

**NOTE SUR L'ÉMERGENCE, LE SEX-RATIO ET L'ACTIVITÉ DES ADULTES
DE *MESOGOMPHUS GENEI* SELYS, DANS LE SUD DE L'ESPAGNE
(ANISOPTERA: GOMPHIDAE)**

P. TESTARD

Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure,
46, rue d'Ulm, F-75230 Paris Cedex 05

Reçu le 23 décembre 1974 / Accepté le 6 janvier 1975

NOTES ON THE EMERGENCE, SEX-RATIO AND ACTIVITY OF THE ADULTS OF *MESOGOMPHUS GENEI* SELYS IN SOUTHERN SPAIN (ANISOPTERA: GOMPHIDAE). — In the vicinity of the Guadalquivir Marismas, Spain, *M. genei* is univoltine. The flight season extends from May to August, with a maximum of emergence in June. Hatching lasts about 40 min and takes place in the afternoon (85% between 12.00 and 16.00 hrs), at 20°C approximately. The sex-ratio at emergence during May-June determined on 1285 individuals was not statistically different from 1, with a very small excess of ♀, but the ratio varies significantly from month to month: 46.9% ♂ in May, 53.3% ♂♂ in June. A possible explanation for the delay in emergence in the ♂ population might be sought in a smaller competitive capacity of the ♂♂ at the beginning of the hatching period under conditions of high larval density and food scarcity. Like emergence, reproductive activity begins at a late hour, about noon. Compared to the known Gomphidae, *M. genei* does not exhibit any ethological peculiarities. Its success in the Marismas zone seems closely related to the conservation of aquatic habitats with open sandy bottoms.

INTRODUCTION

L'extension de *Mesogomphus genei* Selys dans la zone méditerranéenne occidentale est restée longtemps incertaine, les auteurs successifs de travaux faunistiques s'appuyant sur des captures de quelques individus, voire d'un seul, fort espacées dans le temps, sans que fussent signalés simultanément des gîtes larvaires qui eussent fourni la preuve de son implantation réelle dans cette région.

Découverte par nous en Espagne en 1969, cette espèce a également été redécouverte en Sardaigne en 1973 (Bucciarelli & Pavesi, comm. pers.).

L'objet de cette note est de rapporter les premières observations qui ont été faites sur ce matériel, essentiellement sur l'activité d'adultes évoluant autour d'un site qui abritait jusqu'à la fin de 1971 une imposante population larvaire. On rapportera les éléments recueillis à ce sujet, au cours de l'été de 1970, du printemps et de l'été de 1971.

STATION D'OBSERVATION

La station où furent trouvés les *Mesogomphus* se situe à la périphérie des Marismas du Guadalquivir, entre El Rocio (Almonte) et la réserve biologique de Doñana, province de Huelva (cf. TESTARD, 1972), dans une zone en cours d'aménagement à la fois agricole et touristique.

Le milieu est constitué par l'un des multiples canaux et arroyos qui drainent vers les Marismas les eaux de la plaine andalouse au sud du rio Tinto, entre Huelva et Séville. Il s'agit d'un réseau de drainage formé d'un canal principal au tracé rectiligne long de 4 km et de ses collatéraux, creusés dans des sables podzoliques sur lesquels subsistait une garrigue à Cistacées. De largeur à peu près constante, de 7 à 8 m, le canal principal avait une profondeur variable, comprise entre 1 et 4 mètres (v. Fig. 1). Les canaux secondaires, de dimensions beaucoup plus réduites (4 m de large, maximum), avaient une fonction plus épisodique, et à l'exception de deux d'entre eux étaient le plus souvent à sec.

Creusé en 1965, le canal principal a subi une évolution rapide, entre 1969, où il se révéla abriter une population larvaire de *Mesogomphus* dans ses larges espaces de sable découvert, et 1972, où il se trouva transformé en un véritable marais, encombré sur toute son étendue d'une végétation palustre exubérante. Le fond du lit était, au départ, parsemé de quelques touffes de *Typha latifolia* et bordé le long de ses rives par une lisière de *Panicum repens* (Graminées). Il s'est trouvé rapidement envahi par les *Panicum* qui constituent en fin de saison de fructification une prairie "haute", extrêmement dense, dépassant de plus d'un mètre la surface de l'eau. Les tiges mortes de *Typha* et de *Panicum* accumulées d'une année à l'autre forment à partir de 1972 un tapis continu, plus ou moins humifié, qui interdit l'installation et le maintien des larves arénicoles de *Mesogomphus*. Répondant aux caractéristiques du climat de la région, le régime hydrique de ce type de milieu est en temps normal particulièrement irrégulier: il devint nettement temporaire au cours des récentes années sèches, à partir de 1971.

L'assèchement quasi total au cours de trois hivers successifs et la colonisation par la végétation ont interrompu le renouvellement de la population de *Mesogomphus* dans le milieu. Celui-ci fut pourtant massivement colonisé par cette espèce, en un temps relativement court. En considérant à la fois le haut niveau



Fig. 1. Vue générale du canal principal en juin 1970.

de population larvaire et la "jeunesse" du milieu, on peut estimer que cette colonisation s'est appuyée sur une population établie antérieurement dans la zone, suffisamment dynamique et en équilibre avec les autres espèces d'Odonates.

