lotiques tels que les rivières et les ruisseaux. Les stations où l'espèce a été observées se situent principalement du côté de oued Seybouse (N = 18 stations) et le reste est du côté des deux principaux affluents : Cherf (N = 7 stations) et Bouhamdane (N = 5 stations). Les stations au niveau de la Seybouse ont une moyenne altitude de 158.05 ± 80.07 m (9-304 m, N = 18), celles au niveau d'oued Cherf ont une moyenne de 595.85 ± 232.27 m (286-936 m, N = 7) et celles au niveau d'oued Bouhamdane ont une moyenne de 541 ± 265.95 m (257-887 m, N = 5).



Figure 4.1.1. Oviposition de *Platycnemis subdilatata*.

Tableau 4.1.1. Occurrence d'adulte et de reproduction de *Platycnemis subdilatata* dans le bassin versant de la Seybouse.

Code	Site	Occurrence d'adulte	Occurrence de reproduction
1	Oued Trouche	-	-
2	Oued Lahmimine	-	-
3	Oued Settara	+	+
4	Oued Zenati	+	+
5	Cheniour	+	+
6	Ain Makhlouf	+	+
7	Oued Zenati 2	+	+
8	Ain Hessainia	+	+
9	Hammam D	+	+
10	Medjez Amar Cherf	+	+
11	Medjez Amar Seybouse	+	+
12	Medjez Amar Bouhamdane	+	+
13	Salah Salah	+	+
14	Salah Salah 2	+	+
15	El Fedjoudj G	+	+
16	El Fedjoudj P	+	+
17	El Fedjoudj H	+	+
18	El Fedjoudj K	+	+
19	Old Bridge	+	+
20	El Fedjoudj E	+	+
21	El Fedjoudj S	+	+
22	El Fedjoudj Pont	+	+
25	Boumahra	+	+
23	Heliopolis Pont	+	+
24	Boumahra Pont	+	+
26	Halia	-	-
27	Boucheggouf Maleh	+	+
28	Fragha	+	+
29	Fragha 2	-	-
30	Boukamouza	+	+
31	Dréan	+	+
32	Chihani	+	+
33	Ahmed	+	+
34	Sidi Salem	-	-

4.1.2. Estimation d'abondance de l'espèce

Pour estimer l'abondance de l'espèce dans la station de Boumahra (code 25 dans le Tableau 4.1.1), des marquages et des recaptures quotidiens ont été fait, puis une sélection de modèles POPAN de CMR a été réalisée en suivant la procédure décrite dans la section 3.1.2 (matériel et méthodes) et simplifiée dans le Tableau 4.1.2. Le Tableau 4.1.3 montre les résultats de la sélection des modèles POPAN pour l'estimation de l'abondance.

Le meilleur modèle était $\Phi(.) p(\text{time}) \text{pent}(\sim\text{time} + \text{sexe}) N(.)$ ce qui veut dire que la survie et l'abondance sont constantes, la probabilité de recapture est dépendante des jours de la saison (occasions) et la probabilité d'entrée varie avec les jours de la saison et le sexe. En utilisant ce modèle pour estimer la taille de la population, une abondance de 1741.5 individus (95% IC : 1624.1 – 1858.8) a été trouvée, soit 878.0 femelles (95% IC : 819.3 – 936.6) et 863.5 mâles (95% IC : 804.8 – 922.2).

Pour estimer la taille de la population du bassin versant de la Seybouse, une extrapolation consistant à multiplier l'abondance estimée par le model POPAN par le nombre de stations où l'espèce est reproductrice (N = 29). Ceci a donné une estimation de 50504 individus adultes, ce qui correspond à la population minimale pour tout le bassin versant.

Tableau 4.1.2. Approche de sélection de modèles POPAN utilisée pour l'estimation de l'abondance de *Platycnemis subdilata*. Φ : la probabilité de survie, p : la probabilité de recapture, pent : la probabilité d'entrée et N : abondance. Le point (.) indique que le paramètre est constant, time : temps et sex : sexe.

Série	Modèle	Φ	p	pent	N
1	1
	2	.	time	time	.
	3	time	time	time	.
2	4	.	time	time	.
	5	sex	time	time	.
3	4	.	time	time	.
	6	.	time + sex	time	.
	7	.	time	time + sex	.
	8	.	time + sex	time + sex	.
	9	.	time * sex	time	.
	10	.	time	time * sex	.
	11	.	time * sex	time * sex	.
4	7	.	time	time + sex	.
	13	.	time	time + sex	sex

Tableau 4.1.3. Résultat de la sélection des modèles POPAN pour l'estimation de l'abondance de *Platycnemis subdilatata*. Npar : nombre de paramètres ; AICc : critère d'information d'Akaike corrigé. Les modèles en gras sont considérés comme meilleur de la série. Noter que le modèle ayant le AICc le plus bas a été choisis, mais lorsque plus d'un modèle possède un $\Delta AICc$ inférieur à 2, le modèle ayant le moins de paramètres est sélectionné. Le point (.) indique que le paramètre est constant, time : temps et sex : sexe.

Série	Modèle	npar	AICc	$\Delta AICc$	Déviante
1	<i>Phi(.) p(~time) pent(~time)N(.)</i>	63	6682.387	0.000	-2659.606
	<i>Phi(~time) p(~time) pent(~time)N(.)</i>	94	6695.748	13.360	-2714.031
	<i>Phi(.) p(.) pent(.)N(.)</i>	4	7310.621	628.233	-1908.784
2	<i>Phi(.) p(~time) pent(~time)N(.)</i>	63	6682.387	0.000	-2659.606
	<i>Phi(~sex) p(~time) pent(~time)N(.)</i>	64	6683.193	0.805	-2660.949
3	<i>Phi(.) p(~time + sex) pent(~time + sex) N(.)</i>	63	6669.620	0.000	-2672.373
	<i>Phi(.) p(~time) pent(~time + sex) N(.)</i>	63	6669.847	0.227	-2672.146
	<i>Phi(.) p(~time) pent(~time) N(.)</i>	63	6682.388	12.767	-2659.606
	<i>Phi(.) p(~time + sex) pent(~time) N(.)</i>	64	6684.452	14.831	-2659.691
	<i>Phi(.) p(~time + sex) pent(~time * sex) N(.)</i>	81	6688.073	18.453	-2692.984
	<i>Phi(.) p(~time * sex) pent(~time + sex) N(.)</i>	105	6700.791	31.170	-2733.632
	<i>Phi(.) p(~time * sex) pent(~time * sex) N(.)</i>	115	6701.004	31.383	-2756.101
4	<i>Phi(.) p(~time) pent(~time + sex) N(.)</i>	63	6669.846	0.000	-2672.147
	<i>Phi(.) p(~time) pent(~time + sex) N(~sex)</i>	64	6671.970	2.123	-2672.173

4.2. Description de l'exuvie de l'espèce

4.2.1. Exuvies étudiés

La description morphologique de l'exuvie de *P. subdilatata* qui suit est basée sur 20 individus (10 mâles et 10 femelles) collectées dans l'habitat naturel de l'espèce (Figure 4.1.2). La description concerne les traits morphologiques suivants : le corps, la tête (antennes et prementum), le thorax (fourreaux allaires et pattes) et l'abdomen (lamelles caudales). Une comparaison avec une espèce congénérique très répandue en Europe, *P. pennipes*, est présentée.



Figure 4.2.2. Ténérale et exuvies de *Platycnemis subdiatata* à Boumahra, Guelma. La flèche indique les deux exuvies de l'espèce.

4.2.2. Description d'exuvie de *P. subdilatata*

Corps : Majoritairement couvert de petites soies. Il est de couleur jaunâtre à brunâtre mais parfois sombre. Il est fin ayant une longueur total moyenne (en excluant les antennes et les lamelles caudales) de 11.87 ± 0.64 mm (N = 20 ; 12.03 ± 0.54 mm et 11.68 ± 0.72 mm pour les femelles et les mâles, respectivement). Les lamelles caudales sont relativement longues ayant un ratio abdomen:lamelles caudales de 2.4 :1.

Tête : la tête est plus large que longue (ratio = 1.94:1), relativement rectangulaire, avec une largeur moyenne de 3.42 ± 0.14 mm (N = 20 ; 3.47 ± 0.15 mm et 3.38 ± 0.12 mm pour la femelle

et le mâle, respectivement). Les lobes occipitaux sont protubérants et les limites occipitales sont largement concaves. Les yeux composés sont relativement larges et proéminentes. Les lobes post-oculaires sont angulaires. Les antennes ont 7 segments ; le premier étant le plus large, le second le plus long et le dernier le plus court. Le ratio de segment 2 : segment 1 est de 1.4 :1, le segment 5:segment 2 est de 1.9:1, segment 3 : segment 2 est de 0.9 :1 et segment 6 : segment 3 est de 1 : 2.4. L'articulation prementum-postmentum atteint le procoxae de la deuxième paire de pattes. La base du prementum est droite. Le prementum est aussi long ou légèrement plus long que large. Dans une vue latérale, la partie supérieur du pronotum est dirigé vers le bas formant un angle d'à peu près 45°. La limite distale du prementum (ligula) est fortement convexe avec de petites entailles peu profonde (mais absents dans la partie médiane) (Figure 4.2.3a). Les limites latérales sont droites et porte une ligne de 22 soies dentées. En vue ventrale, une rangé de quatre soies prementales médianes disposées en ligne (Figure 4.2.4a). Les lobes palpales ont trois longues soies et un crochet relativement long rougeâtre ou brunâtre. En vue dorsal, le prementum a une petite dépression près de l'articulation avec le postmentum.

Thorax : En vue dorsale, le pronotum est plus large à la base (ratio = 1.4-1.5:1). Les fourreaux alaires atteignent le 3/4^{ème} du quatrième segment abdominale. Le fémur est de forme sub-pyramidale et taché de deux bandes sombres (Figure 4.2.5). Le tibia est relativement aussi long que le fémur et la largeur de la tête (ratio \approx 1 :1).

Abdomen : Carina lateralis apparente (Figure 4.2.6a, 4.2.7a). Les segments 7 à 9 possèdent des épines latérales dont celles du 9^{ème} segment sont dirigée vers l'extérieur (ayant un angle de 25 à 30°) (Figure 4.2.6a, 4.2.7a). Les limites postérieures du 10^{ème} segment ayant une dépression médiane et une rangée d'épines rougeâtres (Figure 4.2.7a). Le génitalia primaire du mâle (valves) est droit, étroit, ayant une pointe rougeâtre, excédant le 9^{ème} segment abdominal et atteignant le 1/5 de la longueur du 10^{ème} segment (Figure 4.2.7a). L'ovipositeur possède deux petites épines rougeâtres (au niveau de la moitié du 10^{ème} segment) et excédant la limite postérieur du 10^{ème} segment (Figure 4.2.6a). Les lamelles caudales sont fines et lancéolées avec des petites soies éparses à leurs limites (Figure 4.2.8a, 4.2.9a). Elles ne possèdent pas de node mais possède un long filament à la pointe. Les lamelles latérales ne sont pas symétriques (Figure 4.2.8a) mais la lamelle médiane est assez symétrique (Figure 4.2.9a). En vue latérale, la base des lamelles latérales et médianes est étroite et la limite supérieur ne commence qu'à partir du 1/5 de la longueur totale de la lamelle (Figure 4.2.8a). Les lamelles latérales ont trois taches sombres disposées dans les

bordures. La trachée des lamelles latérales est aussi longue que la lamelle, mais celle de la lamelle médiane est plus petite. La bordure inférieure des lamelles est très épaisse.

4.2.3. Différences morphologiques de l'exuvie entre *P. subdilatata* et *P. pennipes*

La comparaison a été faite sur la base de 20 exuvies de *P. pennipes* (10 mâles et 10 femelles). Dans cette comparaison, seulement les traits qui présentent des différences importantes sont analysés. Des différences ont été observées au niveau de la taille, le prementum (Figure 4.2.3, 4.2.4), les épines abdominales (Figure 4.2.6, 4.2.7), l'ovipositeur des femelles (Figure 4.2.6), les valves des mâles (Figure 4.2.7) et les lamelles caudales (Figure 4.2.8, 4.2.9). La longueur du corps (14.56 ± 0.81 mm et 14.04 ± 0.60 mm pour femelle et mâle, respectivement) et la largeur de la tête (3.66 ± 0.08 mm et 3.53 ± 0.15 mm pour femelle et mâle, respectivement) étaient significativement plus grandes que celles de *P. subdilatata* (modèle linéaire simple : Tableau 4.2.1).

Tableau 4.2.1. Sommaire des résultats de l'analyse du modèle linéaire de comparaison des caractéristiques morphologiques entre *P. subdilatata* et *P. pennipes* et entre les deux sexes. R² est de 0.40 et 0.78 pour le modèle de la largeur de la tête et de la longueur du corps, respectivement.

		Estimation	Std. Error	t-value	P-value
Largeur de la tête	(Intercept)	3.65495	0.03573	102.302	< 0.0001
	Sexe[mâle]	-0.10789	0.04162	-2.592	0.0136
	Espèce[P.sub]	-0.17489	0.04162	-4.202	0.0001
Longueur du corps	(Intercept)	14.5232	0.1848	78.600	< 0.0001
	Sexe[mâle]	-0.4444	0.2174	-2.044	0.0486
	Espèce [P.sub]	-2.4474	0.2174	-11.256	< 0.0001

Le ratio de l'antennomère 2 : antennomère 5 est 3 :1. La limite distale du prementum ne possède pas d'incision médiane. Aucune depression dans le prementum près de l'articulation prementum-postmentum. Les épines abdominales latérales sont plus longues chez *P. pennipes*, et plus orientées vers l'extérieur. *P. pennipes* possède seulement une paire d'épines médianes à la base du 10^{ème} segment, mais elles sont plus longues et légèrement courbés. Les valves des mâles sont au niveau de la limite postérieur du 9^{ème} segment. Similairement, l'ovipositeur excède légèrement la limite postérieure du 10^{ème} segment. In *P. pennipes*, les lamelles caudales ont des soies plus longues. En vue latérale, la bordure supérieure des lamelles latérales et médianes commence à partir du début des lamelles chez *P. pennipes*, contrairement à *P. subdilatata*.

