Année 2018-2019

Mention : Biodiversité, Ecologie et Evolution (BEE)

Finalité : *Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (BIOEFFECT)*



© *Lestes macrostigma*. Antonini Tamara

Effet de la salinité sur les traits d'histoire de vie des larves et adultes de deux espèces d'Odonates : *Lestes macrostigma et Lestes sponsa*

Mémoire de stage de Master 2

Présenté par ANTONINI Tamara

Responsable du stage : Philippe LAMBRET

Nom de la structure d'accueil : Tour du Valat

Responsable pédagogique : Virginie BALDY

Année 2018-2019

Mention : Biodiversité, Ecologie et Evolution (BEE)

Finalité : *Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (BIOEFFECT)*

Effet de la salinité sur les traits d'histoire de vie des larves et adultes de deux espèces d'Odonates : *Lestes macrostigma et Lestes sponsa*

Présenté par ANTONINI Tamara

Nom de la structure d'accueil : Tour du Valat
Nom de l'encadrant dans la structure d'accueil : Philippe LAMBRET



Charte relative à la lutte contre le plagiat de d'Aix Marseille Université

Approuvée par le Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire de l'Université d'Aix-Marseille en date du 4 octobre 2012,
Approuvée par le Conseil Scientifique de l'Université d'Aix-Marseille en date du 16 octobre 2012, Approuvée par le Conseil d'Administration de l'Université d'Aix-Marseille en date du 27 novembre2012,

Préambule

Afin de garantir la qualité des diplômes délivrés à ses usagers, l'originalité des publications pédagogiques et scientifiques de ses personnels enseignants et/ou chercheurs, et faire respecter les droits de propriété intellectuelle des auteurs, l'Université d'Aix-Marseille est engagée dans la lutte contre le plagiat. Les travaux réalisés par les usagers et par les personnels de l'Université doivent répondre à l'ambition de produire un savoir inédit et d'offrir une lecture nouvelle et personnelle d'un sujet. Les travaux concernés par cette obligation sont notamment : les thèses, les mémoires, les articles, les supports de cours, sans que cette liste soit exhaustive.

Article 1

Le plagiat consiste à reproduire un texte, une partie d'un texte, toute production littéraire ou graphique, ou les idées originales d'un auteur, sans lui en reconnaitre la paternité. Tout plagiat, quel qu'en soit le support, constitue une faute. Le plagiat constitue à la fois la violation la plus grave de l'éthique universitaire et un acte de contrefaçon. C'est un délit au sens de l'article L 335-2 du code la propriété intellectuelle. En outre, le fait de commettre un plagiat dans un document destiné à etre publié constitue une circonstance aggravante.

Article 2

Les usagers et les personnels de l'Université ne doivent pas commettre de plagiat dans leurs travaux.

Article 3

Les reproductions de courts extraits de travaux préexistants en vue d'illustration ou à des fins didactiques sont admises sans nécessité de demander le consentement de l'auteur, uniquement dans le strict respect de l'exception de courte citation. Dans ce cadre, les usagers et les personnels de l'Université s'engagent, lorsqu'ils reproduisent de courts extraits de tels travaux,

à identifier clairement qu'il s'agit d'un emprunt, en apposant des guillemets, et en indiquant le nom de l'auteur et la source de l'extrait.

Article 4

L'Université d'Aix-Marseille est attachée au respect des droits de propriété intellectuelle et se réserve la possibilité de rechercher les tentatives de plagiat, notamment par l'utilisation d'un logiciel adapté.

Article 5

Les cas présumés de plagiat feront l'objet de poursuites engagées par l'Université devant les instances compétentes, et leurs auteurs seront passibles de sanctions disciplinaires.

Ces violations des droits de propriété intellectuelle pourront également donner lieu à des poursuites judiciaires.

Je, soussignée, ANTONINI Tamara certifie avoir pris connaissance de la présente charte et l'avoir respectée

Fait à, Marseille le : 27/08/2019

Signature :



Table des matières

1 Introduction 1
2 Matériels et Méthodes 6
2.1 Protocole d'échantillonnage sur le terrain 6
2.1.1 Culture des œufs de *L. macrostigma* et *L. sponsa* 6
2.2 Protocole expérimental 8
2.2.1 Préparation des différents traitements de salinité 8
2.2.2 Protocole et élevage des proies : naupliis d'*Artemia salina* 9
2.2.3 Protocole et élevage de *L. macrostigma* et *L. sponsa* 11
2.3 Succès d'émergence et de vol 13
3 Analyses statistiques 14
3.1 Nature des données 14
3.2 Modélisation 14
4 Résultats 15
4.1 Survie : de l'éclosion jusqu'à l'émergence 15
4.2 Durée de développement larvaire 17
4.3 Vitesse de croissance 18
4.4 Taille et masse fraiche à l'émergence 19
4.5 Succès de métamorphose et de vol 19
5 Discussion 21
5.1 Survie : de l'éclosion à l'émergence 21
5.2 Durée de développement larvaire 21
5.3 Vitesse de croissance 22
5.4 Taille et masse à l'émergence 22
5.5 Succès de métamorphose et de vol 23
6 Conclusion et perspectives 23
7 Références bibliographiques 25
Annexes
Résumé
Abstract

Remerciements

Il est coutume de remercier les personnes qui m'ont accompagné durant ce stage de 6 mois et c'est avec joie que je ferai cet exercice. Je souhaite tout d'abord remercier le directeur de mon organisme d'accueil de la TdV[1], **M. JALBERT Jean**, qui m'a permis de rejoindre l'équipe scientifique « Gestion et restauration des Ecosystèmes » et de pouvoir travailler sur un sujet de recherche dans la conservation des Odonates.

J'exprime ma gratitude envers mon encadrant tuteur, **M. Philippe LAMBRET**, chef de projet sur la « Conservation des odonates » dans le département de « Gestion et restauration des Écosystèmes ». Au cours de ces 6 mois, son accompagnement, ses encouragements et sa bienveillance m'ont permis de mener à bien ce travail mais aussi d'accéder à un état d'esprit renouvelé.

Je tiens à remercier toute **l'équipe scientifique**, organisée en différents départements (Conservation des espèces ; Gestion et Restauration des Ecosystèmes ; Observatoire des Zones Humides Méditerranéennes ; Modélisation) pour leur accueil fort chaleureux, leurs aides et leur disponibilité.

Merci à M. **Olivier PINEAU**, directeur du domaine, pour avoir partagé ses connaissances sur le domaine, l'historique du site et sa bonne humeur.

Un grand merci aux **stagiaires**, **services civiques**, **doctorants** et **thésards** pour leur accueil. Leur entraide pendant mes manipulations expérimentales, leur bonne humeur, convivialité et soutien m'ont permis de me sentir sereine et à l'aise dans mon nouvel univers de travail durant ces 6 mois.

Enfin, je tiens à remercier toutes les personnes m'ayant permis de participer aux campagnes de terrain. J'ai pu ainsi m'initier de façon très concrète à la pratique de la collecte des données sur d'autres sujets de recherches, tous très enrichissants pour ma culture personnelle.

Merci, pour finir, à **Mme Virginie BALDY**, ma responsable de Master, pour son accompagnement et sa contribution au bon déroulement de mon stage.

[1] Tour du Valat

Table des figures

Figure 1 : Représentation gaussienne de la théorie d'une niche écologique illustrant l'optimum écologique et la zone de tolérance et celles d'intolérances (Shelford 1911) en fonction de la fitness et d'un gradient environnemental 1
Figure 2 : Concept de niche fondamentale (a) et de niche réalisée (b) au sein de la niche écologique. La partie claire représente la niche fondamentale et la partie entourée représente la niche réalisée montrant l'occurrence de l'espèce. Les points correspondent à l'occurrence de l'espèce (Adapté de Thuiller 2003 a) 2
Figure 3 : Aire de distribution à l'échelle européenne de *Lestes macrostigma* (a) et de *Lestes sponsa* (b). Les zones en violet représentent l'aire principale de répartition et celle en bleue la zone où l'espèce est peu commune, dispersée ou irrégulière mais sans preuve de déclin. Les croix rouge indique l'extinction de la population locale (Dijkstra 2015) 5
Figure 4 : Disposition des 4 bidons contenant respectivement les différents traitements de salinités avec l'agitateur magnétique et le conductimètre (© T. Antonini) 9
Figure 5 : Expérience journalière d'élevage dans l'enceinte avec le système d'agitation vue sur de dessus (a) et vue sur le côté (b) (© T. Antonini) 10
Figure 6 : Disposition des pots contenant respectivement un individus sur les plateaux (a) et rangés par salinités et espèces dans l'enceinte climatique (b) (© T. Antonini) 11
Figure 7 : Représentation du nombre d'individus de *L .macrostigma* (a) et *L. sponsa* (b) mis en élevage selon la salinité (g/L)..... 12
Figure 8 : Tube en plexiglas au sein du laboratoire (© T. Antonini) 13
Figure 9 : Représentation graphique du pourcentage de survie des deux espèces en fonction du gradient de salinité (± 95% IC). 16
Figure 10 : Représentation graphique des deux régressions linéaires de la durée de développement larvaire des deux espèces *L. macrostigma* et *L. sponsa* en fonction du gradient de salinité (g/L) (± 95% IC). 17
Figure 11 : Représentation graphique des deux régressions linéaires de la vitesse de croissance des deux espèces *L. macrostigma* et *L. sponsa* en fonction du gradient de salinité (g/L) (± 95% IC)..... 18
Figure 12 : Boites à moustaches de la taille (mm) (a) et de la masse (g) (b) à l'émergence des individus adultes en fonction de *L. macrostigma* et *L. sponsa* toutes salinités confondues (± 95% IC). 19

Table des tableaux

Tableau I : Périodes d'éclosion et d'émergence de L. macrostigma et L. sponsa d'après Papazian et al. (2017) ; Schiel & Buchwald (2015 b). Les périodes en (1) orange sont les périodes de captures au filet des œufs sur le terrain, (2) rouge foncé sont les périodes de dormance, (3) vert foncé sont les périodes d'éclosion d'après la littérature, (4) vert clair sont les périodes d'éclosion observées en laboratoire, (5) bleues claires sont les périodes d'émergence des adultes d'après la littérature, (6) bleues foncées sont les périodes d'émergence observées en laboratoire et (7) en jaune sont les périodes de vol d'après la littérature 7

Tableau II : Résumé du test multinomial effectué sur le modèle sélectionné. L'odds ratio d'un rapport entre trois classes de la variable réponse indique le rapport entre ce rapport dans une classe de la variable explicative et ce même rapport dans l'autre classe. La direction du rapport entre les classes de la variable explicative est indiquée en titre du tableau.. 20

Table des annexes

Annexe I : Localisation de la TdV en Camargue d'après Cohez *et al.* 2016. Source : Plan de gestion 2016-2020. Projection : RGF93 – Lambert 93. Source : Scan 25 IGN

Annexe II : Insectarium permettant la copulation des individus de *L. macrostigma (a)* ; incisions faites par l'ovipositeur des femelles sur une tige d'halophyte (b) ; Observation d'une incision avec la présence d'un œuf sous la loupe binoculaire (c)

Annexe III : Mise en ponte des femelles de *L. sponsa* sur le papier filtre (a) ; Observation des œufs sous la loupe binoculaire (b) avec grossissement (b') ; Mise en culture des papiers filtres dans des conditions ambiantes vue de coté (c) et de profil (c')

Annexe IV : Observation d'un individu *L. Macrostigma* « morts » vue de dessus (a) et sous la loupe binoculaire (b) avec les graduations (c)

Annexe V : Carte de localisation des deux sites d'études par rapport à la TdV. Source : Google Earth

Abréviations

- AFB : Agence Française de la Biodiversité
- AFD : Agence Française de Développement
- ANRT : Association Nationale Recherche Technologique
- CEPF : Fonds de Partenariats pour les Ecosystèmes Critiques
- CNRS : Centre Nationale de la Recherche Scientifique
- ENM : *Ecological NicheModeling*, modélisations des niches écologiques
- GPMM : Grand Port Maritime de Marseille
- IMBE : Institut méditerranéen de biologie et d'écologie
- INPN : Inventaire National du Patrimoine Naturel
- IUCN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature
- MedWet : Initiative pour les zones humides méditerranéennes
- ONCFS : Office national de la chasse et de la faune sauvage
- PNAO PACA : Plan National d'Action en faveur des Odonates en région Provence Alpes Côte d'Azur
- RNR : Réserve Naturelle Régionale
- TdV : Tour du Valat
- UE : Union Européenne
- WoRMS : World Register of Marine Species



Définitions

- Congénérique : espèce qui appartient au même genre, à la même famille.
- Estivation : Phénomène de diapause où les individus tombent en léthargie. Se produit durant les périodes les plus chaudes et sèches de l'été.
- Etangs vernaux : Mares temporaires peu profondes (moins d'1 m) qui apparaissent au printemps et qui s'assèchent l'été.
- Hémimétabole : Larve aquatique avec biotope et mode de vie différent de l'adulte.
- Hémolymphe : Liquide circulatoire chez les invertébrés dont le rôle est similaire à celui au sang chez les vertébrés.
- Interactions écologiques : Processus impliquant des échanges ou des relations entre plusieurs organismes au sein d'un écosystème ou entre deux ou plusieurs individus d'une même population.



Préface

Organisme d'accueil

- *La Tour du Valat*

Avec ces 145 000 ha de superficie, la Camargue constitue l'une des plus grandes zones humides de France. Elle se compose en 3 parties : la Camargue gardoise à l'Ouest du petit Rhône, l'île de Camargue entre les deux bras du Rhône et le Plan du Bourg à l'Est du Grand Rhône (Annexe I). Au sein de l'Île de Camargue se situe la TdV, une fondation privée dédiée à la recherche scientifique pour la conservation des zones humides. Elle a été fondée par Luc HOFFMANN en 1954 et se situe à 25 km de la ville d'Arles, à l'est de l'étang du Vaccarès et du Grand Rhône. Le domaine de la TdV s'étend sur une surface de 2548 ha dont 1845 ha classés en RNR[2] depuis 2008. Plusieurs activités se déroulent sur le domaine comme l'agriculture, l'élevage et la chasse. De 2016 à 2020, un plan stratégique a défini des programmes de recherche pour répondre à plusieurs objectifs : comprendre le fonctionnement des zones humides, tester des modes de gestion en faveur de la biodiversité, transmettre les connaissances entre acteurs (publications scientifiques et techniques) et convaincre les décideurs avec des arguments issus de la fédération des différents acteurs techniques (https://tourduvalat.org/).