LE CYCLE

En Espagne, l'espèce *Mesogomphus genei* est univoltine: son cycle se déroule suivant un rythme annuel.

En s'en strictement aux observations qui ont été faites entre 1969 et 1971, les dates extrêmes des émergences vont de la fin avril au début d'août; il est vraisemblable par conséquent que la phase adulte se prolonge jusqu'à la fin de ce

mois. Toutefois, si la période d'activité des adultes couvre les mois de mai, juin, juillet et août, la phase principale de renouvellement de la population se situe au cours des mois de mai et juin; cette donnée est vérifiable indirectement par l'étude suivie de la structure de la population larvaire. Pendant cette période en effet, la composition par stades de la population larvaire traduit un vieillissement significatif. Ainsi, en 1971, la proportion des larves au dernier stade augmente de 15 à 34% entre la mi-avril et la fin mai pour l'ensemble des biotopes (effectif total de 1635 larves), et la proportion des larves aux deux derniers stades passe dans le même temps de 28 à 64%. Données plus significatives encore, la densité des larves est devenue extrêmement faible à la fin du mois de juin et la composition de la population larvaire révèle un renouvellement total, constituée uniquement de stades jeunes (stade P à T, entre 1 et 7 mm).

L'ÉMERGENCE

Dans l'immense majorité des cas, l'émergence s'effectue à proximité immédiate de l'eau: il est rare que la larve s'écarte d'une distance supérieure à quelques centimètres de la limite entre l'eau et le sable. Souvent même n'émergent que le thorax et la partie antérieure de l'abdomen de la larve.

Lorsqu'elle émerge, la larve prolonge son sillon dans le sable de la rive; elle se relève toutefois au dessus de la surface pour découvrir largement son enveloppe, en conservant les pattes enfoncées dans le sédiment pour s'assurer ainsi des points d'appui convenables.

Quand le sable est sec, la larve s'assure également un bon ancrage en utilisant les irrégularités de la surface, par un fouissage vigoureux à l'aide de ses pattes antérieures et postérieures. La posture adoptée définitivement varie de l'horizontalité jusqu'à la position verticale, imposée dans les conditions artificielles de l'élevage. Dans sa position la plus courante, la larve a simplement la tête surélevée par rapport à l'abdomen.

Le délai entre la sortie de l'eau et le début de l'exuviation est toujours court, de l'ordre de quelques minutes. Il est certain que les *Mesogomphus* n'effectuent pas ces allées et venues ou ces séjours en semi-émersion qu'effectuent par exemple, les larves d'*Aeshnidae*. Aussitôt après que le thorax se soit fendu, la tête, le thorax et les 3 ou 4 premiers segments abdominaux sortent de l'exuvie, l'insecte se dresse immédiatement en prenant appui sur le tronc abdominal qui vient d'être dégagé et prend une posture particulière: l'ensemble tête, thorax et moignons alaires est sensiblement horizontal (ou parallèle à l'exuvie), les pattes sont repliées sous la tête et le thorax tandis que la portion libre de l'abdomen est fortement inclinée vers l'arrière.

Dans la phase suivante l'adulte s'incline vers l'avant, prend appui sur le sol en avant de l'exuvie et s'extract complètement. À l'émergence, tête et thorax ont une teinte gris-verdâtre, tandis que l'abdomen a une teinte à dominance beige-

ocre clair; l'ensemble offre un minimum de contraste avec le sable roux environnant. Aussitôt après, commence le déploiement des ailes et de l'abdomen. Ce sont les ailes qui présentent le développement le plus rapide; elles se déplissent progressivement en partant de la base, prennent d'abord une forme falciforme puis s'étendent au delà de l'extrémité abdominale; elles ont alors une teinte jaune laiteux facilement repérable.

Lorsque les ailes ont pris leur forme définitive, l'abdomen s'est étendu lui aussi vers l'arrière, les ailes sont repliées et accolées verticalement dans l'axe du corps, elles s'éclaircissent progressivement; l'abdomen s'amincit, surtout chez le mâle, se pigmente d'une teinte plus brune tandis que sont rejetés goutte à goutte les excédents liquides d'origine larvaire. Lorsque les ailes sont devenues translucides et les tissus squelettiques qui les supportent suffisamment rigides, l'animal écarte brusquement ses ailes pour leur donner leur position définitive, puis leur fait subir une série de mouvements — sorte de frémissement — et s'envole presqu'aussitôt. On a mesuré la durée des phases principales de l'exuviation et sa durée totale. Pour un échantillon de 26 individus dont on a pu suivre l'émergence du début à la fin, la durée moyenne du passage à une vie aérienne autonome est de 40 minutes, avec de faibles variations individuelles puisque les extrêmes sont de 29 et de 49 minutes. Ces phases décomposées durent en moyenne: 7 minutes, entre la sortie de l'eau et le dégagement du thorax (stade 1), 6,30 minutes entre l'ouverture du thorax et le dégagement complet (stade 2), 19 minutes entre le rejet de l'exuvie et l'étalement des ailes (stade 3), 8 minutes entre les premiers frémissements des ailes et l'envol proprement dit.

Quelques éclosions d'adultes de *M. genei* ont été observées en mars 1974, au Tchad, le long des bancs de sable du Chari, dans des conditions d'environnement thermique différentes (temp. de l'air à 1 m du sol: 40°C); elles révèlent que l'émergence se déroule en l'espace de 20 minutes en moyenne.

