

Projet de Fin d'Études (PFE) 2022-2023

La variation des capacités de dispersion des Odonates



Agrion de Mercure (MNHN, 2003)

Camille Boccagny & Manon Buzes

Sous la direction de Francis Isselin

La variation des capacités de dispersion des Odonates

L'influence de la morphologie et les impacts de la
fragmentation sur la dispersion des Odonates

Directeur de recherche : Francis Isselin

Auteurs : Camille Boccagny & Manon Buzes

2022 - 2023

Avertissements

Cette recherche a fait appel à des lectures, enquêtes et interviews. Tout emprunt à des contenus d'interviews, des écrits autres que strictement personnels, toute reproduction et citation, font systématiquement l'objet d'un référencement.

Les auteurs de cette recherche ont signé une attestation sur l'honneur de non plagiat.

Formation par la recherche, Projet de Fin d'Etudes en génie de l'Aménagement et de l'Environnement

La formation au génie de l'aménagement et de l'environnement, assurée par le département aménagement et environnement de l'Ecole Polytechnique de l'Université de Tours, associe dans le champ de l'urbanisme, de l'aménagement des espaces fortement à faiblement anthropisés, l'acquisition de connaissances fondamentales, l'acquisition de techniques et de savoir faire, la formation à la pratique professionnelle et la formation par la recherche. Cette dernière ne vise pas à former les seuls futurs élèves désireux de prolonger leur formation par les études doctorales, mais tout en ouvrant à cette voie, elle vise tout d'abord à favoriser la capacité des futurs ingénieurs à :

- Accroître leurs compétences en matière de pratique professionnelle par la mobilisation de connaissances et de techniques, dont les fondements et contenus ont été explorés le plus finement possible afin d'en assurer une bonne maîtrise intellectuelle et pratique,
- Accroître la capacité des ingénieurs en génie de l'aménagement et de l'environnement à innover tant en matière de méthodes que d'outils, mobilisables pour affronter et résoudre les problèmes complexes posés par l'organisation et la gestion des espaces.

La formation par la recherche inclut un exercice individuel de recherche, le projet de fin d'études (P.F.E.), situé en dernière année de formation des élèves ingénieurs. Cet exercice correspond à un stage d'une durée minimum de trois mois, en laboratoire de recherche, principalement au sein de l'équipe Dynamiques et Actions Territoriales et Environnementales de l'UMR 7324 CITERES à laquelle appartiennent les enseignants-chercheurs du département aménagement.

Le travail de recherche, dont l'objectif de base est d'acquérir une compétence méthodologique en matière de recherche, doit répondre à l'un des deux grands objectifs :

- Développer toute ou partie d'une méthode ou d'un outil nouveau permettant le traitement innovant d'un problème d'aménagement
- Approfondir les connaissances de base pour mieux affronter une question complexe en matière d'aménagement.

Afin de valoriser ce travail de recherche nous avons décidé de mettre en ligne sur la base du Système Universitaire de Documentation (SUDOC), les mémoires à partir de la mention bien.

Remerciements

Nous souhaitons remercier toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de notre projet de fin d'étude et qui nous ont aiguillé pour la rédaction de ce travail.

Nous voulons remercier premièrement notre directeur de recherche M. Francis Isselin, maître de conférences et écologue, pour tous ses conseils et indications pour nous faire progresser dans notre projet, ainsi que pour sa disponibilité.

Nous remercions également tous les professeurs et intervenants qui nous ont aidé à la réalisation d'un travail de recherche, principalement Mme M. Grapois et Mme S. Guevara Viquez.

Sommaire

Table des figures	7
Résumé	8
Introduction	9
Matériels et Méthodes	14
Résultats	18
La morphologie influençant la dispersion	18
1. La taille de l'insecte, un avantage sélectif pour se disperser	18
2. L'ondulation aérodynamique permise par la flexibilité des composantes de l'aile	19
3. Les propriétés structurale des veines de l'aile	22
4. Quelques structures clés améliorant le vol	24
Les saillies et protubérances sur les bords de l'aile favorisant la stabilité	25
Le ptérostigma, régulateur passif de l'angle de tangage inertiel	25
Le nodus, déterminant dans le degré de torsion passive des ailes	26
La fragmentation des habitats impactant la dispersion	27
1. La diminution de la distance de dispersion	27
2. L'isolement des populations induisant une perte de diversité génétique	29
3. L'augmentation de la prédation et de la concurrence	31
Discussion	33
Un lien difficile entre diversité morphologique et fonctionnement de vol spécifique	33
Une protection des habitats favorables	35
Une création de connectivité	36
Conclusion	38
Bibliographie	40

Table des figures

Tableau 1 : Résumé des recherches effectuées en ligne, auteur : C. Boccagny

Tableau 2 : Résumé des recherches sur les distances de dispersion des espèces, auteur : C. Boccagny

Figure 1 : Photographies de l'ondulation relative des sections transversales de l'aile antérieure et postérieure d'une libellule (Sun & Bhushan, 2011)

Figure 2 : Illustration de l'essai de nanoindentation sur trois veines présentes dans l'aile de la libellule (Forewing = aile antérieure, Hindwing = aile postérieure) (Sun & Bhushan, 2011)

Figure 3 : Coupe transversale d'une veine présente sur une aile de libellule et qui montre la microstructure de la veine (Sun & Bhushan, 2011)

Figure 4 : Les sections transversales de la veine costa à différents points de l'aile (Sun & Bhushan, 2011)

Figure 5 : Coupe transversale schématique d'une jonction flexible typique et schéma explicatif (Sun & Bhushan, 2011)

Figure 6 : Micrographies MEB d'une libellule *Sympetrum vulgatum* montrant les structures clés de l'aile de la libellule. (Sun & Bhushan, 2011)

Figure 7 : Localisation de deux structures clés de l'aile de la libellule ; le nodus et le ptérostigma. (*Libellula quadrimaculata*, Libellule à quatre taches., 2013)

Figure 8 : Agrion de Mercure. (INPN, 2022)

Figure 9 : La Leucorrhine à large queue. (INPN, 2022)

Figure 10 : Valeurs FST parmi les populations de *L. caudalis* en Suisse. (Keller et al., 2010)

Figure 11 : Tableau de la richesse allélique (A_r) et la diversité génétique (H_e) de six loci microsatellites pour six populations de *L. caudalis* de Suisse et leur regroupement régional (par ANOVA). (Keller et al., 2010)

Résumé

Dans le cadre de ce projet de fin d'études, nous avons fait le choix de travailler sur la dispersion des Odonates, élément important pour leur survie. Nous avons dans un premier temps procédé à des recherches bibliographiques afin de comprendre ce qui induisait des variations dans les capacités de dispersion des Odonates. Cela nous a occupées durant le second semestre de notre quatrième année d'école d'ingénieur. Nous en avons déduit que la dispersion des Odonates dépend de nombreux facteurs provoquant un déplacement plus ou moins important. Ce travail de recherche nous a fait distinguer deux choses. La première, la morphologie a une grande importance dans les capacités de dispersion mais est peu étudiée. La seconde, une espèce ayant une morphologie favorable à une grande dispersion peut être freinée par des éléments d'origine anthropique, comme la fragmentation des habitats. Nous avons alors prolongé ce travail de recherche à notre dernière année d'école. Nous avons approfondi les deux caractéristiques citées précédemment. Nous en avons déduit que la morphologie, comme la structure des ailes par exemple, a une influence sur la distance de dispersion et que cela doit être analysé pour comprendre le fonctionnement des Odonates et participer à leur conservation. Ces recherches nous ont fait comprendre l'importance de la restauration et conservation des milieux humides dans la survie des libellules. Notamment, nous avons identifié deux mesures de conservation à réaliser. Il est important de préserver les habitats favorables et également d'en créer de nouveaux pour limiter les impacts sur la dispersion des Odonates. De plus, la connectivité entre les populations isolées est importante pour éviter la perte de diversité génétique.

Introduction

Nous sommes dans une période charnière pour notre planète. Nous comprenons peu à peu que l'activité anthropique que nous menons depuis plusieurs décennies affecte tous les habitats naturels, aquatiques et terrestres. De plus, nous vivons à une époque où le changement climatique menace tout l'équilibre terrestre et met en péril la survie de l'ensemble des espèces vivantes du globe, ainsi que notre espèce. Ces conséquences difficilement prévisibles et ce phénomène de plus en plus important dérègle tous les écosystèmes. Nous sommes souvent informés de la menace sur les écosystèmes terrestres comme les forêts, qui subissent des déforestations massives depuis de nombreuses années. Nous savons que la destruction d'habitats induit une extinction des espèces vivant dans les forêts, et par conséquent, un dérèglement de l'écosystème global. Cependant, nous sommes beaucoup moins informés sur la dégradation des zones humides.

Partout dans le monde, nous avons remarqué une disparition trois fois plus rapide de ces écosystèmes comparé à ceux forestiers (Radio Canada, 2021). Nous estimons une disparition de 35% des zones humides mondiales lors des 50 dernières années. Cela est majoritairement dû au climat qui se réchauffe et assèche ces lieux mais aussi à un assèchement volontaire de la part des populations humaines pour une production d'huile de palme par exemple. Pourtant, ces zones naturelles permettent de stocker du carbone, un élément primordial pour réguler le climat. De nombreuses espèces vivant en zone humide, une espèce mondiale connue sur dix, nécessitent un bon habitat pour leur survie et leur reproduction. Ces dernières se retrouvent alors fortement menacées par ce changement (Radio Canada, 2021).

Parmi ces nombreuses espèces nous trouvons les Odonates, composées de l'ordre des Anisoptères (les libellules) et des Zygoptères (les demoiselles). L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) estime qu'il y a 16% des espèces d'Odonates qui sont menacées d'extinction dans le monde (UICN, 2022). Ce déclin est dû à leur forte sensibilité aux changements dans l'environnement. En effet, certaines ne semblent pas pouvoir faire face au dérèglement climatique, notamment pour la survie de leurs larves. Cette caractéristique permet aux chercheurs d'identifier la qualité des zones humides et l'état de sa biodiversité (Dolny et al., 2014). Effectivement, si une population de libellules se trouve dans une certaine zone, cela fournit des indications sur ses propriétés naturelles et sa capacité à être un habitat adéquat pour des populations. De plus, la dispersion des odonates vers des lieux par exemple plus propices à leur survie ou bien plus fournis en nourriture, permettrait d'identifier les zones à protéger ou à restaurer.

Nous comprenons donc que les études des dispersions des Odonates sont très importantes et à ne pas négliger. Les Odonates ont un grand intérêt dans la chaîne d'un écosystème. Elles sont prédateurs de mouche et moustiques et proies pour les oiseaux et les amphibiens. Ainsi, leur disparition dans un écosystème va chambouler toute la chaîne alimentaire. Ainsi, il est primordial de les protéger

Néanmoins, les données de leur dispersion sont parfois difficiles à récolter et à analyser. L'enjeu actuel est d'étudier cette dispersion, et plus généralement le fonctionnement des Odonates. Cela représente un bon moyen de comprendre comment les protéger et restaurer leur milieu. Il est tout de même à noter que les Odonates comprennent de nombreuses espèces, il existe plus de 6 000 espèces de libellules décrites à ce jour (Schorr et al., 2009). Ainsi, elles ont toutes des caractéristiques et capacités de dispersion différentes.

Ce Projet de Fin d'Études (PFE) est décomposé en deux volets. L'objectif de la première partie en quatrième année a été de synthétiser toutes les données accessibles qui traitent de la dispersion des Odonates. Plus précisément, nous avons récolté de nombreuses informations sur les capacités de dispersion des espèces de Odonates dans le monde, ainsi que les méthodes qui ont permis de les estimer. Nous présentons à présent brièvement notre travail de quatrième année.

La première étape est de comprendre pourquoi les libellules se dispersent, qu'est-ce qui pourrait influencer leur dispersion ?

Dans un premier temps, nous avons déterminé les raisons du déplacement des Odonates. Des recherches ont montré qu'il existe 4 types de vols induisant une dispersion chez les Odonates (Corbet, 1999). Tout d'abord, les premiers vols vers le premier site de repos juste après l'émergence, à l'état de larve. Puis, des vols de navettage, pratiqués quotidiennement entre le site de repos et les sites de reproduction et d'alimentation. Ensuite les vols-refuges saisonniers entre le site d'émergence et un site de refuge avec de meilleures conditions pour la recherche et la maturation et enfin la migration (Corbet, 1999). Nous en avons déduit que se disperser est une action réellement indispensable pour les Odonates.

Nous avons déterminé également les conditions abiotiques qui favorisent le déplacement. Premièrement, Angelibert et al. (2003) dans leur étude, ont pu montrer que les captures de libellules se produisaient lorsque les valeurs maximales de température et d'éclairage atteignaient 20°C et 6600 lux. Deacon et al. (2020) ont remarqué également que des facteurs climatiques tels que le rayonnement solaire saisonnier moyen et les températures moyennes avaient une influence sur la dispersion des espèces. La température et l'ensoleillement sont importants pour la dispersion,

d'autant plus que les libellules sont des organismes ectothermes. Les deux mêmes articles ont montré que de fortes précipitations provoquent des perturbations pour le vol. Enfin, les travaux de Ribera et al. (2003) ont montré que les facteurs topographiques ou le type de sol avaient aussi une influence sur la répartition des libellules.

