



Ce mâle de Caloptéryx éclatant *Calopteryx splendens* gardienne sa femelle, en ponte sous la surface de l'eau

Par Philippe Jourde

Les Odonates ... 2^e partie biologie et écologie

■ LA PONTE

Ne pas mettre tous les œufs dans le même panier

La ponte intervient généralement rapidement après l'accouplement, souvent immédiatement. Les odonates utilisent plusieurs techniques pour déposer leurs œufs. De nombreuses espèces les insèrent dans des végétaux morts ou vivants. On parle de ponte endophytique. Il s'agit généralement de plantes aquatiques flottantes ou faiblement immergées. Les femelles de caloptéryx, en s'agrippant à la végétation, peuvent pénétrer totalement dans l'eau pour aller pondre. Certaines femelles de Nymphé au corps de feu *Pyrrhosoma nymphula* peuvent même descendre le long des tiges de plantes aquatiques à plus d'un mètre de profondeur. D'autres espèces, comme les lestes,

insèrent leurs œufs dans des tissus végétaux situés nettement au-dessus de l'eau. La femelle du Leste vert *Lestes viridis* parvient même



La femelle du Leste vert insère ses œufs sous l'écorce de branchettes

à insérer sa ponte sous l'écorce de branchettes surplombant les rivières ou les points d'eau.

Les gomphes et les Libellulidés pondent directement leurs œufs au-dessus de l'eau ou de terrains qui seront submergés durant l'hiver. On parle de ponte exophytique, c'est-à-dire faite hors de la structure d'un végétal. Selon les espèces, les œufs peuvent être déposés alors que la femelle vole à plusieurs dizaines de centimètres au-dessus de l'eau mais il arrive souvent que la femelle les relâche en tapotant la surface de l'eau de la pointe de son abdomen.

Qu'elle soit endophytique ou exophytique, la ponte est généralement déposée au fil d'un petit cheminement le long d'une plante ou d'un parcours aérien. Chez l'Épithèque à deux taches *Epitheca bimacu-*



Couple de *Sympetrum striatum* lors de la ponte. Le tandem vole en oscillant. La femelle lâche quelques œufs à chacune des impulsions provoquées par le mâle

lata cependant, la femelle dépose en une fois une grappe d'œufs qui formera une sorte de ruban gélatineux, assez semblable à la ponte d'un crapaud. Cette ligne d'œufs s'ancre à la végétation.

La ponte peut être déposée par la femelle seule comme chez l'*Anax* empereur *Anax imperator* ou l'*Æschne* bleue *Aeshna cyanea*. Chez de nombreuses espèces toutefois, la femelle est soit gardiennée, soit directement accompagnée par le mâle qui demeure accroché à elle après l'accouplement dans la position du tandem. Cette tactique permet au mâle de protéger sa partenaire des convoitises des autres individus de son espèce et de garantir ainsi la bonne transmis-

sion de son patrimoine génétique. Les liens du couple se délitent dès la ponte achevée, parfois même en cours de ponte quand l'activité bat son plein sur les sites de reproduction. Les mâles partent immédiatement en quête de nouvelles partenaires. Une femelle ayant juste pondu peut parfois être capturée par un autre mâle et entreprendre une seconde ponte dans la foulée. Elles tentent toutefois généralement de s'écarter un peu pour échapper à la frénésie des mâles.

■ DISPERSIONS, INVASIONS ET MIGRATIONS

Si certaines espèces ne se dispersent guère autour de leur lieu de naissance (l'Agrion de Mercure *Coenagrion mercuriale* ne s'éloignent généralement pas à plus de quelques centaines de mètres de son site d'émergence), d'autres peuvent entreprendre de grands déplacements pour coloniser de nouveaux sites de reproduction. Les *æschnes*, la Libellule déprimée et même de petites espèces comme les calopteryx s'observent parfois à des dizaines de kilomètres de tout point d'eau. L'*Anax* porte-selle *Anax ephippiger* entreprend des déplacements intercontinentaux pouvant le mener de l'Afrique à l'Europe et même de l'Afrique à l'Amérique ! Les déplacements de certaines es-

pèces peuvent parfois être massifs. Ainsi des milliers de *Sympetrum* jaune d'or *Sympetrum flaveolum* peuvent apparaître et même se reproduire ponctuellement dans des régions qu'ils ne fréquentent pas classiquement.

Les mouvements coordonnés du *Sympetrum* strié *Sympetrum striolatum* sont souvent qualifiés de migration. Ces déplacements, qui n'impliquent pas de retour à un point d'origine, concernent chaque automne des millions d'individus qui se déplacent face au vent le long des côtes du Centre-Ouest.