Relativement aux données connues pour les autres espèces, européennes en particulier, le déroulement de l'éclosion est très court. Il s'agit dans tous les cas d'émergences diurnes, mais en ce qui concerne l'Espagne dans des conditions de température "moyennes", de l'ordre de 20°C, et même dans certains cas, sous la pluie.

Cette brièveté de l'envol, constatée également chez *Crengomphus rennei* (CORBET, 1962), présente de nombreux avantages pour *M. genei*. Il faut l'associer à un ensemble de caractéristiques adaptatives purement "défensives", mais qui semblent efficaces. On citera l'habitat endogé vrai de la larve dans des substrats découverts, sa pigmentation mimétique; la pigmentation cryptique de l'adulte: à base de brun-roux et de noir chez les immatures et d'un mélange de vert-olive, de noir et de brun chez les matures des deux sexes, sa faible agressivité, son comportement solitaire et sa large dilution dans l'environnement. La brièveté de l'envol sur des surfaces découvertes au cours d'une étape cruciale à divers points de vue concourt à la réussite de cette espèce dans les biotopes

spécialisés (pionniers), mais où elle est très abondante.

Par contre, le type d'émergence sur des surfaces nues les expose sans la moindre protection aux facteurs physiques, en particulier au vent, responsable principal de la mortalité post-exuviale. Il faut rappeler aussi la mortalité d'origine, soit endogène, soit exogène, concrétisée par la non-ouverture de l'exuvie nymphale ou par une extraction inachevée de l'adulte. C'est seulement ce type de mortalité que nous avons pu apprécier. Les causes mécaniques de perturbation de l'éclosion ne peuvent être invoquées dans le cas de *Mesogomphus* en raison de la granulométrie grossière des sédiments dans lesquels vivent les larves, pas plus que l'insuffisance d'oxygénation du milieu. Plus vraisemblablement, faibles températures et sous-nutrition (les fonds sableux sont pauvres en nourriture) ont pu conjuguer leurs effets pour provoquer une mortalité préexuviale assez importante: sur 507 émergences constatées au cours du mois de mai 1971, on relève 18 cas de mortalité de ce type, soit 3,55%, dont 14 dus à l'absence d'ouverture de l'exuvie, et 4 à un défaut d'extraction du jeune adulte.

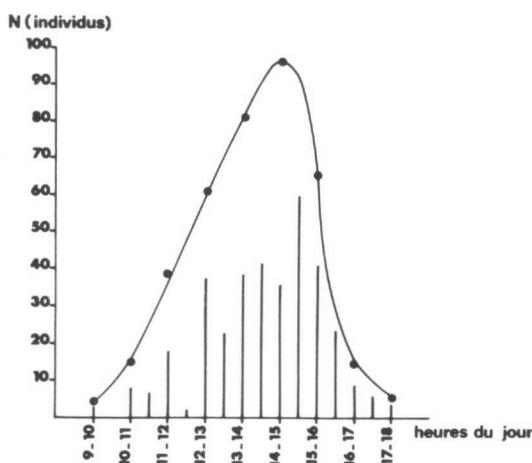


Fig. 2. Répartition des émergences de *M. genei* au cours de la journée (mai 1971). Les données sont regroupées par intervalles d'une heure pour les histogrammes et de deux heures pour la courbe.

En outre, l'émergence s'effectue non seulement à découvert, mais encore en plein jour. Cette particularité a permis de faire des comptages réguliers pendant tout le mois de mai et les premiers jours de juin 1971, sur deux portions de canaux d'une longueur totale de 300 mètres, comportant trois sites principaux d'éclosion; l'un calme, faiblement courant et les deux autres franchement stagnants. Ces canaux étaient visités régulièrement chaque heure et leurs rives soigneusement examinées. La température de l'air et de l'eau, l'humidité relative de

l'air étaient enregistrées; l'insolation et la vitesse du vent étaient mesurées toutes les demi-heures. Dans le cas où des émergences se produisaient entre deux passages, l'éclosion était arbitrairement considérée comme s'étant produite 30 minutes plus tôt.

Pour 381 émergences constatées ou repérées avec une bonne précision on note ainsi que 68% d'entre elles se produisent entre 12 et 15 heures, 85%, entre 12 et 16 heures, 5% seulement avant 11 heures et après 16 heures (v. Fig. 2).

En 1971, la période d'émergence commence le 29 avril et se poursuit jusqu'en juin. La durée prolongée de la période d'envol permet de rattacher les *Mesogomphus genei* de la zone Méditerranéenne à la catégorie des "espèces d'été" telle que l'a définie CORBET (1957). Ceci répond à l'absence d'acquisition de mécanismes physiologiques adaptatifs de la part de *M. genei*; c'est peut-être là que réside la cause essentielle de sa limitation stricte aux zones littorales ou insulaires de la Méditerranée.

La première phase de la période d'émergence fut marquée par des conditions de climat thermique modéré, et des conditions variables en ce qui concerne l'insolation, les pluies et la force du vent (v. Tabl. I).