Enfin, nous avons repéré les facteurs biotiques qui avaient leur importance, à savoir l'âge, l'expérience et la musculature, et la reproduction. Le premier facteur est l'âge puisque toutes les Odonates ne se dispersent pas, elles doivent atteindre un certain âge avant de pouvoir se déplacer sur de longues distances (Marden, 1995). Les études antérieures ont supposé que la période où l'individu est ténéréal est le stade principal de dispersion (Dumont & Hinneint, 1973). Il s'agit du moment entre un juvénile et un adulte sexuellement mature. Le second facteur est la performance de vol selon l'expérience et la musculature. Nous avons pu voir que les adultes ont besoin de moins d'effort pour se déplacer que les jeunes. Les travaux de Marden et al. (1995) ont pu montrer ce phénomène. Cette différence s'explique par l'immaturité et la biochimie de leur muscle qui doit encore se développer. Ainsi, il y a une « augmentation globale de performance au fur et à mesure que le système musculosquelettique mûrit » (Marden et al., 1995). Nous comprenons donc que même si les jeunes ont tendance à davantage se disperser, ce sont bien les adultes qui, par leur musculature, ont un vol plus puissant. Enfin, Les travaux de Conrad et al. (1999) ont démontré une forte dispersion chez les adultes de sept espèces d'Odonates dans un paysage agricole. Il a été observé que ces adultes avaient une nécessité de se déplacer pour la reproduction, qui est l'activité principale quand l'individu atteint sa maturité sexuelle.

Tous ces éléments résumés nous ont permis de comprendre pourquoi les libellules se dispersent et quels sont les facteurs biotiques et abiotiques qui influencent leur dispersion.

La seconde étape a été de comprendre, pour chaque espèce, les variations de capacités de dispersion, dans la morphologie et le comportement.

La morphologie influence fortement la dispersion. Michiels & Dhondt (1991) et Conrad et al. (1999) ont préalablement identifié que les espèces de libellules de tailles plus importantes avaient tendance à se disperser sur de plus longues distances. De plus, Angelibert et al. (2003) dans leur étude, ont remarqué des résultats en accord avec les précédentes. En effet, les espèces capturées à de grandes distances sont les plus grandes espèces de libellules. Su et al. (2020) dans leur étude ont souligné la corrélation entre masse corporelle et production de force pour le vol. Une grande taille se traduit par de plus grands muscles, de plus grandes ailes ou encore une plus grande résistance et une force plus importante. De plus, l'exercice du vol est énergivore et augmente considérablement la température interne de la libellule surtout lors de long effort de dispersion par rapport à des vols de

routine (Marden et al., 1995). Pour pallier cet inconvénient, de nombreuses espèces se reposent sur la végétation et repartent lorsque leur température a diminué. Cependant, d'autres espèces ont acquis la capacité de réguler leur température interne en créant des échanges de chaleur avec l'extérieur grâce à leur thorax (May, 1995). Ainsi, quand le milieu est très chaud, soit à plus de 30°C, certaines espèces de libellules peuvent utiliser leur thorax comme fenêtre thermique pour échanger de la chaleur avec l'extérieur et ainsi refroidir leur température corporelle. Ce caractère est un réel avantage pour ces espèces, favorisant leur dispersion.

Le comportement a également son importance. Il a été démontré que les femelles et les mâles ne se dispersent pas de la même manière et pour les mêmes raisons. Il a été pensé que le mâle se dispersait souvent plus que la femelle mais les études de Bergon et al. (1996) ont prouvé que certaines espèces font exception. Les travaux de Angelibert et al. (2003) ont pu comparer la dispersion des mâles et femelles de trois espèces. Bien que le pourcentage de dispersion de femelles a été bien plus élevé pour les deux premières, la libellule *L. depressa* a un pourcentage de mâles dispersés environ égal à celui des femelles. Ceci montrant bien les différences entre les espèces que nous observons. D'une manière générale, les mâles auraient tendance à moins se disperser dans une démarche de surveillance du territoire et de protection. Le sexe n'est pas le seul facteur entrant en jeu, les travaux de Grewe et al. (2013) ont permis d'identifier que les espèces lenticques (eau stagnante) ont plus élargi leur aire de déplacement que les espèces lotiques (eau courante). Les auteurs expliquent ce résultat par le fait qu'un habitat lentique, du fait de sa stabilité plus faible, induit des efforts de dispersion plus importants.

Tous ces éléments nous ont permis de comprendre davantage le fonctionnement des Odonates pour leur dispersion. Ce qui nous a interpellé est la faible quantité d'articles traitant de l'influence de la morphologie sur la dispersion. Nous avons seulement trouvé quelques informations générales, nous avons pensé qu'une poursuite de travail de recherche approfondie serait nécessaire.

La troisième étape a été d'identifier les freins à la dispersions que les libellules peuvent subir. Comme il a été dit en introduction, les zones humides sont menacées par les activités anthropiques.

D'une part, l'augmentation des températures qui est déjà remarquée, mais qui tend à s'intensifier, exerce une influence sur l'état larvaire des libellules. En effet, les observations de McCauley et al. (2015) ont montré qu'en augmentant la température, le taux de survie des larves est plus faible. Effectivement, dans l'expérience, elles ont émergé trois semaines plus tôt, elles n'étaient pas complètement développées (McCauley et al., 2015). De plus, il a été démontré que les libellules élevées aux températures plus fortes avaient un taux de survie plus faible (McCauley et al, 2018). Dans leur étude, McCauley et al. (2015) suggèrent que « les mâles peuvent être plus sensibles au

réchauffement que les femelles ». Ceci représente une grande menace pour l'espèce. En effet, avec une grande réduction de la population de mâle et une incapacité aux femelles de se reproduire, il s'agira d'une extinction de toute l'espèce. Enfin, une augmentation de température a provoqué des changements morphologiques. Les larves émergent avec des ailes plus petites réduisant la capacité de vol (McCauley et al, 2018). Ainsi, dans le futur, il est à prévoir que des espèces d'Odonates risquent l'extinction.

L'augmentation continue des températures et aussi la dégradation des habitats naturels rendent compliquée la survie et la dispersion des Odonates. De plus, elles sont fortement liées aux corridors écologiques c'est-à-dire que pour se déplacer d'un point A à un point B, les Odonates ont besoin d'une trame verte pour y faire des pauses durant le vol. Pourtant, nous voyons aujourd'hui de plus en plus d'habitats fragmentés. Par exemple, la création de route ou autoroute au milieu d'un espace naturel fracture la continuité écologique et rend difficile la traversée pour un grand nombre d'espèces. Ainsi, il est particulièrement important d'étudier les impacts de cette fragmentation sur les espèces.

La diminution de la fréquence de dispersion va rendre plus difficile l'échange génétique et faire apparaître des divergences génétiques chez des populations qui, auparavant, étaient reliées (Razeng et al., 2017). D'après une étude de Mc.Cauley et al. (2006) sur 57 lacs, « la distance entre les réservoirs et la dissimilarité de la communauté (de libellules contenant 45 espèces) étaient significativement positivement reliées » (Mc.Cauley et al., 2006). Nous avons donc pu identifier comme premier impact que cela augmente l'isolement de certains habitats donc diminue leur richesse spécifique car peu d'individus peuvent s'y rendre. Le faible nombre d'articles traitant de l'impact de la fragmentation des habitats sur les Odonates nous informe d'un faible nombre d'études faites à ce sujet. Pour nous en assurer, nous souhaitons, tout comme la morphologie, réaliser des recherches plus approfondies à ce sujet.

Les recherches que nous avons menées en quatrième année nous ont permis d'identifier deux sujets à rechercher davantage. Le premier enjeu sera de comprendre, de la manière la plus détaillée possible, l'influence de la morphologie sur les variations des capacités de dispersion des Odonates, ainsi que les mesures qui ont été réalisées. Le second sera d'identifier les différents impacts de la fragmentation des habitats sur les espèces. Connaître ces impacts sera un bon moyen de réfléchir à des mesures de restauration des zones humides et donc de conservation des espèces.

Par conséquent, nous procédons à une recherche bibliographique dont la méthode est explicitée dans la section suivante. Nous mettrons en forme par la suite les résultats obtenus des articles et nous en ferons des déductions.

Matériels et Méthodes

La recherche bibliographique s'est donc poursuivie en cinquième année. Après une délimitation de notre sujet, nous avons défini deux thèmes à creuser : l'influence de la morphologie sur les variations de capacité de dispersion et les impacts de la fragmentation sur la dispersion des Odonates. Nous avons ensuite défini des mots clés appropriés à nos thèmes d'étude puis nous avons recherché des articles en ligne traitant de ces concepts avec les outils Google Scholar¹ et Bibcnrs².

Contrairement aux recherches effectuées en quatrième année, nous avons ciblé des sujets peu traités, nous n'avons donc eu que très peu de résultats pertinents pour notre étude.

Un livre a été utilisé pour nous renseigner sur les morphologies des espèces de libellules, il s'agit du *Cahier d'identification des libellules de France, Belgique, Luxembourg & Suisse* de Boudot et al. (2019). Puis, nous avons recherché des articles scientifiques. Le tableau 1 suivant résume la quantité d'articles trouvés en ligne.

Tableau 1 : Résumé des recherches effectuées en ligne, auteur : C. Boccagny

Site internet	Mot clé recherché	Nombre d'article pertinent	Dates des articles
Première partie sur la morphologie			
BibCnrs	dragonflies (ou dragonfly) dispersal morphology	2/20	2012 et 2019 ³
	odonata dispersal morphology	idem/25	idem
Google Scholar	dragonflies (ou dragonfly) dispersal morphology	idem/12 400 ⁴	idem
	odonata dispersal	idem/11 500	idem

¹ <https://scholar.google.com>

² <https://bib.cnrs.fr>

³ La bibliographie de cet article d'Outomuro et al. (2019) nous a permis de trouver 6 articles pertinents supplémentaires.

⁴ Nous n'avons parcouru que trois pages de résultats, voyant que les articles suivants ne correspondaient pas à nos recherches.

	morphology		
Seconde partie sur la fragmentation des habitats			
BibCnrs	impact habitat fragmentation Odonata	2/16	2015 et 2018
	impact habitat fragmentation dragonflies	idem/12	idem
Informations de restauration des habitats			
BibCnrs	impact habitat fragmentation Odonata	1/16	2017

Grâce à ces recherches, nous avons obtenu 5 articles. Ce n'était pas suffisant pour en déduire des informations, alors en cherchant dans la bibliographie de chacun des articles nous avons obtenu 11 articles supplémentaires. Cela nous a été suffisant pour rédiger ce rapport et répondre partiellement à nos interrogations mais nous avons aussi ressenti le manque d'étude et de recherche sur ce sujet. Aucun article ne traitait réellement de la dispersion d'une espèce avec l'analyse du vol, la distance parcourue et la durée du vol. Seulement des analyses de terrain comprenant des relevés capture-marquage-recapture (CMR) et des analyses génétiques permettaient aux scientifiques de modéliser la dispersion et de faire des estimations. Dans la plupart des articles étudiés, si une population partage un patrimoine génétique avec une autre population située sur un autre site, cela signifie que les deux populations sont en contact et ainsi que les deux sites sont assez proches pour que les Odonates puissent se disperser et rentrer en contact. Pourtant, la technique de vol pendant cette dispersion n'a quasiment jamais été étudiée.

Ces informations sont étonnamment peu importantes contrairement au grand nombre d'études que nous avons trouvé sur les Lépidoptères. Pourtant, les Odonates sont des organismes d'étude particulièrement intéressants à expérimenter. Ils sont grands, visibles, facilement manipulables pour les expériences et faciles à marquer dans le cadre de méthodes de CMR comparé à d'autres insectes. De plus, ils vivent dans des environnements multiples, compte-tenu de leurs besoins différents lors de leur développement, leur reproduction, leur stade larvaire etc (Rouquette et Thompson, 2007).

A l'inverse de la dispersion, la morphologie de chaque espèce est très précisément décrite dans la bibliographie scientifique comme dans le livre de J. Boudot mentionné plus haut. Pourtant, nous n'avons trouvé qu'un seul article; celui de Sun et Bhushan (2011), qui a analysé en détail "les effets de la structure, des propriétés mécaniques et de la morphologie des ailes de libellule sur leur capacité de voler" et ainsi fait le lien entre la morphologie des Odonates et la dispersion. Ils ont réussi à trouver le rôle et le fonctionnement de chaque partie du corps de la libellule permettant le vol et a analysé les contraintes limites sur ce fonctionnement. Ils ont donc trouvé le lien entre morphologie de l'Odonate et contraintes du vol. Pour cela, ils ont réalisé plusieurs expériences. Ils ont tout d'abord étudié méticuleusement le corps des Odonates à l'aide de microscopes (classique et acoustique à balayage) pour en déduire un système complexe de l'aile entre les membranes et les veines. Ensuite, ils ont utilisé la technique de nanoindentation sur les différentes parties du corps de l'individu étudié pour en déduire leurs propriétés mécaniques. Ils ont aussi étudié le profil aérodynamique de l'aile en créant un modèle sur les forces nécessaires pour le déplacement des différents compartiments : la cuticule sèche du corps (tergite abdominale), les veines des ailes sèches et la membrane des ailes. Ensuite, ils ont étudié l'élasticité et la dureté de l'aile en fonction de la position du costa, du radius et de la veine postale des ailes de libellules.