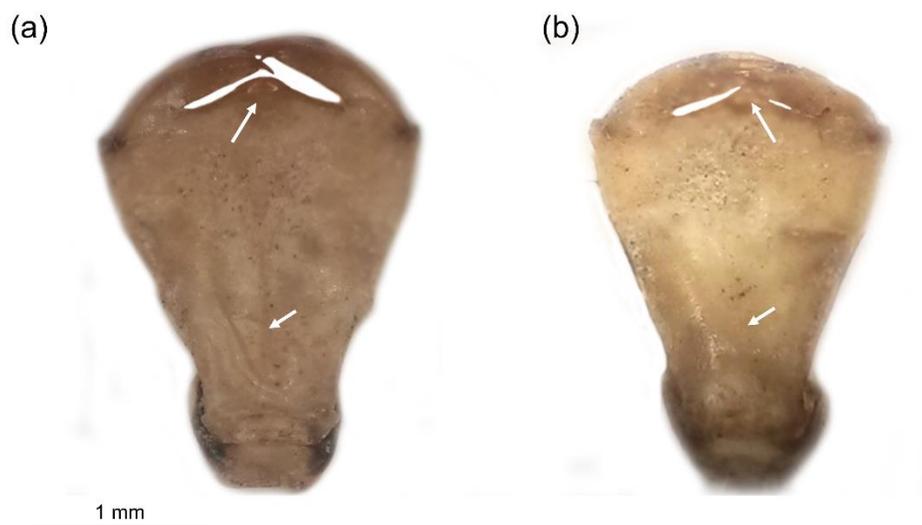


Figure 4.2.3. Vue dorsale du prémentum de (a) *Platycnemis subdilatata* et (b) *P. pennipes*. Les flèches indiquent les différences morphologiques majeures. 1. La ligula est assez arrondie avec une légère incision au milieu pour *P. subdilatata* mais elle est plus pointue et ne possède pas d'incision pour *P. pennipes*. 2. Une dépression assez profonde à la base du prémentum de *P. subdilatata* mais elle est absente chez *P. pennipes*.



Figure 4.2.4. Vue ventrale du prémentum de (a) *Platycnemis subdilatata* et (b) *P. pennipes*. Les flèches indiquent la différence morphologique majeure. Noter que les bords latéraux du prémentum sont couverts d'une rangée de soie en forme d'épine dans les deux espèces, mais, en direction des palpes, la taille de ces épines décroît chez *P. subdilatata* mais augmente chez *P. pennipes*.



Figure 4.2.5. Patte postérieure droite de *Platycnemis subdilatata*. Noter la forme sub-pyramidale du fémur (flèche).



Figure 4.2.6. Vue ventrale de la moitié inférieure de l'abdomen de la femelle de (a) *Platycnemis subdilatata* et (b) *P. pennipes*. Les flèches indiquent les différences morphologiques majeures. 1. Le 7^{ème} segment porte une épine visible pour *P. pennipes* mais pas pour *P. subdilatata*. 2. Epine de la petite valve de l'ovipositeur excède la moitié du 10^{ème} segment abdominale pour *P. subdilatata* mais atteint le 1/3 de la longueur du 10^{ème} segment abdominale pour *P. pennipes*. 3. La grande valve excède la limite terminale du 10^{ème} segment abdominale pour *P. subdilatata* mais pas pour *P. pennipes*.

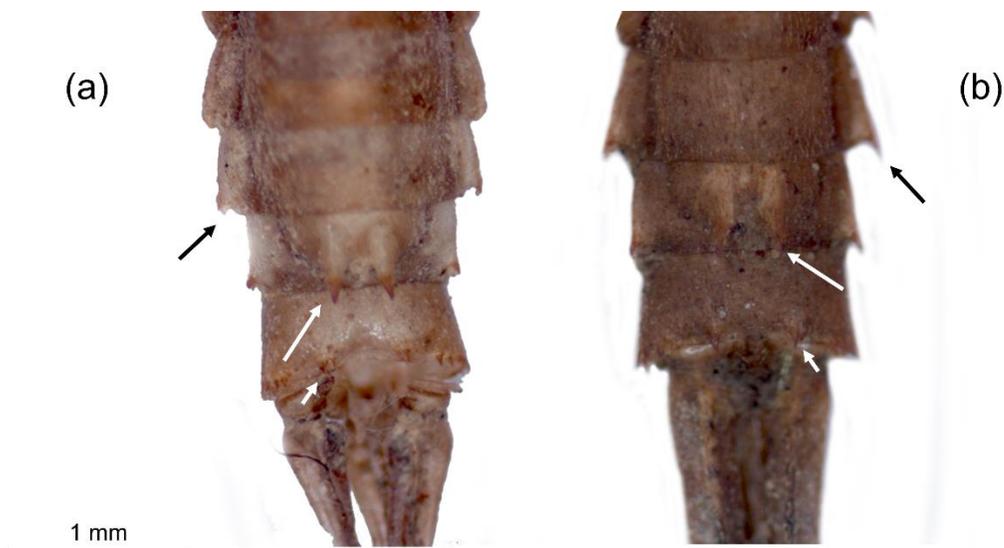


Figure 4.2.7. Vue ventrale de la partie basale de l'abdomen du mâle de (a) *Platycnemis subdilatata* et (b) *P. pennipes*. Les flèches indiquent les différences morphologiques majeures. 1. Les épines latérales sont plus longues et plus orientées vers l'extérieur chez *P. pennipes*. Les valves excèdent clairement la limite inférieure du 9^{ème} segment chez *P. subdilatata* mais elles sont presque au niveau de cette limite chez *P. pennipes*. La paire d'épines médiane du 10^{ème} segment sont plus grandes et un peu courbés chez *P. pennipes*.



Figure 4.2.8. Lamelle caudale latérale de (a) *Platycnemis subdilatata* et (b) *P. pennipes*. Les flèches indiquent la différence morphologique majeure.



Figure 4.2.9. Lamelle caudale médiane de (a) *Platycnemis subdilatata* et (b) *P. pennipes*. Les flèches indiquent la différence morphologique majeure.

4.3. Histoire de vie

4.3.1. Développement embryonique

Des œufs de *P. subdilatata* ont été collectés sur terrain pour les faire éclore au laboratoire. Les œufs ont été mis dans des conditions de lumière naturelle et de température de 27.08 ± 1.34 °C (Figure 4.3.1). Notre analyse du développement embryonnaire est basée sur 1059 œufs pondus par neuf femelles. L'infertilité des œufs a été enregistrée dans 154 œufs (14.5%), mais le reste des œufs non-éclos est dû à des causes inconnues. Le succès d'éclosion variait de 4.2% à 94.3% avec les femelles (Tableau 4.3.1). Seulement 517 œufs ont éclos ce qui donne un succès d'éclosion de 48.8%. Une variabilité de la durée du développement embryonnaire entre les œufs a été observée (Figure 4.3.2). Le minimum et maximum de la durée du développement embryonnaire était de 13 et 51 jours, respectivement. Cependant, la distribution temporelle des éclosions des œufs a montré une déviation positive ayant un pic aux 14^{ème} et 15^{ème} jours, les quelles forment 37.3% de toutes les œufs éclos. La durée dans laquelle 50% des œufs ont éclos était de 21 jours, soit 9 jours après l'éclosion du premier œuf.

Tableau 4.3.1. Echantillonnage des œufs et succès d'éclosion de *Platycnemis subdilatata* durant l'expérience de laboratoire.

Femelle	Date	Nombre d'œufs pondus	Nombre d'œufs éclos	Succès d'éclosion (%)
1	18/06/2012	72	61	84.7
2	18/06/2012	152	125	82.2
3	18/06/2012	98	29	29.6
4	20/06/2012	35	33	94.3
5	20/06/2012	151	33	21.9
6	22/06/2012	177	129	72.9
7	22/06/2012	137	61	44.5
8	22/06/2012	165	43	26.1
9	22/06/2012	72	3	4.2

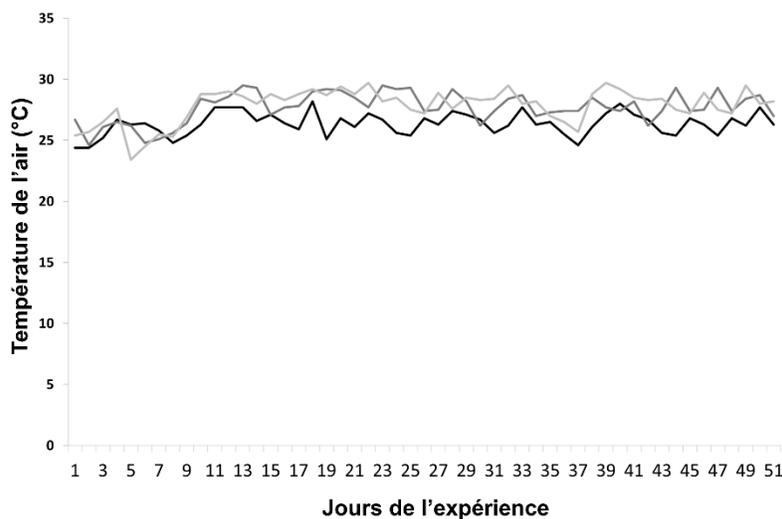


Figure 4.3.1. Température de l'air du laboratoire durant le suivi du développement embryonnaire. Les lignes en couleur noire, grise foncée et grise claire indiquent la température du matin (09:00), l'après-midi (14:00) et le soir (20:00).

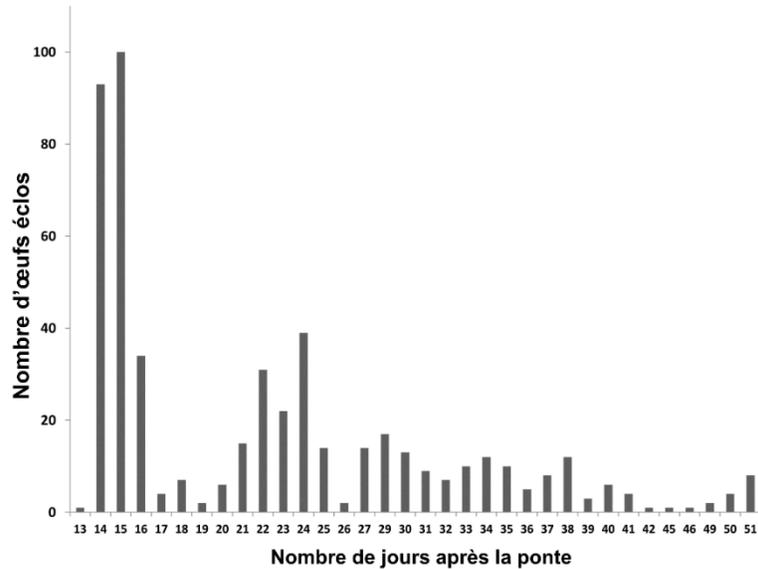


Figure 4.3.2. Pattern temporelle du développement embryonnaire de *Platycnemis subdilatata* sous des conditions de laboratoire.

4.3.2. Développement des larves

En se basant sur 148 larves de *P. subdilatata* collectées mensuellement de Décembre jusqu'à Juin 2012, le développement larvaire a été déterminé. La figure 4.3.3 présente la distribution des fréquences des cinq derniers stades larvaires. Cette fréquence a changé significativement durant l'hiver (Janvier-Février : Pearson's Chi-squared test: $\chi^2 = 64.12$, $df = 24$, $P < 0.0001$); une période durant laquelle les cinq derniers stades larvaires ont été collectés. De Décembre jusqu'à Février, le pourcentage de F-2 et F-3 représentait 71.4%, 58.3% et 52.3% pour les trois mois respectivement. La proportion de F-0 a augmentée de 0 en Décembre 19.0% en Février. Avant l'émergence (fin Avril), la population larvaire consistait de 2/3 de F-0 et 1/6 de F-1 et F-2. Aucune larve n'a été collectée en Juillet.

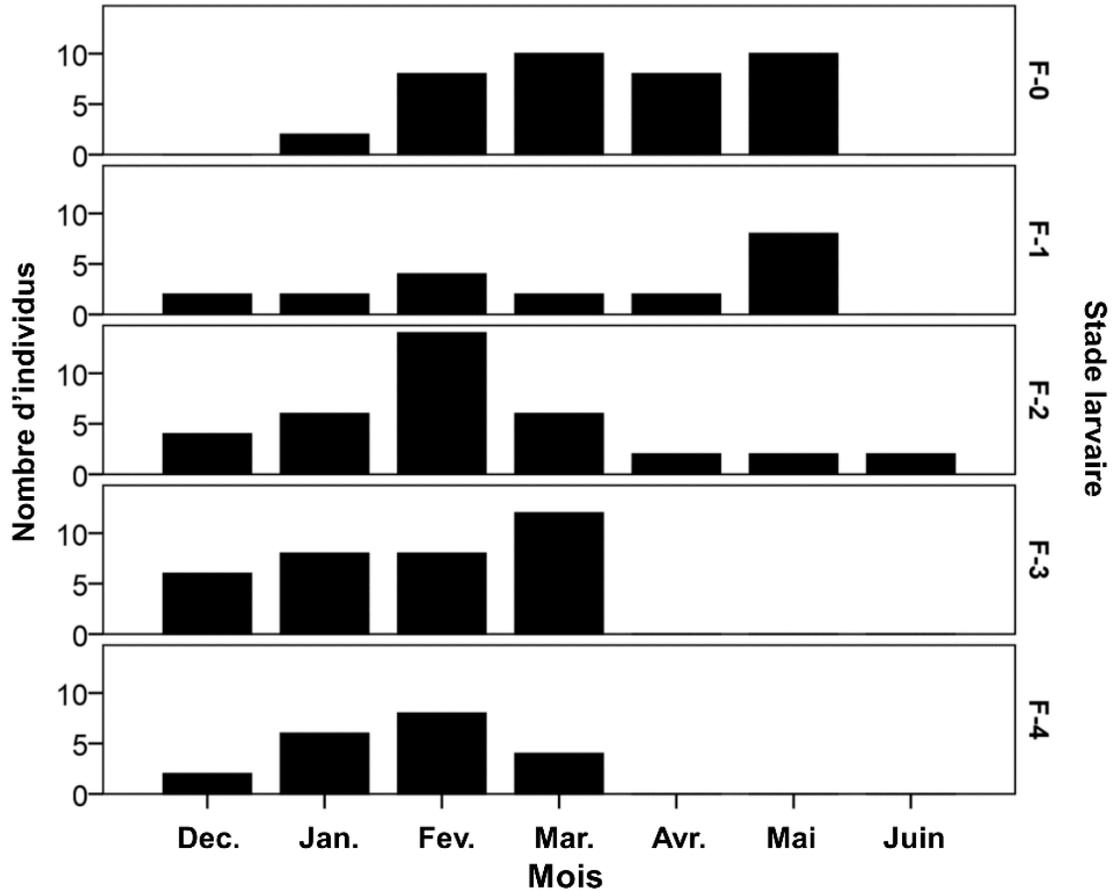


Figure 4.3.3. Distribution des fréquences des cinq derniers stades larvaires de *Platycnemis subdilatata*. F-0 : dernier stade larvaire. F-1 : avant dernier stade larvaire, etc.

4.1.3. Pattern temporelle d'émergence

Durant la saison d'émergence de l'espèce, un total de 460 exuvies a été collecté durant 122 jours d'émergence (Figure 4.3.4). La première et dernière exuvies ont été enregistrées au 08 Mai et 07 Août, respectivement. Le nombre d'exuvies a connu un pic en mi-Juin. EM50 était de 44 jours pour les deux sexes (Figure 4.3.5). Le sexe ratio était légèrement mais pas significativement biaisé vers les femelles (50.65%, $\chi^2 = 0.07$, $P = 0.77$). La longueur du corps des exuvies a été significativement plus grande pour les femelles (11.65 ± 0.82 mm) que les mâles (11.18 ± 0.92 mm) (Wilcoxon test: $P < 0.0001$). De plus, il y'avait un déclin de la longueur du corps des exuvies durant la saison d'émergence (Tableau 4.3.2, Figure 4.3.6), et la pente de la régression était similaire pour les deux sexes.