Tableau I

Conditions générales de température pendant la première phase de la période d'émergence (29 avril au 2 juin 1971)

	(°C)	Eau	Air
Minimums moyens		16,2	11,1
Valeurs extrêmes		14,0 - 18,5	6,0 - 15
Maximums moyens		23,3	25,2
Valeurs extrêmes		19,5 - 27,5	19,0 - 35,0
Émergences			
<i>Début</i>	Moyennes	20,2	21,8
	Valeurs extrêmes	15,5 - 23,0	19,0 - 30,0
<i>Maximum</i>	Moyennes	21,5	23,7
	Valeurs extrêmes	18,0 - 26,0	18,5 - 33,0
<i>Fin</i>	Moyennes	21,8	21,8
	Valeurs extrêmes	19,0 - 27,5	16,0 - 30,0

L'envol s'effectue donc jour après jour, mais de façon irrégulière quant à l'heure et au nombre d'émergences. Lorsque les effectifs sont suffisants on assiste à des sortes de poussées d'émergence qui rassemblent de 5 à 20 individus effectuant simultanément leur exuviation. On compte le plus souvent une poussée de ce type, quelquefois deux, dans l'après-midi, à divers moments compris

entre 12 et 14 heures 30. Des émergences isolées s'effectuent avant et après ce flux synchronisé. On a relevé parfois dans ces groupes une dominance nette de l'un ou l'autre sexe. Les 23 et 24 mai, le 12 mai, où se produisent des émergences synchrones, on compte respectivement 17 ♀ sur 22 individus, 12 ♀ sur 14 et 11 ♂ sur 14. Par référence à un sex-ratio équilibré, les valeurs correspondantes du χ^2 sont de 6,54, de 7,14 et de 3,84, significatives d'un fait particulier, cependant difficile à interpréter d'un point de vue biologique en raison de son caractère inconstant.

Pour tenter de déceler le – ou les – éléments synchronisateurs de ces poussées d'émergence, on a recherché d'éventuelles corrélations entre le moment où elles se produisent et certains paramètres du milieu, en utilisant soit des données statiques classiques comme la température minimale, maximale, la vitesse du vent, l'éclairement, soit une donnée plus dynamique comme la vitesse de réchauffement du milieu.

S'il existe souvent une bonne corrélation entre le moment de l'envol et la température minimale chez les espèces à émergence matinale, il n'apparaît rien de semblable chez *M. genei*. En se référant à la Figure 3, on constatera cependant une tendance à l'avancée des éclosions lorsque la température matinale est plus élevée, mais celle-ci n'est pas confirmée par le calcul statistique (corrélation de rang de Spearmann).

On a du constater chez *M. genei* une nette indépendance de la rythmicité d'émergence à l'égard des fluctuations thermiques à l'intérieur d'une gamme centrée autour de 20°C (v. Tab. I). Aucune corrélation n'est apparue en effet entre d'une part, le moment où les éclosions sont maximales et synchrones et, d'autre part, la température maximale du jour, de la veille, les différences entre l'air et l'eau et la vitesse de réchauffement du milieu jusqu'à des valeurs repères de 18, 19 et 20°C. La coïncidence des émergences de *Mesogomphus* avec la phase de plus grand échauffement de l'air peut seulement témoigner de sa thermophilie.

La variable à considérer ensuite est l'éclairement, non dissociable dans le cas présent du vent et à un moindre degré, de la pluie. La connaissance insuffisante des variations de ces facteurs (mesurés à intervalles trop espacés) ne permet pas une analyse fine de la modulation des flux d'émergence. Il se dégage toutefois des données disponibles une absence de corrélation significative entre d'une part, les heures des émergences synchronisées et d'autre part, les variations de luminosité, la vitesse du vent au cours de la matinée (toujours faible) et enfin, l'heure et la durée des passages pluvieux.

Il paraît donc finalement que les décalages observés (2,30 heures sur un mois d'observations) correspondent très probablement à des oscillations fortuites dont l'amplitude ne dépasse pas les limites d'incertitude du système stimulus-réponse. Nous entrevoyons dans le mode d'émergence des *Mesogomphus* l'expression d'un rythme endogène, synchronisé de façon stable s'il se réfère strictement au cycle

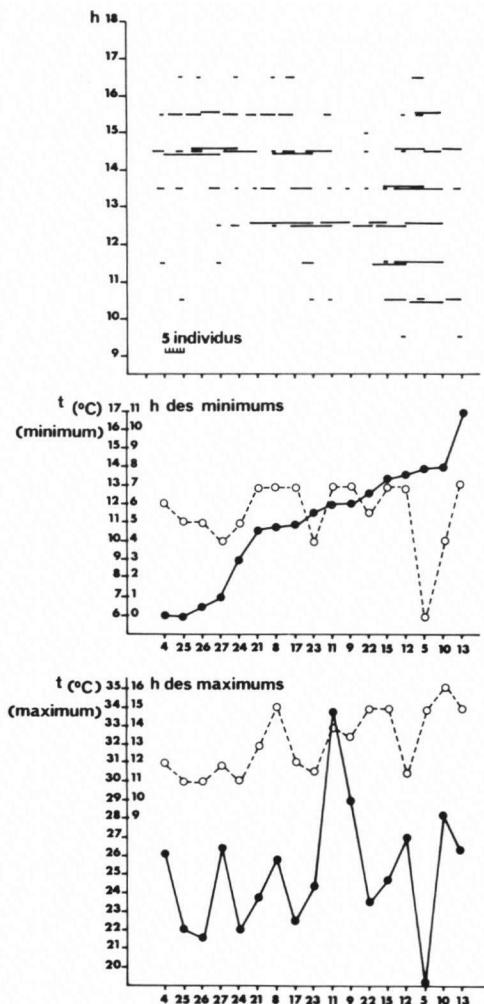


Fig. 3. Relations entre la température de l'air et les émergences de *M. genei* (mai 1971). Les jours sont disposés par ordre croissant des températures minimales. Courbes en trait plein: températures, minimales (panneau central) ou maximales (panneau inférieur). Courbes en tiret: heures des minimums (panneau central), ou des maximums (panneau inférieur).