Afin d'apporter des réponses aux problèmes de conservation durable des ressources naturelles, de mettre en œuvre des plans de gestion et des financements de projets, la TdV s'est associée dès ses débuts avec plusieurs organismes. Elle compte des partenaires à l'échelle internationale (CEPF[3]), à l'échelle nationale (ONCFS[4], CNRS[5], AFB[6], AFD[7], ANRT[8]...) et à l'échelle territoriale (Parc naturel Régional de Camargue, MedWet[9]). Parmi les partenaires scientifiques les plus actifs, on peut également mentionner l'IMBE[10], ainsi que les universités de Marseille et de Montpellier.

[2] Réserve Naturelle Régionale
[3] Fonds de Partenariats pour les Ecosystèmes Critiques
[4] Office national de la chasse et de la faune sauvage
[5] Centre National de la Recherche Scientifique
[6] Agence Française de la Biodiversité
[7] Agence Française de Développement
[8] Association National Recherche Technologique
[9] Initiative pour les zones humides méditerranéennes
[10] Institut méditerranéen de biologie et d'écologie

L’institut regroupe environ 80 salariés dans plusieurs unités dont la direction, la communication et l’accueil, la gestion du domaine, gestion administrative/financière et les programmes de recherches. Ces programmes regroupent environ 45 personnes réparties autour de 3 départements (Modélisation, Gestion et Restauration des Ecosystèmes ; Observatoire des zones Humides Méditerranéennes ; Conservation des Espèces) qui occupent des fonctions de chefs de projets, chargés et directeurs de recherche, techniciens, doctorants et thésards.

Mon stage de deuxième année de Master s’inscrit dans le projet de recherche sur la conservation des Odonates dirigé par Philippe Lambret dans le département « Gestion et Restauration des Écosystèmes » à la Tour du Valat, co-encadré par le Pr. Dr. Robby Stocks (chef de laboratoire de l’Université Catholique de Louvain en Belgique).



1 Introduction

L'ensemble des êtres vivants est soumis à un environnement qui varie selon une échelle spatio-temporelle c'est-à-dire à des pressions de sélection changeantes. Pour expliquer ces variations dans les différents milieux en fonction de contraintes environnementales, plusieurs théories sont abordées, notamment celle de la niche écologique (Grinnell 1917). La notion de niche écologique est l'hypothèse initiale de la compréhension de la répartition des espèces au sein des communautés. La niche écologique est tout d'abord une niche fondamentale propre à chaque espèce qui se définit comme « *un volume à n dimensions dans lequel chaque point correspond à un état de l'environnement qui permettrait à une espèce d'exister indéfiniment* » (Hutchinson 1957). Il s'agit d'un hypervolume où chaque dimension de l'espace est une ressource de l'environnement affectant sa capacité à se reproduire et engendrer une descendance elle-même capable de se reproduire (*i.e fitness sensu stricto*). Selon la représentation gaussienne ci-dessous (Figure 1), plus l'espèce est proche du centre de son hypervolume, c'est-à-dire son optimum écologique, plus sa fitness sera grande ; cette dernière diminuera à mesure que les conditions environnementales données s'éloigneront de cet optimum écologique. Ces gradients environnementaux (*i.e* dimensions de la niche fondamentale) sont des facteurs abiotiques comme la température, l'humidité, la lumière…

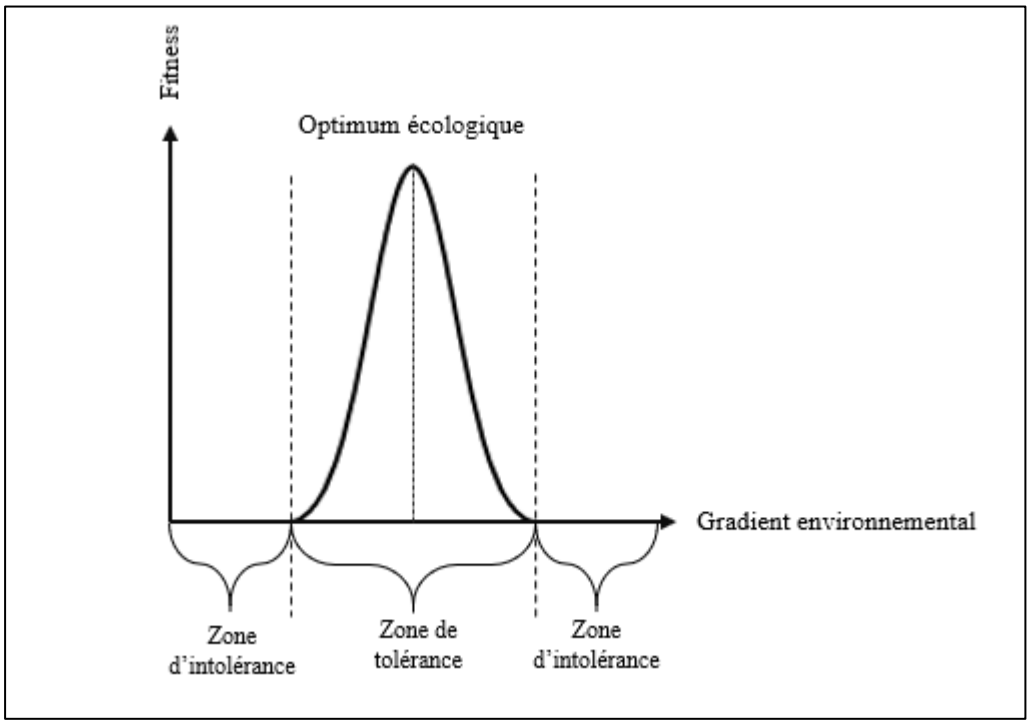


Figure 1: Représentation gaussienne de la théorie d'une niche écologique illustrant l'optimum écologique et la zone de tolérance et celles d'intolérances (Shelford 1911) en fonction de la fitness et d'un gradient environnemental

Les niches fondamentales de plusieurs espèces peuvent se chevaucher ce qui permet à plusieurs espèces de coexister dans un même environnement (Soberon & Peterson 2005). Cependant cette coexistence entre plusieurs organismes au sein d'un écosystème a pour conséquence de faire jouer des interactions écologiques[11]. Celles-ci sont biotiques et peuvent être en leur faveur (*i.e* symbiose, commensalisme) ou en leur défaveur par la prédation (Volterra 1928) ou par l'exclusion compétitive (Gause 1934 ; Grime 1973 ; Grinnell 1904), lorsque deux espèces se disputent une même ressource (Gausse 1934 ; MacArthur 1958). Ces facteurs écologiques jouent un rôle de facteurs limitants vis-à-vis des espèces entre lesquelles s'établit un processus de tolérance (*i.e* zone de tolérance) et d'optimum écologique (Shelford 1911).

La niche résultante est appelée la niche réalisée (Figure 2), et correspond à l'occupation réelle de l'espèce au sein de son hypervolume fondamental (abiotique) (Thuiller 2003 a). En lien avec les redéfinitions du concept, nous garderons finalement comme définition de la niche écologique, la place de l'espèce dans l'écosystème et l'ensemble des facteurs écologiques permettant à cette dernière d'y vivre et de s'y reproduire (Polechová & Storch 2008 ; Chase & Leibold 2003).

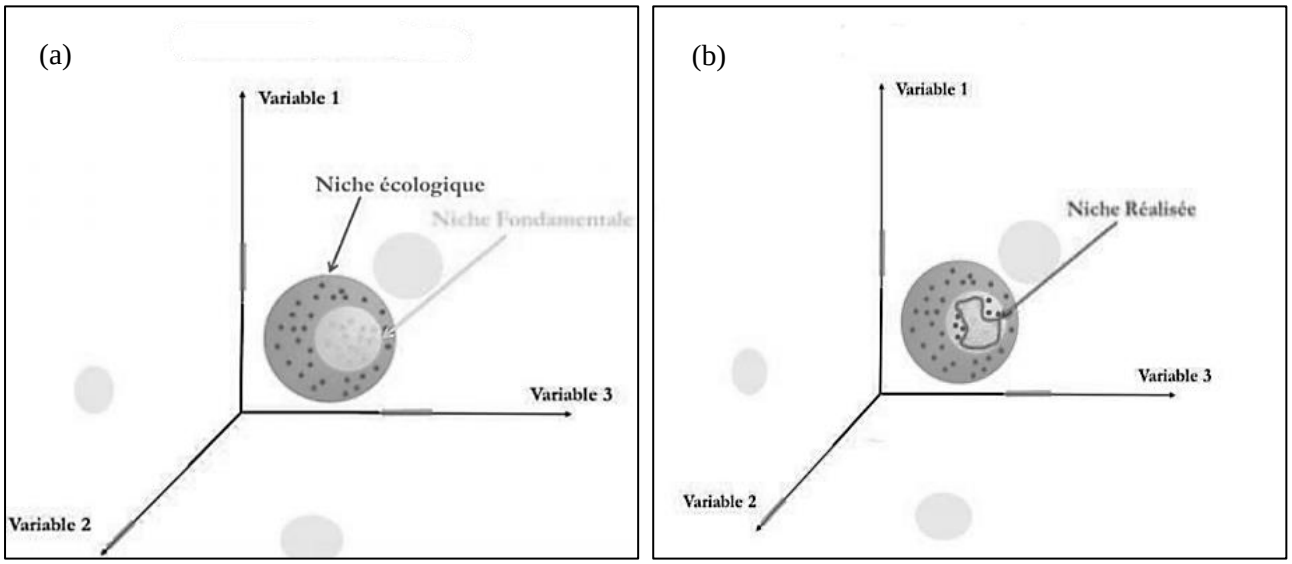


Figure 2: Concept de niche fondamentale (a) et de niche réalisée (b) au sein de la niche écologique. La partie claire représente la niche fondamentale et la partie entourée représente la niche réalisée montrant l'occurrence de l'espèce. Les points correspondent à l'occurrence de l'espèce (Adapté de Thuiller 2003 a)

[11] Processus impliquant des échanges ou des relations entre plusieurs organismes au sein d'un écosystème ou entre deux ou plusieurs individus d'une même population

Les interactions biotiques/abiotiques au cours du temps entre cette espèce et son environnement ainsi que les autres organismes vont modeler sa biogéographie (*i.e* sa répartition en fonction de son écologie) (Dobremez 1996). Celles-ci vont également influencer les facteurs caractérisant sa dynamique des populations (survie, vitesse de croissance, recrutement, etc…). Ces processus d'interactions et adaptations vont influencer la valence écologique de l'espèce, c'est-à-dire sa capacité à supporter des variations plus ou moins importantes des facteurs écologiques. Les espèces à forte valence écologique sont dites euryèces et sont souvent ubiquistes puisqu'elles supportent des variations importantes des facteurs écologiques et donc sont capables de coloniser différents milieux. A contrario, les espèces à faible valence écologique sont dites sténoèces et ne peuvent pas supporter de grandes variations des facteurs écologiques (Legros *et al.* 2016). Ces espèces voient leur aire de distribution limitée et leur aire d'occurrence souvent disjointe (*i.e* espèce localisée) (Dajoz 1996).

La niche réalisée d'une espèce peut varier suivant les localités d'occurrence considérées du fait que la composition des communautés varie à travers son aire de répartition. Face à ces contraintes environnementales, les organismes vont devoir adopter des mécanismes de réponses (Bellard *et al.* 2012). L'espèce pourra finir par disparaitre en raison de la réduction de sa niche réalisée ; alternativement l'espèce pourra s'adapter soit par déplacements géographiques soit par des modifications morphologiques, physiologiques ou comportementales (Darwin 1859) lorsque sa niche réalisée varie. On peut considérer l'adaptation d'une espèce en situation de compétition avec une autre comme une réduction de similarité entre leurs niches (Hutchinson 1957). Ainsi, la distribution d'une espèce sténoèce le long d'un gradient environnemental est comprise dans une gamme plus étroite lorsque cette dernière est en situation de compétition. La question qui se pose est dans quelle mesure une espèce sténoèce occupe-t-elle une niche restreinte pour des raisons intrinsèques (*i.e* en raison de traits d'histoire de vie qui ont été sélectionnés) ?

Pour répondre à ces questions, nous étudierons deux espèces congénériques[12] d'Odonates (Zygoptera) qui ne s'observent que rarement en sympatrie : *Lestes macrostigma* (Eversmann 1836) *et Lestes sponsa* (Hansemann 1823).

[12] Espèce proche ou voisine résultant d'un même biotope

D'une part, *L. macrostigma* est une espèce sténoèce ; les larves se développent principalement en eaux saumâtres (Nielsen 1954 ; Robert 1958 ; Plattner 1967 ; Aguesse 1968). Par commodité, elle fait partie des espèces dites « spécialisées », capable de se développer dans les étangs vernaux[13] Schiel & Buchwald (2015 b). Quelques populations se développent dans des marais permanents d'eau douce (Kosterin 1996, 2015 ; Berquier 2015 ; Papazian *et al.* 2017). D'après les résultats enregistrés au Trou du Héron (Lambret *et al.* 2009), les larves de *L. macrostigma* arrivent à tolérer une salinité allant jusqu'à 20-22 $g.L^{-1}$. D'après Aguilar & Dommanget (1998) et Askew (2004), son aire de distribution s'étend de l'Europe occidentale à l'Asie centrale (Figure 3a) mais ses populations sont confinées en raison de sa sténoécie et de la rareté de son habitat, ce qui rend son aire de répartition fragmentée (Dijkstra 2015 ; Dommanget 1987). Pour ces raisons auxquelles s'ajoute la disparition de son habitat, *L. macrostigma* est une espèce menacée ; selon les dernières évaluations de l'IUCN[14], elle est classée « Vulnérable » en Europe et « En Danger » au sein de l'UE[15] (Boudot & Kalkman 2015). D'après le PNAO PACA[16] (Dupont 2010), *L. macrostigma* fait partie des espèces de première priorité et dans une logique de conservation, il est important d'améliorer les connaissances sur ces exigences écologiques notamment par des études ciblées afin de pouvoir mieux gérer voire restaurer des habitats qui lui sont favorables (Lambret 2009 ; Lambret 2011).

D'autre part, *Lestes sponsa* est une espèce sténoèce occupant les milieux lenthiques avec une importante ceinture de végétation (Dijkstra 2015). Elle fait partie des espèces « généralistes » occupant principalement les étangs permanents (Schiel & Buchwald 2015 b). Cependant, cette espèce possède une tolérance à la salinité ne dépassant pas les 4 $g.L^{-1}$ (Cieśliński & Ogonowski 2008). D'après Longfield (1949), son aire de distribution de type paléarctique s'étend du Portugal au Japon et de la Norvège à l'Iran (Figure 3b) avec une large gamme altitudinale pouvant atteindre 2500 m (Kalkman *et al.* 2018). Par Houard *et al.* (2013) et les dernières évaluations de l'IUCN, cette espèce est classée de « Préoccupation mineure » en Europe.