Tableau 4.3.2. Sommaire des résultats de la régression linéaire multiple de la longueur du corps de l'exuvie de *Platycnemis subdilatata* durant la saison d'émergence. $R^2 = 0.151$.

	Estimation	Erreur Std.	t value	P-value
Intercept	13.541	0.3061	44.232	< 0.0001
Julian date	-0.0108	0.0017	-6.286	< 0.0001
Sex[Mâle]	-0.476	0.0861	-5.536	< 0.0001



Figure 4.3.4. Emergence de *Platycnemis subdilatata* à Boumahra, Guelma.

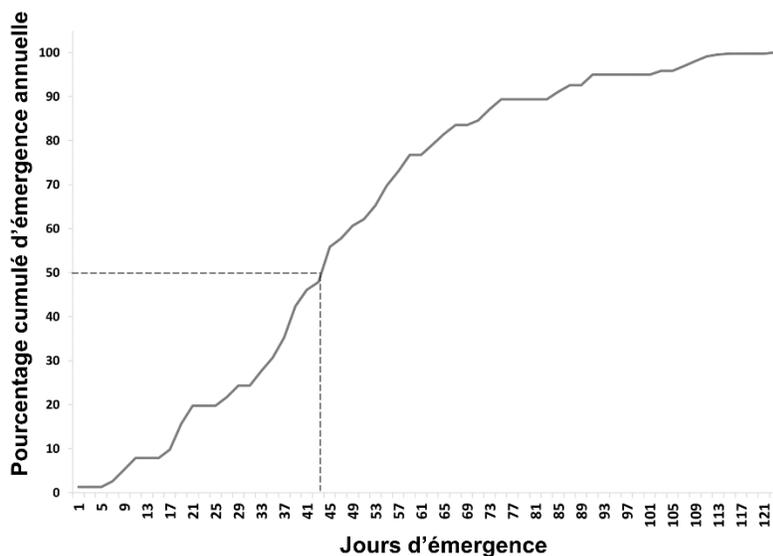


Figure 4.3.5. Pattern temporelle d'émergence de *Platycnemis subdilatata* dans le site d'étude. Les lignes hachurées indiquent le nombre de jours où 50% de la population a émergé.

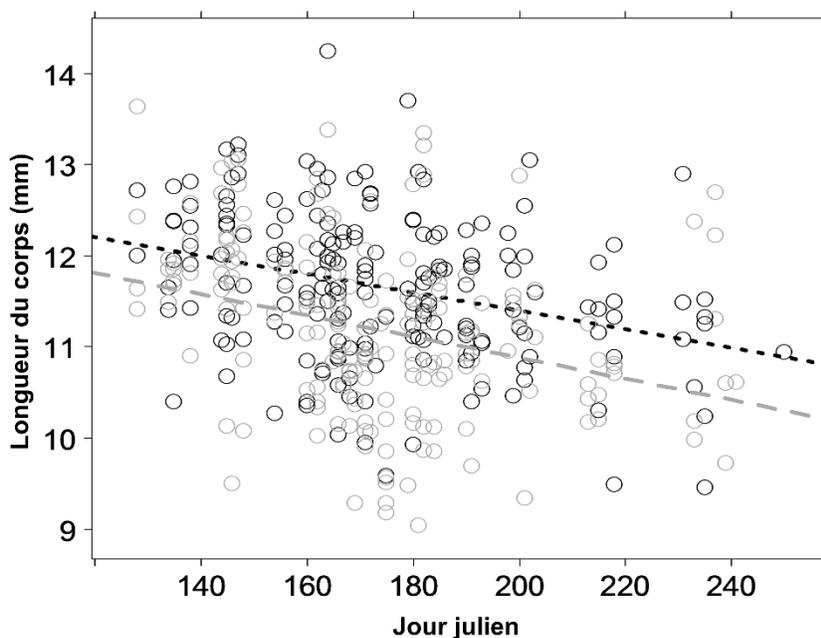


Figure 4.3.6. Pattern de la longueur du corps des exuvies de *Platycnemis subdilatata* dans le site d'étude. Les couleurs noir et grise représentent les femelles et les mâles, respectivement. Les lignes hachurées sont des lignes de régression.

4.1.4. Saison de vol, longévité et maturation

La saison de vol de *P. subdilatata* a duré 133 jours. Les premiers individus adultes ont été enregistrés le 4 Mai tandis que les derniers ont été observés le 14 Septembre. La Figure 4.3.7 présente un comptage bimensuel des imagos durant la saison de vol. Le nombre des imagos a connu un pic durant la première moitié de Juin. La saison de reproduction a commencé cinq jours après que le premier individu a été enregistré.

L'analyse de la longévité des adultes a été faite sur la base de données de CMR. Elle a montré qu'il n'avait pas de différence entre les mâles (7.85 ± 6.91 jours, $N = 462$) et femelles (7.66 ± 5.97 jours, $N = 480$) (Wilcoxon rank sum test: $W = 106010$, $P = 0.24$), soit une moyenne de 7.75 ± 6.45 jours ($N = 942$) pour l'espèce. La longévité maximale était cependant plus longue pour les mâles (48 jours) que les femelles (37 jours) maximum. En marquant des individus ténérales (émergé le jour même) et en enregistrant le jour où ils montrent des signes de reproduction, la période de maturation a été estimée. La période de maturation était de 6 jours pour les mâles et 7 jours pour les femelles.

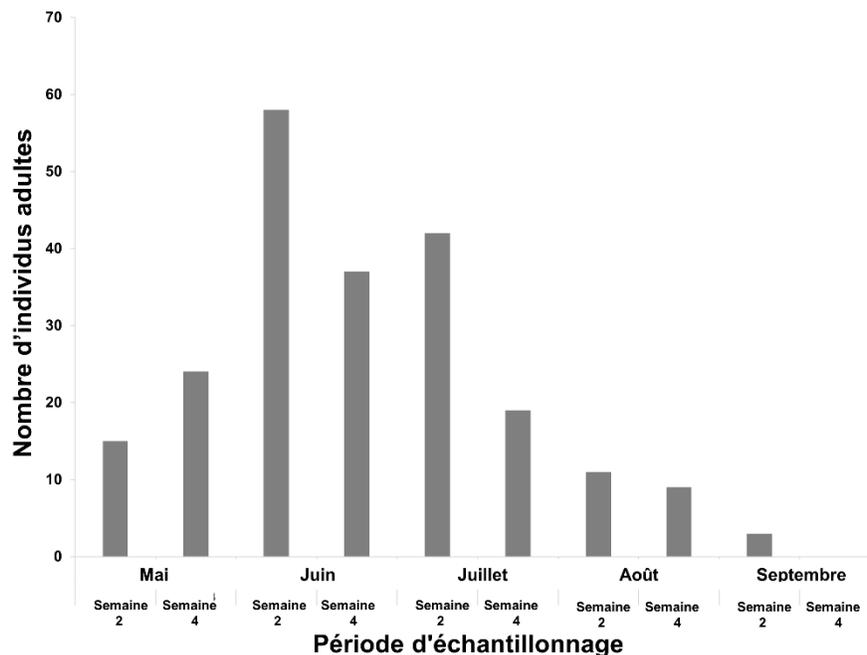


Figure 4.3.7. Comptage bimensuel des imagos de *Platycnemis subdilatata* dans le site d'étude. Le comptage a été réalisé durant la deuxième et quatrième semaine du mois.

4.4. Comportement de reproduction et sénescence

4.4.1. Comportement de reproduction

Les mâles matures ne défendaient pas de territoire contre des mâles rivaux. Plusieurs mâles ont été observés perchés sur le même support près des sites d'oviposition, ce qui est typique des espèces non-territoriales. La formation des paires a été réalisée de deux manières : (1) la manière commune (N = 34) était que les mâles attendaient près des sites de ponte et saisissaient les femelles dès qu'elle apparaît, (2) les mâles matures patrouillaient les habitats terrestres (sites d'alimentation) et saisissaient les femelles en dehors des sites de reproduction (N= 17). Dans le deuxième cas, dans 51 tentatives de capture de la femelle, seulement 17 (33.3%) ont été capable de procéder à l'accouplement.

Les femelles, perchées ou en vol, refusaient de s'accoupler avec les mâles lorsqu'elles ne sont pas prêtes. Lorsqu'elles sont perchées, elles soulevaient leur abdomen, répartissaient leur ailes et bougeaient leur pattes postérieures envers le mâle qui tentait de s'accoupler. L'angle à laquelle l'abdomen était soulevé avait une moyenne de $107.13^\circ \pm 40.35^\circ$ (N = 41; Figure 4.4.1). L'angle de soulèvement de l'abdomen était positivement corrélé avec la persistance du mâle (Tableau 4.4.1, Figure 4.4.1). En vol, la femelle refusait la copulation en volant stationnairement, soulevant les derniers segments abdominaux et étendant les pattes. Lorsque le mâle en vol se déplace dans un sens ou un autre, la femelle restait face-à-face avec lui en volant symétriquement.

Tableau 4.4.1. Sommaire des résultats du modèle de la régression beta à effets mixtes pour les effets de la persistance du mâle sur le comportement de refus de la femelle. La persistance des mâles a été quantifiée en enregistrant le nombre de fois qu'un mâle tente de prendre la femelle par le thorax.

	Estimation	Erreur Std.	t-value	P
(Intercept)	-1.29980	0.14753	-8.811	< 0.0001
Persistance	0.86952	0.03518	24.719	< 0.0001

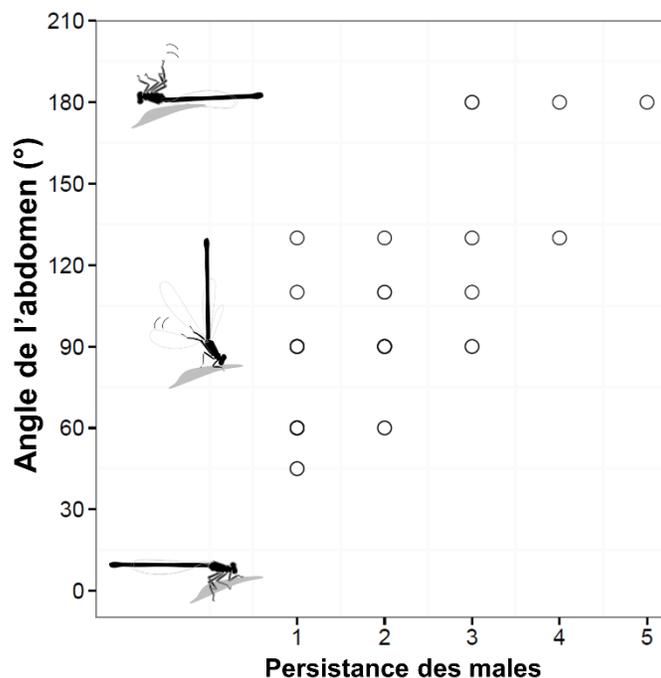


Figure 4.4.1. Relation entre la persistance du mâle et le soulèvement de l'abdomen Durant le refus de la femelle. Les trois logos de la femelle illustre l'angle 0° (en bas), 90° (milieu) et 180° (en haut). Sous une persistance intense du mâle la femelle se renverse complètement pour éviter le mâle.

Après la formation du pair, le cœur copulatoire se formait souvent près de l'eau, c.-à-d. les pairs qui se formaient loin de l'eau, s'approchaient de l'eau pour se copuler. La durée moyenne de copulation était de 13 min 58.2 s \pm 3 min 13.2 s (7 min 3 s – 16 min 17 s, N = 34). Après la copulation, les pairs de reproduction se reposaient une période moyenne de 59.88 \pm 17.58 s (33 – 107 s, N = 34) avant de pondre les œufs. L'oviposition en tandem se faisait généralement sur des substrats horizontaux. Le mâle restait attaché au thorax de la femelle en position droite (Figure 4.4.2). La période d'oviposition durait en moyenne 58 min 1.2 s \pm 9 min 34.2 s (43 – 74 min, N = 34).

Les substrats utilisés durant l'oviposition était des feuilles de *Typha angustifolia*, des tiges d'*Apium nodiflorum*, des racines d'arbres submergées et des brindilles. Aucune oviposition sous l'eau n'a été observée. En se basant sur 34 ovipositions complètes, les femelles prenaient plus de temps à pondre des œufs sur *T. angustifolia* (88.27%) (Figure 4.4.2) que tous les autres substrats. Dans 19 cas (44.18%), les femelles utilisaient *T. angustifolia* d'une manière exclusive. En faisant

une expérience sur terrain pour déterminer le choix du site de ponte, la disponibilité des quatre types de substrats a été premièrement mise (1) à égalité ce qui a montré une préférence de *T. angustifolia* ($\chi^2 = 873.74$, $df = 3$, $P < 0.0001$) et (2) en réduisant l'abondance de *T. angustifolia* ce qui a encore montré une préférence pour cette espèce de plante ($\chi^2 = 1381.57$, $df = 3$, $P < 0.0001$). Ceci révèle que *P. subdilatata* préfère de pondre ces œufs sur les feuilles de *T. angustifolia*.



Figure 4.4.2. Oviposition de *P. subdilatata* sur des feuilles de *Typha angustifolia*.

Les prédateurs des adultes de *P. subdilatata* observés durant cette étude étaient variés. Les grenouilles étaient probablement une source de mortalité importante des couples en oviposition car plusieurs cas de prédation ont été observés. De plus, des espèces d'odonates, et particulièrement *Gomphus lucasii* (Gomphidae : Anisoptera) et les femelles d'*Ischnura elegans* (Coenagrionidae : Zygoptera) ont été observés en train de prédater ou de manger des imagos.

Finalement, certains cas de prédation par deux espèces d'Asilidae (Diptera) ont été notés, dont l'une a été identifiée comme *Engelepogon brunnipes* (Figure 4.4.3).



Figure 4.4.3. Prédation d'un mâle de *Platycnemis subdilatata* par l'Asilidae *Engelepogon brunnipes*.

4.4.2. Estimation de l'âge de la femelle

La couleur du corps de la femelle de *P. subdilatata* change remarquablement durant sa vie adulte. En utilisant CMR sur 40 individus, le changement du pattern de coloration à travers l'âge a été suivi pour déterminer les caractères clés pour l'estimation de l'âge de la femelle sur terrain. Une succession de photos ont été prises sur les mêmes individus et l'évolution des couleurs a été suivi. Quatre classes d'âge ont été identifiées nommées A (N= 12), B (N=14), C (N= 9) et D (N= 6).

La variation temporelle des couleurs du thorax, pattes et la tête était similaire. Du stade ténérale jusqu'à la maturité (0-6 jours), la tête, le thorax et les pattes changent de la couleur jaune en orange. De 7 à 10 jours (classe d'âge A), l'abdomen est complètement jaune (Figure 4.4.4a). La classe d'âge B (11 - 14 jours) est un état intermédiaire entre la classe A et C et il est caractérisé

par deux lignes noires sub-médianes parallèles et fines (Figure 4.4.4b). De 11 à 18 jours (classe d'âge C), les lignes parallèles abdominales s'épaississent et forment une sorte de ligne large interrompue au milieu. Au-delà de 18 jours (classe d'âge D), la couleur jaunâtre devient brunâtre (Figure 4.4.4c).