Les odonates, et tout particulièrement les Anisoptères, sont de robustes insectes. Plusieurs espèces américaines, emportés par les tempêtes automnales, ont réussi à atteindre les côtes européennes. L'*Anax* cyclope *Anax junius*, l'*Ischnure* citrine *Ischnura hastata* et la *Sympétrule* à front blanc *Pachydiplax longipennis* devraient être recherchées sur les côtes charentaises après le passage de fortes dépressions atlantiques.

■ UNE GRANDE DIVERSITÉ D'HABITATS

Des bassins saumâtres aux lacs de montagne, des zones de source aux stations de traitement d'eau surpolluées, il n'est guère de milieux aquatiques qui ne puisse être colonisé par des odonates. Leurs capacités d'adaptation sont telles qu'elles peuvent vivre dans les tourbières acides ou dans des sources pétrifiantes. Certaines sont adaptées aux eaux vives et suroxygénées des accélérations des rivières, d'autres aux eaux stagnantes et eutrophes des marais. Au plan régional, seules les eaux trop salées ou les points d'eau trop éphémères ne permettent pas le développement des larves.

Certaines espèces font preuve d'une grande plasticité écologique et peuvent à la fois se reproduire dans des cours d'eau et des étangs. La plupart des espèces ont cependant une préférence pour les eaux courantes (milieu lotique)

Le phénomène de la parthénogénèse

La parthénogénèse est la capacité qu'ont les femelles de certaines espèces à se reproduire sans l'intervention de mâles. Ce phénomène, rare chez les libellules, n'a été constaté dans la nature que chez l'*Ischnure* citrine *Ischnura hastata*. Cette espèce américaine se reproduit de façon normale sur ses terres d'origine. Aux Açores, où l'espèce s'est probablement installée après l'arrivée de quelques individus américains emportés par des tempêtes, la population est uniquement composée de femelles. Toutes les pontes ne donnent naissance qu'à de nouvelles femelles.

ou stagnantes (milieu lentique). Quelques espèces ont développé des exigences particulières et se comportent en spécialistes. Le Leste à grands stigmas *Lestes macrostigma* fait partie de celles-ci. Ce zygopète ne s'observe que dans des eaux douces l'hiver, devant progressivement saumâtres à partir du printemps. Ce leste est donc confiné à certaines anciennes lagunes, déconnectées du réseau salé. Il y vit en étroite association avec une plante, le Scirpe maritime *Bolboschoenus maritimus*, qui présente les mêmes exigences écologiques.

■ MENACES ET FACTEURS LIMITANTS
D'ORIGINE NATURELLE

Climat

Le climat joue un rôle décisif dans la survie des libellules. Durant les vagues de froid, certains sites de développement larvaires peuvent geler. La survie des espèces les plus thermophiles est dès lors compromise. Durant l'émergence, le vent, la pluie, la grêle peuvent totalement décimer la cohorte d'une journée. L'impact des gouttes suffit à faire tomber un insecte en cours de métamorphose. Le vent peut empêcher les libellules d'étaler correctement leurs ailes. Dans le meilleur des cas, les insectes voleront avec un



Cette Cordulie métallique *Somatochlora metallica* à la pointe de l'abdomen infestée d'hydracariens

handicap. Dans le pire, ils ne pourront pas décoller. Il arrive que le froid empêche les libellules de terminer leur émergence. Les insectes, à bout de force, restent alors prisonniers de l'exuvie où leur cuticule et leurs ailes se solidifient.

Durant la période de vol, des orages, de longues périodes de froid et de pluie peuvent réduire sensiblement les effectifs de libellules. À l'inverse, une sécheresse durable peut dessécher de nombreux sites de reproduction où réchauffer l'eau à un tel point que cette température dépasse le seuil admissible par les espèces eurosibériennes notamment, qui apprécient plutôt les eaux fraîches. L'assèchement chronique de certains cours d'eau compromet localement la survie de plusieurs espèces.

L'ouragan de décembre 1999 a eu des conséquences notables sur la survie de plusieurs espèces rares comme le Leste à grands stigmas *Lestes macrostigma*. En Charente-Maritime, la mer, en submergeant les sites de reproduction de l'espèce, l'a fait totalement disparaître de toutes ses localités continentales. L'espèce ne se trouve plus désormais que sur les îles de Ré et Oléron. En fin de saison, les premières gelées sonnent le glas de nombreuses espèces.