lumineux, ou susceptible de dériver au cours du temps si son synchroniseur est le facteur thermique. À cette régularité rythmique ne correspond pas une régularité du nombre des éclosions. D'un jour à l'autre les effectifs furent très variables, en particulier, le faible nombre de sorties lors de journées ensoleillées, apparaîtront

favorables a suscité des interrogations du même type que celles posées à propos de la rythmicité d'émergence.

Là encore, on a constaté l'absence de corrélation entre d'une part le nombre d'émergences et d'autre part le facteur thermique (minimum, maximum du jour et de la veille, amplitude au cours de la journée, écarts entre l'air et l'eau), et la luminosité moyenne au cours de la matinée ou de l'après-midi.

Il existe en revanche une corrélation hautement significative entre la vitesse moyenne du vent au cours de l'après-midi, exprimée par la moyenne des mesures faites entre 11 et 16 heures à 1 m du sol. (coefficient de rang de Spearman, $r = 0,540$; pour $P = 0,01$, $r = 0,537$, $ddl = 20$).

S'il faut nuancer l'interprétation fondée sur des données statistiques et signaler les effets cumulatifs du vent et de la pluie dans leurs effets répressifs (v. Fig. 4), ces résultats soulignent de toute évidence les effets immédiats et prééminents du vent avant même que ne soit entamé le processus d'exuviation.

Dans tous les cas, le vent a une action répressive notable lorsque sa vitesse dépasse 5 m/sec. Ses effets sont accrus lorsque la pluie s'ajoute à la turbulence de l'air (v. Fig. 4; les 7, 17, 18 et 19 mai).

Les phases d'envol intensif interviennent pendant des périodes calmes de courte durée (les 10 et 22 mai), sans particularité du point de vue thermique et indépendamment de l'intensité d'éclairement: le 10 mai, jour du maximum absolu (60 émergences), l'éclairement était réduit à 50% du maximum (ciel couvert); le 22 mai, jour du second pic, en revanche, l'éclairement était submaximal (ciel découvert avec passages nuageux). Ces deux pics apparaissent à l'issue de périodes de turbulences et cette montée des effectifs traduit évidem-

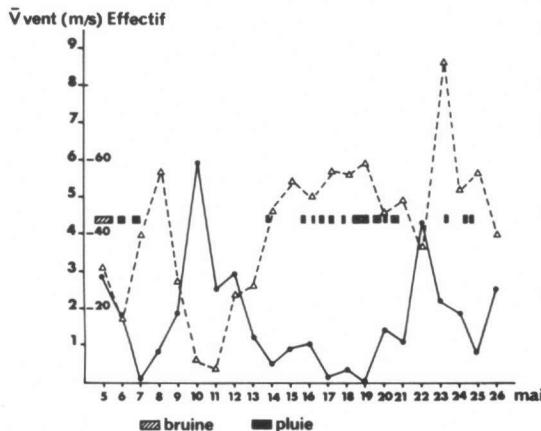


Fig. 4. Relations entre la vitesse moyenne du vent entre 12 et 16 heures, et le nombre d'émergences de *M. genei* (mai 1971). Les passages pluvieux sont représentés par des rectangles de surface proportionnelle à leur durée.

ment une compensation des retards à l'émergence accumulés les jours précédents.

Bien que *M. genei* manifeste une assez large plasticité physiologique en supportant un retard à l'éclosion de quelques jours au terme d'une lente métamorphose (vérification en laboratoire), ceci n'exclut pas des conséquences létales possibles de la prolongation de la vie aquatique au long d'une dizaine de jours.

SEX RATIO

Alors que le sexe mâle peut être prépondérant chez les Zygoptères, on a noté jusqu'à présent une plus faible représentation des mâles à l'émergence chez les Anisoptères (CORBET, 1962; GIESEL, 1972; JOHNSON, 1964, 1968; KORMONDY & GOWER, 1963, 1965; LAWTON, 1972; LUTZ, 1968, PAJUNEN, 1962; PARR & PARR, 1972). Cette particularité se trouve apparemment confirmée chez *Mesogomphus genei* pour la première phase de la période d'envol. En effet, sur 837 exuvies collectées sur le terrain au cours du mois de mai 1971, on comptait 444 ♀ et 393 ♂, soit 53,05% de ♀ et 46,95% de ♂. De telles proportions sont en accord avec les données rapportées par CORBET (1962), TROTTIER (1966), et LAWTON (1972) sur ce sujet. Bien que ces proportions ne diffèrent pas significativement d'une sex-ratio équilibrée ($\chi^2 = 3,10$ pour $ddl = 1$; $0,10 > P > 0,05$), il se pose une nouvelle fois la question d'une éventuelle surmortalité des mâles au cours du cycle larvaire, à tous les stades et pas seulement au cours de la métamorphose.