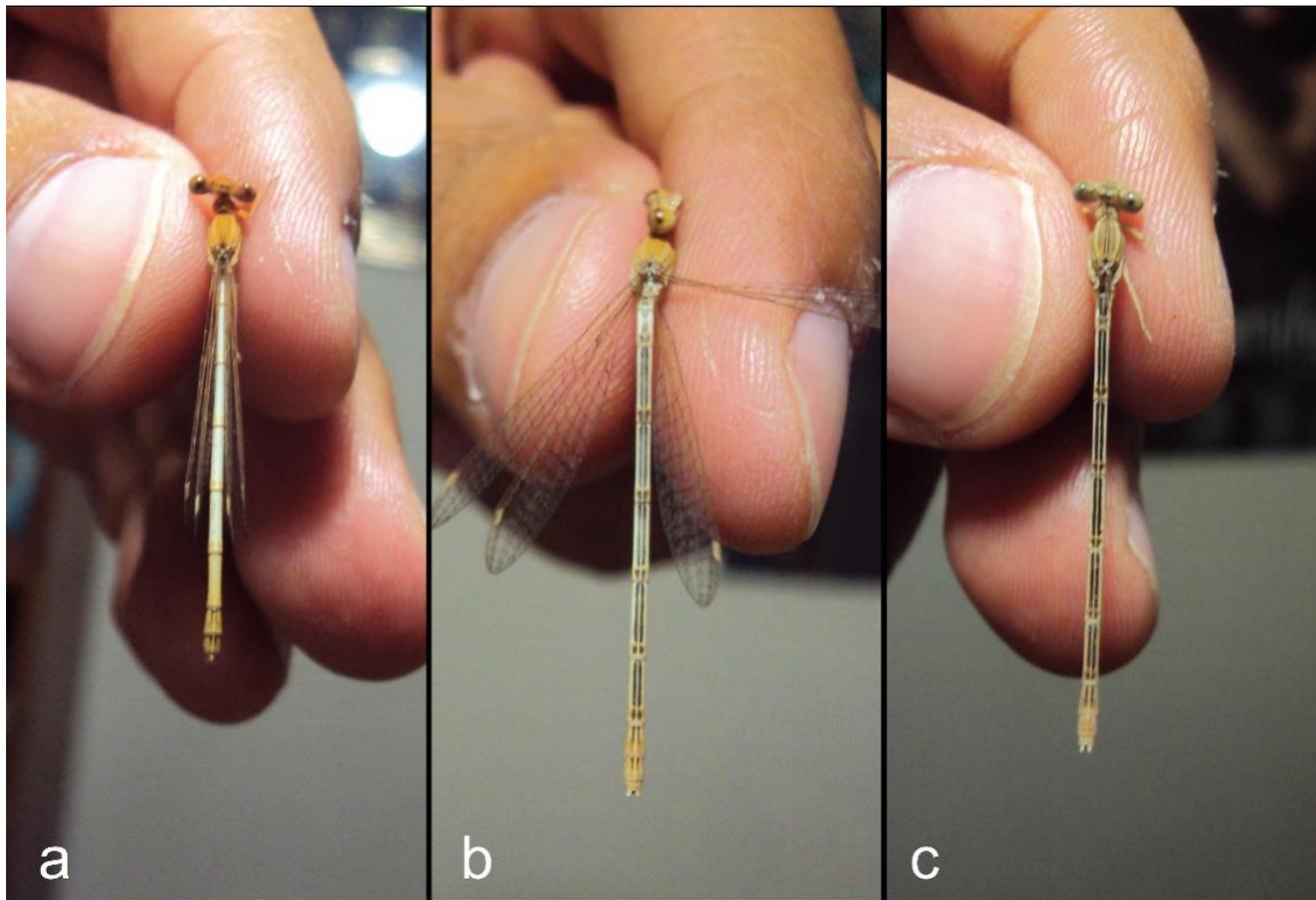


Figure 4.4.4. Changement chronologique de la coloration du corps de la femelle mature de *Platynemis subdilatata*. (a) classe d'âge A (7-10 jours) ; (b) classe d'âge C (15-18 jours), (c) classe d'âge D (19 jours et plus).

4.4.3. Effets de l'âge sur les paramètres de reproduction

Figure 4.4.5 montre l'oviposition de femelles de différentes classes d'âge. La taille de ponte a montré une différence significative entre les classes d'âge (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 32.18$, $df = 3$, $P < 0.0001$) (Tableau 4.1). La taille de ponte de la classe d'âge A, B, C et D est de 177.50 ± 30.76 œufs, 307.90 ± 24.79 œufs, 371.58 ± 33.00 œufs et 126.90 ± 28.08 œufs, respectivement. La taille

de ponte augmentait de la classe d'âge A à C par un facteur de 2.03 mais diminuait de la classe d'âge C à D par un facteur de 2.85 (Figure 4.4.6a). Le Tableau 4.4.2 montre tous les pairs de comparaison de taille de ponte entre les classes d'âge. Des différences significatives ont été enregistrées entre les classes d'âge A-C, B-D, et C-D.

Le taux d'oviposition d'œufs (nombre d'œufs pondus par minute) avait une moyenne de 4.66 ± 0.54 œufs min^{-1} ($N = 45$) mais il était significativement différent entre les classes d'âge ($\chi^2 = 28.044$, $df = 3$, $p < 0.0001$) (Figure 4.4.6b). Le taux d'oviposition des classes d'âge A, B, C et D était de 4.23 ± 0.77 œufs min^{-1} , 6.23 ± 0.64 œufs min^{-1} , 5.99 ± 0.89 œufs min^{-1} et 2.85 ± 0.68 œufs min^{-1} , respectivement. Donc, il a augmenté par un facteur de 1.47 de la classe d'âge A à C mais a diminué rapidement de la classe C à D. Il était différent entre les classes d'âge A-B, B-D et C-D (Tableau 4.2).



Figure 4.4.5. Oviposition d'un groupe de *Platycnemis subdilatata*. La femelle orange (marquée comme 297) est âgée de 8 jours, tandis que les femelles brunes (marquées comme 7 et 258) sont âgées de 24 et 30 jours.

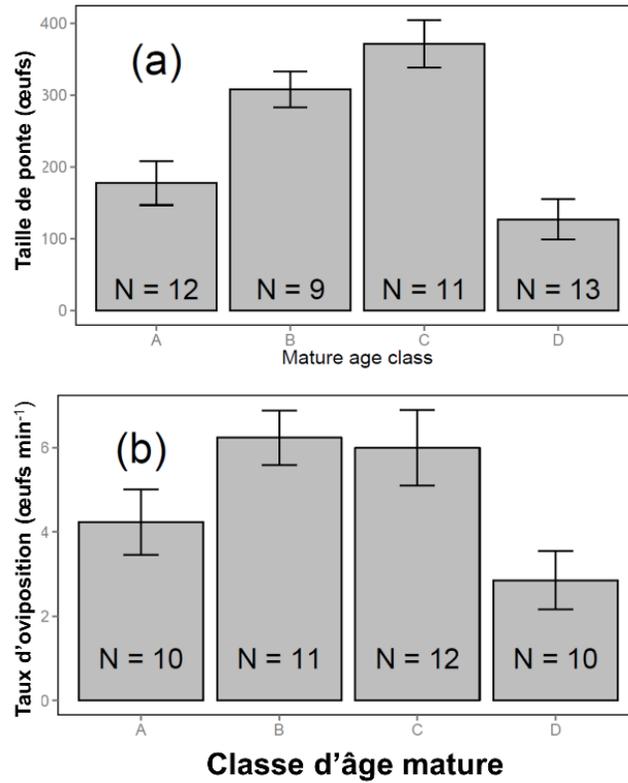


Figure 4.4.6. (a) Taille de ponte et (b) taux d'oviposition des quatre classes d'âge matures de la femelle de *Platycnemis subdilatata*. Les barres d'erreurs représentent des intervalles de confiance de 95%. De la classe d'âge A jusqu'à D, la taille de ponte moyenne est de 177.50 œufs, 307.90 œufs, 371.58 œufs et 126.90 œufs ; et le taux d'oviposition moyen est de 4.23 œufs min⁻¹, 6.23 min⁻¹, 5.99 œufs min⁻¹ et 2.85 œufs min⁻¹.

Tableau 4.4.2. Comparaison de la taille de ponte et du taux d'oviposition des quatre classes d'âge de *Platycnemis subdilatata*.

Variable	Classe d'âge	A	B	C
Taille de ponte	B	0.04		
	C	0.0002	0.42	
	D	0.67	0.001	<0.0001
Taux d'oviposition	B	0.02		
	C	0.05	0.97	
	D	0.33	<0.0001	<0.0001

4.5. Paramètres démographiques

4.5.1. Capture-marquage-recapture

Pour une bonne estimation des paramètres démographiques, il faut inclure les facteurs importants qui affectent les probabilités de recapture et de survie. Deux facteurs importants ont été investigués notamment l'âge et la dispersion des sites d'alimentation. Ici, l'hypothèse que l'âge et la dispersion influence sur la survie négativement est testée. Un total de 942 adultes (462 mâles et 480 femelles) a été marqué durant la saison de vol. Le pourcentage de recapture des individus était de 47.13% (48.48 % pour les mâles et 45.83 % pour les femelles) parmi lesquelles 46.4% ont été philopatrices à leur site d'alimentation et 53.6% ne l'étaient pas.

4.5.2. Probabilités de survie et de recapture

Afin de voir si la dispersion affecte la probabilité de survie des individus de *P. subdilatata*, il faut utiliser seulement les individus qui ont été recapturés au moins une fois durant leur vie parce qu'on ne possède pas de données de dispersion sur ceux qui n'ont pas été recapturés. Par conséquent, les analyses se basent sur un total de 444 individus (220 femelles et 224 mâles).

Les trois testes du goodness-of-fit n'ont pas été significatives (Tableau 4.5.1) ce qui montre que les données sont adéquates pour le modèle CJS.

Tableau 4.5.1. Résultats du goodness-of-fit du modèle Cormack–Jolly–Seber. Test2 vérifie l'égalité des chances de capture durant les différentes occasions. Test3 vérifie l'homogénéité de la survie à travers le temps. La non-signification de ces deux testes montrent que les hypothèses du modèle Cormack–Jolly–Seber sont approuvées. df : degré de liberté.

Sexe	Test	Chi ²	df	P
Mâle	TEST2	77.930	146	1
	TEST3	38.700	114	1
	Total	116.630	260	1
Femelle	TEST2	47.400	138	1
	TEST3	47.693	98	1
	Total	95.094	236	1

La procédure de sélection du meilleur modèle pour expliquer la probabilité de recapture (p) et de survie (Φ) consiste à (1) fixer Φ comme constante et varier p en fonction du temps, l'âge, le sexe, la température moyenne et en augmentant la complexité du modèle graduellement (incluant les interactions); (2) de fixer le meilleur modèle de p choisit en se basant sur le AICc et le nombre de paramètres et varier Φ en fonction du temps, l'âge et le sexe et les différentes combinaisons de ces facteurs (incluant les interactions).

Tableau 4.5.2 montre le meilleur modèle pour la probabilité de recapture. Le meilleur modèle de p inclut l'addition du temps et l'âge ($p \sim \text{time} + \text{Age}$; Tableau 4.5.2). p décroît exponentiellement avec l'âge mais il y a une différence assez considérable entre les occasions d'échantillonnage (jours) (Figure 4.5.1). De plus, la variance de p augmentait aussi avec l'âge et ceci est dû à la diminution de la taille de l'échantillon car le nombre d'individus vieux était faible.

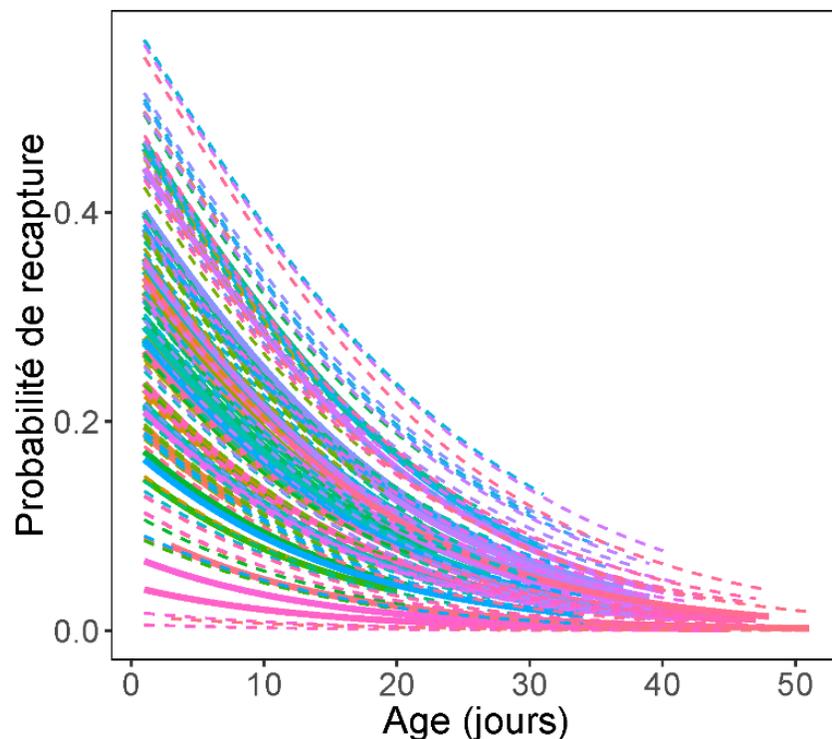


Figure 4.5.1. Relation de la probabilité de recapture avec l'âge et le temps. Les lignes continues représentent la moyenne et les lignes discontinues représentent 95% intervalles de confiance de chaque occasion. Les 53 différentes couleurs indiquent les 53 occasions.

Tableau 4.5.2. Résultats de la sélection des modèles de la probabilité de recapture. La probabilité de survie est constante mais la probabilité de recapture varie. Les meilleurs 10 modèles sont montrés et ordonnés par ordre croissant d'AICc. Le modèle 1 (en gras) a été choisi comme le meilleur modèle. Npar : nombre de paramètres ; AICc : critère d'information d'Akaike corrigé. Les modèles en gras sont considérés comme meilleur de la série. Noter que le choix a été fait en sélectionnant le modèle qui possède un $\Delta AICc$ inférieur à 2 et le moins de paramètres. time : temps, sex : sexe, Tmean : température moyenne.