En ce qui concerne les études des impacts de la fragmentation des habitats sur les Odonates, la seule méthode utilisée est le CMR. Le but était de capturer des individus sur un certain site, les marquer pour ensuite identifier leur déplacement après en avoir recapturé la plupart. A l'heure actuelle, il s'agit de la technique la plus utilisée pour réaliser ces mesures. En revanche, les méthodes génétiques peuvent aider, en plus de corriger certaines erreurs, à donner un aperçu plus détaillé des modèles de dispersion des espèces (Hughes et al., 2009). Pour les espèces de demoiselles, par exemple, l'échantillonnage des exuvies est une technique minimisant les impacts dans un but d'obtenir de l'ADN pour les méthodes génétiques. Néanmoins, l'expérimentation de l'ADN a pour conséquence des rendements peu optimaux et la pertinence des exuvies pour l'extraction d'ADN suscite des débats (Ožana et al., 2020; Watts et al., 2005b).

Enfin, grâce aux recherches, nous avons résumé les distances de dispersion dans un tableau en fonction de la taille de l'espèce (tableau 2).

Tableau 2 : Résumé des recherches sur les distances de dispersion des espèces, auteur : C. Boccagny

Espèces	Distance de dispersion	Taille	Source
Coenagrion ornatum	300 mètres	Petite demoiselle	(Körner et al., 2018)
Coenagrion mercuriale	500 mètres (maximum 2 km)	Petite demoiselle	(Rouquette et Thompson, 2007)
Calopteryx splendens	4 km	Grande demoiselle	(Stettmer, 1996)
Calopteryx virgo	4 km	Grande demoiselle	(Stettmer, 1996)
Leucorrhinia caudalis	5 km	Petite à moyenne demoiselle	(Keller et al., 2010)
Les demoiselles	de quelques centaines de mètres à 7 km	Toutes	(Landmann et al., 2021)
Coenagrion hylas	30 km	une quarantaine de mm de longueur	(Landmann et al., 2021)

Cela nous a permis de faire un inventaire des distances de dispersion que nous avons obtenues en cherchant dans l'ensemble des articles disponibles sur les sites visités. Il nous a été très difficile d'obtenir ses informations du fait de la faible quantité de recherches à ce sujet. Nous pensions réaliser un graphique de la distance de dispersion en fonction de la taille des différentes espèces mais cela n'a pas été pertinent au vu de la quantité de données à notre disposition. Nous pensons que davantage de recherches devraient être réalisées sur le sujet, un grand manque de connaissances est présent.

Résultats

Les recherches bibliographiques menées nous ont permis d'identifier des résultats. Nous traiterons dans un premier temps l'influence de la morphologie d'une espèce sur sa capacité de dispersion et dans un second temps l'impact de la fragmentation des habitats sur la dispersion des Odonates.

La morphologie influençant la dispersion

Des études ont mis en évidence des relations entre distance de dispersion et morphologie. Plus précisément, des études sur l'influence de la taille et forme du corps, du thorax et des ailes ont montré des capacités de dispersion différentes en fonction des espèces.

1. La taille de l'insecte, un avantage sélectif pour se disperser

Dans un premier temps, plusieurs études nous montrent que la taille de l'insecte est liée à son aire de répartition c'est-à-dire la zone dans laquelle l'animal se déplace et peut être observée, c'est "la zone délimitant la répartition géographique de l'espèce" (McCauley, 2013; AquaPortail, 2022). Selon eux, plus l'insecte a une taille importante plus son aire de répartition est grande. Si l'aire de répartition est grande, cela veut dire que l'insecte peut se déplacer sur de grandes distances donc qu'il a une capacité de dispersion forte comparée à un autre insecte qui a une aire de répartition plus faible. Dans son article, trois espèces d'Odonates territoriales ont été étudiées. Celles-ci ont été capturées, tuées, puis mesurées (tête, thorax, ailes). Sur les trois espèces, l'une (*L. incesta*) avait un corps et des ailes plus petites que les deux autres espèces (*L. luctuosa* et *L. pulchella*). Lors de l'étude de l'aire de répartition de ces espèces, la plus petite "n'a été trouvée que dans des lacs permanents et dont la dispersion était limitée." De plus, les scientifiques ont aussi étudié les larves de libellules et ils ont montré que *L. incesta* avait une distribution plus étroite de l'habitat larvaire que *L. luctuosa* et *L. pulchella* (McCauley, 2007).

De plus, d'après l'étude de Swaegers et al. (2014), cette caractéristique est aussi corrélée à la prédation de la libellule et à ses réserves. Dans son étude, il a observé 16 espèces les plus communes du genre *Coenagrion* et huit autres espèces asiatiques vivant en hautes altitudes. Il a ainsi récolté des données morphométriques et génétiques et en a conclu que "les espèces de plus grande taille peuvent être de meilleurs colonisateurs, car elles sont généralement moins vulnérables à la

prédation, utilisent un plus large éventail de types d'aliments et sont plus tolérantes à la variabilité environnementale que les petites espèces." Ceci est, d'après lui, relié aux pressions de l'environnement qui ont au fil du temps sélectionné des individus pouvant faire face à la pauvre qualité de ressource en hautes altitudes et à la pression du froid sur les muscles. En effet, ceux-ci sont moins efficaces à faible température. C'est pourquoi, des espèces plus grandes d'Odonates ont été sélectionnées dans ces milieux.

Dans une analyse plus poussée, McCauley (2013) a étudié les ailes des trois espèces d'Odonates. Celles-ci ont été coupées et les quatre ailes ont été observées grâce à un scanner sur une feuille blanche. En conclusion, il a été montré que *L. luctuosa* et *L. pulchella* ont "des surfaces alaires totales plus grandes et des portions basales de l'aile plus larges" que l'espèce *L. incesta*. Après ces mesures et l'observation des individus, il a montré que "la surface des ailes est positivement associée à la capacité de planer sur de longues distances chez les odonates". Il a notamment montré que "les ailes postérieures larges peuvent faciliter l'utilisation du vol plané". Cependant, dans la plupart des cas, cela influe sur la manœuvrabilité lors du vol à l'inverse des espèces spécialistes de l'habitat qui se dispersent moins.

2. L'ondulation aérodynamique permise par la flexibilité des composantes de l'aile

Nous venons de voir que la taille des ailes était proportionnelle à la distance de vol et à la capacité de vol plané mais il n'y a pas que cette caractéristique des ailes qu'il faut prendre en compte. En effet, dans leur étude, Sun et Bhushan (2011) ont montré que "les ailes de libellule possèdent une grande stabilité et une capacité portante élevée pendant le vol, le vol plané et le vol stationnaire, malgré le fait que leur masse est inférieure à 2 % de la masse corporelle totale d'une libellule". Cela est expliqué par sa capacité d'onduler ce qui lui procure des propriétés aérodynamiques. D'après Sun et Bhushan (2011), l'insecte a dû trouver une stratégie pour faire face à la légèreté de ces ailes et "les forces de flexion et l'usure mécanique qu'elles subissent pendant le battement des ailes.". Selon cette étude, l'ondulation augmenterait significativement la rigidité, la force de l'aile et sa performance aérodynamique durant le vol.

Cette ondulation a été montrée dans l'expérience de Sun et Bhushan (2011) représentée sur la figure 1 ci-dessous.

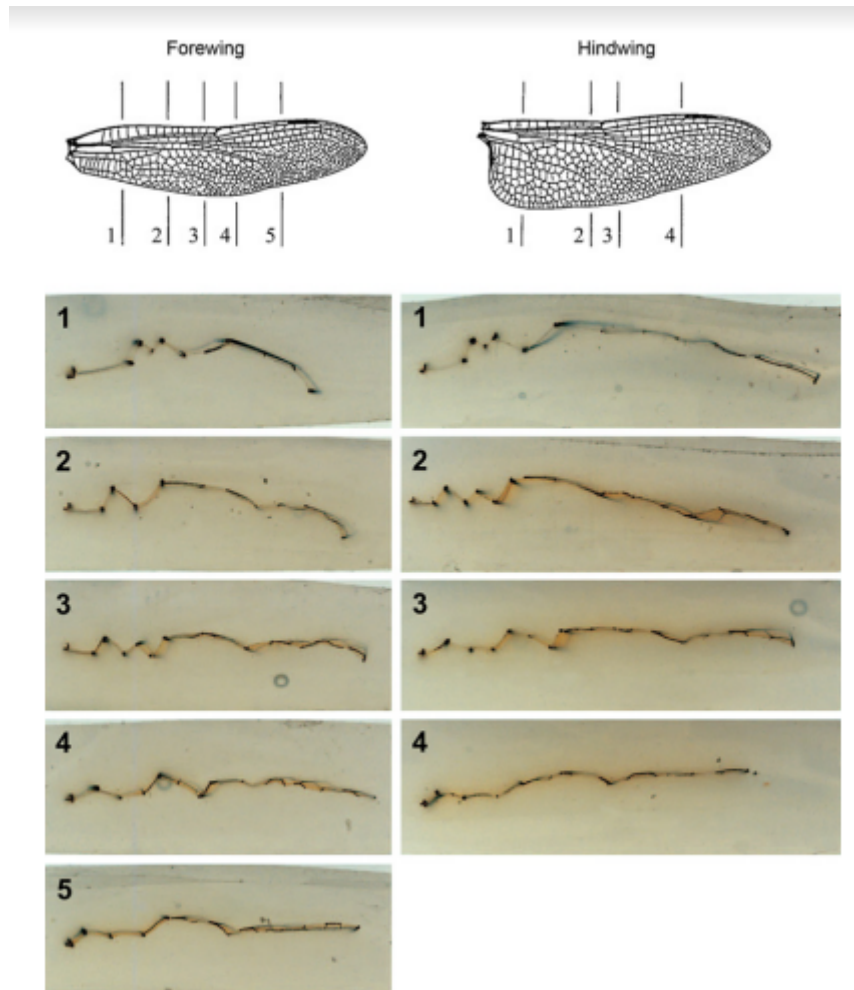


Figure 1 : Photographies de l'ondulation relative des sections transversales de l'aile antérieure et postérieure d'une libellule.(Sun & Bhushan, 2011)

Nous observons bien que pendant cette expérience, chaque partie de l'aile de la libellule est ondulée et que chaque ondulation est différente selon la zone étudiée. De plus, Sun et Bhushan (2011) ont montré que l'ondulation d'une partie de l'aile varie selon l'intensité de la force et la zone sur laquelle celle-ci était appliquée. Concrètement, lorsque le sens de l'extension de l'aile était modifié, l'ondulation des parties transversales était rectifiée pour faire face à la "contrainte de flexion de l'extension et permettre la torsion de l'aile et le développement de la cambre".

Cette réponse aux pressions environnementales et au mode de vie de l'individu permet de prévenir la blessure, la fracture par fatigue du vol. C'est donc une caractéristique morphologique indispensable à l'activité aérienne de la libellule et donc à sa capacité de dispersion.

Pourtant, cette variation de l'ondulation de l'aile n'est possible que par la flexibilité de ces composantes. En effet, les ailes des libellules sont " composées d'une membrane cuticulaire mince

qui est soutenue par un système de veines : Les veines sont des tubes à ramification creuse qui forment le cadre de soutien, qui comportent souvent des raccords croisés qui forment des « cellules » fermées dans la membrane” (Sun & Bhushan, 2011). D’après eux, chaque libellule a un système de structures alaires bien identifié et les différentes parties supportent des charges différentes selon le mode de vie de l’espèce. Ainsi, les veines peuvent se déformer et ainsi permettre l’ondulation de l’aile.

Pour observer la rigidité et la plasticité des veines, Sun et Bhushan (2011) ont utilisé la méthode de nanoindentation. Cette technique permet d’obtenir les caractérisations mécaniques d’un matériau. Elle “consiste à faire pénétrer une pointe, encore appelée indenteur ou pénétrateur, de géométrie et propriétés mécaniques connues, dans un matériau pour en déduire ses propriétés mécaniques.” Caractérisation mécanique par nanoindentation. (s. d.). Grâce à cette technique, ils ont pu étudier l’élasticité et la dureté de trois veines présentes à des endroits distincts sur l’aile de la libellule et ils l’ont illustré dans la figure 2 ci-dessous.

