



Cette femelle de Nâïade aux yeux rouges (*Erythromma najas*) s'est enfoncée sous l'eau pour pondre (en bas à gauche). Le mâle reste en surface.

Par Philippe Jourde Sauf mention contraire, les clichés sont de l'auteur

... 1^{ère} partie

Les Odonates biologie et écologie

Par rapport à d'autres groupes faunistiques, les Odonates (libellules, demoiselles) forment un ensemble assez homogène quant à leur morphologie, leur cycle de développement et leur écologie générale. Le caractère le plus étonnant est l'appartenance de toutes les espèces à deux mondes radicalement différents : le milieu aquatique où se développent les larves et le milieu aérien où virevoltent les adultes. Ce changement de mode de vie implique d'importantes transformations physiologiques (changement du mode respiratoire, mise en fonction des organes reproducteurs) mais aussi morphologiques (déploiement des ailes) et bien évidemment comportementales (changement des modes de chasse, développement des comportements reproducteurs).

dée permet aux fragiles larves de commencer leur croissance alors que l'eau se réchauffe et que les proies se font plus abondantes. La période d'incubation peut dès lors se compter en mois.

La proportion d'œufs entrant en diapause durant l'hiver augmente à mesure que la ponte est tardive. Chez certaines espèces, au sein d'une même génération, certains œufs entrent en diapause, d'autres pas. Il s'agit manifestement de ne pas mettre tous ses œufs dans le même panier...

L'apparence des œufs se modifie sensiblement au fil du développement embryonnaire. Blancs à jaune pâle après la ponte, ils s'assombrissent rapidement. Après quelques jours, il est possible

■ DE L'ŒUF À LA LARVE

La durée de l'incubation des œufs est assez variable en fonction des conditions environnementales, que ce soit d'une espèce à l'autre et au sein même d'une espèce. Certaines libellules, adaptées aux conditions temporaires, peuvent éclore quelques jours seulement après la ponte. C'est notamment le cas du Sym-

pétrum strié *Sympetrum striolatum* chez qui les premières éclosions ont été observées 14 jours seulement après la ponte.

Un environnement défavorable peut entraîner l'arrêt du développement de l'œuf, qui entre en diapause. Cette stratégie adaptative permet aux œufs de passer l'hiver dans un état de dormance. L'éclosion retar-



Jeune *Sympetrum strié*, à peine sorti de l'oeuf

d'observer par transparence le développement de l'embryon.

Éclosion et développement larvaire

Chez les espèces à diapause hivernale, l'éclosion se fait de façon relativement synchronisée à la fin de l'hiver. Les espèces qui ne développent pas de diapause, ou chez qui une partie seulement de la population entre en dormance, ont une période d'éclosion beaucoup plus étalée.

Les larves de quelques espèces tropicales peuvent se développer dans l'humidité de la litière de feuille mais en Europe, toutes vivent dans l'eau. La période de développement larvaire est très variable d'une espèce à l'autre. Elle est essentiellement conditionnée par la température de l'eau et la disponibilité en proies. Pour faire simple, plus l'eau est chaude et riche en nutriments, plus les larves se développent rapidement. Plus elle est pauvre et froide, moins vite les larves atteindront leur dernier stade de croissance.

Dans la nature, on observe donc de grandes différences entre espèces mais aussi au sein des espèces selon les endroits où elles vivent. La larve de l'Aesche affine *Aeshna affinis* peut se développer en 4 mois dans

les milieux temporaires saumâtres de Charente-Maritime. Dans les sources froides, celle du Cordulé-gastre annelé *Cordulegaster boltonii* met habituellement 3 à 4 ans pour devenir adulte.

La croissance des larves se fait par une succession de 8 à 18 mues, généralement de 11 à 13. Le premier stade est bref. Une prolarve vermiforme émerge de l'oeuf et se transforme rapidement, parfois dès l'éclosion, en une larve pourvue de pattes, d'antennes et d'un masque mentonnier. A partir de là, les mues s'enchaînent. Au fil de son développement, la larve gagne en taille et en complexité pour finalement aboutir à un insecte prêt à quitter le milieu aquatique et à conquérir les airs.

Chez certaines espèces comme le Sympétrum méridional *Sympetrum meridionale*, les derniers jours de développement larvaires peuvent s'opérer à sec, dans des points d'eau asséchés. Les larves se maintiennent à l'abri sous des algues humides ou dans les touffes de végétaux.

Mode de déplacement

Si la prolarve n'est capable de se mouvoir qu'en se tortillant à la façon d'un asticot, les larves sont pourvues de pattes fonctionnelles, qui leur permettent de se déplacer dans

la végétation aquatique, les enchevêtrements de racines, les amas de végétaux ou les sédiments du fond.