Modèle	npar	AICc	$\Delta AICc$	Déviante
<i>Phi(.) p(~time + Age)</i>	45	6179.135	0.0000000	3962.365
<i>Phi(.) p(~Sex + Age + time)</i>	46	6179.449	0.3135775	3960.573
<i>Phi(.) p(~time * Age)</i>	87	6180.674	1.5393897	3873.367
<i>Phi(.) p(~time + Sex)</i>	45	6181.704	2.5686000	3964.934
<i>Phi(.) p(~time)</i>	44	6181.730	2.5948057	3967.063
<i>Phi(.) p(~time + Sex + Tmean)</i>	46	6183.809	4.6741775	3964.934
<i>Phi(.) p(~time + Tmean)</i>	45	6183.833	4.6980000	3967.063
<i>Phi(.) p(~Age + Tmean)</i>	4	6214.003	34.8682553	4081.556
<i>Phi(.) p(~Sex * Age + Sex * time)</i>	89	6214.315	35.1799550	3902.586
<i>Phi(.) p(~Sex + Age + Tmean)</i>	5	6214.373	35.2378417	4079.914

Le Tableau 4.5.3 montre le meilleur modèle pour la probabilité de survie (*Phi*). *Phi* est mieux expliquée par l'âge et le statut de dispersion. *Phi* a montré une régression logarithmique avec l'âge pour les individus résidents et disperseurs (Figure 4.5.2). Cependant, les individus disperseurs avait une probabilité de survie un peu plus élevée que les résidents (Figure 4.5.2), particulièrement durant les premières 20 jours de leur vie.

Tableau 4.5.3. Résultats de la sélection des modèles de la probabilité de survie. La probabilité de recapture est fixer à un modèle additive de temps et âge [$p \sim \text{time} + \text{Age}$] mais la probabilité de survie varie. Les modèles sont montrés et ordonnées par ordre croissant d'AICc. Npar : nombre de paramètres ; AICc : critère d'information d'Akaike corrigé. Les modèles en gras sont considérés comme meilleur de la série. Disp : dispersion, time : temps.

Modèle	npar	AICc	ΔAICc	Déviance
<i>Phi</i>(~Age + Disp) <i>p</i>(~time + Age)	48	5206.142	0.000000	4398.333
<i>Phi</i> (~Age) <i>p</i> (~time + Age)	46	5207.509	1.367209	4404.006
<i>Phi</i> (~Age + Disp + Sex) <i>p</i> (~time + Age)	49	5208.145	2.003705	4398.179
<i>Phi</i> (~Age + Sex) <i>p</i> (~time + Age)	47	5209.484	3.342704	4403.831
<i>Phi</i> (~Age * Sex + Disp) <i>p</i> (~time + Age)	50	5209.922	3.780528	4397.794
<i>Phi</i> (~Age * Disp) <i>p</i> (~time + Age)	50	5210.352	4.209928	4398.224
<i>Phi</i> (~Age * Sex) <i>p</i> (~time + Age)	48	5210.901	4.758800	4403.092
<i>Phi</i> (~Age * Disp + Sex) <i>p</i> (~time + Age)	51	5212.330	6.187776	4398.037
<i>Phi</i> (~Age + Disp * Sex) <i>p</i> (~time + Age)	51	5212.446	6.304576	4398.154

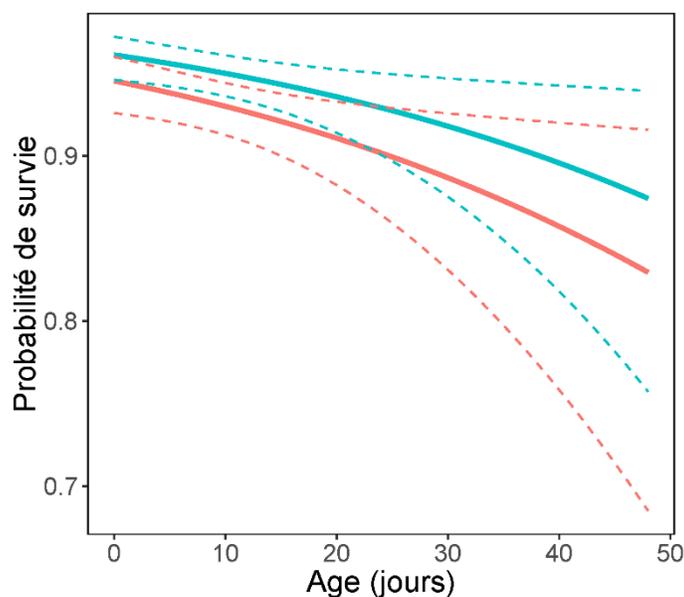


Figure 4.5.2. Relation de la probabilité de survie avec l'âge et le statut de dispersion. Les lignes continues représentent la moyenne et les lignes discontinues représentent 95% intervalles de confiance de chaque occasion. Le vert représente les individus disperses et le rouge représente les individus résidents.

4.5.3. Succès de reproduction

Pour l'analyse du succès de reproduction des individus résidents et non-résidents (disperseur), les individus qui n'ont pas été recapturés ont été omis. Par conséquent, les analyses de comparaison du succès de reproduction vis-à-vis du statut de dispersion (résident ou disperseur) des individus se basent sur un échantillon de 444 individus (220 femelles et 224 mâles).

Le succès de reproduction était influencé par l'âge et le sexe (Figure 4.5.3). Il a été positivement corrélé avec l'âge (Tableau 5.4 : pente = 0.07 ± 0.004 [échelle logarithmique]; $P < 0.0001$). Cependant, il n'y avait pas de différence significative dans le succès de reproduction entre les individus disperseurs et les individus résidents (Tableau 5.4 : différence absolue de moyenne = 0.008 ± 0.09 [échelle logarithmique]; $P = 0.92$). Le succès de reproduction était plus élevé chez les femelles que chez les mâles (Tableau 4.5.4 : différence absolue de moyenne = 0.239 ± 0.094 [échelle logarithmique]; $P = 0.01$). En effet, le succès de reproduction moyen des femelles disperseuses était de 1.15 ± 1.06 ($N = 120$) et celui des mâles disperseurs de 1.05 ± 1.32 ($N = 118$), ce qui correspond à une moyenne de 302.98 ± 297.53 œufs pour les femelles et 273.68 ± 335.66 œufs pour les mâles, respectivement. Par ailleurs, le succès de reproduction était de 1.18 ± 1.90 ($N = 100$) chez les femelles résidentes et de 0.86 ± 1.11 ($N = 106$) chez les mâles résidents, ce qui correspond à une moyenne de 271.86 ± 383.92 œufs et 204.65 ± 264.16 œufs pour les femelles et mâles, respectivement.

Tableau 4.5.4. Sommaire des résultats du modèle généralisé Poisson du succès de reproduction en fonction de l'âge, sexe et le statut de dispersion. Les effets significatifs sont en gras. Erreur Std.: erreur standard.

	Estimation	Std. Error	z value	P
(Intercept)	-0.837862	0.105543	-7.939	< 0.0001
Age	0.070162	0.004438	15.809	< 0.0001
Sexe[mâle]	-0.239018	0.094036	-2.542	0.011
Dispersion[disp]	0.008815	0.094163	0.094	0.925

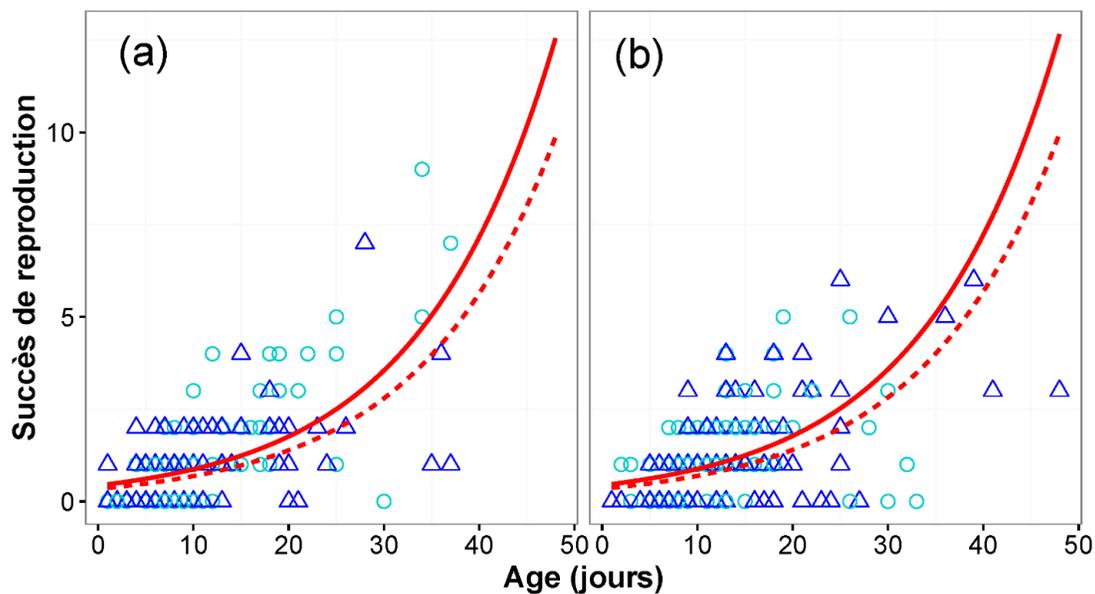


Figure 4.5.3. Relation succès de reproduction avec l'âge, le sexe et le statut de dispersion. Les lignes rouges sont des prédictions du modèle généralisé Poisson. Les lignes continues représentent la moyenne des femelles et les lignes discontinues représentent la moyenne des mâles. Les points sont les données observées. Les triangles bleus représentent les mâles et les cercles cyans représentent les femelles. (a) les résidents et (b) les disperseurs.

Discussion

5.1. Distribution et abondance

L'étude de la distribution de *Platycnemis subdilatata* a montré que l'espèce est très ré pondue dans le bassin versant de la Seybouse. *P. subdilatata* a été observée presque dans toutes les stations étudiées, pas autant qu'adultes errants mais plutôt autant qu'adultes reproducteurs et exuvies. Ceci confirme la présence de populations dans la plupart des stations étudiées. En effet, la présence de reproduction et principalement d'exuvies est le meilleur indicateur du succès de reproduction et de présence de population chez les odonates (Hardersen, 2008, Raebel et al., 2010) car des œufs peuvent être pondus sans autant qu'ils soient éclos par la suite, et même s'ils éclosent, les larves doivent survivre pendant toute la période larvaire et émerger avec succès pour qu'elles contribuent pour la prochaine génération. D'autre part, en comparant la distribution de *P. subdilatata* avec d'autres espèces lotiques du bassin versant de la Seybouse (Khelifa et al., 2011, Khelifa et al., 2016), il est certain que *P. subdilatata* est l'espèce lotique la plus ré pondue du bassin versant. Ceci pourrait aussi être le cas des autres bassins versants de l'Algérie ou du Nord d'Afrique.

Dans cette étude, un minimum de plus de 50000 individus a été estimé pour la population du bassin versant de la Seybouse. La raison pour laquelle cette estimation est considérée comme un minimum est que la distribution de l'espèce est certainement plus grande que celle déterminée par les stations étudiées. Pour avoir des estimations assez précises de la taille de la population de l'espèce dans le bassin versant entier, des études supplémentaires doivent se baser sur deux aspects. Premièrement, déterminer les facteurs environnementaux qui déterminent l'abondance de l'espèce en faisant des captures-marquages-recaptures dans différents sites ayant des caractéristiques physionomiques différents telles que la vitesse de l'eau, les paramètres physico-chimiques et la densité de végétation. Deuxièmement, il faut avoir des données géographiques ayant une bonne résolution (exemple : précision de 1 km²) et des estimations de caractéristiques physionomiques. En utilisant ces deux types de données, on peut fournir des prédictions exhaustives de l'abondance de l'espèce à l'échelle du bassin versant.

Bien que l'espèce soit ré pondue, il est important de maintenir son statut de conservation de préoccupation mineure (IUCN Redlist). En plus d'être un emblème national ou régional (Maghreb), elle joue un rôle important dans l'écosystème lotique car elle a un double rôle : (1) de proie dont beaucoup d'autres espèces de poissons, d'oiseaux et d'insectes se nourrissent et (2) de prédateur régulant des populations de moustiques qui peuvent être nuisibles à l'homme ou aux

bétaux (Saha et al., 2012). Donc, l'espèce possède certainement des valeurs écologiques et probablement fournit des bénéfices économiques (en réduisant les agents infectieux pour le bétail) (Steelman et al., 1972, Steelman et al., 1973, Mumford, 1994) et de santé publique (en réduisant les agents infectieux pour l'homme) (Thier, 2001). De plus, *P. subdilatata* présente des caractéristiques phénotypiques rares (voir partie 4) qui permettent aux chercheurs d'investiguer des questions liées à la dynamique des populations, l'écologie et la biologie évolutive qui ne peuvent pas être traités avec beaucoup d'autres espèces d'odonates.

5.2. Description de l'exuvie de l'espèce

L'étude de l'exuvie de *Platycnemis subdilatata* n'a pas été faite d'une manière détaillée auparavant et donc la description présentée ici est la première ébauche pour la meilleure compréhension de la taxonomie de l'espèce. La comparaison de *P. subdilatata* qui est une espèce endémique du Nord d'Afrique avec l'espèce Européenne *P. pennipes* souligne les traits morphologiques importants qui aident à distinguer les deux espèces; ce qui est une grande avancée pour les Platycnemididae qui représente l'un des groupes les plus difficile à identifier autant que larve.

Au niveau local (Nord d'Afrique), puisque l'espèce est la seule représentante de la famille des Platycnemididae et que cette famille possède un trait unique par rapport à d'autres familles de zygoptères (la présence du filament à la fin lamelles caudales), l'espèce est facilement identifiable. Un autre trait très important qui distingue le genre *Platycnemis* mais qui ne se voit pas facilement à l'œil nu est la rangée de soies prémentales disposées en ligne. Ces deux caractères peuvent être utilisés en Afrique du Nord pour une identification fiable de *P. subdilatata*.

Pour différencier *P. subdilatata* des autres *Platycnemis* du Paléarctique, une binoculaire et des mesures morphométriques sont très recommandées. Selon Heidemann & Seidenbusch (2002) les larves des trois espèces Européennes notamment *P. pennipes*, *P. latipes* et *P. acutipennis* « se ressemblent extrêmement et sont en outre variables. Les connaissances actuelles ne permettent pas de distinguer tous les individus des 3 espèces de manière certaine d'après des critères morphologiques. » La comparaison de *P. subdilatata* avec *P. pennipes* a montré des différences au niveau de la taille et des caractères morphologiques liés à la tête (prementum), l'abdomen (valves des mâles, ovipositeur de la femelle, épines latérales de l'abdomen et les lamelles

caudales). Ces différences devraient être investiguées davantage sur les autres espèces de *Platycnemis* du Paléarctique et principalement Européennes telles que *P. latipes* et *P. acutipennis* afin d'établir une clé effective d'identification des Platycnemididae du Paléarctique.

Au niveau des antennes de *P. subdilatata*, le ratio du segment 3 : segment 2 était de 1 : 0.9 et le ratio du segment 6 : segment 3 était de 1 : 2.4, ce qui est similaire à ceux présentés par Seidenbusch (2010) soit 1 : \approx 1 et 1 : \approx 3 pour le premier et deuxième ratio, respectivement. Comparée à *P. latipes*, le segment 2 est plus grand que le segment 3 (1 : \geq 1.1) et le ratio du segment 6 : segment 3 est un peu moins prononcé étant 1 : 2-2.5 (Seidenbusch 2010).