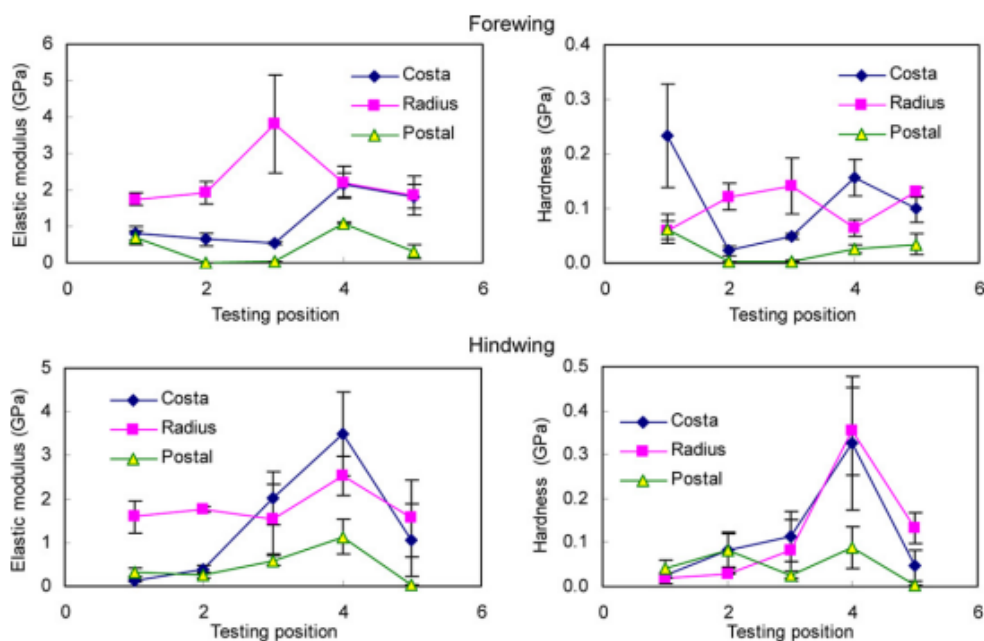


Figure 2 : Illustration de l’essai de nanoindentation sur trois veines présentes dans l’aile de la libellule (Forewing = aile antérieure, Hindwing = aile postérieure) (Sun & Bhushan, 2011)

Il a tout d’abord été observé que “le module élastique et la dureté de l’aile antérieure sont supérieurs à ceux de l’aile postérieure”. Ensuite, Sun et Bhushan (2011) ont observé que les 3 veines (costa, radius, postal) ont toutes trois des propriétés différentes. Une chose étonnante a été remarquée; “la veine radiale est la veine la plus rigide, et non la veine costa” présente sur le bord d’attaque de l’aile. Et pour finir, la veine postale, située à l’extrémité basse de l’aile, est la structure la plus faible en termes de rigidité et d’élasticité.

3. Les propriétés structurale des veines de l'aile

Les propriétés de rigidité et d'élasticité des veines sont d'une grande importance et ont un grand impact sur la capacité de vol, la stabilité, l'intensité de l'ondulation et la fragilité de l'aile de la libellule. Pourtant, qu'est ce qui pourrait expliquer ces propriétés? Sun et Bhushan (2011) se sont posé la question et ont donc étudié la structure des veines. Ils ont remarqué une microstructure complexe en "sandwich" comme le montre la figure 3 ci-dessous.

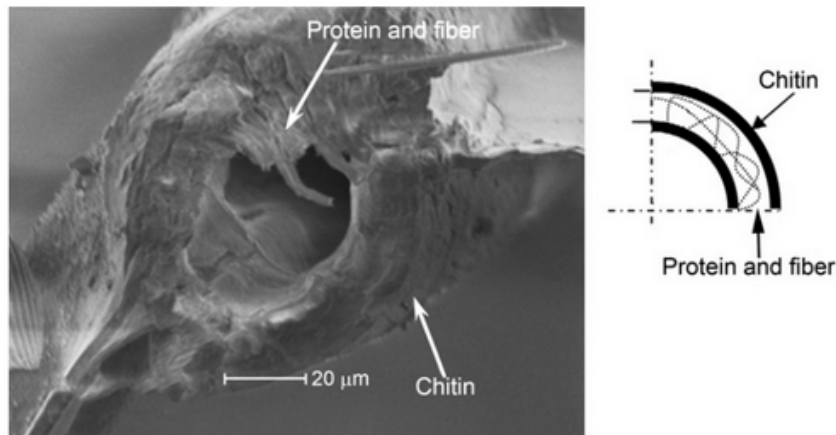


Figure 3 : Coupe transversale d'une veine présente sur une aile de libellule et qui montre la microstructure de la veine (Sun & Bhushan, 2011)

Nous nous rendons compte qu'une veine est une structure complexe composée d'une enveloppe de chitine et de microfibrilles. D'après Sun et Bhushan (2011), cette organisation est à l'origine du rapport résistance-poids élevé de l'aile. Cependant, plusieurs études montrent que les forces appliquées sur les ailes des libellules sont différentes que l'on se place d'une extrémité à une autre. Ainsi, ces scientifiques ont étudié la configuration d'une des veines principales de la libellule, la veine costa, tout le long de l'aile. La figure 4 ci-dessous illustre les sections transversales de la veine costa.

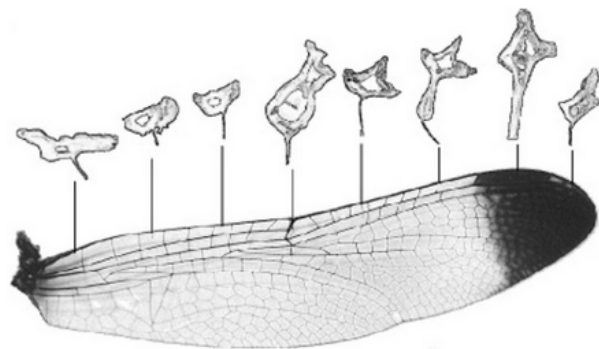


Figure 4 : Les sections transversales de la veine costa à différents points de l'aile (Sun & Bhushan, 2011)

Nous observons donc que les sections transversales de la veine sont différentes selon la position sur l'aile et qu'elles ne sont pas circulaires. Ces structures sont, d'après eux, "adaptées aux forces agissant à l'emplacement de la veine" (Jiyu Sun & Bhushan, 2011). Cette hétérogénéité de la section transversale est observable sur l'ensemble des veines de l'aile mais à différentes intensités; certaines veines sont plus ou moins déformables. Comme expliqué dans la partie précédente, La manière de vol de la libellule implique des moments de flexion, de fortes pressions à certains endroits de l'aile et ainsi, en réponse à ces contraintes, l'aile a acquis une forme ondulée permise par la déformation et la structure propre des veines. Par conséquent, la structure de la veine en elle-même a une influence sur la capacité de résistance de l'aile au vol et ainsi à la capacité pour la libellule de se disperser.

De plus, les veines transversales sont plus ou moins flexibles, soit tout au long, soit à leur jonction avec les veines longitudinales. En effet, il existe une microstructure permettant un peu plus de mobilité. Cette jonction flexible typique est schématisée sur la figure 5 ci-dessous.

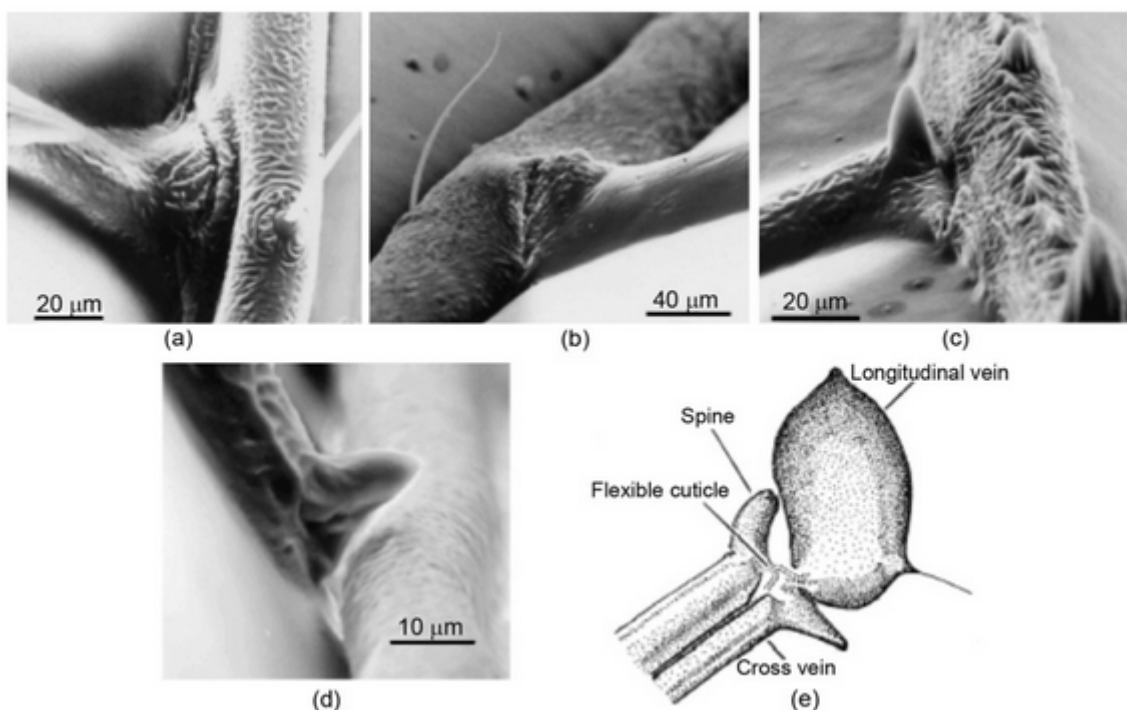


Figure 5 : Coupe transversale schématique d'une jonction flexible typique et schéma explicatif (Aile antérieure d'*Aeshna cyanea*; (a) vue ventrale et (b) vue dorsale. (c) *A. cyanea*, Aile postérieure, (d) *Calopteryx splendens*, Veine croisée avec vue dorsale.) (Sun & Bhushan, 2011)

D'après Sun & Bhushan (2011), la structure en question est une bande de membrane flexible qui permet à l'extrémité de la veine transversale de tourner légèrement autour de l'axe de la veine longitudinale. " Ainsi, cette jonction permet une fixation et une cohésion entre le réseau de veines

mais permet aussi de faciliter une mobilité et une ondulation de l'ensemble. De plus, "les structures en forme de corne sur les côtés supérieurs et inférieurs semblent agir comme des arrêts en appuyant contre les côtés des veines longitudinales et en limitant l'étendue de cette rotation."

Ainsi, le réseau de veines et de membranes est bien adapté au vol de l'Odonate. De par sa structure, il lui confère des propriétés aérodynamiques uniques qui lui permettent de se disperser.

4. Quelques structures clés améliorant le vol

Les ailes des libellules sont constituées de membranes et de veines mais pas seulement. Il existe aussi des structures clés détaillées dans la figure 6 ci-dessous. Nous allons par la suite les analyser.

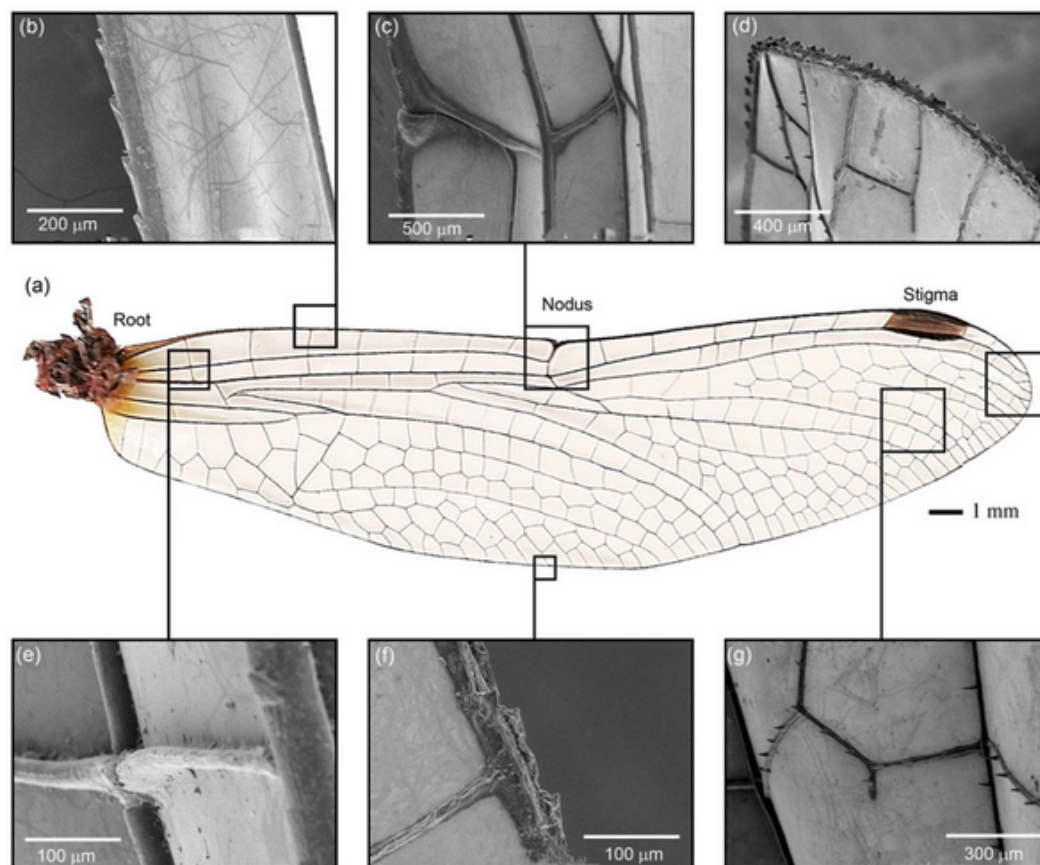


Figure 6 : Micrographies MEB d'une libellule *Sympetrum vulgatum* montrant les structures clés de l'aile de la libellule. (a)(b) les saillies et protubérances sur le bord d'attaque. (c) Le nodus de l'aile. (d) L'extrémité de l'aile. (e) Veine traversant près de l'emplanture de l'aile. (f) Bord de fuite (g) Surface de la membrane de l'aile près de l'extrémité de l'aile" (Sun & Bhushan, 2011)