[13] Mares temporaires peu profondes (moins d'1 m) qui apparaissent au printemps et qui s'assèchent l'été
[14] Union Internationale pour la Conservation de la Nature
[15] Union Européenne
[16] Plan Régional d'Action en faveur des Odonates en région Provence Alpes Côte d'Azur

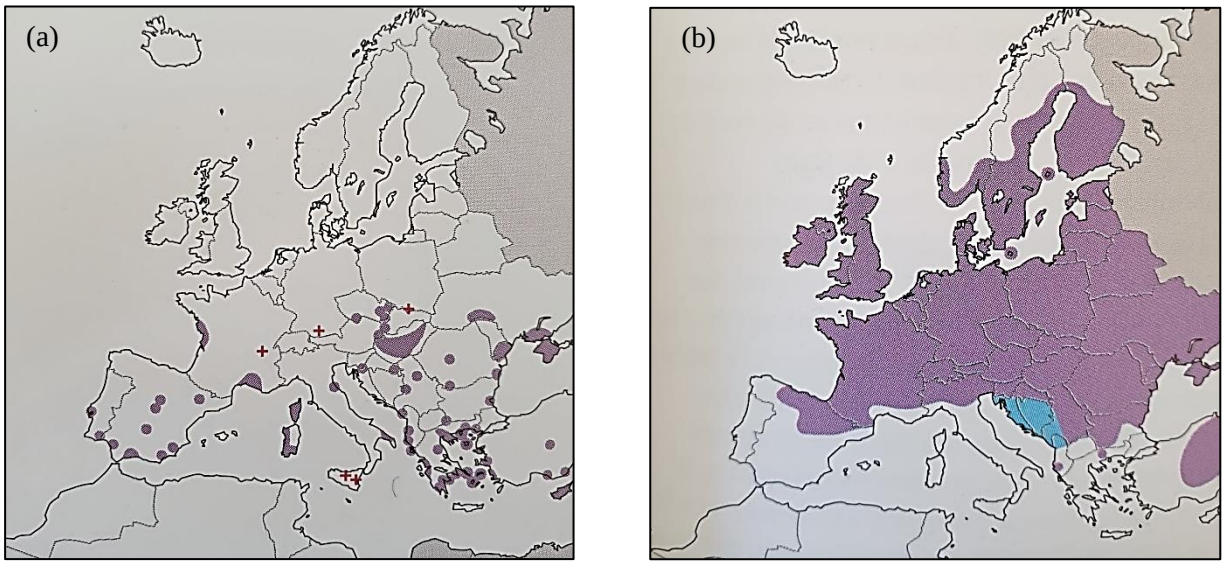


Figure 3 : Aire de distribution à l'échelle européenne de *Lestes macrostigma* (a) et de *Lestes sponsa* (b). Les zones en violet représentent l'aire principale de répartition et celle en bleue la zone où l'espèce est peu commune, dispersée ou irrégulière mais sans preuve de déclin. Les croix rouge indique l'extinction de la population locale (Dijkstra 2015)

Le but principal de cette étude est de comprendre pourquoi ***L. macrostigma*** **est inféodée aux milieux d'eaux saumâtres, tandis que certaines de ses larves parviennent à se développer dans des milieux d'eaux douces**. Dans un contexte d'écologie évolutive, nous chercherons à distinguer sa niche réalisée de sa niche fondamentale en étudiant différents traits d'histoire de vie sous l'influence d'un seul facteur abiotique (*i.e* la salinité). Ces traits d'histoire de vie sont comparés à ceux de *L. sponsa* que nous soumettrons aux mêmes traitements.

Nous faisons les hypothèses que :

(1) Les traits d'histoire de vie intrinsèques entre *L. macrostigma* et *L. sponsa* sont différents.
(2) L'augmentation de la salinité engendre une mortalité et un ralentissement de la vitesse de croissance plus fortement chez *L. sponsa* que chez *L. macrostigma*.
(3) Ces différences se retrouvent chez les adultes.

Afin de tester ces hypothèses, nous élèverons des larves des deux espèces depuis leur éclosion jusqu'à leur émergence le long d'un gradient de salinité (*i.e* 0.5 ; 4 ; 8 ; 16 $g.L^{-1}$). Pour chaque individu, nous mesurons chez les larves (i) la survie, (ii) la vitesse de croissance, (iii) la durée de développement larvaire ; chez les adultes, (iv) la taille à l'émergence, (v) la masse à l'émergence, le (vi) succès d'émergence et la (vii) capacité au vol.

2 Matériels et Méthodes

2.1 Protocole d'échantillonnage sur le terrain

2.1.1 Culture des œufs de *L. macrostigma* et *L. sponsa*

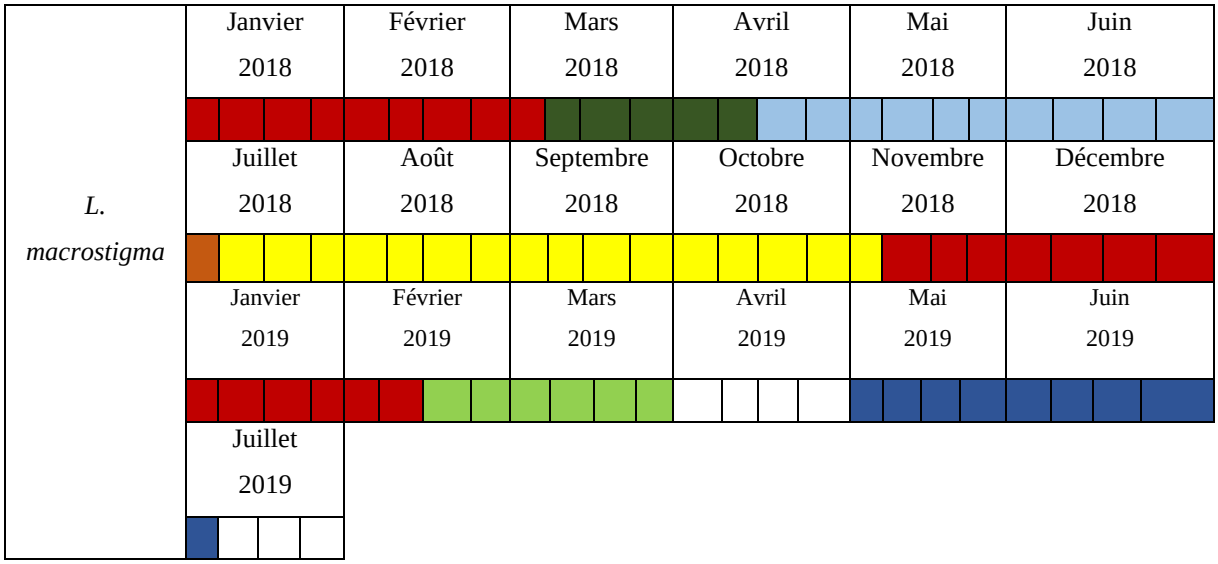
Dans le cadre de l'étude, plusieurs sites représentatifs des habitats de *L. macrostigma* et *L. sponsa* ont été répertoriés en 2017 dans la réserve naturelle de la TdV : dans le marais de Relongues Nord localisé au sein de la réserve, et dans le marais du Grand Clos, situé dans la couronne environnementale du GPMM.

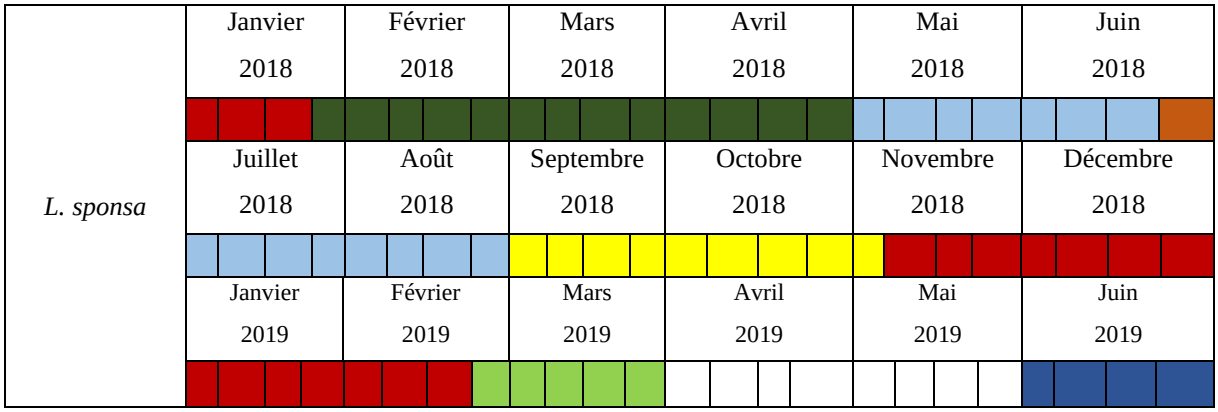
D'après Lambret *et al.* (2017), la phase d'éclosion de *L. macrostigma* commence de mi-mars jusqu'à début avril mais avec un taux d'éclosion important à la fin du mois de mars. L'émergence quant à elle, débute de mi-avril jusqu'à la fin du mois de juin (Tableau I). Les œufs de l'espèce ont été obtenus le 8 juillet 2018 par prélèvement de pousses du scirpe maritime (*Bolboschoenus maritimus*) et du scirpe glauque *(Schoenoplectus tabernaemontani*) contenant les œufs dans le marais temporaire des Relongues. Les pousses ont été prélevées parfaitement sèches pendant la période d'estivation[17] et identifiées par des incisions faites par l'ovipositeur des femelles (Lambret *et al.* 2017) (Annexe II). Les pousses incisées ont été transférées au début de la phase de dormance dans des boites immergées d'eau.

La phase d'éclosion de *L. sponsa* débute de fin janvier jusqu'à fin avril, mais la plupart des éclosions ont lieu à la fin du mois de février (Schiel & Buchwald 2015 b). L'émergence commence quelques semaines après *L. macrostigma,* à savoir au début du mois de mai. Les œufs ont été obtenus grâce à l'étude de Sniegula *et al.* (2014). Des couples copulant ont été capturés les 26 et 29 juin 2018 dans un autre plan d'eau localisé au Grand Clos. La capture a interrompu la copulation et, jusqu'à 20 individus ont été fixés simultanément dans un tube de 23 x 45 cm recouvert d'un tissu à mailles de 2 mm (Tableau I).

[17] Phénomène de diapause durant les périodes les plus chaudes et sèches de l'été où les individus tombent en léthargie

Tableau I : Périodes d'éclosion et d'émergence de *L. macrostigma* et *L. sponsa* d'après Papazian *et al.* (2017) ; Schiel & Buchwald (2015 b). Les périodes en (1) orange sont les périodes de captures au filet des œufs sur le terrain, (2) rouge foncé sont les périodes de dormance, (3) vert foncé sont les périodes d'éclosion d'après la littérature, (4) vert clair sont les périodes d'éclosion observées en laboratoire, (5) bleues claires sont les périodes d'émergence des adultes d'après la littérature, (6) bleues foncées sont les périodes d'émergence observées en laboratoire et (7) en jaune sont les périodes de vol d'après la littérature





Cet « insectarium » a été suspendu à un arbre pour éviter que les couples ne soient directement exposés au soleil, et ils ont été surveillés jusqu'au moment d'une nouvelle copulation. Par la suite, les femelles ont été transférées individuellement dans des gobelets contenant du papier filtre humide en tant que substrat pour la ponte. Ces dernières ont été maintenues dans des conditions ambiantes (température environ 28 ° C et photopériode naturelle) jusqu'à ce qu'elles pondent. Les œufs de *L. sponsa* ont la capacité d'éclore lorsqu'ils sont inondés avant d'entrer en diapause (Sniegula *et al.* 2014). Le papier filtre contenant ces œufs a été conservé dans des conditions non inondées mais humides pour permettre une période d'estivation sans éclosion. Pour cela, ils ont été placés dans une boîte de 9 × 17 × 26 cm remplie

d'une couche de 4 cm de gravier de 3-4 mm et remplie de 3 cm d'eau ; le gravier a été recouvert d'un tapis d'égouttage afin que les papiers filtres ne soient pas directement en contact avec le gravier. Pour permettre une circulation d'air minimale, deux fenêtres de 2 × 8 cm ont été découpées dans les côtés de la boîte et recouvertes d'un filet de maille à 0,5 mm (Annexe II).

Les boites contenant, les œufs de *L. macrostigma* et *L. sponsa* ont été conservées dans des conditions ambiantes (décrit ci-dessus). De la moisissure a commencé à se développer sur le papier humide de *L. sponsa*. Les boites ont donc été transférés le 31 juillet 2018 dans une chambre climatique à une température de 15 ° C avec une photopériode de 12h / 12h afin de stopper le développement mycélien. L'inondation des marais temporaires - et d'œufs - a été imitée en installant des pousses et des papiers filtres le 13 novembre 2018 dans des boîtes de 6 x 12 x 20 cm avec 3 cm d'eau douce ; les conditions de la chambre climatique ont été changées à une température de 10 ° C et une photopériode de 9h / 15h, pour que les individus puissent rentrer dans une phase de diapause. En effet, les *Lestidae* sont connus pour effectuer une longue phase de diapause et de n'éclore qu'au printemps suivant (Corbet 2004). Pour reproduire la phase hivernale, les boîtes ont été placées le 30 novembre 2018 dans un réfrigérateur ayant une température de 2 à 5 ° C et une obscurité totale. Pour mimer la période post-diapause, les boîtes ont été installées dans une salle d'essai avec une température de 10 ° C le 18 février 2019 avec une photopériode naturelle (soit environ 11h / 13h de photopériode), puis le 20 février 2019 dans une enceinte climatique au sein de notre laboratoire à une température de 20 ° C avec une photopériode de 12h / 12 h.

Dès le début de la phase post-diapause (*i.e* 25 février 2019), les pousses et les papiers filtres contenant les œufs de *L. macrostigma* et *L. sponsa* ont été incisés par l'ovipositeur d'une seule femelle : les œufs présents dans chaque pousse sont issus d'une même fratrie. Ces dernières ont été séparées indépendamment par famille dans des boites de 6 x 12 x 20 cm avec 3 cm d'eau douce.