Les données sont tout autres si l'on considère les larves au dernier stade collectées au début de juin 1971 (2.VI) et élevées au laboratoire jusqu'au stade adulte. Sur 448 larves à un stade très avancé de la métamorphose ou prêtes à éclore, on compte 239 ♂ et 209 ♀, soit 53,55% de ♂ et 46,65% de ♀. Cette symétrie entre les sex-ratios des échantillons de mai et de juin ne permet pas de trancher entre deux explications communément avancées: moindre viabilité des mâles, essentiellement préexuviale ici, ou développement relativement plus lent et apparition plus tardive des mâles.

La mortalité qui affecte les larves en élevage touche indifféremment les représentants des deux sexes et vient à l'appui de cette deuxième proposition. Ainsi, sur 255 cas de mortalité de larves-nymphes, on compte 126 ♀ et 129 ♂.

Si l'on retient la seconde hypothèse, on est autorisé à rassembler en un seul échantillon les émergences de mai et de juin, afin de couvrir l'essentiel de la période d'envol. On se rapproche alors d'un sex-ratio équilibré (653 ♀ pour 632 ♂: 50,82% de ♀; $\chi^2 = 0,343$; $0,90 > P > 0,50$).

DONNÉS ÉTHOLOGIQUES ET ACTIVITÉ REPRODUCTRICE

On dispose de peu de données éthologiques sur les adultes, immatures et matures en raison du comportement solitaire et discret de cette espèce, de sa vigilance et de sa faible densité dans le milieu. Elles proviennent d'observations faites au cours des mois de juin 1970 et de mai 1971.

Malgré l'échec d'une tentative de marquage-recapture, due à une relative inactivité des jeunes adultes pendant le mois de mai 1971, on sait cependant qu'en conditions favorables (sans pluie), ces jeunes adultes s'écartent rapidement du site d'éclosion pour se disperser dans la végétation; seuls la pluie et les conditions de basse température retiennent longtemps sur place, parfois jusqu'à 36 heures les jeunes nouvellement éclos.

La maturation sexuelle paraît être longue; les premiers adultes présentant une livrée de maturité n'apparaissent en petit nombre qu'à compter du 21 mai 1971, soit près d'un mois après le début des émergences; un accouplement est observé le 25 mai et les premières pontes le 30 mai.

A cette date, *M. genei* prend en quelque sorte le relais d'un autre Gomphidé, *Gomphus pulchellus* Selys, également présent dans les canaux, dont la phase larvaire est pratiquement terminée et dont l'activité reproductive est intense et se poursuit depuis plus d'un mois (première observation du 22 avril). Les jeunes immatures ont tous été rencontrés perchés sur la végétation ou sur un support quelconque au dessus du sol; ce n'est apparemment qu'après avoir atteint l'état de maturité sexuelle que les *Mesogomphus*, en particulier les mâles, se posent préférentiellement sur le sol.

En juin 1970 n'ont été rencontrés que des individus matures; le peuplement en Anisoptères était dominé très largement par *Orthetrum chrysostigma* dans les lieux ouverts et *O. coerulescens* dans les *Typha*; venaient ensuite *Crocothemis erythraea*, *Sympetrum fonscolombei* et *S. meridionale*, avec, localement, des *Diplacodes lefevrei*; ces trois dernières espèces occupant le niveau inférieur de la hiérarchie compétitive. Des apparitions épisodiques d'*Orthetrum cancellatum*, d'*Anax parthenope* et d'*Aeshna mixta* sont également à signaler. Dans ce contexte, l'activité des *Mesogomphus* apparaît comme mineure et épisodique elle aussi. Le bilan que l'on peut tirer des observations reste donc modeste; il se résume pendant ce mois de juin 1970 à 59 contacts avec des mâles, le plus souvent posés, et à 13 contacts avec des femelles, dont 9 en activité de ponte.

Il n'a pas été observé de différence dans les caractéristiques du vol entre les mâles et les femelles, sinon que les femelles en activité de ponte évoluent près de la surface, à 10-20 cm, alors que les mâles se déplacent à un plus haut niveau, entre 20 et 25 cm.

Le trajet suivi par les mâles paraît épouser de façon assez stricte les irrégularités de tracé des ruisselets du fond des canaux.

Le vol est rapide, troublé seulement par des attaques des mâles d'*Orthetrum*

chrysostigma dans les aires découvertes et d'*O. coeruleascens* dans les zones à *Typha*. Ces agressions ne vont pas jusqu'au contact physique; le *Mesogomphus* esquive et poursuit son vol, sans jamais manifester de réaction de défense. A l'instar des autres *Gomphidae*, le mâle mature se pose préférentiellement à plat sur des surfaces de sable découvert, bien exposées au soleil, soit tout près du bord de l'eau soit plus en retrait sur le sable humide. On les rencontre aussi perchés à l'extrémité de tiges végétales ou accrochés aux feuilles de *Typha* ou encore en équilibre instable le long de fines tiges de *Panicum*.