Les saillies et protubérances sur les bords de l'aile favorisant la stabilité

Les saillies présentes sur la figure 6 ci-dessus sont “ des structures tridimensionnelles sur les bords de fuite des ailes, des protubérances en forme de bêche “. Elles sont présentes sur les bords avant et arrière de l'aile de la libellule *Sympetrum vulgatum* mais peuvent être présentes à différents endroits selon l'espèce étudiée. D'après Sun & Bhushan (2011), ces micro-structures permettent un meilleur équilibre et une augmentation de la portance en réduisant la traînée c'est-à-dire la force de l'air déplacé lors du vol. Ces auteurs font référence aux travaux de Bechert et al., (2000) qui ont interprété les protubérances comme des générateurs de vortex qui détruisent la bi-dimensionnalité du sillage en vol”. Ainsi, ces structures permettent d'augmenter le coefficient de portance et de diminuer l'angle d'attaque entre l'aile et la direction du vent. De cette façon, les saillies jouent un rôle non négligeable sur la capacité de vol des libellules et donc de leur dispersion.

Le ptérostigma, régulateur passif de l'angle de tangage inertiel

Le ptérostigma est aussi une structure clé dans l'aile des Odonates. C'est une zone d'épaississement du bord de l'aile antérieure présent chez certain insecte et qui leur procure des capacités de vol spécifiques. Il est localisé sur la figure 7 ci-dessous.



Figure 7 : Localisation de deux structures clés de l'aile de la libellule ; le nodus et le ptérostigma.

(*Libellula quadrimaculata*, Libellule à quatre taches., 2013)

Il est situé au “point de plus grand impact contre l'air” (Sun & Bhushan, 2011) donc est soumis à de fortes pressions lors du vol. D'après Jiyu Sun et al., cette structure aurait deux fonctions; la première “d'unir fermement les veines de la marge avant” et ainsi amener de la solidité dans l'aile et éviter la blessure et la seconde est “ d'augmenter l'efficacité de la course de l'aile en ajoutant du

poids à ce point de frappe, en déplaçant le centre de masse vers l'axe et la régulation du tangage de l'aile" et ainsi de permettre un équilibre et une efficacité du vol.

Ces fonctions permettent "d'augmenter la vitesse de plané critique". En effet, "bien qu'il ne représente que 0,1 % du poids total de la libellule, le ptérostigma a augmenté la vitesse critique de 10 à 25 % chez une espèce." (non précisée par l'article) (Norbert, 1987). De plus, "par un contrôle passif de l'angle de tangage, le ptérostigma rend le battement de l'aile plus efficace en vol lent et en vol stationnaire de petits insectes, tandis que son élévation des vitesses de vol critiques est probablement plus importante pour les insectes plus gros." Ainsi, il permet un vol plus efficace en augmentant la vitesse de battement des ailes pour l'Odonate sans dépense d'énergie supplémentaire vu que le contrôle est passif. Il est aussi noté qu'il existe chez certaines espèces de libellules un contrôle actif de l'angle de tangage (cf PFE 4A).

Le nodus, déterminant dans le degré de torsion passive des ailes

Le nodus localisé à l'avant de l'aile de la libellule (voir figure 7 ci-dessus) est "une nervure transverse épaissie, localisée au bord antérieur des ailes et située au niveau d'une encoche, ou plutôt d'une petite concavité antérieure du bord d'attaque de l'aile." (Glossaire appliqué aux odonates, s.d.). D'après Sun & Bhushan (2011), c'est "une articulation souple et élastique qui, sans perte de force dans les parties qui ont besoin de rigidité, semble permettre une flexion plus efficace des parties distales de l'aile." Il permet aussi d'amortir les chocs, faire face à la torsion et "concentrer les contraintes de flexion à la jonction du longeron concave antérieur rigide et du longeron postnodal conforme à la torsion." Ainsi, c'est bien une structure clé de l'aile de l'Odonate et qui lui est indispensable pour se disperser.

De plus, comme le ptérostigma, l'analyse du nodus permet de faciliter l'identification de l'espèce observée car sa position sur l'aile varie selon les espèces. L'un des moyens d'identification est de compter les cellules ante nodales. Cette différenciation peut impliquer un rôle plus ou moins efficace selon les espèces de cette structure pour la dispersion.

Ces caractéristiques sont propres à chaque espèce et nous n'avons aucune influence sur celles-ci. Pourtant, des études ont montré que les activités anthropiques provoquent de lourds impacts sur la capacité de dispersion des espèces. Les Odonates ne se dispersent pas comme elles le devraient, une étude de l'impact de ces activités sur chaque espèce est donc très importante.

La fragmentation des habitats impactant la dispersion

La fragmentation des habitats est ce qui cause le plus d'extinction d'espèces dans le monde. Il est donc particulièrement important d'étudier ses impacts. Celle-ci est définie par l'OFB comme : "le processus par lequel un habitat est converti en plusieurs fragments plus petits, suite à un changement d'usage des terres (urbanisation, conversion en terres agricoles, etc.) ou à la création d'infrastructures de transport. Ces îlots d'habitats se trouvent ainsi isolés, séparés : on parle de perte de connectivité." (OFB, 2022) Ce phénomène n'impacte pas seulement la survie des espèces mais aussi leur activité si ce sont des animaux disperseurs. Des études antérieures ont montré que la séparation des habitats amène la biodiversité à se disperser sur de plus longue distance, ce qui n'est pas toujours possible pour l'ensemble des espèces. De plus, la fragmentation veut inévitablement dire une dégradation des habitats et une perturbation des écosystèmes (Maynou et al., 2017). Dans le cadre de notre PFE, nous avons cherché à identifier concrètement, au travers d'une étude bibliographique, les résultats des recherches qui ont été menées sur les impacts de la fragmentation sur la dispersion des libellules. Ces résultats seront un moyen d'identifier les menaces qui pèsent sur cet ordre d'insectes et de réfléchir à des mesures de conservation, dans un second temps.

1. La diminution de la distance de dispersion

Le premier impact de la fragmentation mis en évidence dans les articles scientifiques est la diminution des déplacements entre sites favorables. En effet, ce qui affecte fortement les Odonates est la multiplication de petits habitats isolés, ce qui diminue la quantité d'habitats appropriés disponibles pour elles (Fahrig, 2003). Il est observé une réduction de la capacité à se disperser, dûe au fait qu'elles peuvent ne pas être en mesure de trouver un habitat approprié dans lequel se développer.

Cela a été observé pour une espèce d'Odonates, l'Agrion de Mercure (en figure 8). Les chercheurs ont compris que l'éloignement trop important entre les habitats l'empêchait d'atteindre les sites isolés. Son habitat favorable est principalement, d'après Boudot et al. (2019), "les eaux courantes ensoleillées de bonne qualité, alcalines et de débit modéré, rarement acides ou saumâtres, généralement au-dessous de 700 mètres d'altitude.". Des études précédentes sur les *C. mercuriale* ont suggéré que la plupart des individus sont fortement sédentaires, bien que quelques-uns se déplacent sur des distances allant jusqu'à environ 1 km (Hunger & Römer). La raison pour laquelle la dispersion de cette espèce a été étudiée est que sa répartition a diminué de

38% depuis 1985 (Purse, 2001) et qu'elle est classée comme espèce rare dans le Red Data Book britannique (Shirt, 1987).



Figure 8 : Agrion de Mercure. Le mâle a le corps de couleur bleue et noire. La femelle est verdâtre avec la face dorsale de l'abdomen noir. Les ailes sont repliées au repos. Le ptérostigma est en forme de losange et noirâtre au centre.
(INPN, 2022)

Ce qui a été observé au niveau des mouvements de dispersion est que seul 1 à 3% des individus se sont déplacés à plus de 500 mètres et trois individus seulement à 1000 mètres. Rouquette et Thompson (2007) en déduisent que “les populations des sites du nord sont isolées sur le plan écologique, mais celles des sites du sud pourraient être considérées comme une seule grande population.” Cette étude est en accord avec les expériences aux Pays-Bas de Van Der Meijden et al. qui ont mis en évidence une réduction de la dispersion et de la colonisation des Odonates. En effet, les populations des fragments d'habitats isolés ont moins de réussite à coloniser de nouveaux habitats par rapport aux habitats continus.

L'Agrion de Mercure n'est pas la seule espèce étudiée, Keller et al. (2010) ont quant à eux observé la Leucorrhine à large queue, *Leucorrhinia caudalis* (figure 9). D'après Boudot et al. (2019), cette espèce a pour habitat “les eaux stagnantes eutrophes, mésotrophes et oligotrophes en paysage souvent forestier”. Grâce à leurs résultats, ils ont montré que *L. caudalis* était principalement une espèce sédentaire puisqu'il n'y a eu que quelques événements de dispersion de distance courte détectés (déplacements inférieurs à 5 km). Cela leur a permis de tirer des conclusions à l'échelle moléculaire, que nous détaillerons par la suite.



Figure 9 : La Leucorrhine à large queue se caractérise par un abdomen épaissi en massue et des ptérostigmas blancs en-dessus chez les mâles. L'abdomen est noir et bleu chez les mâles à maturité, noir et jaune chez les femelles. (INPN, 2022)

Cependant, toute observation est à étudier dans son contexte. Les recaptures des mâles ont souvent été plus importantes que celles de femelles. Rouquette et Thompson (2007) ont déduit de leur étude que la cause de ce phénomène est la différence d'activités entre les mâles et les femelles. Les femelles ne visitent les sites de ponte que lorsqu'elles sont prêtes à s'accoupler contrairement aux mâles qui ont un comportement de "chasse aux partenaires". Les femelles quittent ensuite la zone de reproduction et ne reviennent pas sur le lieu tant que les œufs ne sont pas arrivés à maturité. Donc les informations sur la dispersion sont à interpréter en prenant en compte les particularités des individus.

La fragmentation est réellement un phénomène qui peut augmenter la distance entre les habitats appropriés pour la survie des libellules, ce qui, nous l'avons vu, peut limiter la capacité des libellules à se déplacer entre les fragments d'habitats isolés. Inévitablement, cela peut conduire à l'isolement des populations et à la perte de la diversité génétique.

2. L'isolement des populations induisant une perte de diversité génétique

Nous avons compris que les habitats fragmentés entraînaient la perte de grands habitats adéquats pour les Odonates, ainsi que leur déplacement. Il est observé que cela entraîne une réduction de la taille de la population globale et de la distribution de l'espèce. Il est clair que cela entraîne des conséquences néfastes pour la diversité génétique.

Comme pour l'impact précédent, l'espèce menacée *C. mercuriale* a été étudiée (figure 8 précédente). Rouquette et Thompson (2007), dans leur article, mentionnent que "les schémas de

déplacement et de dispersion sont fortement affectés par la structure du paysage et la densité de la population. Cela signifie qu'elle est incapable de recoloniser des sites isolés et qu'elle a besoin d'habitats "tremplins" pour améliorer ses chances de survie à moyen et long terme". Si l'espèce diminue ses chances de survie et de dispersion, ses chances d'accouplement et de reproduction sont réduites. Nous pensons alors que le risque d'extinction des espèces est très présent (Watts et al., 2004, 2006). A ce sujet, ils suggèrent grâce à leurs recherches que "Si elles sont isolées, les petites populations peuvent perdre leur variation génétique par la consanguinité et la dérive génétique, et seront de plus en plus sujettes à l'extinction. La connectivité a donc une influence majeure sur la persistance des populations locales et régionales (Baguette et al., 2000) et sur la composition des communautés (Reckendorfer et al., 2006)". Ces études ont été validées par les recherches de Olalla et al. (2015). En effet, ils ont également tenté de mesurer les impacts de la fragmentation sur la *C. mercuriale*. Ils mentionnent que "La séparation de l'habitat a donné lieu à 3 groupes de population principaux qui sont génétiquement distincts et peut-être une certaine divergence au sein de la Vallée de la Course". Cela montre un faible taux de déplacement entre les populations et une preuve d'isolement. Ils ont compris que les flux génétiques s'établissent jusqu'à une distance de 2 km, mais qu'au-delà de cette distance, les déplacements sont peu nombreux.