2.2 Protocole expérimental

2.2.1 Préparation des différents traitements de salinité

Dès le début des expériences, une quantité importante d'eau distillée a été préparée grâce à un distillateur afin d'obtenir un distillat (*i.e* eau pure) sans certains sels minéraux et organismes contenus dans de l'eau non distillée (Figure 4). Pour chaque traitement de salinité, la quantité de sel voulue a été pesée grâce à une balance électronique « Mettler AG245 » (*i.e*

précision 0.0001 g), mélangée avec 1 litre d'eau distillée puis homogénéisée grâce à un agitateur magnétique IKA-CIMBIMAG REO (900 t/mn). Tous les solutions salines (0.5, 4, 8, 16 $g.L^{-1}$) ont été stockées séparément dans 4 bidons de 8 litres et contrôlées à l'aide d'un conductimètre de paillasse « Inolab ».



Figure 4 : Disposition des 4 bidons contenant respectivement les différents traitements de salinités avec l'agitateur magnétique et le conductimètre (© T. Antonini)

2.2.2 Protocole et élevage des proies : naupliis d'*Artemia salina*

Artemia salina (Linneaus 1758), est un consommateur primaire de la classe des Branchiopodes (WoRMS[18]) de petite taille, facile à élever, avec une croissance rapide et une tolérance aux fortes variations de salinité (Person - Le Ruyet 1975). Dès le 20 février 2019, une première expérience a été réalisée pendant 1 semaine et demie pour estimer le nombre moyen de cystes pour une masse donnée. Sous la loupe binoculaire 700 cystes d'*A. salina* ont été comptés pour une masse de 0.0028 g sur une coupelle graduée. Cette expérience a permis de donner un aperçu sur la quantité attendue de naupliis lors des expériences journalières de nourrissage des larves. Pour cela, 32g de sel ont été pesés et ajoutés dans 1 litre d'eau distillée (*i.e* salinité à 32 $g.L^{-1}$). Une fois le contenu mélangé grâce l'agitateur magnétique, 300 mL de cette solution a été ajouté dans un récipient avec 0.1 g de cystes d'*A.salina* (*i.e* 1 cuillère rase contenant environ 28 000 cystes). La solution a ensuite été placée dans une enceinte avec un système d'agitation (*i.e* permettant l'oxygénation) pendant 48 heures (Figure 5). Du fait de leur cycle de vie rapide, l'éclosion des cystes en naupliis a duré 48 heures. Au bout de cette période, 3 strates se sont formées dans la solution : à la surface (1) les coquilles de cystes ayant éclos, au fond (2) les cystes non éclos et entre deux (3) les naupliis d'*A. salina* vivants.

[18] World Registrer of Marines Species

Afin de tester la longévité des naupliis d'*A. salina*, 6 réplicats ont pu être réalisés de *n* individus de la solution journalière. Les individus ont été prélevés grâce à une pipette graduée et introduit dans les 4 traitements. Cette expérience a permis d'estimer (1) le temps de survie des naupliis en fonction d'un stress salin, et (2) d'estimer le temps nécessaire pour les larves à se nourrir. Grâce à un phénomène de phototropie, les naupliis d'*A. salina* ont été prélevé facilement en grande quantité dans la solution, car ils ont la capacité à s'orienter vers une source lumineuse. Par la suite, ils ont été rincés avec de l'eau correspondant à la salinité par deux fois sur un tamis de maille de 0.2 mm en enlevant l'excédent d'eau. Une fois capturés, les naupliis ont été déposés dans un pot à la salinité correspondante. Ils ont été ensuite distribués dans les pots d'élevage avec une pipette graduée.

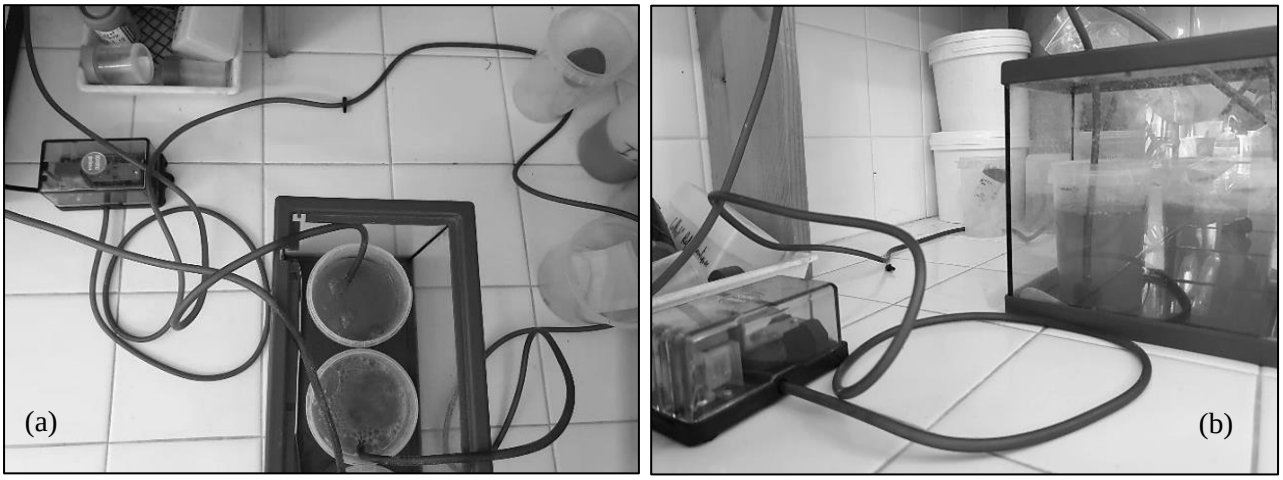


Figure 5 : Expérience journalière d'élevage dans l'enceinte avec le système d'agitation vue sur de dessus (a) et vue sur le côté (b) (© T. Antonini)

Les individus de *Lestidae* sont hémimétaboles[19] et ont généralement une croissance assez rapide avec une succession de 10 mues avant d'atteindre le dernier stade larvaire (Thompson 1989). D'après Pickup *et al.* (1984), la durée de développement larvaire de *L. sponsa* dure environ 60 à 83 jours et celle de *L. macrostigma* environ 60 jours (Papazian *et al.* 2017). Au fur et à mesure de nos expériences, les doses d'*A. salina* ont été augmentées proportionnellement en fonction de leur stade larvaire car les larves subissent des transformations morphologiques et physiologiques, et ont besoin d'une plus grande quantité de naupliis. Pour cela, 700 mL de la solution saline et plus de 0.1g de cystes (*i.e* une cuillère pleine) ont été mélangés et placés dans les mêmes conditions que précédemment.

[19] Larve aquatique (naïade) avec biotope et mode de vie différent de l'adulte

2.2.3 Protocole et élevage de L. macrostigma et L. sponsa

2.2.3.1 Stade larvaire

Afin d'avoir un suivi distinct de chaque individu et d'éviter le cannibalisme entre les larves, les individus ont été suivis individuellement (Figure 6a) du stade larvaire jusqu'au stade adulte. Selon l'espèce, la famille et la salinité, des plateaux avec *n* pots « élevage » ont été disposés dans l'enceinte climatique (Figure 6b). Un loger a été placé dans cette enceinte sur le premier et le dernier plateau afin d'enregistrer les variations de températures et de l'intensité lumineuse chaque jour. Ces données ont été visualisées grâce à un logiciel de gestion d'enregistrement, de visualisation graphique et d'analyse de données appelé HOBOware. Sur chaque pot « élevage » a été inscrit un code avec les initiales de l'espèce « S » pour *L. sponsa* ou « M » pour *L. macrostigma*, la salinité (0.5 ; 4 ; 8 ; 16), la famille notée par ordre alphabétique et le numéro de l'individu. Ce codage permet de suivre individuellement les larves. Compte tenu de la tolérance suivant le gradient de salinité des deux espèces, le nombre d'individus larvaire a varié en fonction du traitement de salinité et de l'espèce (taille totale de l'échantillon = 830 larves. Le nombre d'individus mis en élevage est illustré ci-dessous sous forme de diagrammes circulaires (Figure 7).

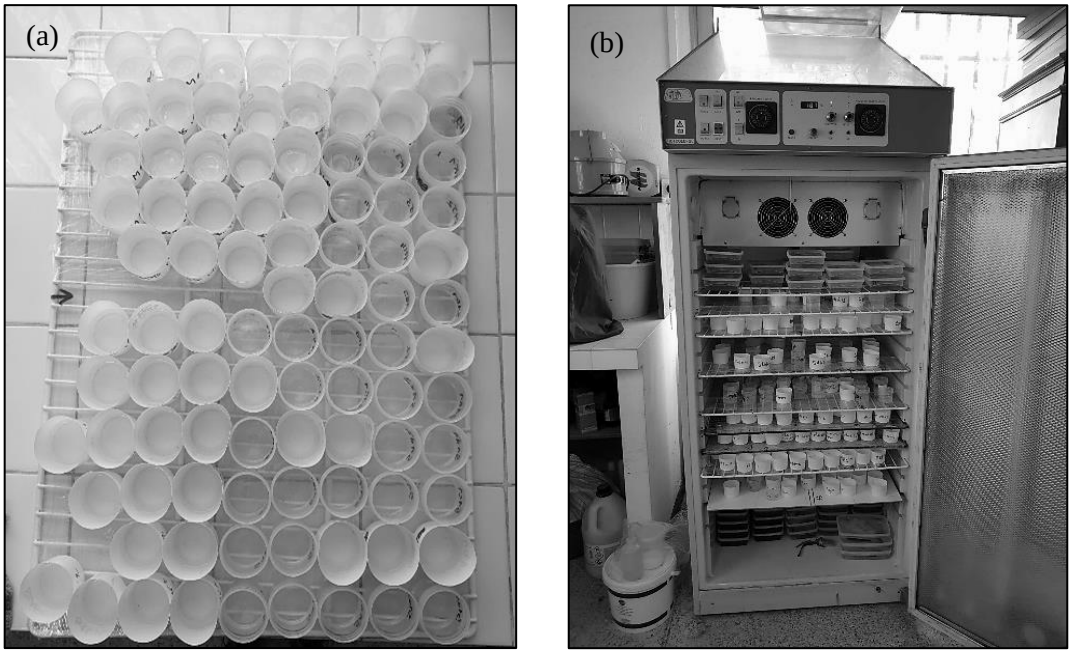


Figure 6 : Disposition des pots contenant respectivement un individus sur les plateaux (a) et rangés par salinités et espèces dans l'enceinte climatique (b) (© T. Antonini)

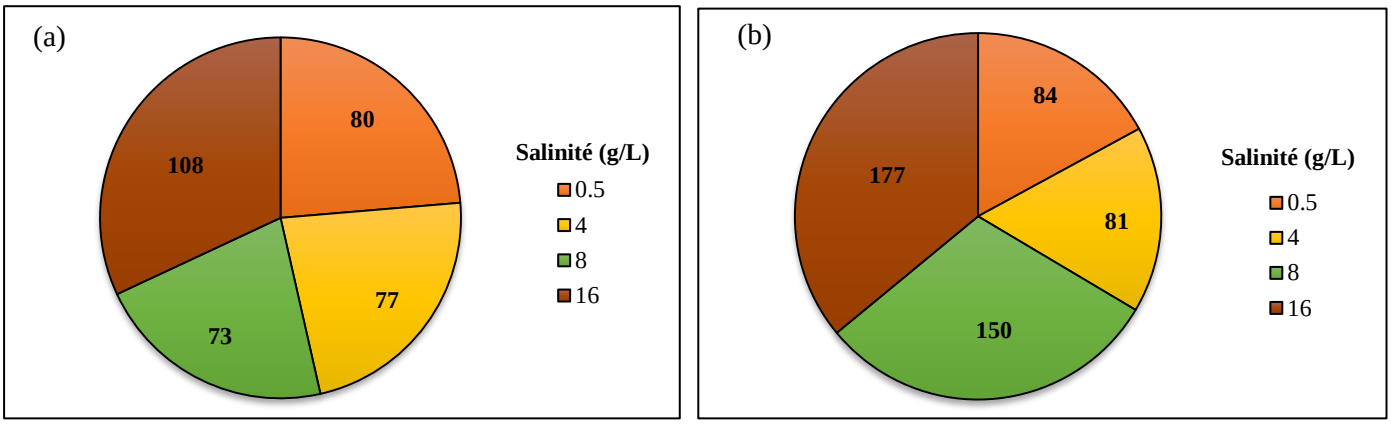


Figure 7 : Représentation du nombre d'individus de *L .macrostigma* (a) et *L. sponsa* (b) mis en élevage selon la salinité (g/L)

Quotidiennement à partir du 25 février 2019, les nouveau-nés ont été nourris et contrôlés 7 jours sur 7. Une première phase de nourrissage s'est effectuée tous les matins dans chaque traitement de salinités, et une deuxième phase aux alentours de 14 heures pour le traitement à 0.5 g. L^{-1} car les naupliis d'*A. salina* mourraient plus rapidement à ce traitement et les larves n'avaient pas autant à disposition de nourriture que les autres. La deuxième phase s'est déroulée aux alentours de 16h et a permis de contrôler la survie des larves. Afin que les larves aient les mêmes disponibilités alimentaires et pour limiter l'accumulation de naupliis d'*A. salina* pouvant rendre le milieu nocif (Bayoh & Lindsay 2003), l'eau de chaque contenant a été changée par la salinité correspondante.

Durant cette phase, la larve a été prélevée au préalable grâce à une pipette graduée, ce qui a permis de contrôler la survie de l'individu. Les individus retrouvés « morts » au stade larvaire (Annexe III), ont été mis de côté pour pouvoir mesurer la largeur de leur tête ce qui permet d'estimer par la suite la vitesse de croissance. Afin d'obtenir des mesures correctes et précises, la loupe binoculaire a été réglée à 1 mm.

Après le contrôle de tous les pots et des plateaux pour chaque traitement, ces derniers ont été placés selon un ordre au hasard sur les plateaux, car l'intensité lumineuse durant les phases de jour n'a pas été homogènes d'où la nécessité de randomiser.

2.2.3.2 Stade adulte

Lors du dernier stade larvaire « F0 », les individus ont été placés individuellement dans des gobelets remplis au 1/3 avec de l'eau à la salinité correspondante et conservés selon les

mêmes conditions qu'au stade larvaire. Ces pots sont constitués d'un filet à maille pour permettre aux individus de s'agripper lors de leur métamorphose et d'un couvert en tissu pour éviter qu'ils ne s'envolent. Dès leur émergence, les adultes ont été mesurés (*i.e* comme précédemment), sexés et étudiés sur leur : (iv) taille à l'émergence, (v) masse à l'émergence, (vi) succès d'émergence et (vii) capacité au vol.