Dans le lit des canaux sur les bancs de sable sec, fortement chauffés (température au sol de l'ordre de 50 à 60°C), les mâles adoptent une posture particulière dont la finalité est très probablement d'ordre thermorégulatrice; en effet, ces mâles ont l'abdomen relevé d'au moins 45°. Cette posture est adoptée lorsque la température de l'air est comprise entre 30 et 35°C. Les mâles qui adoptent cette posture sur les bancs de sable découvert sont sensibles à l'action du vent; un vent de 2 à 3 m/sec au ras du sol est suffisant pour les chasser, alors qu'en vol leur déplacement n'est pas modifié par des vitesses de l'ordre de 4 m/sec.

Les femelles n'ont pu être observées avec une relative précision qu'au cours de leur activité de ponte. Ces activités furent souvent perturbées par l'intervention des *Orthetrum*. Lors de ses déplacements, la femelle se maintient à un niveau assez constant, proche de la surface, à 10 cm environ, sans accompagnement de mâle. Le trajet suivi par l'insecte s'effectue suivant diverses modalités qui tiennent à la fois à la structure de l'environnement et à la pression d'agressivité exercée par d'autres espèces. C'est ainsi qu'en milieu ouvert, surveillé par *Orthetrum chrysostigma*, elle se déplace de façon précipitée, décrivant des arcs de cercle successifs, réguliers et courts. Dans les *Typha*, les femelles effectuent des vols circulaires en contournant les tiges. En l'absence d'agresseurs, comme en mai 1971, le vol est plus lent, les trajets sont bien plus diversifiés, soit sous forme de larges sinuosités imprécises lorsque la ponte se fait à l'écart de la rive ou encore de façon linéaire lorsqu'elle s'effectue le long des bords. La dépose des œufs s'effectue surtout sur les surfaces d'eau libre ou dans les zones de végétation très clairsemée. Les modalités de l'approche et de la saisie de la femelle par le mâle ne sont pas connues; on sait seulement que le couple une fois constitué se suspend sur un support au dessus du sol et que l'accouplement peut être long (55 min; observation unique de 25.5.71).

L'apparition des adultes sur le site de reproduction se fait en fin de matinée; les mâles précèdent de peu les femelles. Les premiers contacts avec les mâles se situent autour de midi; l'arrivée des femelles est donc légèrement décalée dans le temps, mais on ne peut en être parfaitement assuré en raison du faible nombre de femelles rencontrées.

S'il est hasardeux d'avancer une heure précise pour le début de l'activité reproductrice chez *Mesogomphus*, il apparaît cependant qu'il est plus tardif que chez *Orthetrum chrysostigma*, *O. cancellatum*, *O. coeruleascens* et *Crocothemis*

erythraea, présents en même temps dans le milieu. De même, la dispersion des *Mesogomphus* s'effectue plus tôt au cours de l'après-midi. Là encore l'action du vent peut être invoquée; celui-ci se lève régulièrement chaque jour à partir de midi et accroît progressivement sa vitesse au cours de l'après-midi. Les heures extrêmes d'activité furent 11, 20 heures et 15, 45 heures. Le terme de l'activité reproductrice, suivi de la dispersion se situe donc bien avant que la température et l'intensité lumineuse n'aient retrouvé leur niveau de la matinée. Cette activité s'ordonne ainsi, comme les émergences, autour des maximums thermiques et lumineux.

Enfin, dans un contexte de forte densité en Odonates (juin 1970) et d'agressivité entretenue par les espèces sédentaires et territoriales, les *Mesogomphus* ne parviennent pas à se maintenir au repos de façon durable dans les sites de leur choix malgré une fidélité évidente à un type de biotope précis. Une cohabitation épisodique est cependant possible (même très proche, jusqu'à 10 cm) avec les *Sympetrum striolatum* lorsque les mâles des deux espèces sont posés à terre, mais tout déplacement au sol ou les mouvements d'approche ou d'envol entraînent une attaque des *Sympetrum*. Dans de telles conditions, la compétition spatiale entre mâles de *Mesogomphus* a peu de chances de se manifester et en effet, ceux-ci paraissent s'ignorer complètement.

CONCLUSIONS

Dans la partie septentrionale de son aire, le cycle de *Mesogomphus genei* ne se différencie pas de celui des espèces d'origine biogéographique différente qui l'entourent; il est univoltin avec une phase d'émergence centrée sur les mois de mai et de juin. Ce Gomphidé s'en distingue cependant en ce que ses activités essentielles s'ordonnent autour des maximums thermiques; l'émergence est diurne et est même reportée au début de l'après-midi lorsque les conditions thermiques de l'environnement sont voisines de 20°C. Si l'on doit attribuer cette particularité à une forte thermophilie, il n'est pas exclu que le maximum des émergences se déplace progressivement vers la matinée lorsque le climat se réchauffe.

Espèce de milieux pionniers découverts, *M. genei* subit fortement l'action du vent (localement important et régulier) avant même l'exuviation. Cette action tout en étant répressive, modifie peu la rythmicité d'émergence des larves; elle ne fait que reporter les éclosions aux jours suivants sans en avancer significativement le moment au cours du cycle nycthéméral. Le vent exerce cette influence sur les larves prêtes à éclore par son action mécanique au niveau de la surface (mouvements de l'air et de l'eau et transport de particules sableuses). Une inhibition de l'éclosion provoquée par un intense refroidissement des larves émergentes largement humectées est moins probable dans le cas de *Mesogomphus*: l'émergence s'effectue le plus généralement dans une atmosphère

saturée d'humidité, à proximité immédiate de l'eau, en contact intime avec le sable humide.