Les études de Keller et al. (2010) permettent de soutenir cela. En observant les richesses alléliques et diversités génétiques de populations d'une même espèce, ils ont réussi à comprendre si les Odonates se déplaçaient fortement entre les sites étudiés. Afin de comprendre davantage l'organisation des populations, nous avons ajouté les figures de leur revue scientifique aux figures 10 et 11 ci-dessous.

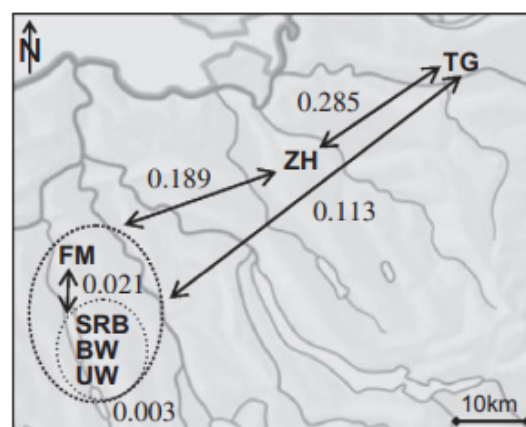


Figure 10 : Valeurs FST parmi les les populations de *L. caudalis* en Suisse. (Keller et al., 2010)

	SRB	BW	UW	FM	ZH	TG
A_r	3.50	3.33	3.57	3.30	2.61	2.48
H_e	0.70	0.65	0.71	0.67	0.56	0.51
Region	1	1	1	1	2	2

Figure 11 : Tableau de la richesse allélique (A_r) et la diversité génétique (H_e) de six loci microsatellites pour six populations de *L. caudalis* de Suisse et leur regroupement régional (par ANOVA).
(SRB, BW, UW, FM, ZH et TG sont les noms donnés aux populations) (Keller et al., 2010)

Les résultats montrent que de toutes les populations étudiées, la SRB qui est la plus ancienne et la plus importante, est génétiquement la plus diversifiée ($H_e = 0,70$). De plus, des flux génétiques entre SRB et les deux autres à proximité BW et UW ont induit une diversité génétique importante. On remarque donc que plus une population est loin des autres, moins elle a une diversité génétique (très faible pour TG, par exemple). Ce type de population est davantage menacée que les autres, du fait de signes d'un goulot d'étranglement récent.

Les auteurs ont réellement soulevé un problème majeur causé par la fragmentation des habitats. Les espèces non seulement se déplacent moins, mais elles risquent également l'isolement, de perte une diversité génétique, les rendant davantage vulnérables voire les menant à l'extinction.

3. L'augmentation de la prédation et de la concurrence

Les espèces d'Odonates ne sont pas seulement menacées par la réduction des déplacements entre les habitats mais aussi par leur vulnérabilité lors de leur déplacement. Il est clair que le manque de corridors écologiques provoqué par la fragmentation des habitats a pour conséquence un survol des espèces dans des zones dangereuses, des habitats auxquelles elles ne sont pas familières. L'isolement des sites allonge la distance entre eux. Cela peut donc augmenter le risque de prédation ou de parasitisme sur les Odonates lorsqu'elles se déplacent entre les fragments d'habitat. Elles sont en effet plus exposées à ces menaces.

En effet, cela a été mis en évidence dans l'article de Olalla et al. (2015) où il a été observé que les Odonates se dispersent le long des zones non ombragées (chaudes), sur des routes, des prairies et des clairières alors que les auteurs mentionnent que "*Coenagrion mercuriale* devrait voler le long des habitats d'eau/ de prairies/de landes, comme ils le font au Royaume-Uni (Watts et al. 2006)." Ce comportement vient d'une part de l'urbanisation grandissante qui a fragmenté les habitats favorables, mais aussi de la plantation de forêts, frein au déplacement des Odonates.

Nous n'avons cependant trouvé aucune étude précise de l'impact de la prédation d'espèces d'Odonates en particulier. Nous pensons alors que des recherches plus approfondies devraient être réalisées.

Les habitats fragmentés peuvent non seulement augmenter le risque de prédation des Odonates, mais surtout, dérégler les interactions à l'échelle de l'écosystème. Cela s'observe en particulier pour les espèces qui sont dépendantes d'habitats spécifiques pour la reproduction ou la recherche de nourriture et qui doivent se regrouper dans un nombre restreints d'habitats favorables. Rouquette et Thompson (2007) mentionnent qu'un "tel comportement est susceptible d'avoir des conséquences profondes sur la dynamique de la population de la région. Dans les zones d'habitat continu, ce comportement conduira à l'agrégation et à une compétition pour les partenaires.". En cherchant difficilement un partenaire, on augmente également le risque d'être visible par un prédateur.

Bien entendu, il est à noter que l'effet de la fragmentation des habitats sur la dispersion des Odonates peut varier selon l'espèce, le type et l'ampleur de la fragmentation, et les caractéristiques des fragments d'habitats isolés restants. Néanmoins, ses recherches nous ont permis de souligner l'importance capitale de réduire ces impacts si nous voulons conserver le plus d'espèces d'Odonates possible. De plus, nous avons ici traité les principaux impacts mais comme nous le savons, l'environnement est un cycle complexe où de nombreux facteurs entrent en jeu et où le dérèglement d'un paramètre entraîne des effets néfastes en chaîne. Pour n'en citer qu'un, nous aurions également pu parler des effets de bordure dus aux habitats isolés. Il est probable que ces derniers peuvent altérer le microclimat et la structure même de la végétation des fragments d'habitats. Nous pouvons nous attendre à une réduction encore plus marquée de l'adéquation des habitats restants pour les Odonates. Nous avons pu remarquer que les informations démographiques ou génétiques sont peu nombreuses par rapport à la capacité de dispersion des Odonates dans les habitats fragmentés. Pourtant, Keller et Al. (2010) suggère grâce à leurs recherches que "les connaissances sont pourtant importantes pour juger de l'impact de la fragmentation sur les populations, pour décider si des mesures de conservation doivent être prises et pour évaluer si les mesures sont efficaces" (Obrien, 1994 ; Angelone et Holderegger, 2009). Ce sont ces mesures que nous discuterons par la suite.

Discussion

Les recherches que nous avons menées nous ont fait comprendre ce qui était important pour les Odonates, ce qui permettait leur survie et le bon déroulement de leur vie. Premièrement, nous nous sommes rendu compte que la morphologie d'une libellule avait de grand impact sur sa capacité à voler et donc à sa capacité de dispersion. Cependant, dans un souci de conservation des espèces d'Odonates, des études plus approfondies vont devoir être réalisées. En effet, chaque revue scientifique se focalise sur un nombre limité d'espèces. Ainsi, nous ne pouvons pas extrapoler les résultats à toutes les Odonates.

Un lien difficile entre diversité morphologique et fonctionnement de vol spécifique

Nous avons compris que la taille de la libellule avait un grand rôle dans sa capacité à voler sur de longues distances. Un individu de grande taille avait plus de réserves et était moins prédaté. De plus, de grandes ailes (surface alaire importante) lui procurent des capacités de vol plus avantageuses sur de longues distances. Cependant, nous ne pouvons pas en conclure que les Odonates de grande taille ont une meilleure capacité de dispersion. Elles sont adaptées au vol à longues distances mais de ce fait moins adaptées au court trajet comme le montre la revue de McCauley (2013) qui nous prouve la différence de manœuvrabilité des espèces spécialisées de petite taille et des espèces généralistes de grande taille.

De plus, cette capacité de voler sur de longues distances est en lien avec la structure de l'aile de l'insecte. Le réseau de veines apporte de la stabilité à l'insecte. Chaque veine a ses propres propriétés mécaniques selon sa localisation sur l'aile et sa structure en "sandwich". Ainsi, elle est plus ou moins rigide et élastique ce qui lui permet d'avoir des propriétés mécaniques uniques. Grâce à cela et à des jonctions flexibles, l'ensemble du réseau veineux permet à l'aile d'onduler et donc de faire face aux contraintes du vol, de garantir la cohésion de la structure et d'éviter les blessures (Sun & Bhushan, 2011).

Pourtant, ce réseau est-il aussi performant pour chacune des espèces? Nous avons vu qu'il existait des structures améliorant la performance du vol telles que les saillies pour la stabilité, le nodus pour orienter l'angle de tangage et le ptérostigma pour diminuer le degré de torsion de l'aile. Pourtant, ces structures ne sont pas répertoriées chez chacune des espèces et ni localisées au

même endroit de l'aile sur les espèces qui le sont. Par exemple, il est noté que la forme, la taille et la position du ptérostigma sur l'aile varient énormément selon les espèces d'insectes et d'Odonates. Il permet même dans certains cas d'identifier certains groupes. Ainsi, on peut en conclure que selon la structure du ptérostigma, chaque espèce d'Odonates aura plus ou moins de cohésion et d'équilibre en vol et aussi une plus ou moins grande réponse aux pressions de l'environnement.

Les impacts de ce changement dans la structure de l'aile des Odonates doivent avoir des conséquences sur le vol des espèces mais aucune étude scientifique ne le prouve. Pourtant, cela serait intéressant pour comprendre la capacité de vol de chaque espèce et donc sa capacité à se disperser. Chaque espèce d'Odonates a une morphologie propre qui lui confère des aptitudes en vol et donc un mode de vie, une capacité à se disperser propre et un déplacement plus ou moins séquencé. C'est la sélection naturelle des espèces vivantes qui a permis cette diversité chez ce groupe d'insectes. Chacune des espèces d'Odonates a un phénotype adapté à son mode de vie pour sa survie et sa reproduction. L'Homme n'a aucun impact sur la morphologie de la libellule mais en comprenant ses impacts sur la dispersion, il pourrait adapter ses plans de conservation.

En effet, l'Homme se doit d'agir pour les préserver car c'est le premier perturbateur dans l'équilibre du mode de vie des Odonates. En réduisant son habitat, il les force à changer leur mode de vie pour garantir leur survie et ainsi se disperser de plus en plus loin si leur phénotype le permet. C'est pourquoi, des efforts de conservation, de restauration et de création de corridors écologiques vont devoir être mis en place pour garantir la survie des Odonates.

Ces travaux ne devront pas se porter sur les mêmes enjeux selon les différences de déplacements des espèces, elles devront être adaptées aux besoins spécifiques de chaque espèce menacée et de son habitat. Par exemple, une espèce qui ne fait que de courts déplacements, et qui a besoin de tremplin pour se reposer ne devra pas nécessiter les mêmes aménagements que les espèces qui peuvent réaliser de grands déplacements sans forcément avoir besoin de tremplins.

De plus, les études menées sur les impacts de la fragmentation sur les populations d'Odonates suggèrent que ce phénomène est réellement destructeur et qu'il menace de nombreux individus. Dans une volonté de conserver les espèces, nous pensons qu'agir sur les habitats, sur la réduction de la fragmentation serait primordial. Ces actions seront, nous l'espérons, des solutions pour rétablir un maximum les écosystèmes dans leur bon état de fonctionnement, ce qui se répercute sur une bonne survie des Odonates.

L'ensemble de nos recherches nous ont donc permis d'identifier les enjeux qui nous permettent de réduire la menace des Odonates. Elles étaient nécessaires, nous voyons à présent ce

qu'il faut mettre en œuvre. Pour atténuer les impacts de la fragmentation des habitats, les efforts de conservation doivent alors se concentrer sur la protection et la restauration des habitats, la réduction de l'isolement par la connectivité des habitats et la réduction des impacts humains sur les habitats. Comme nous le voyons, cela fait intervenir différentes échelles. Commençons par la plus petite échelle, à savoir les habitats.

Une protection des habitats favorables

Nous pensons que la conservation doit se concentrer tout d'abord sur la protection des habitats favorables. Cette mesure est valable aussi bien sur les espèces dont la morphologie leur permet d'aller loin que celles qui ne se dispersent pas sur de grandes distances. Nous l'avons vu, les habitats diminuent d'années en années et les Odonates sont impactées par cela. Les résultats des articles scientifiques que nous avons sélectionnés nous ont permis de mettre en évidence l'importance d'un habitat favorable pour le déplacement d'une espèce. Dans une démarche de protection de ces habitats, deux solutions sont possibles. La première, qui est celle que nous pouvons penser directement, restaurer les habitats déjà existants. De nombreuses études scientifiques ont été menées pour comprendre les avantages de la restauration des habitats sur la dispersion des Odonates. Il s'agit de protéger et de préserver les habitats naturels des Odonates, comme les zones humides et autres milieux aquatiques auxquels elles sont parfois spécialistes. Nous avons expliqué la réduction des déplacements de l'espèce *L. caudalis* par le manque d'espace naturel favorable atteignable par un corridor écologique. Keller (2010) explique que "La construction ou la restauration d'étangs avec un habitat approprié à des distances jusqu'à 5 km des populations existantes de *L. caudalis* devrait permettre l'établissement de nouvelles populations de cette espèce européenne." Cet auteur montre que cela pourrait réduire les menaces qui pèsent sur les populations très isolées des autres (figures 10 et 11). Rouquette et Thompson (2007) mentionnent que "Dans les sites existants, seules de petites sections d'habitat devraient être gérées chaque année et de nouvelles zones devraient être créées à proximité des populations existantes". Il est alors nécessaire de créer également de nouveaux habitats.