2.3 Succès d'émergence et de vol

Une fois émergés, la durée de développement larvaire des individus a été calculée. 24h après leur émergence, le succès d'émergence des individus a été codé sous 3 catégories : **0** (= les individus sont morts pendant la métamorphose et n'ont pas réussi à prendre leur taille finale), **1** (= les individus ont réussi leur métamorphose mais une des quatre ailes n'est pas entièrement déployée), **2** (= les individus ont réussi leur métamorphose avec les quatre ailes entièrement déployées) (Arambourou *et al.* 2017). Afin de quantifier leur succès de vol, les adultes ont été placés dans un tube en plexiglas de 270 cm de haut a été placé verticalement (Figure 8). Au début de chaque essai, chaque adulte a été placé délicatement au bas du tube avant de coder si : **1** (= les individus ont réussi à voler), **0** (= les individus n'ont pas réussi à voler). Après avoir quantifié leur succès, chaque adulte a été pesé à l'aide d'une balance électronique et mesuré sous la loupe binoculaire. Tous les adultes ont ensuite été placés séparément dans des papillotes et conservés dans un congélateur à -80 ° C jusqu'à l'analyse physiologique qui ne rentrera pas en compte dans les analyses.



Figure 8 : Tube en plexiglas au sein du laboratoire (© T. Antonini)

3 Analyses statistiques

Chaque jour, un suivi de chaque individu a été mis à jour dans un tableau récapitulatif Excel. Les mesures effectuées n'étant pas indépendantes entres elles, elles constituent des séries non appariées.

3.1 Nature des données

Différents types de variables ont été utilisées pour la comparaison des deux espèces en fonction des traitements de salinité. Les détails sont les suivants :

(1) Données qualitatives nominales : **Survie** sous forme de classes allant de 0 à 1 pour chaque individu des deux espèces.
(2) Données quantitatives continues : **Taille (mm)** mesurée à l'état larvaire sur les individus « morts » et au stade adulte deux espèces.
(3) Données quantitatives discrètes : **Durée de développement larvaire (jours)** calculée par la différence entre la date d'éclosion et la date d'entrée en émergence des deux espèces.
(4) Données quantitatives continues : **Vitesse de croissance (mm/jours)** calculée avec le ratio entre la taille (mm) des individus à l'état adulte et la durée de développement larvaire (jours).
(5) Données quantitatives continues : **Masse fraîche (g)** pesée sur les individus adultes des deux espèces.
(6) Données qualitatives nominales : **Succès de métamorphose** sous forme de classes allant de 0 à 2 pour les individus adultes des deux espèces.
(7) Données qualitatives nominales : **Succès de vol** sous forme de classes allant de 0 à 1 sur les individus adultes des deux espèces.
(8) Données qualitatives nominales *(facteur aléatoire)* : **Sexe** sous forme de classes (Mâle ou Femelle).
(9) Données qualitatives nominales *(facteur aléatoire)* : **Famille** sous formes de classes allant de a à z et de a' à l'.

3.2 Modélisation

Pour les données qualitatives (1), des mesures moyennées (Whittaker 1972) ont été réalisées puisque les échantillonnages de nos deux espèces n'étaient pas égaux (respectivement 338 et 492).



Les données quantitatives (2) ont été analysées par un test de la somme des rangs de Wilcoxon-Mann-Whitney. Ce test non paramétrique a été choisi car les échantillons sont non appariés (indépendants) et la distribution des variables ne suit pas une loi normale.

Pour les données qualitatives (6) le choix des analyses s'est porté sur un Modèle Logistique Multinomial (MLM), lequel a pour objectif d'analyser la probabilité qu'un individu fasse parti de chacune des classes. Pour toutes les autres données le choix des analyses s'est porté sur des Modèles Linéaires Généralisés Mixtes (GLMM), lesquels ont permis l'analyse des différentes variables réponses (*i.e* traits d'histoire de vie) en fonction de deux variables explicatives « Espèce » et « Salinité ». La sélection du modèle final a été faite par le biais de la valeur de l'AIC[20] le plus petit (Akaike 1987). Ces modèles ont été effectués en utilisant la distribution Binomial pour les données binaires (1) et (7) et la distribution Gaussian pour les données (3), (4) et (5). Afin de prendre en compte la variabilité qui existe entre les variables explicatives, des facteurs aléatoires « Famille » et « Sexe »[21]ont été pris en considération.

En parallèle avec les analyses, les différences entre les 2 espèces le long du gradient de salinité ont été testées via une analyse de variance (ANOVA) et des Tests post-hoc pour des comparaisons multiples entre les différents traitements de salinité.

Toutes les démarches statistiques ont été effectuées avec le logiciel RStudio v1.1.553 (RStudio Team 2017) avec l'utilisation des packages « lme4 » (Bates *et al.* 2014 a), « AICcmodavg » (Mazerolle 2015), « MuMin » (Barton 2009), « car » (Fox 2009), « nnet » (Ripley 2016), « effects » (Fox 2003) et pour la construction de graphiques, des packages tels que « ggplot2 » (Wickham 2019), « gridExtra » (Auguie 2017) et « cowplot » (Wilke 2017) ont été utilisés.

4 Résultats

4.1 Survie : de l'éclosion à l'émergence

La figure ci-dessous (Figure 9), représente le taux de survie (%) des deux espèces en fonction des traitements de salinités. Sur 830 individus élevés, seuls 84 individus (dont 73% *L. macrostigma* et 27% *L. sponsa*) ont réussi à atteindre le stade adulte dans toutes salinités confondues hormis dans le traitement à 16 $g.L^{-1}$ où tous ont été retrouvés morts durant le stade larvaire. Aucun test statistique n'a pu donc être effectué dans ce traitement. Graphiquement, *L.*

[20] Akaike *information Criterion*
[21] Les facteurs aléatoires « Famille » et « Sexe » n'ont pas été pris en compte dans le MLM

macrostigma possède une meilleure capacité de survie par rapport à *L. sponsa* toutes salinités confondues. Par exemple dans le traitement à 0.5 g. L^{-1}, 14.30% de la population de *L. macrostigma* a réussi à survivre, 27.70% dans le traitement à 4 $g.L^{-1}$ et 44.12% dans celui à 8 $g.L^{-1}$. Néanmoins, plus d'individus de *L. sponsa* ont réussi à survivre (15.38%) dans le traitement à 4 $g.L^{-1}$ par rapport aux autres traitements.

En plus des analyses descriptives, les résultats de GLMM ont montré que le modèle le plus parcimonieux a été expliqué par l'effet des variables « Espèce » et « Salinité » ainsi que leur interaction. D'après les résultats de l'ANOVA, ces dernières présentent des effets significatifs sur la « Survie » ($df_{espèce}$ = 1, $F_{espèce}$ = 32.5, $p\text{-}value_{espèce}$<0.001 ; $df_{salinité}$ = 1, $F_{salinité}$ = 22.4, $p\text{-}value_{salinité}$ <0.0001) où l'espèce *L. sponsa* possède une capacité de survie plus faible que celle de *L. macrostigma* (*p-value* <0.05). Pour donner suite aux résultats de l'ANOVA, un test post-hoc a été réalisé pour des comparaisons multiples entre les différents traitements de salinité. Ces résultats ont montré que la capacité de survie entre les deux espèces est significativement différente dans les traitement à 0.5 $g.L^{-1}$ ($X\text{-}squared_{0.5}$ = 5.96, $df_{0.5}$ = 1, $p\text{-}value_{0.5}$ = 0.01) et 8 $g.L^{-1}$ ($X\text{-}squared_{8}$ = 43.58, df_{8} = 1, $p\text{-}value_{8}$ < 0.001) (Figure 9).

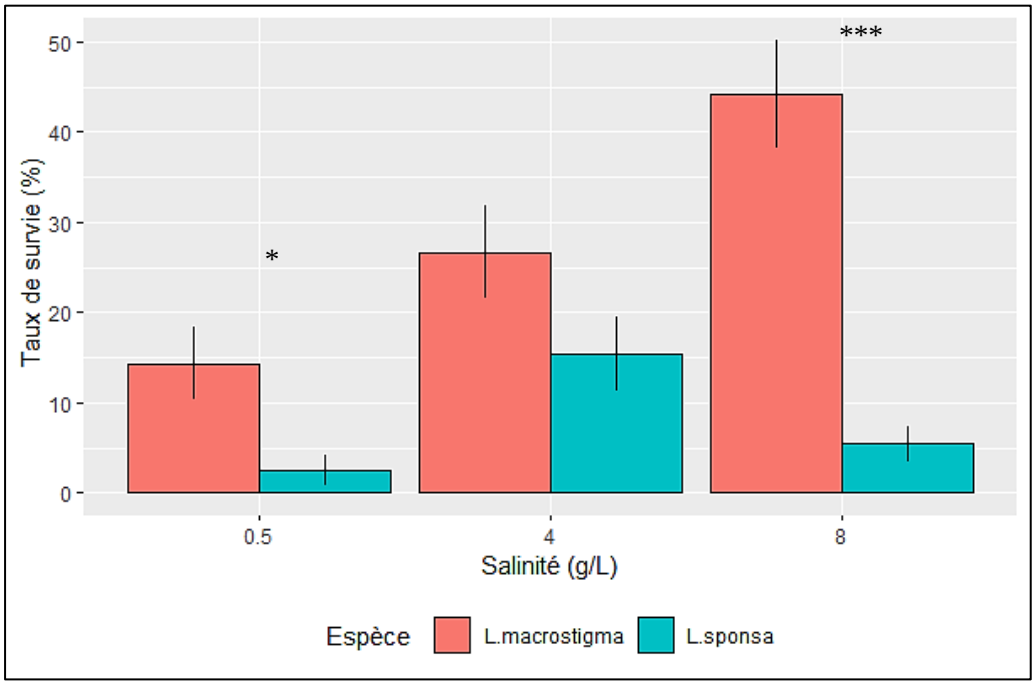


Figure 9 : Représentation graphique du pourcentage de survie des deux espèces en fonction du gradient de salinité (± 95% IC). Les étoiles correspondent au degré de significativité : * Probabilité d'identicité : 5% <-> p-value <= 0,05 ; ** Probabilité d'identicité : 1% <-> p-value <= 0,01 ; *** Probabilité d'identicité : 1 sur 1000 <-> p-value <= 0,001

4.2 Durée de développement larvaire

La durée de développement larvaire a été estimée et représentée sous forme de régression linéaire (Figure 10) sur les individus vivants. Comme dit précédemment aucun individus n'a réussi à survivre dans le dernier traitement à 16 $g.L^{-1}$ donc aucun test statistique n'a pu être effectué sur ce traitement.

Le graphique illustre une augmentation de la durée de développement larvaire des deux espèces en fonction du gradient de salinité (Figure 10). Les résultats de GLMM ont montré que le modèle le plus parcimonieux a été expliqué par l'effet des variables « Espèce » et « Salinité » ainsi que leur interaction. D'après les résultats issus de l'ANOVA, ces dernières ont des effets significatifs sur la durée de développement larvaire ($df_{espèce}$ = 1, $F_{espèce}$ = 236.8, $p\text{-}value_{espèce}$<0.0001 ; $df_{salinité}$ = 1, $F_{salinité}$ = 5.4, $p\text{-}value_{salinité}$ <0.05). L'espèce *L. sponsa* possède une durée de développement larvaire significativement plus longue que celle de *L. macrostigma* (*p-value* <0.001). D'après le coefficient de détermination (R^2), 82% de la variabilité de la « Durée de développement » est expliquée par l'ensemble des variables « Espèce » et « Salinité ». A la suite des tests post-hoc ont été réalisés, et aucune différence significative n'a été décelée entre les différents traitements.

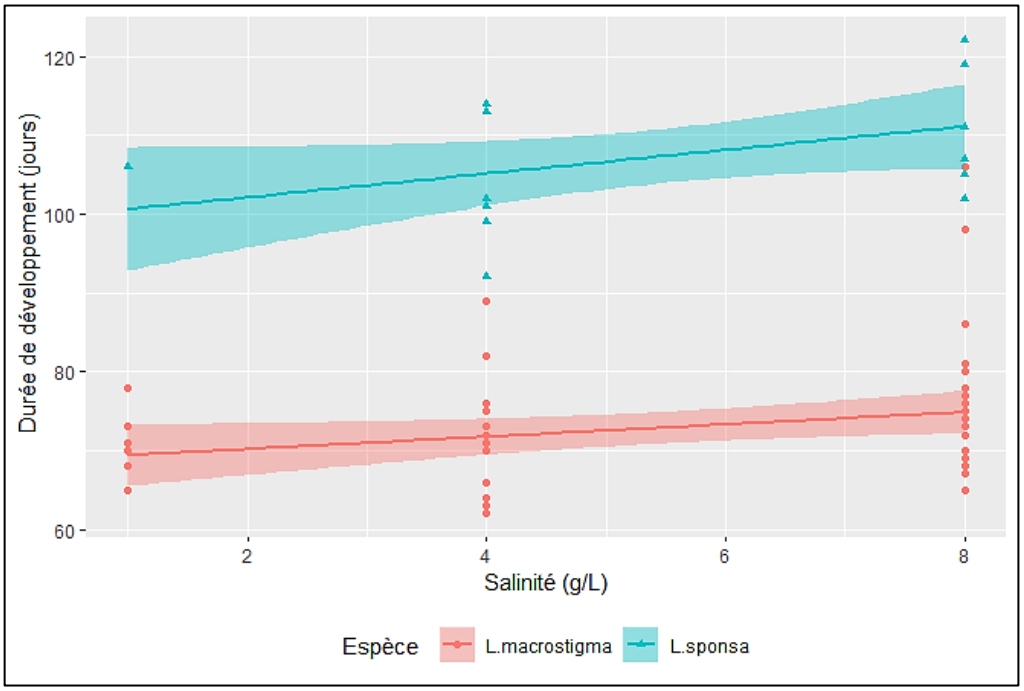


Figure 10 : Représentation graphique des deux régressions linéaires de la durée de développement larvaire des deux espèces *L. macrostigma* et *L. sponsa* en fonction du gradient de salinité (g/L) (± 95% IC). Les points ronds roses correspondent aux données de *L. macrostigma* tandis que les triangles bleus à celles de *L. sponsa*

4.3 Vitesse de croissance

La vitesse de croissance est représentée comme précédemment sous forme de régression linéaire (Figure 11). Aucun test statistique n'a pu être effectué sur le traitement à 16 $g.L^{-1}$. La représentation graphique montre une diminution de la vitesse de croissance des deux espèces *L. macrostigma* et *L. sponsa* en fonction de l'augmentation de la salinité. Les résultats de GLMM ont montré que le modèle le plus parcimonieux a été expliqué par l'effet de la variable « Espèce ». D'après les résultats de l'ANOVA, l'« Espèce » présente un effet significatif sur la vitesse *L. macrostigma* est significativement plus rapide que celle de *L. sponsa* (*p-value*< 0.001). Le coefficient de détermination (R^2) montre que 74% de la variabilité de la « Vitesse de croissance » est expliquée par la variable « Espèce ». La « Salinité » ne présente aucun effet significatif d'après les résultats de l'ANOVA.