Parasites

Les libellules sont soumises à la pression des parasites à tous leurs stades de développement. De petits hyménoptères, essentiellement des Chalcidoïdés, pondent directement dans les œufs de libellules à ponte endophytique, que leur larve dévore. Ces espèces sont qualifiées de parasitoïdes car leur infestation se traduit invariablement par la mort de l'espèce hôte. Certains de ces parasites sont d'ailleurs à leur tour parasités par des hyménoptères eulophidés qui sont donc des hyper-



Cette Leucorrhine à front blanc *Leucorrhinia albifrons* n'a pas pu s'extraire de sa dépouille larvaire et est morte en cours d'émergence

La triste histoire de l'étang d'Allas

L'étang d'Allas se situe au sud-ouest de Jonzac, en Charente-Maritime. D'une superficie d'environ 11 ha, il abritait plus d'une trentaine d'espèces en 1999, dont 29 se reproduisaient de façon régulière. Une population forte de dizaine de milliers d'individus de Naiade aux yeux rouges *Erythromma najas* se reproduisait dans les vastes herbiers aquatiques du plan d'eau. En 2001, l'Écrevisse de Louisiane apparaît dans l'étang où elle se développe massivement puisque plusieurs tonnes sont découvertes à l'occasion des assèchements successifs de l'étang. La physionomie de l'étang change radicalement : les eaux deviennent boueuses, la totalité des herbiers disparaît. Du côté des libellules, l'arrivée de l'écrevisse est une catastrophe. De 29 espèces reproductrices en 1999, on passe à 7 en 2005 ! Cordulies et naïades font désormais partie de l'histoire de l'étang.



Prédation en vol par un Guépier d'Europe - Cliché Fabrice Cahez-LPO



Cette araignée a capturé un Agrion jouvencelle

parasitoïdes, soit des parasitoïdes de parasitoïdes.

D'autres parasites vivent aux dépens des adultes et s'alimentent en prélevant l'hémolymphe des imagos. Il s'agit d'acariens, mais aussi de petits diptères. Certains diptères milichiidés s'installent dans les poils des libellules et s'invitent au repas des odonates quand elles viennent de capturer une proie. On qualifie ces espèces de commensales.

Larves et adultes sont aussi porteurs de parasites internes tels que des grégarines ou des trématodes. Certains parasites passent d'hôte en hôte pour atteindre leur complet développement. Certains doivent avoir trois hôtes différents passant d'un mollusque aquatique à une larve d'odonate puis à un poisson, une grenouille ou un oiseau. La trans-

mission du parasite se fait par ingestion de la libellule à l'état larvaire ou imaginal par l'hôte définitif.

Prédateurs

Malheureusement pour les odonates, la liste de leurs prédateurs est longue et il nous est impossible ici d'en dresser l'inventaire complet.

Les hydracariens consomment les œufs des espèces à ponte exophytique et peuvent, semble-t-il, avoir un impact certain sur la productivité des libellules. Il est par ailleurs fréquent de voir des poissons se rassembler sous les sites de ponte pour collecter les œufs, à mesure que les femelles les déposent.

Les larves sont souvent prédatées par des coléoptères et des hémiptères aquatiques, mais les odonates

sont sans pitié les unes envers les autres. Les poissons, les amphibiens, certains reptiles mais aussi des oiseaux (canards, limicoles, martin-pêcheurs, aigrettes, cigognes) en consomment abondamment. Depuis quelques années, le principal prédateur des libellules est devenu l'Ecrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii*, espèce introduite qui détruit totalement les hydrosystèmes du Centre-Ouest.

Face à la prédation, diverses stratégies de défense ont été développées par les libellules. Au stade larvaire, certaines espèces arborent des épines dorsales qui rendent difficile leur ingestion par de petits poissons. D'autres sont devenues expertes dans l'art du camouflage. D'autres encore simulent la mort (thanatose) et quelques unes abandonnent volontairement une partie de leur corps (autotomie). Il s'agit généralement d'une patte ou d'une lamelle caudale. Chez de nombreuses espèces toutefois, le taux de survie jusqu'à l'émergence n'est que de quelques pour cent, généralement moins de dix, souvent moins de cinq.

Lors de l'émergence, le nombre de prédateurs s'accroît. Fourmis, araignées, punaises, limaces, escargots et vertébrées de tous poils et de toutes plumes profitent de la manne. A titre d'exemple, une seule Cigogne blanche a été observée dévorant 850 sympétrums en 20 minutes lors d'une phase d'émergence massive. Dans certains secteurs, la Bergeronnette des ruisseaux et la Rousserolle effarvate nourrissent essentiellement leurs petits avec des zygoptères capturés à l'émergence. Près des cours d'eau, certains moineaux, merles ou étourneaux vont même jusqu'à se spécialiser dans ce type de proie. De nombreux mammifères opportunistes font aussi la tournée des berges. Dans la région, surmulots, hérissons, genettes ont par exemple été observés en quête de libellules en métamorphose. Les adultes aussi doivent faire face

à de nombreux danger. Les zygoptères se prennent souvent dans les toiles d'araignées. Ils sont aussi capturés par de nombreux insectes prédateurs comme les asiles, puissantes mouches aux mœurs carnassières, les mantes religieuses ou les frelons mais aussi d'autres espèces de libellules, zygoptères comme anisoptères.