Une étude plus poussée doit être faite à l'échelle du Paléarctique pour établir une clé exhaustive de l'identification des Platycnemididae. Les critères proposés pour distinguer *P. subdilatata* de *P. pennipes* devraient être utilisés sur d'autres espèces pour voir leur validité à l'échelle de la famille. De plus, d'autres critères efficaces devraient être proposés afin d'améliorer notre capacité actuelle de distinction des espèces de *Platycnemis*.

5.3. L'histoire de vie de l'espèce

La combinaison des données du développement embryonnaire, le développement des larves, le pattern temporelle d'émergence et la période de vol a révélé que *P. subdilatata* est une espèce univoltine ayant une émergence asynchrone et une saison de vol assez longue.

La durée d'éclosion des œufs a révélé que l'espèce a un développement embryonnaire direct. Cette durée était considérablement variable, durant 38 jours du premier œuf éclos jusqu'au dernier dans une température de laboratoire d'environ 27°C. Un pattern similaire a été observé chez *Pyrrhosoma nymphula* où les œufs ont pris 34 jours pour s'éclore dans des températures variantes de 18 à 24 °C (Bennett & Mill, 1995, Corbet, 1999).

Dû au fait qu'une proportion relativement grande d'œufs de *P. subdilatata* s'est éclos d'une manière synchrone durant les premiers jours, le pattern général d'éclosion des œufs montre une déviation positive. Cette déviation du pattern temporelle d'éclosion a été observée chez *P. nymphula* (Bennett & Mill, 1995) et *Urothemis edwardsii* (Khelifa et al., 2013a). Le succès d'éclosion était plus faible que la plupart des autres études publiées (Corbet, 1999) et une raison

potentielle pourrait être les conditions d'oxygène dissous n'ont pas été optimales durant l'expérience (Woods & Hill, 2004).

La structure de population larvaire était assez asynchrone avant l'hiver et un peu plus synchrone avant l'émergence. Durant l'hiver, les cinq derniers stades larvaires ont été enregistrés. Les stades F-2 et F-3 étaient majoritairement dominants (plus de 50% de l'échantillon). La présence de diapause hivernale n'était pas probable car la proportion de F-0 a augmenté entre Décembre et Février. Il est possible que la température de l'eau durant l'hiver dans le site d'étude n'ait pas été assez basse pour arrêter le développement larvaire. Dans la même région, Mahdjoub et al. (2015) ont montré que les larves de *Coenagrion mercuriale* ne montraient pas de diapause larvaire et continuaient de se développer lentement durant l'hiver.

L'asynchronie des éclosions des œufs peuvent jouer un rôle important dans l'asynchronie de la structure de population larvaire parce que les œufs qui éclosent tôt peuvent atteindre des stades larvaires avancés quand les derniers œufs éclosent. Cependant, le rôle du pattern temporel de l'éclosion des œufs dans la structure des populations larvaires est seulement partiel car une seule femelle peut pondre des œufs à 3 ou 4 semaines d'intervalle étant donné que la femelle adulte vit assez longtemps (30 jours de vie mature). D'autre part, le pattern temporel d'émergence est aussi affecté par la structure de la population de larves, ce qui à son tour, influence la période de vol (Corbet, 1999).

La saison d'émergence était longue et similaire à celle de *P. pennipes* (95 days; Lehmann, 1994). Ce pattern est typique des espèces estivales (summer species) (Corbet, 1954). Le EM50 de *P. subdilatata* est plus élevé que celui de plusieurs espèces de zygoptères telles que *C. mercuriale* avec 25 jours dans la grande Bretagne (Purse & Thompson, 2003) et 23 jours au Nord-est Algérien (Mahdjoub et al., 2015) et *Coenagrion hastulatum* avec 11 jours en Allemagne (Befeld et al., 1997). De plus, le sexe ratio était assez près de l'équilibre (50.65%), similaire à celui trouvé chez *Chalcolestes viridis* (51.6%) (Hoess, 1993) mais différent du pattern général des zygoptères étant un peu biaisé vers les mâles (Corbet & Hoess, 1998). Le sexe ratio observé suggère qu'il y a une différence de mortalité liée à la prédation.

La taille des larves a diminué graduellement durant la saison d'émergence pour les deux sexes, ce qui est similaire à ce qui a été trouvé pour *P. pennipes* (Lehmann, 1994) et d'autres odonates (Mahdjoub et al., 2014, Purse & Thompson, 2003). La relation entre la taille et la saison

était plus faible que celle enregistré pour *C. mercuriale* au Nord-est Algérien ($R^2 = 0.25$; Mahdjoub et al., 2015). Bien que Rowe & Ludwig (1991) ait montré que le déclin saisonnier de la taille des individus n'est pas dû à la température, il est suggéré ici que la température a joué un rôle important considérant la longue saison de reproduction et l'asynchronie de l'éclosion des œufs. En effet, les femelles qui se reproduisent au début de saison vers Mai-Juin pondent des œufs qui vont rencontrer des températures plus hautes que celles rencontrées par des œufs pondus en Octobre.

La longue saison de vol est due à l'émergence asynchrone. Le premier individu observé était enregistré 4 jours avant que la première exuvie a été échantillonnée. Ceci est dû au fait que les points d'échantillonnages des exuvies étaient plus tardives que d'autres points non-échantillonnées du ruisseau. Le premier individu reproducteur a été observé 5 jours après l'émergence, ce qui est relativement similaire à la période de maturation des femelles et mâles (6 et 7 jours, respectivement). Cordero-Rivera & Stoks (2008) ont fait une revue sur la longévité des odonates adultes et ont estimé une moyenne de 7.6 jours pour les Zygoptères, ce qui est similaire à celle estimée pour *P. subdilatata* dans cette étude. Cependant, Aguesse (1961) a présenté une moyenne de 5.8 jours et 6.2 jours pour les mâles et femelles *P. acutipennis*, respectivement, ce qui est légèrement plus petite que celle de *P. subdilatata*. De manière générale, si on prend en considération la structure de population larvaire, le pattern d'émergence et la période de vol de l'espèce, il est peu probable que *P. subdilatata* produit plus d'une génération par année (univoltine) dans le site d'étude. Mais il est possible que d'autres populations vivantes dans des milieux où les températures sont plus élevées et la nourriture est plus abondante produisent deux générations par année (bivoltine).

5.4. Comportement de reproduction et biologie

Le présent travail représente la première investigation du comportement de reproduction et la biologie de *Platycnemis subdilatata*. Des informations sur les étapes importantes de reproduction ont été collectées, notamment sur la rencontre entre mâle-femelle, le comportement de refus de la femelle, la copulation et l'oviposition. Généralement, la femelle a utilisé différents substrats pour pondre les œufs mais elle a montré une préférence pour les feuilles de *Typha augustifolia*. La taille de ponte était dépendante de l'âge montrant une relation non-linéaire.

Comme il a été observé chez *P. pennipes* (Martens, 1996), *P. subdilatata* n'est pas une espèce territoriale aux sites de reproduction. En plus de la stratégie commune de reproduction des mâles qui consiste à attendre les femelles près des sites de ponte, les mâles adoptent aussi une autre stratégie où ils tentent de saisir des femelles dans les habitats terrestres. Ce comportement n'a pas été observé chez *P. pennipes* (Martens, 1996). Ce comportement qui est typique des espèces territoriales telles que les Calopterygidae qui possède un système de reproduction nommé 'lek' où un mâle garde un territoire et se reproduit avec plusieurs femelles (Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera, 2005). Pour le moment, il est difficile de connaître les facteurs qui influencent le choix de la tactique de reproduction chez *P. subdilatata*, mais des études ont montré que l'adoption d'une tactique alternative de reproduction est dépendante de la taille de la population, l'âge et les réserves d'énergie (Corbet, 1999, Forsyth & Montgomerie, 1987, Plaistow, 1997, Plaistow & Siva-Jothy, 1996).

La durée de copulation de *P. subdilatata* (13 min 58.2 s \pm 3 min 13.2 s) était considérablement plus courte que celle des trois espèces Européennes notamment *P. pennipes* (45 \pm 33 min; Martens, 1992), *P. acutipennis* (27.87 \pm 2.21 min et 65.99 \pm 4.89 min) et *P. latipes* (30.94 \pm 1.82 min et 71.37 \pm 6.16 min) (Uhía & Cordero Rivera, 2005). De même, la durée d'oviposition a été plus courte que celle de *P. pennipes* (85 \pm 24 min; Martens, 1992). La différence de durée de copulation et d'oviposition entre *P. subdilatata* et des espèces congénériques peut être liée aux températures ambiantes élevées. En effet des études ont montré que la température est négativement corrélée avec la durée de copulation chez les odonates (Michiels, 1992) et d'autres insectes (Katsuki & Miyatake, 2009). Les températures du Nord d'Afrique où *P. subdilatata* est endémique sont plus élevées que celles de l'Europe où les espèces congénériques vivent.

Le comportement de refus des femelles envers les mâles était similaire à celui décrit pour *P. pennipes* (Gorb, 1992, Papazian, 1998). Plus le mâle persistait à s'accoupler avec des femelles qui n'étaient pas prêtes à s'accoupler, plus elle soulevait l'abdomen. Le soulèvement de l'abdomen est une stratégie pour rendre le thorax, la partie du corps où le mâle saisit la femelle, difficile à atteindre. En plus, la femelle bougeait ces pattes postérieures en direction du mâle. Ceci est probablement fait pour éviter le contact physique. Par ailleurs, le comportement de refus en vol a été réalisé en volant d'une manière symétrique face au mâle et en soulevant l'abdomen. Là aussi, la femelle évite que le mâle saisisse son thorax et s'accouple avec elle. Il a été suggéré que le

soulèvement de l'abdomen de la femelle est un signe qu'elle n'est pas prête pour l'accouplement (Gorb, 1992).

L'utilisation de plusieurs types de substrat pour pondre les œufs était aussi observée chez *P. pennipes* (Martens, 1992). Cependant, cette étude a montré une préférence pour les feuilles de *T. angusifolia* par rapport à d'autres substrats disponibles. Une caractéristique importante des feuilles de cette plante est qu'elles restent toujours flottantes sur la surface de l'eau et qu'en cas de baisse du niveau d'eau, les œufs ne sont pas dépourvus d'eau et donc ne subissent pas d'assèchement (Fincke, 1986). De plus, la texture du tissu des feuilles offre probablement un microhabitat favorable au développement des œufs.

Le pattern chronologique de la taille de ponte n'est pas similaire à celui prédit par des théories évolutives dans lesquelles on suggère que la fécondité diminue continuellement à partir de la maturité (Hamilton, 1966, Williams, 1957); mais il correspond avec le pattern quasi-quadratique qui est déterminé par une augmentation de fécondité après maturation et un déclin à la fin de la vie. Le fait que la taille de ponte et le taux d'oviposition ont montré le même pattern chronologique confirme qu'il y'a un effet de l'âge sur les individus (sénescence). Ici, il est supposé que la première croissance du nombre d'œufs est due à une augmentation du poids des femelles, comme il a été observé chez les femelles de grillon provençal *Gryllus bimaculatus* (Lorenz & Anand, 2004). Le déclin du nombre d'œufs chez les vieilles femelles a été rapide comme il a été observé chez les ongulées (Nussey *et al.*, 2006) et elle est probablement due à la sénescence. En effet, la sénescence de la production des œufs peut être due à des mécanismes physiologiques et comportementaux (Bouwhuis *et al.*, 2009, Sharp & Clutton-Brock, 2010). Premièrement, les processus physiologiques impliqués dans la conversion des matières grasses en œufs peuvent être altérés. Deuxièmement, la faible production des œufs pourrait être liée à une acquisition faible d'alimentation (Richardson & Baker, 1997), en d'autres termes, la capacité des femelles à voler rapidement pour capturer des proies diminue avec l'âge (Corbet, 1999). Ceci est très probable car cette étude montre que le taux de déposition des œufs a diminué considérablement chez les vieilles femelles.

5.5. Paramètres démographiques

Contrairement à notre hypothèse, les résultats trouvés montrent que la dispersion d'un site d'alimentation à un autre ne réduit pas la survie mais l'augmente. Cependant, la dispersion n'a pas affecté le succès de reproduction des mâles et des femelles.

Des études sur la dispersion des zygoptères ont montré que les individus qui se dispersent subissent un coût lié à la prédation (Chaput-Bardy et al., 2010). En effet, il a été avancé que les individus qui se déplacent en vol sont plus sujets à être détectés par les prédateurs. Mais cela dépend des habitats, des espèces et du type de prédateurs. Si le prédateur dominant se nourrit principalement de proies terrestres (perché sur des plantes), il est plus avantageux de ne pas rester dans le même site et de se disperser vers des sites où le nombre de prédateurs est moins élevé. Par exemple, Rehfeldt (1992) a montré que les individus de *Calopteryx haemorrhoidalis* perchés subissaient une prédation considérable par des araignées-crabes (Thomisidae). Ceci pourrait être le cas de *P. subdilatata* dans le site d'étude car les habitats terrestres échantillonnés avaient une population de Thomisidae. Donc, les individus disperseurs ont probablement pu trouver des aires où la densité de prédateur était moins élevée et par conséquent ont subi moins de prédation.

L'effet négatif de l'âge sur la survie des individus a déjà été observé dans d'autres zygoptères (Sherratt et al., 2010), et d'autres organismes (Sherratt & Wilkinson, 2009, Williams et al., 2006). Le succès de reproduction n'a pas été différent entre les disperseurs et les résidents. Il est clair que la différence de survie entre les deux types d'individus n'était pas assez grande pour influencer le nombre de reproduction durant la vie des individus. D'autre part, il est possible que les résidents possèdent un avantage qui leur procure un succès de reproduction élevé qui compense la faible probabilité de survie. Par ailleurs, il y avait une différence significative entre le succès de reproduction des deux sexes. Les femelles se reproduisaient plus que les mâles. Contrairement à d'autres espèces territoriales où un mâle se reproduit avec plusieurs femelles par jour, les mâles de *P. subdilatata* ne se reproduisent généralement qu'une seule fois au maximum par jour. L'acquisition de la femelle n'est pas toujours garantie près des sites de ponte car beaucoup de mâles attendent l'arrivée des femelles. Par contre, les femelles se reproduisent dès leur arrivée aux sites de ponte. Ceci explique la raison de la différence du succès de reproduction entre mâles et femelles. Ce pattern était similaire chez les disperseurs et les résidents.

Conclusion

Cette étude représente la première contribution sur la compréhension de la biologie, l'écologie, la taxonomie et la démographie d'une espèce endémique qui a pendant longtemps été négligée, *Platycnemis subdilatata*.

Le premier aspect traité dans ce travail était de déterminer la distribution et l'abondance de l'espèce dans le bassin versant de la Seybouse. Les résultats ont montré que *P. subdilatata* est l'espèce lotique la plus abondante du bassin de la Seybouse. L'estimation de la taille de population basée sur la méthode de capture-marquage-recapture a montré que le bassin versant héberge un minimum d'environ 50000 individus adultes.