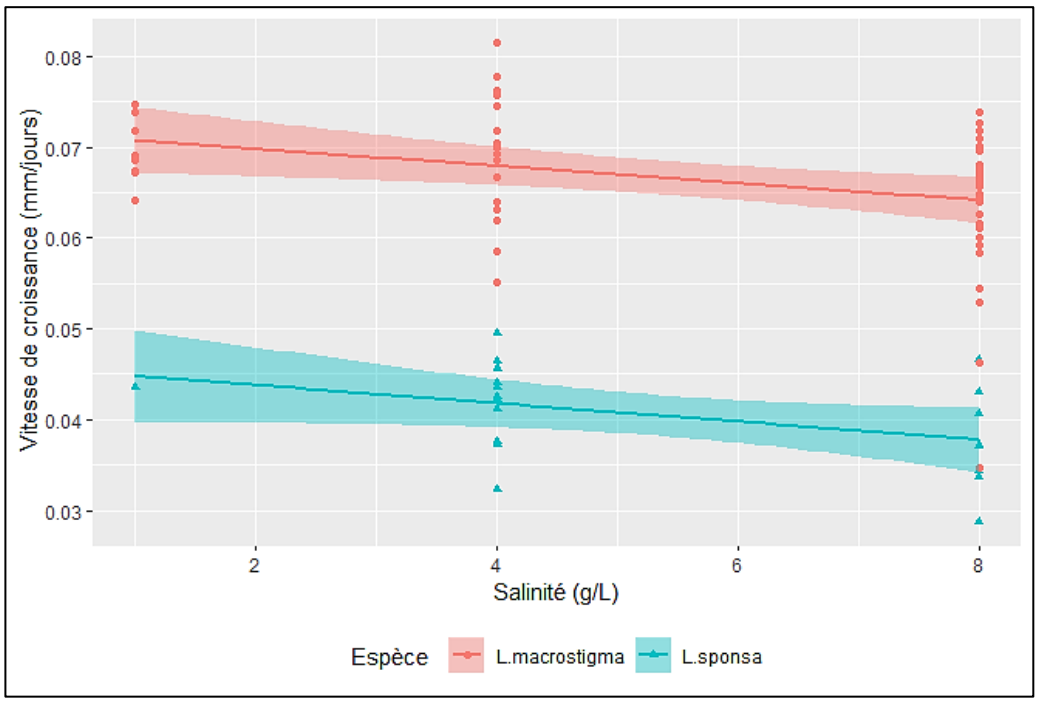


Figure 11 : Représentation graphique des deux régressions linéaires de la vitesse de croissance des deux espèces *L. macrostigma* et *L. sponsa* en fonction du gradient de salinité (g/L) (± 95% IC). Les points ronds roses correspondent aux données de *L. macrostigma* tandis que les triangles bleus à celles de *L. sponsa*

4.4 Taille et masse fraiche à l'émergence

Les résultats obtenus avec les GLMM ont montré que l'« Espèce » présente un effet significatif sur la « Taille » et la « Masse » à l'émergence » (*p-values*<0.0001). En effet, la taille des adultes à l'émergence entre les deux espèces présente des différences très significatives (*p-values* < 0.0001) avec une largeur de tête significativement plus grande de *L. macrostigma* (4.8 mm ± 0.26) par rapport à celle de *L. sponsa* (4.3 mm ± 0.3) (Figure 12.a). La Figure 12.b montre que la masse à l'émergence entre les deux espèces présente aussi des différences très significatives (*p* < 0.0001) avec une masse fraiche significativement plus élevée de *L. macrostigma* (0.047 g ± 0.09) par rapport à celle de *L. sponsa* (0.035 g ± 0.012). D'après le coefficient de détermination (R^2), 37% de la variabilité de la « Taille à l'émergence » est expliquée par l'« Espèce ». La « Salinité » ne présente aucun effet significatif sur ces deux paramètres d'après les résultats de l'ANOVA. Aucun test statistique n'a pu être effectué sur le traitement à 16 $g.L^{-1}$.

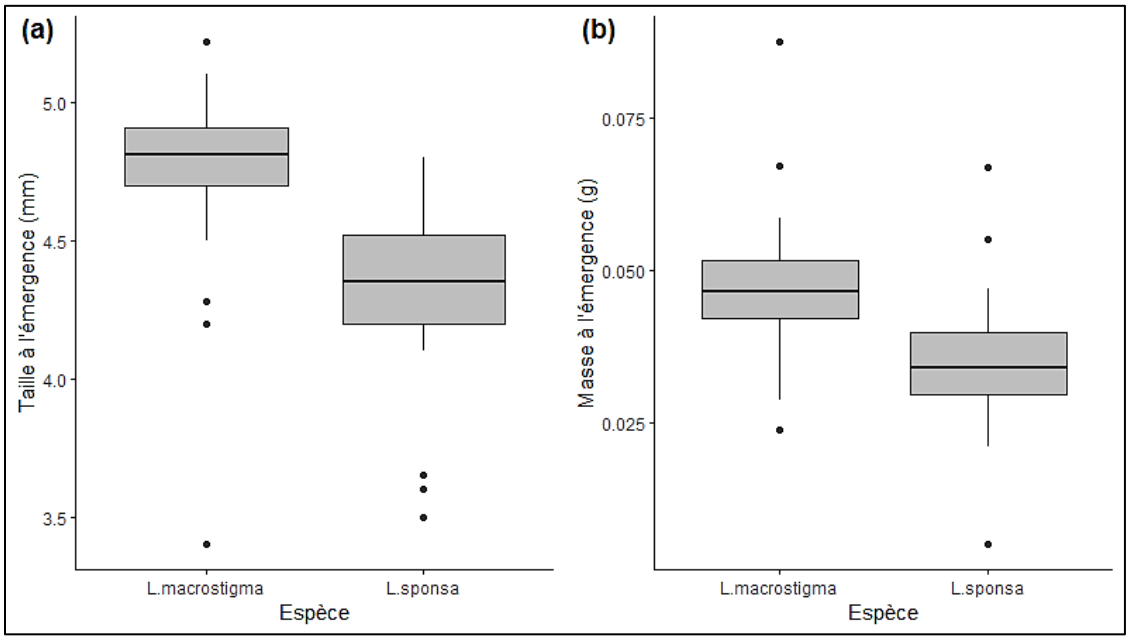


Figure 12 : Boites à moustaches de la taille (mm) (a) et de la masse (g) (b) à l'émergence des individus adultes en fonction de *L. macrostigma* et *L. sponsa* toutes salinités confondues (± 95% IC). Les points représentent les valeurs extrêmes

4.5 Succès de métamorphose et de vol

Pour analyser le succès de métamorphose, une MLM a été effectuée. Le modèle le plus parcimonieux été expliqué seulement par l'effet de la variable explicative (« Espèce »). D'après les résultats, la variable « Espèce » a montré un effet très significatif sur la variable « Succès de métamorphose » (*p-values*<0.0001). D'après l'odds ratio, la probabilité qu'un individu *L.*

sponsa réussisse partiellement sa métamorphose (=1) plutôt qu'il l'échoue (=0) est de 0.1 fois celle de *L. macrostigma* (autrement dit *L. macrostigma* a $\frac{1}{0.1}$= 10 fois plus de chance de réussir une métamorphose partielle plutôt l'inverse par rapport à *L. sponsa*. Dans les deux derniers cas, *L. macrostigma* a $\frac{1}{0.06}$ = 17 fois plus de chance de réussir complètement sa métamorphose (=2) plutôt que partiellement ou pas du tout par rapport à *L. sponsa* (Tableau II).

Tableau II : Résumé du test multinomial effectué sur le modèle sélectionné. L'odds ratio d'un rapport entre trois classes de la variable réponse indique le rapport entre ce rapport dans une classe de la variable explicative et ce même rapport dans l'autre classe. La direction du rapport entre les classes de la variable explicative est indiquée en titre du tableau. Les étoiles correspondent au degré de significativité : * Probabilité d'identicité : 5% <-> p-value <= 0,05 ; ** Probabilité d'identicité : 1% <-> p-value <= 0,01 ; *** Probabilité d'identicité : 1 sur 1000 <-> p-value <= 0,001.

$`*L.sponsa*|*L.macrostigma*`			
	Odds.ratio	z	Pr(>|z|)
1|0	0.100000	-2.6393	**0.008307 ****
2|0	0.061538	-4.1405	**3.465e-05 *****
2|1	0.061538	-4.1405	**3.465e-05 *****

Concernant le succès de vol, les analyses de GLMM ont montré que le modèle le plus parcimonieux a été expliqué par l'effet de chaque variable explicative « Espèce » et « Salinité » ainsi que leur interaction. Cependant les deux variables explicatives n'ont eu aucun effet significatif sur la variable « Succès de Vol ».

5 Discussion

5.1 Survie : de l'éclosion à l'émergence

Les résultats issus de la Figure 9 ont montré une meilleure capacité de survie de *L. macrostigma* par rapport à *L. sponsa* toutes salinités confondues avec des différences significatives observées dans les traitements à 0.5 et 8 $g.L^{-1}$ entre les deux espèces. Cette constatation se confirme par la capacité à ses larves de se développer principalement dans les milieux saumâtres (Nielsen 1954 ; Robert 1958 ; Plattner 1967 ; Aguesse 1968) voire jusqu'à 20-22 $g.L^{-1}$ d'après Lambret *et al.* (2009) lors de l'assèchement des mares durant le printemps. D'autre part, des études (Belyshev 1973 ; Kosterin 1996 ; Berquier 2015) ont montré qu'elles étaient capables de se développer dans des milieux d'eaux douces continentales. Toutefois, nos résultats ont pu refléter que malgré sa capacité à survivre à des taux de salinité ne dépassant pas 4 $g.L^{-1}$ Cieśliński & Ogonowski (2008), 6% des individus de *L. sponsa* ont réussi à émerger dans le traitement à 8 $g.L^{-1}$. Néanmoins, il a été intéressant de constater une meilleure capacité de survie de *L. macrostigma* par rapport à *L. sponsa* dans le dernier traitement à 16 $g.L^{-1}$. Cependant de cette expérience aucun individu n'a réussi à survivre à ce traitement. En effet, *L. macrostigma* est une espèce qui résiste en général mieux aux pressions environnementales puisque sa distribution se fait exclusivement dans les marais temporaires saumâtres (Corbet 2004) tandis que *L. sponsa* est absent dans ces milieux. Une des conséquences qui pourrai intervenir lorsque l'environnement est trop nocif est un faible nombre de descendants (Cartier 2011). Mais cela n'explique pas le fort taux de mortalité que nous avons pu avoir pendant l'expérimentation. L'hypothèse générale qui a été mise au vu de ces résultats concerne les manipulations répétitives (*i.e* artéfact) ; par des aspirations parfois trop brusques qui ont pu engendrer un stress supplémentaire chez les individus des deux espèces, causant ainsi plus de mortalité. Cependant, nous ne pouvons pas nier le fait qu'une augmentation de la salinité a exercé un stress plus ou moins sévère sur les individus (Reynolds 2002). Ce stress a joué un rôle de pression de sélection par une réponse physiologique entraînant la mort de 90% des individus mais aussi des modifications physiologiques comme un déséquilibre de l'osmorégulation observé par exemple chez les espèces d'araignée-loups (Pétillon 2011).

5.2 Durée de développement larvaire

Les analyses univariées ont montré que la salinité et les caractéristiques de l'espèce présentent des effets significatifs sur la durée du développement larvaire. Les résultats issus de la Figure 10 ont montré que *L. macrostigma* possède une durée de développement larvaire

significativement plus courte par rapport à celle de *L. sponsa*. Dans des conditions optimales, la durée de développement larvaire de *L. macrostigma* est connue pour être beaucoup plus rapide (Papazian *et al.* 2017) que celle de *L. sponsa* (Pickup *et al.* 1984 ; Schiel F.J 2015 b). Mais face à l'augmentation de la salinité, la durée de développement larvaire chez les deux espèces augmente proportionnellement. D'après des études faites sur *Chironomus salinarius* (Diptera) une augmentation de la salinité augmente la durée des premiers stades larvaires (Cartier 2011) ce qui explique une durée de développement plus longue. Plusieurs suppositions peuvent être mises en jeu, par exemple un déséquilibre entre l'assimilation des nutriments et les dépenses énergétiques (Clark *et al.* 2004).

5.3 Vitesse de croissance

La Figure 11 reflète que la vitesse de croissance des deux espèces diminue en fonction de la salinité. Des différences significatives ont été observées entre les deux espèces avec une vitesse de croissance de *L. macrostigma* significativement plus rapide que celle de *L. sponsa*. Les analyses univariées ont montré que le taux de croissance est fortement dépendant de l'espèce ; la salinité n'y présente aucun effet significatif. La vitesse de croissance et le développement sont des processus très souvent liés, l'un décrit les modifications de taille et de masse tandis que l'autre décrit la progression des caractéristiques physiologiques et morphologiques vers une maturité reproductive (Butler 1984). Une durée de développement rallongée et une vitesse de croissance ralentie, suppose que les larves des deux espèces ont probablement retardé leur nymphose afin d'atteindre une taille et une masse qu'ils auraient dû atteindre dans des conditions non expérimentales (Clark *et al.* 2004).

5.4 Taille et masse à l'émergence

À la suite de l'obtention des résultats relatif au stade larvaire, les questions posées ont été si ces différences observées se sont répercutées chez les adultes. Comme l'a montré la Figure 12.a, des différences significatives de la taille à l'émergence entre les deux espèces ont été observées avec une taille significativement plus grande de *L. macrostigma* par rapport à *L. sponsa*. Des différences significatives ont aussi été retrouvées entre les deux espèces sur la masse fraîche avec une masse significativement plus élevée de *L. sponsa* par rapport à *L. macrostigma*. Cependant, la salinité ne présente aucun effet significatif sur ces deux paramètres. L'hypothèse émise a été lors du dernier stade « F0 », l'individu subit de multiples transformations morphologiques et physiologiques notamment par l'augmentation de la

pression interne de leur corps. Cette augmentation se fait par l'absorption d'air et d'eau mais aussi par le l'hémolymphe[22], ce qui permet la libération de l'individu dans son ancienne mue (Hadley 1982). Lors de leur libération, cette hémolymphe est alors libérée ; il ne serait pas étonnant que pour les individus n'ayant pas réussi leur métamorphose (=0) ou partiellement (=1), l'hémolymphe soit restée dans la mue d'où des masses fraîches importantes.