Les amphibiens se tiennent souvent à l'affût pour tenter de capturer les imagos qui s'approchent de l'eau ou des berges. Les femelles et les tandems en ponte sont particulièrement menacés. En Charente-Maritime, la Cistude est un prédateur classique des femelles d'anax en ponte. Elle les capture en approchant discrètement sous l'eau, généralement dissimulées sous des tapis de lentilles. En vol, les zygoptères doivent se méfier des gobe-mouches et des bergeronnettes, qui apprécient les bords de cours d'eau. Les anisoptères sont recherchés par le Faucon hobereau, qui chasse notamment les libellulidés au-dessus des plans d'eau et, le soir, les aeshnes en lisière de forêt. Le Guêpier d'Europe est aussi un prédateur classique de libellules et ce d'autant plus que ces colonies sont souvent installées dans des sablières en eau ou des berges de cours d'eau. Certaines aeshnes, au vol crépusculaire ou nocturne, sont aussi prédatées par les chauves-souris. Les restes du Spectre paisible *Boyeria irene* s'observent souvent sous les gîtes de Grands Rhinolophes, mais aussi parfois d'oreillard et de Murins (Grand Murin notamment). Dans certains secteurs, la Chevêche d'Athéna et le Petit-Duc scops peuvent ponctuellement prélever quelques odonates, notamment les anax durant leur premier vol nocturne.

La mort végétale

La capture d'odonates par des plantes est un phénomène peu commun mais bien documenté. En Europe, les cas les plus fréquents concernent des plantes carnivores du genre *Drosera*, qualifiés en français



Cette Nympha au corps de feu s'est engluée dans les feuilles d'une plante carnivore, un rossolis *Drosera intermedia*

de Rossolis, littéralement qui brille comme la rosée au soleil. Les rossolis croissent sur des sols pauvres, généralement dans des tourbières ou des landes humides. Pour survivre, ils ont développé un comportement carnivore en digérant les petits arthropodes qui se collent aux tentacules luisants et gluants de leurs feuilles. Si leurs proies principales sont des diptères, quelques odonates se font parfois capturer. En Poitou-Charentes, il s'agit essentiellement d'*Enallagma cyathigerum*, *Ceriagrion tenellum*, *Pyrrhosoma nymphula*, *Ishnura elegans*, *Ishnura pumilio* et *Coenagrion puella*.

Des plantes non carnivores sont aussi susceptibles de capturer des insectes. Il s'agit essentiellement de végétaux, qui ont développé des systèmes de dispersion de leurs graines par les animaux (épizoochorie). De petits poils crochus permettent aux graines, aux capitules floraux ou aux épillets de s'accrocher à la fourrure des mammifères et d'être transporté par ce biais vers de nouveaux milieux à coloniser. Ces petits barbillons retiennent parfois les libellules qui se posent sur les plantes, au point d'empêcher leur envol et de provoquer leur mort à court terme.

En Europe, les odonates peuvent se prendre aux pièges involontaire-

ment tendus par les gratterons *Galium* spp, les bardanes *Arctium* spp et surtout la Setaire verticillée *Setaria verticillata*. Cette poacée, que l'on trouve souvent en marge des cultures de maïs, peut parfois provoquer de véritables hécatombes en bordure de cours d'eau. Ainsi, le long du fleuve Charente, plus de 200 libellules de six espèces différentes ont été découvertes accrochés aux barbules de trois stations de la graminée. La capture d'odonates par cette plante quasi cosmopolite a aussi été constatée en Camargue ainsi qu'en Namibie.

À toutes ses menaces auxquelles les espèces sont adaptées et réussissent généralement à faire face, se greffent de nombreux périls provoqués par l'homme¹. ■



Cet article est adapté du chapitre éponyme de l'ouvrage *Libellules de Poitou-Charentes*, 2009. 256 p., 500 ill. – Édité par Poitou-Charentes Nature. (voir présentation dans *Insectes* n°156). Nos

remerciements vont à l'auteur et à l'éditeur pour leur aimable autorisation de reproduction.

¹ Les impacts des destructions d'habitats naturels, de la pollution, des assèchements des cours d'eau, de l'introduction d'espèces exotiques seront détaillés au chapitre "menaces" de l'ouvrage *Libellules de Poitou-Charentes* (voir encadré ci-dessus).