Le deuxième aspect se concentre sur la taxonomie de l'exuvie du dernier stade larvaire de l'espèce. La présence du filament en forme de queue au bout des lamelles caudales facilite l'identification de l'espèce au niveau de l'Algérie ou même de l'Afrique du Nord car les espèces de Coenagrionidae qui présente certaines similarités ne possèdent pas ce caractère. Pour faciliter la distinction de *P. subdilatata* des espèces congénériques, une comparaison avec l'espèce dominante de l'Europe, *P. pennipes* a été réalisée. Bien que les espèces de Platycnemididae soient connues pour être difficiles à distinguer, la présente étude avance des critères qui séparent les deux espèces, principalement au niveau des valves mâles et femelles, prémentum, épines abdominales latérales et les lamelles caudales.

Le troisième aspect se focalise sur l'histoire de vie de l'espèce et caractérise le développement embryonnaire et larvaire, l'émergence, la période de vol et la maturation sexuelle. Le cycle de vie de l'espèce est typiquement univoltine présentant un développement embryonnaire direct (sans diapause), une population larvaire à développement asynchrone, une longue saison d'émergence produisant une longue période de vol des adultes. La période de maturation de l'espèce était courte, près d'une semaine.

Le quatrième aspect est consacré pour le comportement reproducteur et l'effet de la sénescence. L'espèce a montré un comportement typiquement non-territorial ou le mâle monopolise une femelle en restant attaché à elle (compétition par exploitation). L'oviposition était l'étape la plus longue de l'épisode de reproduction. Les mâles utilisaient deux stratégies pour acquérir les femelles ; la première qui est classique consiste à attendre les femelles près de l'eau ; la deuxième qui est rarement observée chez les zygoptères consiste à forcer l'accouplement avec

des femelles dans les sites d'alimentation. La sénescence a été confirmée sur la taille de ponte et le taux d'oviposition. En divisant l'âge de l'espèce en quatre classes d'âge, la taille de ponte et le taux d'oviposition ont montré une augmentation graduelle du premier jusqu'au troisième classe d'âge, puis une diminution importante en passant de la troisième classe d'âge à la quatrième.

Le dernier aspect vise à déterminer les facteurs importants qui influencent la survie des adultes et le succès de reproduction de l'espèce. En se basant sur la technique de capture-marquage-recapture, les résultats montrent que la survie est influencée par l'âge (relation négative) et le statut de dispersion au niveau des sites d'alimentation (résident ou pas), c'est-à-dire, les individus qui changent de sites d'alimentation ont montré une survie plus élevée que celle des résidents. Ceci suggère que les individus qui changent de site d'alimentation ont un avantage de survie tel que l'évitement de prédateur. D'autre part, le succès de reproduction était positivement lié à l'âge, différent entre les sexes mais pas entre les statuts de dispersion des sites d'alimentation. Les femelles avaient un succès de reproduction plus grand que les mâles ce qui est généralement commun chez les espèces non-territoriale car un mâle se reproduit avec n'importe quelle femelle (accouplement garantie) mais les femelles choisissent certains mâles (accouplement incertain).

Avec les cinq aspects traités dans cette étude, ce présent travail représente la matière première nécessaire pour l'étude de l'espèce et l'exploration de nouvelles questions liées à la sénescence, l'évolution des traits dépendants de l'âge chez la femelle et de différentes tactiques d'accouplement chez le mâle, l'éco-toxicologie, plasticité du cycle de vie, l'effet du réchauffement climatique etc. Beaucoup reste à faire pour l'étude des odonates du Nord d'Afrique car ils ont été négligés pendant longtemps. Des mesures de gestion et de conservation doivent être mises en place en urgence pour préserver notre richesse odonatofaune en particulier mais aussi la faune et la flore du bassin versant de la Seybouse en générale.

Références

- ABHCSM (2009) Qualité des eaux superficielles dans les bassins du Kebir-Rhumel, de la Seybouse et de la Medjerda-Mellegue, 2004–2007 (N° 12). pp.
- Aguesse, P. (1961) Contribution à l'étude écologique des Zygoptères de Camague. pp. 156. Université de Paris C.R.D.P. d' Axi en provence.
- Andersson, M. B. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Barrios, V., Carrizosa, S., Darwall, W., Freyhof, J., Numa, C. & Smith, K. 2014. *Freshwater Key Biodiversity Areas in the Mediterranean Basin Hotspot: Informing species conservation and development planning in freshwater ecosystems*. IUCN.
- Befeld, S., Katur, K., Lepkojus, S. & Rolff, J. 1997. Emergence patterns of *Coenagrion hastulatum* Charpentier in northern Germany Zygoptera: Coenagrionidae. *Odonatologica* **263**: 337-342.
- Bennett, S. & Mill, P. 1995. Lifetime egg production and egg mortality in the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer)(Zygoptera: Coenagrionidae). *Hydrobiologia* **310**: 71-78.
- Blanckenhorn, W. U. 2005. Behavioral Causes and Consequences of Sexual Size Dimorphism. *Ethology* **111**: 977-1016.
- Boudot, J.-P., Kalkman, V. J., Amorin, A., Bogdanović, T., Rivera, A. C., Degabriele, G., Dommanget, J.-L., Ferriera, S., Garrigós, B. & Jović, M. 2009. Atlas of the Odonata of the Mediterranean and North Africa. *Libellula* **9**: 1-256.
- Bouwhuis, S., Sheldon, B., Verhulst, S. & Charmantier, A. 2009. Great tits growing old: selective disappearance and the partitioning of senescence to stages within the breeding cycle. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **276**: 2769-2777.
- Carle, F. L., Kjer, K. M. & May, M. L. 2008. Evolution of Odonata, with special reference to Coenagrionoidea (Zygoptera). *Arthropod Systematics & Phylogeny* **66**: 37-44.
- Chaput-Bardy, A., Grégoire, A., Baguette, M., Pagano, A. & Secondi, J. 2010. Condition and phenotype-dependent dispersal in a damselfly, *Calopteryx splendens*. *PloS one* **5**: e10694.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* **9**: 129-136.
- Choquet, R., Rouan, L. & Pradel, R. (2009) Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. In: *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*, Vol. 3 (Thomson, D., Cooch, E. & Conroy, M., eds.). pp. 845-865 Environmental and Ecological Statistics. Springer US.
- Clutton-Brock, T. H. 1988. *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press.
- Corbet, P. 1999. *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester, Uk.
- Corbet, P. 2003. A positive correlation between photoperiod and development rate in summer species of Odonata could help to make emergence date appropriate to latitude: a testable hypothesis. *Journal of the Entomological Society of British Columbia* **100**: 3-17.
- Corbet, P. S. 1954. Seasonal regulation in British dragonflies. *Nature* **174**: 655.
- Corbet, P. S. & Hoess, R. 1998. Sex ratio of Odonata at emergence. *International Journal of Odonatology* **1**: 99-118.
- Corbet, P. S., Suhling, F. & Soendgerath, D. 2006. Voltinism of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology* **9**: 1-44.
- Cordero-Rivera, A. & Stoks, R. (2008) Mark-recapture studies and demography. In: *Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research*, (Córdoba-Aguilar, A., ed.). pp. 7-20. Oxford University Press, Oxford.

- Córdoba-Aguilar, A. & Cordero-Rivera, A. 2005. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. *Neotropical Entomology* **34**: 861-879.
- Dijkstra, K.-D. B., Bechly, G., Bybee, S. M., Dow, R. A., Dumont, H. J., Fleck, G., Garrison, R. W., Hämäläinen, M., Kalkman, V. J. & Karube, H. 2013. The classification and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). In: Zhang, Z.-Q.(Ed.) *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness* (Addenda 2013). *Zootaxa* **3703**: 36-45.
- Dijkstra, K.-D. B., Kalkman, V. J., Dow, R. A., Stokvis, F. R. & Van Tol, J. 2014. Redefining the damselfly families: a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Systematic Entomology* **39**: 68-96.
- Dijkstra, K.-D. B., Kipping, J. & Meziere, N. 2015. Sixty new dragonfly and damselfly species from Africa (Odonata). *Odonatologica* **44**: 447-678.
- Dijkstra, K.-D. B. & Lewington, R. 2007. *Guide des Libellules de France et d'Europe*. Delachaux & Niestle. 1-320.
- Fincke, O. M. 1985. Alternative mate-finding tactics in a non-territorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour* **33**: 1124-1137.
- Fincke, O. M. 1986. Lifetime reproductive success and the opportunity for selection in a nonterritorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Evolution* **40**: 791-803.
- Fincke, O. M. (1988) Sources of variation in lifetime reproductive success in a non-territorial damselfly. In: *Reproductive Success*, (Clutton-Brock, T., ed.). pp. University of Chicago Press, Chicago.
- Forsyth, A. & Montgomerie, R. D. 1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**: 73-81.
- Foster, S. & Soluk, D. 2006. Protecting more than the wetland: the importance of biased sex ratios and habitat segregation for conservation of the Hine's emerald dragonfly, *Somatochlora hineana* Williamson. *Biological Conservation* **127**: 158-166.
- Frey-Roos, F., Brodmann, P. A. & Reyer, H.-U. 1995. Relationships between food resources, foraging patterns, and reproductive success in the water pipit, *Anthus sp. spinoletta*. *Behavioral Ecology* **6**: 287-295.
- Fryxell, J. M., Wilmschurst, J. F. & Sinclair, A. R. E. 2004. Predictive Models of Movement by Serengeti Grazers. *Ecology* **85**: 2429-2435.
- Gorb, S. 1992. An experimental study of the refusal display in the damselfly *Platycnemis pennipes*. *Odonatologica* **21**: 299-307.
- Gustafsson, L. & Pärt, T. 1990. Acceleration of senescence in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* by reproductive costs. **347**: 279 - 281.
- Hadjoudj, S., Khelifa, R., Guebailia, A., Amari, H., Hadjadji, S., Zebsa, R., Houhamdi, M. & Moulai, R. 2014. Emergence ecology of *Orthetrum cancellatum*: temporal pattern and microhabitat selection (Odonata: Libellulidae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* **50**: 343-349.
- Hamilton, W. D. 1966. The moulding of senescence by natural selection. *Journal of theoretical biology* **12**: 12-45.
- Hardersen, S. 2008. Dragonfly (Odonata) communities at three lotic sites with different hydrological characteristics. *Italian Journal of Zoology* **75**: 271-283.

- Heidemann, H. & Seidenbusch, R. 2002. *Larves et exuvies des libellules de France et d'Allemagne:(souf de Corse)*. Société française d'odonatologie.
- Hoess, R. (1993) Die aquatische Invertebratenfauna im Naturschutzgebiet Auried (Kleinbödingen, FR). pp.
- Janson, C. H. 1990. Ecological consequences of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour* **40**: 922-934.
- Kalkman, V. & Smit, J. 2002. *Platycnemis subdilitata* Sel. new to the Canary Islands?(Zygoptera: Platycnemididae). *Notulae odonatologicae* **5**: 128-128.
- Kalkman, V. J., Choong, C. Y., Orr, A. G. & Schütte, K. 2010. Remarks on the taxonomy of Megapodagrionidae with emphasis on the larval gills (Odonata). *International Journal of Odonatology* **13**: 119-135.
- Katsuki, M. & Miyatake, T. 2009. Effects of temperature on mating duration, sperm transfer and remating frequency in *Callosobruchus chinensis*. *Journal of insect physiology* **55**: 113-116.
- Khelifa, R. 2012. Description of the final instar larva of *Calopteryx exul* Selys, 1853 (Zygoptera: Calopterygidae). *Int J Odonatol* **15**: 107-114.
- Khelifa, R. 2013. Flight period, apparent sex ratio and habitat preferences of the Maghribian endemic *Calopteryx exul* Selys, 1853 (Odonata: Zygoptera). *Revue d'écologie* **68**: 37-45.
- Khelifa, R. 2016. Partial bivoltinism and emergence patterns in the North African endemic damselfly *Calopteryx exul*: conservation implications. *African Journal of Ecology*: n/a-n/a.
- Khelifa, R., Mahdjoub, H., Zebba, R., Kahalerras, A., Guebailia, A., Amari, H. & Houhamdi, M. 2013a. Aspects of reproductive biology and behaviour of the regional critically endangered *Urothemis edwardsii* (Odonata: Libellulidae) on Lake Bleu (Algeria). *Zoology and Ecology* **23**: 282-285.
- Khelifa, R. & Mellal, M. K. In press. Host-plant-based restoration may improve conservation status of damselfly specialists. *Insect conservation and diversity*.
- Khelifa, R., Youcefi, A., Kahlerras, A., Al Farhan, A., Al-Rasheid, K. A. & Samraoui, B. 2011. L'odonatofaune (Insecta: Odonata) du bassin de la Seybouse en Algérie: intérêt pour la biodiversité du Maghreb. *Revue d'écologie* **66**: 55-66.
- Khelifa, R., Zebba, R., Amari, H. & Mellal, M. 2013b. Does wind affect emergence site selection in Odonata? *African Entomology* **21**: 383-387.
- 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* **Advance online publication**.
- Khelifa, R., Zebba, R., Kahalerras, A., Laouar, A., Mahdjoub, H. & Houhamdi, M. 2013c. Description of the Final Instar Exuvia of *Urothemis edwardsii* with reference to its Emergence site Selection (Odonata: Libellulidae). *Entomologia generalis* **34**: 303-312.
- Khelifa, R., Zebba, R., Kahalerras, A. & Mahdjoub, H. 2012. Clutch size and egg production in *Orthetrum nitidiverve* Selys, 1841 (Anisoptera: Libellulidae): effect of body size and age. *Int J Odonatol* **15**: 51-58.
- Khelifa, R., Zebba, R., Sakrane, N. E., Youcefi, A., Bensouilah, S. & Amari, H. 2014. Long- range movements of an endangered endemic damselfly *Calopteryx exul* Selys, 1853 (Calopterygidae: Odonata). *African Journal of Ecology* **52**: 375-377.
- Koskela, E., Mappes, T. & Ylonen, H. 1997. Territorial behaviour and reproductive success of bank vole *Clethrionomys glareolus* females. *Journal of Animal Ecology*: 341-349.