5.5 Succès de métamorphose et de vol

Les résultats du Tableau II ont montré que plus d'individus de *L. macrostigma* ont réussi à se métamorphoser par rapport à *L. sponsa*. Plus de réussite à l'émergence ont été répertoriée chez *L. macrostigma* par rapport à *L. sponsa*. Ce point peut être lié à avec la non-libération de l'hémolymphe plus observée chez *L. sponsa* que *L. macrostigma*. D'après les résultats d'Arambourou *et al.* (2017), la plasticité phénotypique induite par la température modifie la forme des ailes. On peut supposer que la salinité présente le même effet mais aucune étude n'est parue à ce sujet et nos résultats nous ont montré que la salinité ne présente pas d'effet significatif sur la capacité de vol. On peut supposer que les conditions non optimales ont contribué en partie à l'échec des performances de vol chez les individus des deux espèces.

6 Conclusion et perspectives

La présente étude a permis de faire progresser nos connaissances sur l'effet de la salinité sur certains traits d'histoire de vie intrinsèques de deux espèces congénériques *L. macrostigma* et *L. sponsa*. Nos résultats ont montré des différences significatives de tous les traits d'histoire de vie intrinsèques étudiés entre *L. macrostigma* et *L. sponsa* en fonction d'un gradient de salinité. Cette première affirmation confirme notre première hypothèse. Elle se justifie d'une part avec les caractéristiques de l'espèce en elle-même mais surtout par des stratégies d'adaptations morphologiques, physiologiques ou comportementales (Darwin 1859) différentes selon leurs besoins écologiques (*i.e* habitat). Les travaux ont montré que l'espèce *L. macrostigma* présente une meilleure capacité de survie, une durée de développement larvaire et une vitesse de croissance plus rapide que *L. sponsa* toutes salinités confondues. Cette deuxième affirmation répond à notre deuxième hypothèse du fait qu'une augmentation de la salinité engendre une mortalité et un ralentissement de la vitesse de croissance plus fortement chez *L. sponsa* que chez *L. macrostigma*. De plus, ces différences ont été répercutées sur les adultes par une taille significativement plus grande de *L. macrostigma*, un succès de

[22] Liquide circulatoire chez les invertébrés dont le rôle est similaire à celui au sang chez les vertébrés

métamorphose et de vol plus observés chez *L. macrostigma*, mais avec une masse fraîche plus lourde chez *L. sponsa*. Ces distinctions confirment notre dernière hypothèse et justifient le fait que les deux espèces possèdent des adaptations locales dues à leur occupation dans des niches différentes. Mais l'étude a permis de prouver que *L. macrostigma* était capable de tolérer de grandes variations de salinité de 0.5 $g.L^{-1}$ jusqu'à 8 $g.L^{-1}$. C'est-à-dire qu'elle est autant capable de se développer dans des milieux d'eaux douces continentales comme dans des milieux saumâtres. Ceci démontre clairement que l'espèce possède des caractéristiques euryèce par sa tolérance à des variations plus ou moins importantes de la salinité mais confirme tout de même son statut d'espèce sténoèce par son aire de distribution limitée et son aire d'occurrence disjointe. L'espèce adopte donc des stratégies adaptatives compétitrices pour répondre à ces différentes contraintes environnementales par des compromis évolutifs (*i.e* trade-off). Le long du gradient de salinité, seules la survie et la durée de développement larvaire ont montré des effets significatifs. Dans la perspective, il serait envisageable d'étudier les mécanismes mis en jeu à l'échelle phénotypique et génotypique, d'adopter d'autres procédures expérimentales et d'étudier d'autres traits d'histoire de vie intrinsèques notamment sur la masse sèche mais aussi sur la masse graisseuse et musculaire des individus conservés. L'ensemble des résultats obtenus dans le cadre de ce travaux servira à l'élargissement de nos connaissances sur la demoiselle mais aussi d'acquérir des connaissances fondamentales sur les deux espèces.

7 Références bibliographiques

Publications, ouvrages

1. **A**guesse, P., 1968. *Les Odonates de l'Europe occidentale, du Nord de l'Afrique et des îles atlantiques*. Masson, Paris. 258 p.
2. d'**A**guilar, J. & Dommanget, J.L., 1998. *Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du Nord*. Delachaux et Niestlé, 2nd édition, 463 p.
3. **A**kaike H., 1987. Factor analysis and AIC. In Selected Papers of Hirotugu Akaike. Springer, New York, NY: 371-386 p.
4. **A**uguie, B., 2017. GridExtra *: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics*. R package version 2.3 [Logiciel]. Récupéré à partir de https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra
5. **A**rambourou, H., Sanmartin-Villar, I., Stoks, R., 2017. Wing shape-mediated carry-over effects of a heat wave during the larval stage on post-metamorphic locomotor ability. *Oecologia*, **184**:279-291.
6. **A**skew, R.R., 2004. *The dragonflies of Europe*. Editions de Harley Books, Colchester, 291 p.
7. **B**arton, K., 2009. MuMin : multi-model inference. R package version 1.1-7 [Logiciel]. Récupéré à partir de https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn .
8. **B**ates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014 a. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7 [Logiciel]. Récupéré à partir de http://CRAN.R-project.org/package=lme4.
9. **B**ayoh, M.N., Lindsay, S.W., 2003. Effect of temperature on the development of the aquatic stages of *Anopheles gambiae sensu stricto* (Diptera : *Culicidae*). *Bulletin of Entomological Research*, **93**: 375-381.
10. **B**ellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, **15**: 365–377.
11. **B**erquier, C., 2015. Etude écologique et patrimoniale du peuplement des Odonates de Corse appliquée à la conservation des espèces et des zones humides à enjeux. Thèse de Corse-Pascal Paoli.
12. **B**oudot, J.P. & Kalkman, V. J., 2015. *Atlas of the European dragonflies and damselflies*. Editions de KNNV publishing, the Netherlands, 381 p.
13. **B**utler, M.G., 1984. Life histories of aquatic insects. In *the Ecology of aquatic Insects*.Ed. V. H. Resh and D. M. Rosenberg), pp. 24-55. New York, Praeger.
14. **C**artier, V., Claret, C., Garnier, R., Franquet, E., 2011. How salinity affects life cycle of a brackish water species, Chironomus salinarius (Diptera: Chironomidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **405** : 93-98.
15. **C**hase, J.M., Leibold, M.A., 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Editions de University of Chicago Press, Chicago, 223 p.
16. **C**ieśliński, R., & Ogonowski, P., 2008. Wielkość i zmienność zasolenia wód powierzchniowych na obszarze rezerwatu „Ptasi Raj". *Wody na obszarach chronionych*, 123-132.
17. **C**lark, T.M., Flis, B.J., Remold, S.K., 2004. Differences in the effects of salinity on larval growth and developmental programs of a freshwater and a euryhaline mosquito species (Insecta: Diptera, Culicidae). *The Journal of Experimental Biology*, **207**: 2289-2295.
18. **C**ohez, D., Paix, L., Gabrie, L., Olivier, A., 2016. *Plan de Gestion de la Réserve Naturelle Régionale de la Tour du Valat. Vol.I - Plan du Travail*. Tour du Valat, Arles, 151 p.
19. **C**orbet P.S., 2004. *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata* - Revised edition. Harley Books, Colchester, 829 p.

20. **D**ajoz, R., 1996. *Précis d'écologie*. Dunod, 6ème édition, Paris, 551 p.
21. **D**arwin, C., 1859. *On the origins of species by means of natural selection. or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Third Edition, with Additions and Corrections. London: John Murray, Albemarle street, 502 p.
22. **D**ijkstra, K.D.B., 2015. *Guide des libellules de France et d'Europe*. Les guides du naturaliste. Editions de Delachaux et Niestlé, Paris, 320 p.
23. **D**obremez, J.F., 1996. Jacques Blondel : Biogéographie. Approche écologique et évolutive. *Revue de Géographie Alpine*, **84**,2 : 113-113.
24. **D**ommanget, J.L., 1987. *Etude faunistique et bibliographique des Odonates de France*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 283 p.
25. **D**upont, P., 2010. *Plan national d'actions en faveur des Odonates. Office pour les insectes et leur environnement / Société Française d'Odonatologie.* Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement durable et de la Mer, Nord-Pas-De-Calais,170 p.
26. **F**ox, J., 2003. Effects : *Effect Displays for Linear, Generalized Linear, and Other Models*. R package version 14.1-1 [Logiciel]. Récupéré à partir de http://CRAN.R-project.org/package=effects
27. **F**ox, J., 2009. Car : *Companion to Applied Regression.* R package version 1.2-16 [Logiciel]. Récupéré à partir de http://CRAN.R-project.org/package=car
28. **G**ause, G., 1934. *The struggle for existence*. Editions de The Williams & Wilkins company, Baltimore, 188 p.
29. **G**rime, J.P, 1973. Competitive exclusion in Herbaceaous vegetation. *Nature*, **242** : 344-347.
30. **G**rinnell, J., 1904. The Origin and Distribution of the Chest-Nut-Backed Chickadee. *The Auk*, **21** :364–382.
31. **G**rinnell, J., 1917. Field Test of Theories Concerning Distributional Control. *The American Naturalist*, **51**: 115-128.
32. **H**adley, N.F., 1982. Cuticle ultrastructure with respect to the lipid waterproofing barrier. *Journal of Experimental Zoology*, **222** : 239–248.
33. **H**ouard, X., Merlet, F., Lyx, D., Porte, É., 2013. *Déclinaison régionale Île-de-France du Plan national d'actions en faveur des Odonates (2013-2017).* Office pour les insectes et leur environnement – Société française d'Odonatologie / Direction régionale et interdépartementale de l'environnement et de l'énergie d'Île-de-France, 70 p.
34. **H**utchinson, G.E, 1957 b. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. *Concluding Remarks*, **22**: 415–427.
35. **K**alkman, V.J., Boudot, J.P., Bernard, R., De Knijf, G., Sushling, F., Termaat, T., 2018. Diversity and conservation of European dragonflies and damselflies (odonata). *Hydrobiologia*, **811**: 269-282.
36. **K**osterin, O., 1996. Dragonflies (Odonata) of the city of Omsk. *Acta Hydroentomologica Latvica*, **3**: 10-21.
37. **K**osterin, O., 2015. Odonata registered on a short excursion to Kyshtovka District, Novosibirsk Province, Russia. *Journal of the International Dragonfly Fund*, **86**:29-46.
38. **L**ambret, P., Cohez, D., Janczak, A., 2009. *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) en Camargue et en Crau (Département des Bouches-du-Rhône) (Odonata, Zygoptera, Lestidae). *Martinia*, **25**: 51–65.
39. **L**ambret, P., 2011. Plan Régional d'Actions en faveur des Odonates de Provence-Alpes-Côte d'Azur (2011-2015). *Amis des Marais du Vigueirat*, Arles, 86 p.
40. **L**ambret, P., Hilaire, S. & Stoks, R., 2017. Egg hatching phenology and success of Lestes macrostigma in two temporary brackish ponds. *International Journal of Odonatology*, **20**: 1-12.



41. **L**egros, B., Ichter J., Cellier, P., Houard, X., Louboutin, B., Poncet, L., Puissauve, R., Touroult, J., 2016. Caractérisation des relations Espèce-Habitat naturel et gestion de l'information. Guide méthodologique. Version 1. *Rapport SPN 2016-01, Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle*, Paris, 38 p.
42. **L**ongfield, C., 1949. *The dragonflies of the British Isles*. 2nd Editions, Warne: London, 256 p.
43. **M**acArthur, R.H., 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, **39**: 599-619.
44. **M**azerolle, M.J., 2015. Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.0-3 [Logiciel]. Récupéré à partir de http://CRAN.R-project.org/web/package/AICcmodavg/index.html
45. **N**ielsen, C., 1954. Notule odonatologiche II – Notizie sul Gen. Lestes Leach. *Bolletino dell' Istitutio di Entomologia della Universita di Bologna* (Eds Tip. Compositori), Bologna, 65-79 pp.
46. **P**apazian, M., Viricel, G., Blanchon, Y., Kabouche, B., 2017. *Lestes macrostigma*. In : *Les libellules de Provence-Alpes-Côte d'Azur*. (Eds Biotope), PACA, 98-99 pp.
47. **P**lattner, H., 1967. Zum Vorkommen von Lestes macrostigma Eversmann, 1836 in Rumänien. *Deutsche Entomologische Zeitschrift,* **14**: 349–356.
48. **P**erson – Le Ruyet, J., 1975. Elevage larvaire d'*Artémia salina* (branchiopode) sur nourriture inerte : *spirulina maxima* (cyanophycée). *Aquaculture*, **8**: 157-167.
49. **P**ickup, J., Thompson, D.J., Lawton, J.H., 1984. The life history of *Lestes sponsa* (Hansemann): larval growth (Zygoptera: *Lestidae*). *Odonatologica*, **13**,3: 451-459.
50. **P**olechová, J., Storch, D., 2008. Ecological Niche. In: *Encyclopedia of Ecology* (Eds Jørgensen S.E., Fath B.D.,), Oxford: Elsevier, 1088-1097 pp.
51. **R**ipley, B., 2016. Nnet : *Feed-Forward Neural Networks and Multimial Log-Linear Models*. R package version 7.3-1.2 [Logiciel]. Récupéré à partir de http://CRAN.R-project.org/package=nnet
52. **R**obert, P.A., 1958. *Les libellules (Odonates)*. Eds Delachaux & Niestlé, Paris, 364 p.
53. **S**helford, V.E., 1911. Physiological Animal Geography. *Journal of Morphology*, **22**,3: 551-618.
54. **S**chiel,F.J., & Buchwald, R., 2015 b. Contrasting life-history patterns between vernal pond specialists and hydroperiod generalists in *Lestes* damselflies (Odonata: *Lestidae*). *Odonatologia*, **44**,3: 349-374.
55. **S**niegula, 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**,2: 137-148.
56. **S**oberon, J., & Peterson, A.T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, **2**: 1–10.
57. **T**hompson, D.J., 1989. Lifetime reproductive success in andromorph females of the damselfly Coenagrionpuella(L) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, **18**: 209-213.
58. **T**huiller, W., 2003 a. Impact des changements globaux sur la biodiversité en Europe : projections et incertitudes. Thèse de l'Université de Montpellier 2.
59. **V**andermeer, J.H., 1972. Niche Theroy – Historical roots of niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **3**,1: 107-132.
60. **V**olterra, V., 1928. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In: *On the Dynamics of Exploited Fish Populations* (Eds Beverton, R.J.H., & Holt, S.J.,) Chapman & Hall, London, pp552.
61. **W**hittaker, R.H., Levin, S.A., Root, R.B., 1973. Niche, habitat, and ecotope. *The American Naturalist*, **107**, 955: 321–338.