Comme dans tous les cas connus à ce jour chez les Odonates, le rapport des sexes à l'émergence diffère de l'unité. Sur un échantillon de 1285 éclosions réparties sur les mois de mai et de juin 1971, on compte 50,82% de femelles. Cet excès du nombre de femelles sur celui des mâles est général chez les Anisoptères. Mais il faut noter que le sex-ratio à l'émergence varie au cours du temps: on compte environ 47% de ♂ en mai et 53% en juin. L'hypothèse la plus plausible pour interpréter une telle différence consiste à envisager une éclosion plus hâtive d'une partie des femelles.

La difficulté essentielle pour aborder ce problème dans ses aspects dynamiques réside dans l'impossibilité de différencier avec certitude les sexes des larves avant le dernier stade. Les données relatives à *Mesogomphus* rapportées ici n'éclairent donc pas davantage que bien des travaux antérieurs la question d'une éventuelle morbidité liée au sexe. Elles viennent toutefois à l'appui de la proposition de LAWTON (1972) d'écartier l'hypothèse d'une fragilité particulière du sexe mâle hétérogamétique. Par ailleurs, des observations en laboratoire sur *M. genei*, et sur le terrain pour d'autres espèces, (travaux de JOHNSON, 1968; PARR & PALMER, 1971; LAWTON, 1972) montrent une certaine stabilité du rapport des sexes dans les populations larvaires en fin de cycle larvaire.

Par ailleurs, on ne peut totalement écarter la possibilité d'une inégalité de capacité compétitive entre les sexes, surtout au début de la période d'éclosion, dans un contexte de forte densité larvaire et de relative pénurie alimentaire; les femelles sont en effet plus grandes et plus lourdes que les mâles et l'on peut faire valoir que leurs nécessités alimentaires globales sont plus importantes que celles des mâles. Ceci nous amène à considérer que dans un tel contexte, les mâles pourraient avoir un développement retardé.

La présence de *M. genei* dans la partie méridionale de la péninsule ibérique est désormais certaine; cependant, cette espèce est menacée au même titre que bien d'autres Vertébrés et Invertébrés de la réserve de Doñana et de ses environs. Si son maintien et sa réussite paraissent étroitement liés aux activités humaines, en particulier à la conservation de milieux "pionniers" réalisée par la rénovation régulière des canaux à fonds sableux, l'extension de pratiques culturales intensives dans la zone périphérique des Marismas, accompagnées de l'emploi généralisé de pesticides et d'un drainage incontrôlé des zones humides qui la prolongent, compromettent sa survie dans cette zone si justement célèbre auprès des biologistes.

REMERCIEMENTS

Je dois les plus vifs remerciements à Mr YVES PICARD pour sa précieuse assistance technique, à Mr et Mme D. FAMAIN et Don L. ARTES SANCHIZ pour la liberté qu'ils

m'ont accordée de séjourner à plusieurs reprises pendant de longues périodes sur leurs domaines.

BIBLIOGRAPHIE

- CORBET, P.S., 1957. The life history of two summer species of dragonflies (Odon.: Coenagrionidae). *Proc. zool. Soc. Lond.* 128: 403-418.
- CORBET, P.S., 1962. A biology of dragonflies. Witherby, London.
- GIESEL, J.T., 1972. Sex-ratio, rate of evolution and environmental heterogeneity. *Am. Nat.* 106: 380-387.
- GOWER, J.L. & E.J. KORMONDY, 1963. Life history of the damselfly *Lestes rectangularis* with special reference to seasonal regulation. *Ecology* 44: 398-402.
- JOHNSON, C., 1964. Mating expectancies and sex-ratio in the damselfly *Enallagma praeverum* (Odon.: Coenagrionidae). *SWest. Nat.* 9: 297-304.
- JOHNSON, C., 1968. Seasonal ecology of the dragonfly *Oplopanaeshna armata* Hagen (Odon.: Aeshnidae). *Am. Midl. Nat.* 80: 449-457.
- KORMONDY, E.J. & J.L. GOWER, 1965. Life history variations in an association of Odonata. *Ecology* 46: 882-886.
- LAWTON, J.H., 1972. Sex-ratio in Odonata larvae, with particular reference to the Zygoptera. *Odonatologica* 1: 209-219.
- LUTZ, P.E., 1968. Life history studies on *Lestes eurinus* Say (Odon.). *Ecology* 49: 576-579.
- PAJUNEN, V.I., 1962. Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubia* v.d. Linden (Odon.: Libellulidae). *Ann. Zool. Soc. Vanamo* 24: 1-79.
- PARR, M.J. & M. PALMER, 1971. The sex-ratios, mating frequencies and mating expectancies of three Coenagrionidae (Odon.: Zygoptera), in Northern England. *Ent. Scand.* 2: 191-204.
- TESTARD, P., 1972. Observations sur l'activité reproductrice d'une population tardive de *Sympetrum striolatum* Charpentier, dans le Sud de l'Espagne (Odon.: Libellulidae). *Bull. soc. Ent. Fr.* 77: 118-122.
- TROTTIER, R., 1966. The emergence and sex-ratio of *Anax junius* Drury (Odon.: Aeshnidae), in Canada. *Can. Ent.* 98: 794-798.