Bien entendu, ces mesures ne peuvent pas être appliquées à l'ensemble du territoire et certains auteurs ont cherché des alternatives. Par exemple, dans la suite des études sur les mécanismes de dispersion, ils ont identifié les facteurs clés. Cela leur a permis d'imaginer la conservation des espèces par le biais de la création de nouveaux habitats favorables. Ces derniers, bien qu'artificiels, pourraient être le moyen de recréer de la connectivité. Une grande diversité d'Odonates peut être observée dans des habitats artificiels puisque les efforts de restauration sont

ciblés (Dolny et al. 2007 ; Harabis et Dolný 2012). Maynou (2017) suggère que “par conséquent, ces petits biotopes secondaires peuvent fournir des parcelles d'habitat et améliorer la connectivité pour les odonates dans des environnements écologiquement perturbés, et peuvent même être qualifiés de "points chauds de la biodiversité secondaire" (Dolny et al. 2007). La création de zones tampons autour des habitats occupés par les Odonates pourrait donc contribuer à une meilleure dispersion et donc à réduire l'impact des activités humaines sur ces insectes.

Afin de conserver les espèces, les mesures de gestion devraient inclure la restauration et la création d'habitats favorables. D'autres mesures sont également à penser, comme la création de tremplins et d'habitats potentiels de reproduction entre les sites déjà existants afin d'améliorer encore une fois les habitats de l'espèce (Landmann, 2021).

Une création de connectivité

Les études antérieures nous ont fait comprendre que la connectivité est majeure pour la disparité des Odonates. Il a été démontré qu'il existe de nombreuses stratégies de gestion, pour les invertébrés mais aussi les Odonates. Cependant, elles se concentrent souvent sur la conservation et la restauration de l'habitat (Wildermuth & Küry, 2009). Nous avons alors peu de connaissances sur la connectivité réelle des populations d'Odonates (Landmann, 2021), soit penser à une gestion à plus grande échelle. Bien entendu, l'importance de la connectivité dépend des besoins des espèces, différents selon si l'espèce a tendance à se disperser sur de grandes ou de plus faibles distances, par exemple.

Nous l'avons compris, certaines Odonates n'ont pas une grande distance de dispersion. Ces études ont été primordiales pour envisager de trouver des mesures pour réduire leur menace. Une deuxième mesure qui est ressortie des résultats des études scientifiques et qui est importante est la prise en compte de la connectivité. Landmann et al. (2021) suggère que “Au cours de la dispersion, de nombreuses espèces de demoiselles ont tendance à utiliser des types d'habitats qui sont également préférés pour la reproduction (hypothèses du tremplin). L'hypothèse selon laquelle les Odonates qui se dispersent à de faibles distances devraient se disperser davantage avec la présence de tremplin a été également recherchée par Rouquette et Thompson (2007). Ils ont déduit de leur étude sur l'espèce *C. mercuriale* que “Cela signifie qu'elle est incapable de recoloniser des sites isolés et qu'elle a besoin d'habitats "tremplins" pour améliorer ses chances de survie à moyen et long terme”. Ils ont compris qu'il fallait mettre l'accent sur la connectivité “une gestion appropriée de l'habitat entre les sites qui sont au-delà de la distance de dispersion des individus peut être utilisée

pour connecter ou reconnecter les populations. [...] La persistance à long terme de *C. mercuriale* et d'autres espèces d'invertébrés nécessite une approche paysagère de la gestion, la connectivité étant un élément important de la planification de la gestion." Nous pensons donc que des mesures de mise en place (ou de maintien s'il y a déjà des espaces existants) de connectivité seraient un moyen de réduire les conséquences néfastes de la fragmentation et donc que les Odonates puissent se disperser normalement. Notamment pour les espèces lotiques comme *C. hylas* qui semblent nécessiter des habitats tremplins pour coloniser des habitats favorables (Landmann et al., 2021).

Nous avons également compris que les espèces plus spécialistes d'un type d'habitats sont moins avantagées que les généralistes. Elles ont plus d'exigences et il est plus difficile de recréer des habitats les plus favorables possible pour leur survie et leur déplacement. Landmann et al., 2021 souligne l'importance des tremplins pour l'espèce *C. hylas*, par exemple. Ils mentionnent que "Par conséquent, nous pouvons soutenir la notion susmentionnée de Kalkman et al. (2018) selon laquelle les espèces particulièrement lotiques dans les paysages terrestres fragmentés ont besoin d'habitats tremplins pour coloniser des habitats appropriés.". Donc la connectivité par le biais des tremplins sont des mesures de gestion à prendre en compte pour améliorer les habitats des Odonates et augmenter leur chance de reproduction de survie.

Il n'y a pas nécessairement besoin de créer de nouveaux habitats pour réaliser des tremplins. Des chercheurs ont mis en évidence les avantages des petits patches d'habitat que les espèces ayant de bonnes capacités de dispersion peuvent utiliser comme tremplins (Rubio et Saura 2012 ; Pryke et al. 2015). Ils pourront être situés plus loin les uns des autres, étant donné que leur capacité de dispersion est plus importante. Même si certaines espèces ont de grandes capacités de dispersion, une continuité pour leurs déplacements est nécessaire. Landmann et al. (2021) met en évidence que "Bien que *C. hylas* présente actuellement une viabilité appropriée sur la plupart des sites de la vallée du Lech, notre étude indique que des mesures de gestion, telles que la création d'habitats d'étape, sont cruciales pour maintenir l'état actuel de la population.".

Conclusion

Les recherches que nous avons mené nous ont permis de comprendre en quoi la morphologie et l'étude des impacts de la fragmentation des habitats avaient leur importance pour imaginer des mesures de conservation des espèces menacées. Connaître le fonctionnement des Odonates est en effet indispensable lorsque nous voulons penser à des mesures de gestion.

La taille de l'individu et la structure de ces ailes lui procurent des capacités spécifiques à voler. De plus, des structures améliorant la performance du vol existent chez certaines espèces. Ainsi, la morphologie des Odonates a un impact très important sur sa capacité de dispersion et celle-ci est unique à chaque espèce. Cependant, il y a un manque d'étude sur le sujet mais aussi une difficulté à réaliser ces études.

Il a été également prouvé que la fragmentation des Odonates provoque d'importantes conséquences néfastes sur les populations d'Odonates. Premièrement, la forte réduction de déplacements entre les populations isolées qui, elle-même, induit une perte de diversité génétique et à long terme une consanguinité. Mais aussi, on a identifié des discontinuités qui provoquent un contournement des individus dans des milieux non favorables, augmentant prédation et concurrence. Tout cela explique la grande menace qui pèse à l'heure actuelle sur les Odonates.

Cette recherche nous a permis de mettre en évidence des mesures de conservation, à différentes échelles, de l'habitat jusqu'à l'ensemble du territoire. La première est la restauration ou la création d'habitats favorables. Les espèces ont chacun leurs besoins et leurs spécificités. Un grand nombre et une grande diversité d'habitat sont donc deux choses importantes à prendre en compte. La seconde dépend des capacités de dispersion des espèces, donc de la morphologie, comme expliqué précédemment. Il s'agit de la restauration de la connectivité. Plus l'espèce a une faible distance de dispersion, plus il sera nécessaire de mettre en place des tremplins pour qu'elle puisse se poser entre deux habitats d'intérêt.

Il est certain qu'à grande échelle, nous comprenons que les Odonates sont également impactées par certaines activités humaines qui les empêchent de se disperser. Il a été observé que la pollution atmosphérique impactait des Odonates (*L. caudalis*) puisqu'elles étaient peu observées dans le nord-est de l'Allemagne (Demey, 2019). C'est seulement en améliorant la qualité des eaux, en diminuant la pollution et les pratiques agricoles (par le biais de réglementations) que les chercheurs ont pu à nouveau observer des mouvements de ces insectes. Nous pensons que davantage de

recherches devraient être menées sur les impacts des activités humaines sur les Odonates, et plus généralement sur les animaux qui n'ont pas encore été beaucoup expérimentés. Une multitude d'actions sont possibles pour permettre de conserver les espèces.

Dans la région Centre-Val-de-Loire, un plan a vu le jour, le Le Plan Régional d'Actions en faveur des Odonates (PRAO). Le but étant d'amasser un maximum de connaissances sur les Odonates dans la région pour réfléchir à des mesures de gestion et des missions de sensibilisation. En effet, des programmes d'éducation et de sensibilisation sont des moyens de contribuer à faire prendre conscience de l'importance des Odonates et de la nécessité de les protéger, elles et leur habitat. Il s'agit également d'une action qu'il faudrait promouvoir (Baeta et al., 2012).

Enfin, les recherches que nous avons menées ont été réalisées avec une faible quantité d'articles. Nous pensons réellement que la recherche scientifique pourrait approfondir ces sujets. Il serait par exemple intéressant d'étudier le fonctionnement d'autres espèces non citées et les menaces qui pèsent probablement sur elles.

Bibliographie

Ressources en ligne

AquaPortail, É. (2022, 16 février). aire de répartition. AquaPortail.
<https://www.aquaportail.com/definition-11682-aire-de-repartition.html>

Caractérisation mécanique par nanoindentation. (s. d.).
<https://rescoll.fr/wp-content/uploads/2011/03/Nanoindentation2.pdf>

Demey, J. (2019, 29 avril). Biodiversité : « Les libellules sont de bonnes lanceuses d'alerte » .
<https://www.lejdd.fr/Societe/biodiversite-les-libellules-sont-de-bonnes-lanceuses-dalerte-3895566>

Glossaire appliqué aux odonates (s.d.) <http://meslibellules.fr/pagesweb/divers/glossaire.php>

IUCN. (2022). <https://www.iucn.org/fr> consulté en janvier 2023

Libellula quadrimaculata, Libellule à quatre taches. (2013).
https://champyves.pagesperso-orange.fr/nature/FicsHtml/I_L_Libellula_quadrimaculata.html

MNHN & OFB. 2003-2023. Fiche de Coenagrion mercuriale (Charpentier, 1840). Inventaire national du patrimoine naturel (INPN). Site web : https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/65133 consulté en janvier 2023

OFB. La fragmentation des habitats. (2022). Le portail technique de l'OFB.
<https://professionnels.ofb.fr/fr/node/527>

Radio Canada. Article en ligne :
<https://ici.radio-canada.ca/nouvelle/1846170/libellulesdemoiselles-especes-menacees-disparition-zones-humides> consulté en avril 2022

Articles scientifiques

Angelibert, S., & Giani, N. (2003). Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography*, 26(1), 13-20. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03372.x>
Azuma, A., & Watanabe, T. (s. d.). FLIGHT PERFORMANCE OF A DRAGONFLY. 32.

Baguette, M., Petit, S. & Quéva, F. (2000) Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal of Applied Ecology*, 37, 100–108.

D.W. Bechert, R. Meyer, W. Hage, Drag reduction of airfoils with miniflaps. *Can we learn from dragonflies?*, *Fluids* 19–22 (2000) 1–30.

Bolliger, J., Keller, D., & Holderegger, R. (2011). When landscape variables do not explain migration rates : An example from an endangered dragonfly, *Leucorrhinia caudalis* (Odonata: Libellulidae). *European Journal of Entomology*, 108(2), 327-330. <https://doi.org/10.14411/eje.2011.039>

Boudot, J. (2019). Cahier d'identification des libellules de France, Belgique, Luxembourg et suisse : 2e édition. BIOTOPE.

Collins, S. D., & McIntyre, N. E. (2015). Modeling the distribution of odonates : A review. *Freshwater Science*, 34(3), 1144-1158. <https://doi.org/10.1086/682688>

Collins, S. D., & McIntyre, N. E. (2017). Extreme loss of diversity of riverine dragonflies in the northeastern U.S. is predicted in the face of climate change. 14.