- Laake, J. 2013. RMark: An R Interface for Analysis of Capture–Recapture Data with MARK, AFSC Processed Rep 2013-01, 25 p. *Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv* **7600**.
- Lehmann, G. (1994) Biometrische Veränderungen der Imagines von *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771) im Verlauf einer Saison (Odonata: Platycnemididae). Vol. Diplomarbeit an der TU Braunschweig. pp. 87.
- Lorenz, M. W. & Anand, A. N. 2004. Changes in the biochemical composition of fat body stores during adult development of female crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* **56**: 110-119.
- Mahdjoub, H., Khelifa, R., Zebba, R., Bouslama, Z. & Houhamdi, M. 2015. Bivoltinism in *Coenagrion mercuriale* (Zygoptera: Odonata) in the southern margin of its distribution range: emergence pattern and larval growth. *African Entomology* **23**: 59-67.
- Mahdjoub, H., Khelifa, R., Zebba, R., Mellal, M. K., Bouslama, Z. & Houhamdi, M. 2014. Aspects of reproductive biology and ecology of *Coenagrion mercuriale* at its southern range margin. *International Journal of Odonatology* **17**: 173-180.
- Marmet, J., Pisanu, B., Chapuis, J.-L., Jacob, G. & Baudry, E. 2012. Factors affecting male and female reproductive success in a chipmunk (*Tamias sibiricus*) with a scramble competition mating system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **66**: 1449-1457.
- Martens, A. 1992. Egg deposition rates and duration of oviposition in *Platycnemis pennipes* (Pallas)(Insects: Odonata). *Hydrobiologia* **230**: 63-70.
- Martens, A. 1996. *Die Federlibellen Europas (Platycnemididae)*. Westarp Wissenschaften, Magdeburg & Spektrum, Heidelberg.
- Martin, T. E. 1987. Food as a Limit on Breeding Birds: A Life-History Perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 453-487.
- Medail, F. & Quezel, P. 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **84**: 112-127.
- Mellal, M. K. (2013) Cartographie de la végétation de l'oued Seybouse. Vol. Master. pp. Université de Guelma.
- Michiels, N. K. 1992. Consequences and adaptive significance of variation in copulation duration in the dragonfly *Sympetrum danae*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **29**: 429-435.
- Mumford, J. D. (1994) *The pesticide question: Environment, economics and ethics*: Edited by D. Pimentel and H. Lehman. Chapman and Hall, New York, 1993. 441 pp. Price: US \$45.00 (hardback). ISBN 0 412 03581 2. pp. Elsevier.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853-858.
- Nussey, D. H., Kruuk, L. E., Donald, A., Fowlie, M. & Clutton- Brock, T. H. 2006. The rate of senescence in maternal performance increases with early- life fecundity in red deer. *Ecology Letters* **9**: 1342-1350.
- Oertli, B. 2008. The use of dragonflies in the assessment and monitoring of aquatic habitats. *Dragonflies and damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research*: 79-95.
- Owen-Smith, N., Fryxell, J. M. & Merrill, E. H. 2010. Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **365**: 2267-78.
- Papazian, M. 1998. Unusual refusal behavior of a female of *Platycnemis pennipes* Pallas, 1771 Odonata, Platycnemididae. *Entomologiste (Paris)* **54**: 27-32.

- Pessacq, P. 2008. Phylogeny of Neotropical Protoneuridae (Odonata: Zygoptera) and a preliminary study of their relationship with related families. *Systematic Entomology* **33**: 511-528.
- Plaistow 1997. Variation in non-territorial behaviour in male *Calopteryx splendens xanthostoma*(Charpentier)(Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* **26**: 171-181.
- Plaistow & Siva-Jothy, M. T. 1996. Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **263**: 1233-1239.
- Purse, B. V. & Thompson, D. J. 2003. Emergence of the damselflies, *Coenagrion mercuriale* and *Ceriagrion tenellum* (Odonata: Coenagrionidae), at their northern range margins, in Britain. *European Journal of Entomology* **100**: 93-100.
- R Development Core Team 2014. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raebel, E., Merckx, T., Riordan, P., Macdonald, D. & Thompson, D. 2010. The dragonfly delusion: why it is essential to sample exuviae to avoid biased surveys. *Journal of Insect Conservation* **14**: 523-533.
- Reed, T. E., Kruuk, L. E., Wanless, S., Frederiksen, M., Cunningham, E. J. & Harris, M. P. 2008. Reproductive senescence in a long-lived seabird: rates of decline in late-life performance are associated with varying costs of early reproduction. *The American Naturalist* **171**: E89-E101.
- Reggam, A., Bouchelaghem, H. & Houhamdi, M. Qualité Physico-Chimique des Eaux de l'Oued Seybouse (Nord-Est de l'Algérie): Caractérisation et Analyse en Composantes Principales (Physico-chemical quality of the waters of the Oued Seybouse (North-eastern Algeria): Characterization and Principal Component Analysis).
- Rehfeldt, G. 1992. Impact of predation by spiders on a territorial damselfly (Odonata: Calopterygidae). *Oecologia* **89**: 550-556.
- Rehn, A. C. 2003. Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology* **28**: 181-240.
- Reiss, M. J. 1989. *The Allometry of Growth and Reproduction*. Cambridge University Press.
- Richardson, J. M. & Baker, R. L. 1997. Effect of body size and feeding on fecundity in the damselfly *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). *Oikos*: 477-483.
- Rönnegård, L., Shen, X. & Alam, M. 2010. hglm: A package for fitting hierarchical generalized linear models. *The R Journal* **2**: 20-28.
- Rowe, L. & Ludwig, D. 1991. Size and Timing of Metamorphosis in Complex Life Cycles: Time Constraints and Variation. *Ecology* **72**: 413-427.
- Saha, N., Aditya, G., Banerjee, S. & Saha, G. K. 2012. Predation potential of odonates on mosquito larvae: implications for biological control. *Biological Control* **63**: 1-8.
- Samraoui, B. (2010) *Platynemis subdilatata*. Vol. 2015. pp. IUCN Red List of Threatened Species.
- Samraoui, B., Boudot, J. P., Ferreira, S., Riservato, E., Jović, M., Kalkman, V. J. & W., S. (2010) The Status and Distribution of Dragonflies. In: *In The Status and Distribution of Freshwater Biodiversity in Northern Africa*, (N. Garcia, A. C., and D. Abdul Malak, 51–70, ed.). pp. Gland: IUCN.
- Samways, M. J., McGeoch, M. & New, T. 2010. *Insect conservation*. Oxford University Press., Oxford.
- Seidenbusch, R. 2010. *Key to the Western Palaearctic Exuviae of Odonata Seidenbusch* Sulzbach-Rosenberg/Deutschland.

- Sharp, S. & Clutton- Brock, T. H. 2010. Reproductive senescence in a cooperatively breeding mammal. *Journal of Animal Ecology* **79**: 176-183.
- Sharp, S. & Clutton- Brock, T. H. 2011. Competition, breeding success and ageing rates in female meerkats. *Journal of evolutionary biology* **24**: 1756-1762.
- Sherratt, T. N., Laird, R. A., Hassall, C., Lowe, C. D., Harvey, I. F., Watts, P. C., Cordero-Rivera, A. & Thompson, D. J. 2010. Empirical evidence of senescence in adult damselflies (Odonata: Zygoptera). *J Anim Ecol* **79**: 1034-44.
- Sherratt, T. N. & Wilkinson, D. M. 2009. *Big questions in ecology and evolution*. Oxford University Press.
- Śniegula, S., Drobniak, S. M., Golab, M. J. & Johansson, F. 2014. Photoperiod and variation in life history traits in core and peripheral populations in the damselfly *Lestes sponsa*. *Ecological Entomology* **39**: 137-148.
- Śniegula, S. & Johansson, F. 2010. Photoperiod affects compensating developmental rate across latitudes in the damselfly *Lestes sponsa*. *Ecological Entomology* **35**: 149-157.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press Oxford.
- Steelman, C., White, T. & Schilling, P. 1972. Effects of mosquitoes on the average daily gain of feedlot steers in southern Louisiana. *Journal of economic entomology* **65**: 462-466.
- Steelman, C., White, T. & Schilling, P. 1973. Effects of mosquitoes on the average daily gain of Hereford and Brahman breed steers in Southern Louisiana. *Journal of economic entomology* **66**: 1081-1084.
- Stoks, R., Johansson, F. & De Block, M. 2008. Life-history plasticity under time stress in damselfly larvae. *Dragonflies and damselflies. Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press, Oxford: 39-51.
- Thier, M. A. 2001. Balancing the risks: vector control and pesticide use in response to emerging illness. *Journal of Urban Health* **78**: 372-381.
- Uhía, E. & Cordero Rivera, A. 2005. Male damselflies detect female mating status: importance for postcopulatory sexual selection. *Animal Behaviour* **69**: 797-804.
- Waage, J. K. 1978. Oviposition duration and egg deposition rates in *Calopteryx maculata* (P. de Beauvois) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* **7**: 77-88.
- Watts, P. C., Thompson, D. J., Daguet, C. & Kemp, S. J. 2005. Exuviae as a reliable source of DNA for population-genetic analysis of odonates. *Odonatologica* **34**: 183-187.
- Williams, D. D. & Feltmate, B. W. 1992. *Aquatic insects*. CAB international.
- Williams, G. C. 1957. Pleiotropy, Natural selection, and The evolution of sensences
Evolution **11**: 398-411.
- Williams, P. D., Day, T., Fletcher, Q. & Rowe, L. 2006. The shaping of senescence in the wild. *Trends Ecol Evol* **21**: 458-63.
- Woods, H. A. & Hill, R. I. 2004. Temperature-dependent oxygen limitation in insect eggs. *Journal of Experimental Biology* **207**: 2267-2276.
- Zebba, R., Khelifa, R. & Kahalerras, A. 2014. Emergence pattern, microhabitat choice, and population structure of the Maghribian endemic *Gomphus lucasii* Selys, 1849 (Odonata: Gomphidae) in northeastern Algeria. *Aquatic Insects* **36**: 245-255.

Sites web

- [1]. <https://lh3.googleusercontent.com/-x14T-tNcS3k/T8nyCp3l6dI/AAAAAAAAAI-c/YcZIfEewyQ/w506-h337/%25E2%2580%259Cblue%2Bdamselfly%25E2%2580%259D->

[%2B%25C2%25A9%2B-](#)

[%2BDusan%2BBeno%2B%2528Kvejlend%2Bon%2Bflickr%2529%252C%2BSlovak%2BRepublic-b.jpg](#)

[2]. <https://classconnection.s3.amazonaws.com/207/flashcards/2774207/jpg/gomphidae1360736393786.jpg>

[3]. <http://cdn-5.dragonfly-site.com/graphics/dragonfly-close-up.jpg>

[4]. [https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/00/Platycnemis_pennipes_\(male\)_5.JPG](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/00/Platycnemis_pennipes_(male)_5.JPG)

Résumé

Résumé

Platycnemis subdilatata est une espèce endémique du Maghreb (Tunisie, Algérie et Maroc) qui n'a fait l'objet d'aucune étude scientifique depuis sa première description en 1849. Cette étude vise à documenter la distribution, l'abondance, la taxonomie, l'histoire de vie, le comportement des adultes, la sénescence et les paramètres démographiques de l'espèce dans le bassin versant de la Seybouse, Nord-est Algérien. Les résultats montrent que *P. subdilatata* est l'espèce lotique la plus abondante du bassin versant, estimant une taille de population minimale de 50000 individus adultes. L'exuvie est facilement identifiable par rapport aux zygoptères de la région car elle possède un filament en forme de queue à la fin des lamelles caudales. De plus, l'espèce présente des critères morphologiques qui la différencient de *P. pennipes* qui est très répandue en Europe. *P. subdilatata* est univoltine avec un développement embryonnaire direct et un développement larvaire assez asynchrone suivi par une saison d'émergence et une période de vol assez longues. Le comportement des adultes est typiquement non-territorial dont les mâles utilisent deux techniques d'acquisition des femelles ; l'une se fait près des sites de reproduction et l'autre au niveau des sites d'alimentation. La sénescence a été enregistrée au niveau de la taille de ponte et le taux d'oviposition. La survie des adultes dépendait de l'âge et des mouvements entre patches d'alimentation, mais le succès de reproduction dépendait de l'âge et du sexe. Cette étude représente la matière première pour les études futures sur *P. subdilatata*.

Mots clés : Demoiselle, distribution, abondance, exuvie, histoire de vie, comportement, sénescence, capture-marquage-recapture, dispersion, site d'alimentation, endémique, Nord d'Afrique.

Abstract

Platycnemis subdilatata is endemic to North Africa (Tunisia, Algeria and Morocco) but it has not been studied since its description in 1849. This study aims to document the distribution, abundance, taxonomy, life history, adult behavior, senescence and demographic parameters of the species in the Seybouse watershed, Northeast Algeria. The results show that *P. subdilatata* is the most abundant lotic species in the watershed, estimating a minimum population size of 50,000 mature individuals. The exuvia is easily identifiable compared to other zygopteran of the region because it has a tail-like filament at the end of the caudal gills. In addition, the species presents morphological criteria that differentiate it from *P. pennipes* which is widespread in Europe. *P. subdilatata* is univoltine with direct embryonic development and a fairly asynchronous larval development followed by a relatively long emergence season and flight period. Adult behavior is typically non-territorial in which the males use two different techniques to acquire females; one is to wait at reproductive sites and another is to seek within foraging sites. Senescence was recorded in clutch size and the rate of egg deposition. Adult survival depended on age and movement between foraging sites (dispersal), but reproductive success depended on age and sex. This study represents the raw material for future studies on *P. subdilatata*.

Keywords: Damselfly, distribution, abundance, exuvia, life history, behavior, senescence, mark-capture-recapture, dispersal, foraging sites, endemic, North Africa.

المخلص:

يعتبر الرعاش *Platycnemis subdilatata* نوعا متوطنا في المغرب العربي (تونس والجزائر والمغرب) إلا أنه لم يتعرض لدراسة علمية منذ ظهور أول وصف له في سنة 1849. تهدف هذه الدراسة إلى توثيق التوزيع والوفرة والتصنيف وتاريخ الحياة وسلوك البالغين والهرم والمقاييس الديمغرافية لهذا النوع في حوض سيبوس بشمال شرق الجزائر. وقد بينت النتائج أن هذا النوع من الرعاشات والذي يفضل المياه الجارية، يتواجد بوفرة في حوض سيبوس، وقد قدر الحد الأدنى لحجم المجموعة بـ: 50000 فرد بالغ. يتم التعرف علي السلاخة بسهولة بالمقارنة مع مقترنات الأجنحة الأخرى المتواجدة في المنطقة وذلك لاحتوائها على خيط على شكل ذنب عند نهاية القطعة الذيلية. بالإضافة إلى أن هذا النوع يظهر خصائص شكلية تميزه عن الرعاش من نوع *P. pennipes* المنتشر على نطاق واسع في أوروبا. يمتاز الرعاش من نوع *P. subdilatata* بأنه وحيد الطيران وله نمو جنيني مباشر ونمو يرقى غير متزامن متبوع بموسم ظاهر ومرحلة طيران طويلة. ويكون عادة سلوك البالغين غير إقليمي حيث تستعمل الذكور تقنيتين للحصول على الإناث، الأولى تتم قرب موقع التكاثر والأخرى على مستوى موقع التغذية. تم تسجيل هرم الأفراد من خلال حساب حجم الوضع ومعدل الوضع للبيوض. ويرتبط البقاء على الحياة عند البالغين بالعمر والحركة بين نقاط التغذية، بينما يرتبط نجاح التكاثر بالعمر والجنس. أخيرا، تمثل هذه الدراسة مادة أولية لمختلف الدراسات المستقبلية المتعلقة بالرعاش من نوع (*P. subdilatata*).

الكلمات المفتاحية: اليعسوب، التوزيع، الوفرة، السلاخة، تاريخ الحياة، السلوك، الهرم، أسر - وسم - إعادة أسر، الانتشار، موقع التغذية، متوطن، شمال إفريقيا.