62. **W**ickham, H., 2016. ggplot2: *Elegant Graphics for Data Analysis*. R package version 3.1.1. Springer-Verlag New York. [Logiciel]. Récupéré à partir de https://CRAN.R-project.org/package=ggplot2
63. **W**ilke, C.O., 2017. Cowplot : Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for 'ggplot 2'. R package version 3.5.0. [Logiciel]. Récupéré à partir de https://CRAN.R-project.org/package=cowplot

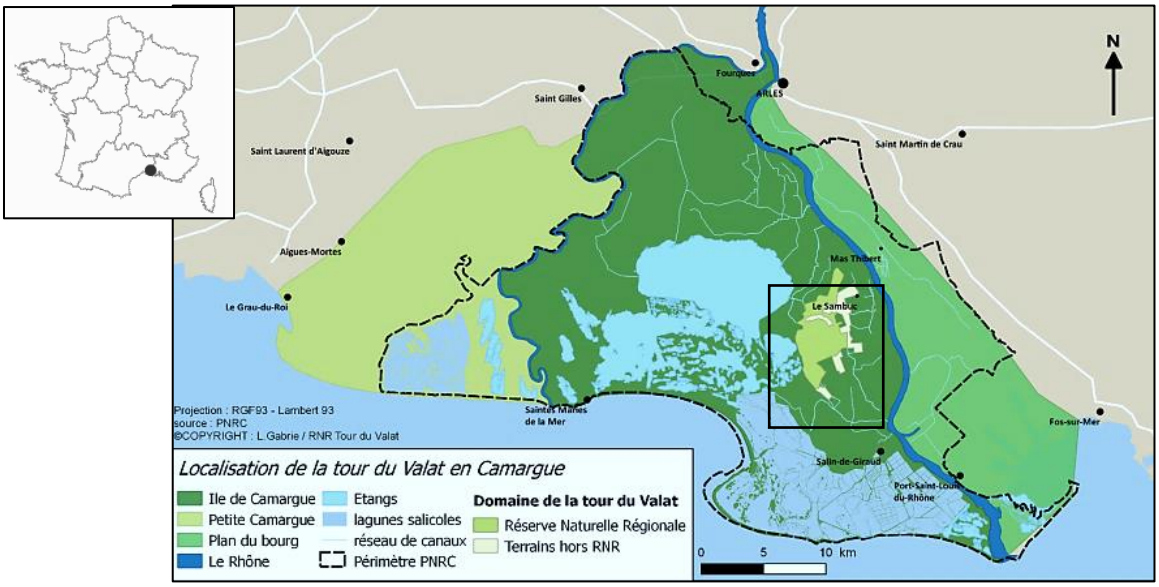
Site internet

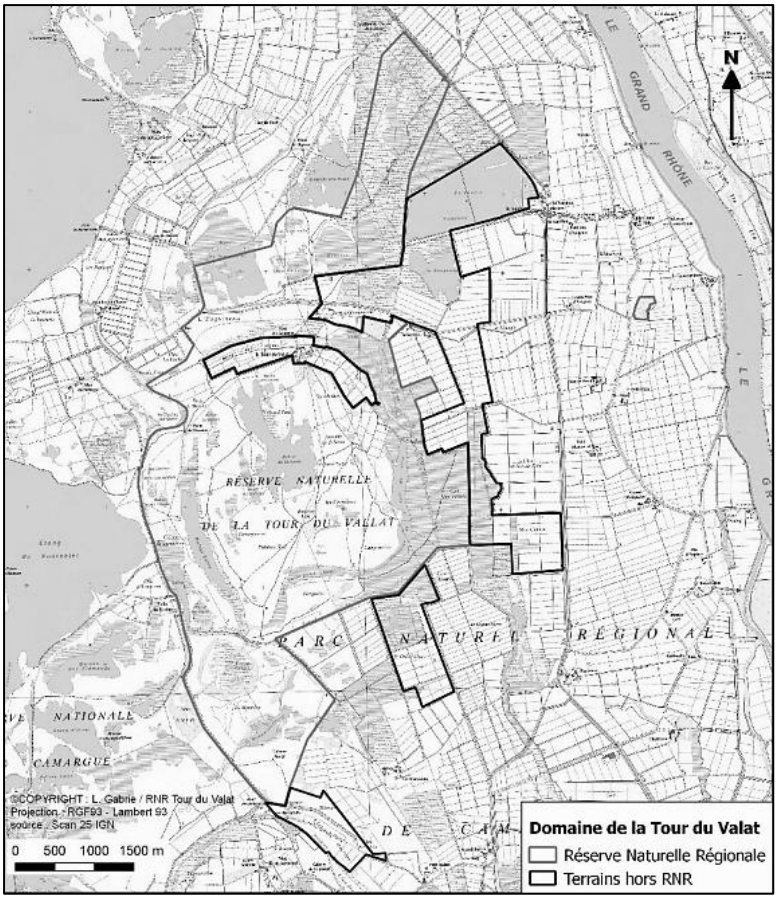
64. Fondation Tour du Valat, 2017.
https://tourduvalat.org/.
Date du dernier accès au site : 26 08 2019 à 21 :16
65. "World Register of Marine Species", 2003. http://www.marinespecies.org/index.php.
Date du dernier accès au site : 26 08 2019 à 21 :30



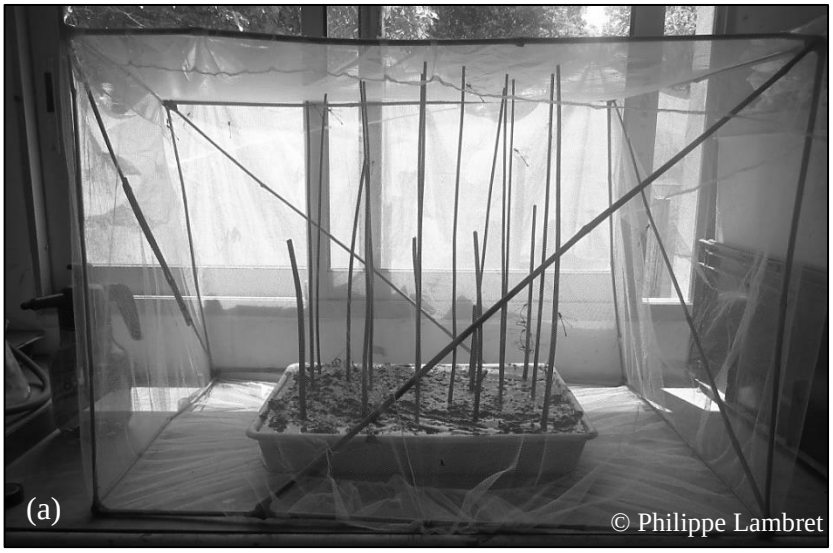
Annexes

Annexe I : Localisation de la TdV en Camargue d'après Cohez *et al.* 2016. Source : Plan de gestion 2016-2020. Projection : RGF93 – Lambert 93. Source : Scan 25 IGN)





Annexe II : Insectarium permettant la copulation des individus de *L. macrostigma (a)* ; incisions faites par l'ovipositeur des femelles sur une tige d'halophyte (b) ; Observation d'une incision avec la présence d'un œuf sous la loupe binoculaire (c). © Philippe Lambret

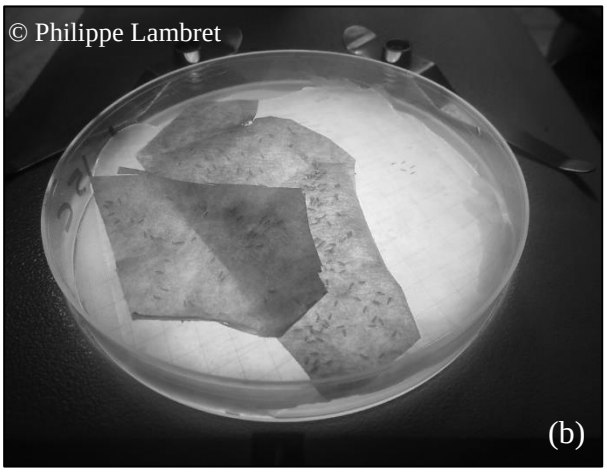


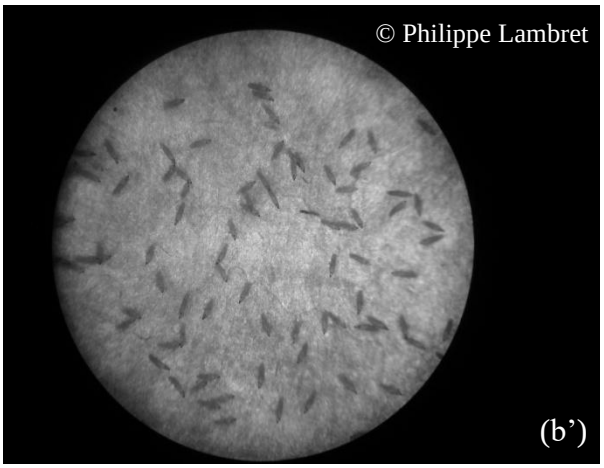




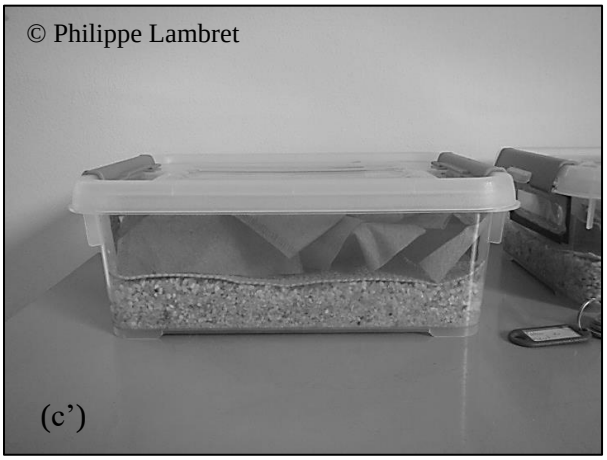
Annexe III : Mise en ponte des femelles de *L. sponsa* sur le papier filtre (a) ; Observation des œufs sous la loupe binoculaire (b) avec grossissement (b') ; Mise en culture des papiers filtres dans des conditions ambiantes vue de coté (c) et de profil (c')



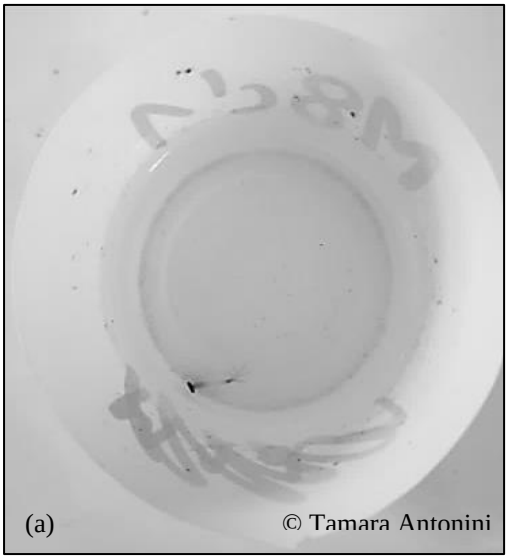


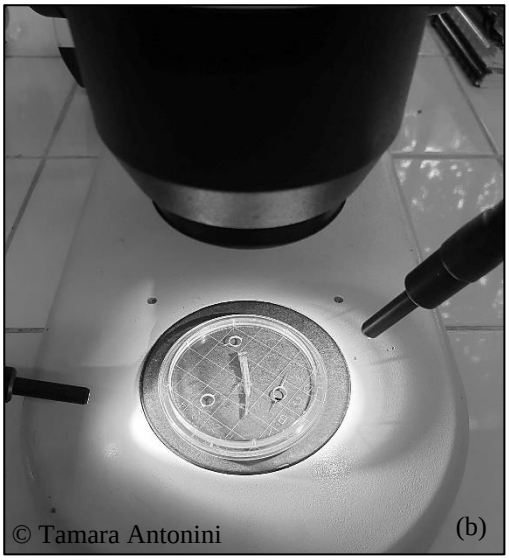






Annexe IV : Observation d'un individu *L. Macrostigma* « morts » vue de dessus (a) et sous la loupe binoculaire (b) avec les graduations (c)







Annexe V : Carte de localisation des deux sites d'études par rapport à la TdV. Source : Google Earth



Effet de la salinité sur les traits d'histoire de vie des larves et adultes de deux espèces d'Odonates :

Lestes macrostigma et Lestes sponsa

Résumé

Dans un contexte d'écologie évolutive nous cherchons à comprendre pourquoi *L. macrostigma,* une espèce de demoiselle (Zygoptera) inféodée aux milieux saumâtres arrivent à se développer dans des milieux d'eaux douces. Différents traits d'histoire de vie sont étudiés sous l'influence de la salinité et comparés à une espèce congénère *L. sponsa*. De l'éclosion à l'émergence, 830 individus sont suivis et nourris le long d'un gradient de salinité. Nous mesurons chez les larves la survie, la vitesse de croissance, la durée de développement ; chez les adultes, la taille et la masse à l'émergence, le succès d'émergence et de vol. Les résultats ont montré que *L. macrostigma* est capable de supporter de grande variation de salinité ce qui justifie un caractère d'espèce euryèce et son occupation dans des niches réalisées variées. La salinité a eu un effet sur la survie et le développement, d'autres mécanismes physiologiques/morphologiques seraient à étudier par la suite.

Mots-clés : salinité, traits d'histoire de vie, *L. macrostigma*, tolérance, valence écologique, niche

Abstract

In a context of the ecological evolution, we are trying to find out why *L. macrostigma*, a species of damselfish (Zygoptera) that is subservient to brackish environments, is also able to grow in freshwater environments. Various features of intrinsic life history are studied under the influence of the salinity and compared to a congenic *L. sponsa* species. From hatching to emergence, 830 individuals are monitored and fed along a salinity gradient. We measure in larvae survival, growth rate, larval development; in adults, size and mass at emergence, emergence and fly success. The results have shown that *L. macrostigma* can withstand large variations in salinity, which justifies a Euryec species and its occupation in various niches. Salinity has had an effect on survival and development. Other physiological / morphological mechanisms would be studied later.

Keywords: salinity, life history traits, *L. macrostigma*, tolerance, ecological valence, niche