Combes, S. A., Rundle, D. E., Iwasaki, J. M., & Crall, J. D. (2012). Linking biomechanics and ecology through predator–prey interactions : Flight performance of dragonflies and their prey. *Journal of Experimental Biology*, 215(6), 903-913. <https://doi.org/10.1242/jeb.059394>

Conrad, K. F., Willson, K. H., Harvey, I. F., Thomas, C. J., & Sherratt, T. N. (1999). Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. *Ecography*, 22(5), 524-531. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00541.x>

Deacon, C., Samways, M. J., & Pryke, J. S. (2018). Artificial reservoirs complement natural ponds to improve pondscape resilience in conservation corridors in a biodiversity hotspot. *PLOS ONE*, 13(9), e0204148. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204148>

Deacon, C., Samways, M. J., & Pryke, J. S. (2020). Determining drivers of dragonfly diversity patterns and the implications for conservation in South Africa. *Biological Conservation*, 245, 108548. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108548>

Dolný, A., Harabiš, F., & Mižičová, H. (2014). Home Range, Movement, and Distribution Patterns of the Threatened Dragonfly *Sympetrum depressiusculum* (Odonata : Libellulidae): A Thousand Times Greater Territory to Protect? *PLoS ONE*, 9(7), e100408. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100408>

Dolný, A., Mižičová, H., & Harabiš, F. (2013). Natal philopatry in four European species of dragonflies (Odonata : Sympetrinae) and possible implications for conservation management. *Journal of Insect Conservation*, 17(4), 821-829. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9564-x>

Grewe, Y., Hof, C., Dehling, D. M., Brandl, R., & Brändle, M. (2013). Recent range shifts of European dragonflies provide support for an inverse relationship between habitat predictability and dispersal : Range shifts and dispersal propensity of dragonflies. *Global Ecology and Biogeography*, 22(4), 403-409. <https://doi.org/10.1111/geb.12004>

Harabiš, F., & Dolný, A. (2010). Ecological factors determining the density-distribution of Central European dragonflies (Odonata). *European Journal of Entomology*, 107(4), 571-577. <https://doi.org/10.14411/eje.2010.066>

Harabis F, Dolný A (2012) Human altered ecosystems: suitable habitats as well as ecological traps for dragonflies (Odonata): the matter of scale. *J Insect Conserv* 16:121–130

Hof, C., Brändle, M., Dehling, D. M., Munguía, M., Brandl, R., Araújo, M. B., & Rahbek, C. (2012). Habitat stability affects dispersal and the ability to track climate change. *Biology Letters*, 8(4), 639-643. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0023>

Hunger, H. & Röske, W. (2001) Short-range dispersal of the southern damselfly (*Coenagrion mercuriale*, Odonata) defined experimentally using UV fluorescent ink. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, 9, 181–187.

Hughes, J.M., Schmidt, D.J. & Finn, D.S. (2009) Genes in streams: using DNA to understand the movement of freshwater fauna and their riverine habitat. *BioScience*, 59(7), 573–583. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.8>.

Jenkins, D. G., Brescacin, C. R., Duxbury, C. V., Elliott, J. A., Evans, J. A., Grablow, K. R., Hillegass, M., Lyon, B. N., Metzger, G. A., Olandese, M. L., Pepe, D., Silvers, G. A., Suresch, H. N., Thompson, T. N., Trexler, C. M., Williams,

- G. E., Williams, N. C., & Williams, S. E. (2007). Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography*, 16(4), 415-425. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00312.x>
- Johansson, F., Söderquist, M., & Bokma, F. (2009). Insect wing shape evolution : Independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings: DRAGONFLY WING SHAPE EVOLUTION. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97(2), 362-372. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01211.x>
- Kadoya, T., Suda, S., Tsubaki, Y., & Washitani, I. (2008). The sensitivity of dragonflies to landscape structure differs between life-history groups. *Landscape Ecology*, 23(2), 149-158. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9151-1>
- Keller, D., Brodbeck, S., Flöss, I., Vonwil, G., & Holderegger, R. (2010). Ecological and genetic measurements of dispersal in a threatened dragonfly. *Biological Conservation*, 143(11), 2658-2663. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.008>
- Khelifa, R. (2019). Sensitivity of biodiversity indices to life history stage, habitat type and landscape in Odonata community. *Biological Conservation*, 237, 63-69. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.06.010>
- Landmann, M., Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., & Landmann, A. (2021). Connectivity within isolation : Dispersal, population genetics, and conservation of the rarest European damselfly. *Insect Conservation and Diversity*, 14(6), 800-813. <https://doi.org/10.1111/icad.12516>
- Lorenzo-Carballa, M. O., Ferreira, S., Sims, A. M., Thompson, D. J., Watts, P. C., Cher, Y., Damoy, V., Evrard, A., Gelez, W., & Vanappelghem, C. (2015). Impact of landscape on spatial genetic structure and diversity of *Coenagrion mercuriale* (Zygoptera:Coenagrionidae) in northern France. *Freshwater Science*, 34(3), 1065-1078. <https://doi.org/10.1086/682687>
- Marden, J. H. (s. d.). LARGE-SCALE CHANGES IN THERMAL SENSITIVITY OF FLIGHT PERFORMANCE DURING ADULT MATURATION IN A DRAGONFLY. 8.
- Marden, J. H., Kramer, M. G., & Frisch, J. (s. d.). AGE-RELATED VARIATION IN BODY TEMPERATURE, THERMOREGULATION AND ACTIVITY IN A THERMALLY POLYMORPHIC DRAGONFLY. 7.
- May, M. L. (s. d.-a). DRAGONFLY FLIGHT: POWER REQUIREMENTS AT HIGH SPEED AND ACCELERATION. 18.
- May, M. L. (s. d.-b). SIMULTANEOUS CONTROL OF HEAD AND THORACIC TEMPERATURE BY THE GREEN DARNER DRAGONFLY ANAX JUNIUS (ODONATA: AESHNIDAE). 12.
- Maynou, X., Martín, R., & Aranda, D. (2017). The role of small secondary biotopes in a highly fragmented landscape as habitat and connectivity providers for dragonflies (Insecta : Odonata). *Journal of Insect Conservation*, 21(3), 517-530. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-9992-0>
- McCauley, S. (2005). Differential dispersal propensities between individuals in male *Leucorrhinia intacta* (Odonata : Libellulidae). *International Journal of Odonatology*, 8(2), 223-232. <https://doi.org/10.1080/13887890.2005.9748254>
- McCauley, S. J. (2006). The effects of dispersal and recruitment limitation on community structure of odonates in artificial ponds. *Ecography*, 29(4), 585-595. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04787.x>
- McCauley, S. J. (2012). Relationship between morphology, dispersal and habitat distribution in three species of *Libellula* (Odonata : Anisoptera). *Aquatic Insects*, 34(3-4), 195-204. <https://doi.org/10.1080/01650424.2013.800557>
- McCauley, S. J., Hammond, J. I., Frances, D. N., & Mabry, K. E. (2015). Effects of experimental warming on survival, phenology, and morphology of an aquatic insect (Odonata). *Ecological Entomology*, 40(3), 211-220. <https://doi.org/10.1111/een.12175>

McCauley, S. J., Hammond, J. I., & Mabry, K. E. (2018). Simulated climate change increases larval mortality, alters phenology, and affects flight morphology of a dragonfly. *Ecosphere*, 9(3). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2151>

Michiels, N.K. & Dhondt, A.A. (1991) Characteristics of dispersal in sexually mature dragonflies. *Ecological Entomology*, 16, 449–459.

Minot, M. (s. d.). Traits biologiques et facteurs environnementaux structurant les mouvements locaux et la dispersion des libellules(Insecta, Odonata) dans les réseaux de mares. 248.

Minot, M., Aubert, M., & Husté, A. (2021). Pond creation and restoration : Patterns of odonate colonization and community dynamics. *Biodiversity and Conservation*, 30(14), 4379-4399. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02312-6>

Mitchell, Z. (s. d.). Dragonfly locomotion : Ecology, form and function. 185.

Norberg, R. (1972). The pterostigma of insect wings an inertial regulator of wing pitch. *Journal of Comparative Physiology*, 81(1), 9-22. <https://doi.org/10.1007/BF00693547>

Outomuro, D., & Johansson, F. (2019). Wing morphology and migration status, but not body size, habitat or Rapoport's rule predict range size in North-American dragonflies (Odonata : Libellulidae). *Ecography*, 42(2), 309-320. <https://doi.org/10.1111/ecog.03757>

Pinkert, S., Dijkstra, K.-D. B., Zeuss, D., Reudenbach, C., Brandl, R., & Hof, C. (2018). Evolutionary processes, dispersal limitation and climatic history shape current diversity patterns of European dragonflies. *Ecography*, 41(5), 795-804. <https://doi.org/10.1111/ecog.03137>

Purse, B.V. (2001) The ecology and conservation of the southern damselfly (*Coenagrion mercuriale*). PhD Thesis. University of Liverpool, Liverpool, UK.

Rajabi, H., Dirks, J.-H., & Gorb, S. N. (2020). Insect wing damage : Causes, consequences and compensatory mechanisms. *Journal of Experimental Biology*, 223(9), jeb215194. <https://doi.org/10.1242/jeb.215194>

Razeng, E., Smith, A. E., Harrison, K. A., Pavlova, A., Nguyen, T., Pinder, A., Suter, P., Webb, J., Gardner, M. G., Brim Box, J., Thompson, R., Davis, J., & Sunnucks, P. (2017). Evolutionary divergence in freshwater insects with contrasting dispersal capacity across a sea of desert. *Freshwater Biology*, 62(8), 1443-1459. <https://doi.org/10.1111/fwb.12959>

Reckendorfer, W., Baranyi, C., Funk, A. & Schiemer, F. (2006) Floodplain restoration by reinforcing hydrological connectivity: expected effects on aquatic mollusc communities. *Journal of Applied Ecology*, 43, 474–484.

Renner, S., Périco, E., & Sahlén, G. (s. d.). Species-rich dragonfly communities in the Brazilian Atlantic Forest. 21.

Rouquette, J. R., & Thompson, D. J. (2007). Patterns of movement and dispersal in an endangered damselfly and the consequences for its management : Movement and dispersal in a damselfly. *Journal of Applied Ecology*, 44(3), 692-701. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01284.x>

Shirt, D.B. (1987) British Red Data Books. 2. Insects. Nature Conservancy Council, Peterborough, UK.

Su, G., Dudley, R., Pan, T., Zheng, M., Peng, L., & Li, Q. (2020). Maximum aerodynamic force production by the wandering glider dragonfly (*Pantala flavescens* , Libellulidae). *Journal of Experimental Biology*, jeb.218552. <https://doi.org/10.1242/jeb.218552>

Suhonen, J., Korkeamäki, E., Salmela, J., & Kuitunen, M. (2014). Risk of Local Extinction of Odonata Freshwater Habitat Generalists and Specialists : Local Extinction of Habitat Generalists. *Conservation Biology*, 28(3), 783-789. <https://doi.org/10.1111/cobi.12231>

Sun, J., & Bhushan, B. (2012). The structure and mechanical properties of dragonfly wings and their role on flyability. *Comptes Rendus Mécanique*, 340(1-2), 3-17. <https://doi.org/10.1016/j.crme.2011.11.003>

Swaegers, J., Janssens, S. B., Ferreira, S., Watts, P. C., Mergeay, J., McPeck, M. A., & Stoks, R. (2014). Ecological and evolutionary drivers of range size in *Coenagrion* damselflies. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(11), 2386-2395. <https://doi.org/10.1111/jeb.12481>

Wafa, B., Akila, B., Zihad, B., Hicham, E., Flower, R., & Mohammed, R. (2018). *Odonata of Wadi Bouarroug (northeastern Algeria) and environmental determinants of their distribution*.

Watts, P.C., Rouquette, J.R., Saccheri, I.J., Kemp, S.J. & Thompson, D.J. (2004) Molecular and ecological evidence for small-scale isolation by distance in an endangered damselfly, *Coenagrion mercuriale*. *Molecular Ecology*, 13, 2931–2945.

Worldwide Dragonfly Association, Leite, L. M. S. N., French, S. K., Searcy, C. A., & McCauley, S. J. (2021). Forest edges and their effects on the arrival of dragonflies at north-temperate experimental ponds. *International Journal of Odonatology*, 24, 38-50. https://doi.org/10.23797/2159-6719_24_2



Directeur de recherche :
Francis Isselin

Camille Boccagny & Manon Buzes
PFE/DAE5
ADAGE
2022-2023

La variation des capacités de dispersion des libellules

L'influence de la morphologie et les impacts de la fragmentation sur la dispersion des libellules

Résumé :

Dans le cadre de ce projet de fin d'études, nous avons fait le choix de travailler sur la dispersion des Odonates, élément important pour leur survie. Nous avons dans un premier temps procédé à des recherches bibliographiques afin de comprendre ce qui induisait des variations dans les capacités de dispersion des Odonates. Cela nous a occupées durant le second semestre de notre quatrième année d'école d'ingénieur. Nous en avons déduit que la dispersion des Odonates dépend de nombreux facteurs provoquant un déplacement plus ou moins important. Ce travail de recherche nous a fait distinguer deux choses. La première, la morphologie a une grande importance dans les capacités de dispersion mais est peu étudiée. La seconde, une espèce ayant une morphologie favorable à une grande dispersion peut être freinée par des éléments d'origine anthropique, comme la fragmentation des habitats. Nous avons alors prolongé ce travail de recherche à notre dernière année d'école. Nous avons approfondi les deux caractéristiques citées précédemment. Nous en avons déduit que la morphologie, comme la structure des ailes par exemple, a une influence sur la distance de dispersion et que cela doit être analysé pour comprendre le fonctionnement des Odonates et participer à leur conservation. Ces recherches nous ont fait comprendre l'importance de la restauration et conservation des milieux humides dans la survie des libellules. Notamment, nous avons identifié deux mesures de conservation à réaliser. Il est important de préserver les habitats favorables et également d'en créer de nouveaux pour limiter les impacts sur la dispersion des Odonates. De plus, la connectivité entre les populations isolées est importante pour éviter la perte de diversité génétique.

Mots Clés : Odonates, Dispersion, Zones humides, Morphologie, Fragmentation des habitats.