Les Zygoptères peuvent nager en agitant leur abdomen. Les lamelles caudales servent alors de godille. Pour fuir, mais aussi parfois pour attaquer, les larves d'anisoptères chassent violemment et de façon répétée l'eau contenue dans leur ampoule rectale. Elles se propulsent par réaction.

Nourriture et chasse

Les larves sont carnassières. Selon leur stade de développement, elles peuvent capturer des proies de taille très variable. Il s'agit généralement d'animalcules durant les premiers stades de croissance mais les grandes espèces peuvent s'en prendre exceptionnellement à des tritons ou des alevins à la fin de leur vie larvaire. L'essentiel du régime est composé de petits crustacés (cladocères, gammares) et de larves d'insectes, dont les chironomes



Larve camouflée de Cordulie à corps fin (*Oxygastra curtisii*)



Cette larve de *Sympetrum meridionale* finit son développement à l'air libre après assèchement de son site de reproduction.



Étapes de l'émergence de la Libellule fauve (*Libellula fulva*)

Le déroulement de l'émergence

- 1) la libellule est hors de l'eau, se positionne et s'apprête à la transformation qui l'attend ;
- 2) la peau du thorax et de la tête se craquelle, la libellule sort sa tête, son thorax et ses pattes, l'abdomen restant inséré dans l'exuvie ;
- 3) l'insecte est entièrement sorti mais n'a pas débuté l'extension de son corps et de ses ailes ;
- 4) les ailes et l'abdomen s'allongent sous la pression des fluides corporels. En fin de cette quatrième phase, l'insecte est capable d'entreprendre son premier vol.

La durée d'émergence varie selon l'espèce et les conditions météorologiques. Chez de nombreux Odonates, elle prend entre une et deux heures.

et les moustiques constituent une part importante. Elles consomment aussi les larves d'autres espèces de libellules, voire les premiers stades de leur propre espèce.

Les proies sont chassées à l'approche ou à l'affût. Dans le premier cas, les larves arpentent doucement la végétation immergée ou accumulée sur le fond et débusquent leur proie au détour d'une feuille ou d'une brindille. Dans le second cas, la larve immobile et généralement parfaitement camouflée dans son environnement, souvent même partiellement enfouie dans les sédiments, attend le passage d'une proie. Quand cette dernière est suffisamment proche, la larve projette une sorte de bras articulé situé sous la tête et muni à son extrémité de deux crochets préhensiles : le masque mentonnier ou mentum. C'est la soudaine compression du corps de la larve et la mobilité de ses fluides corporels qui permettent l'extension du masque à la façon d'une langue de belle-mère.

■ L'ÉMERGENCE, UNE PÉRIODE CRITIQUE

On qualifie d'émergence la phase de développement qui consiste, pour la libellule, à passer du milieu aquatique au milieu terrestre. Cette métamorphose qui transfor-

mera la larve en imago implique de multiples transformations physiologiques et morphologiques. Pour l'insecte, il s'agit notamment de passer d'une respiration aquatique à une respiration aérienne, de maîtriser le vol, d'adopter un comportement social devant favoriser la reproduction de l'espèce.

Au plan morphologique, trois transformations radicales s'opèrent. La plus évidente est le développement des ailes, qui va permettre à l'insecte de se déplacer pour rechercher sa nourriture, des partenaires et éven-

tuellement coloniser de nouveaux sites de reproduction. La face change aussi assez radicalement. Le bras mentonnier des larves disparaît laissant apparaître les puissantes mandibules. Enfin, des larves ternes et camouflées émergent des imagos qui, chez de nombreuses espèces, se teintent de vives couleurs après quelques heures ou quelques jours. Ces transformations ne sont pas immédiates. Plusieurs jours avant l'émergence, les larves se rapprochent des berges et viennent souvent respirer en surface.



Larve de Leucorrhinie à front blanc *Leucorrhinia albifrons* cherchant un support pour se métamorphoser.

Record de distance d'émergence

Il est bien connu que certaines espèces d'Odonates peuvent se métamorphoser à l'écart de l'eau. Plusieurs auteurs ont décrit des distances d'émergence parfois considérables. Ainsi, Pickess (1987) puis Jödicke (1994) avancent une distance de 35 m pour l'Orthétrum réticulé *Orthetrum cancellatum*. Busse et Jödicke (1996) font état d'émergence à 46 m de l'eau pour Sympétrum à nervures rouges *Sympetrum fonscolombii*. Enfin, Coppa (1991) mesure des distances d'émergence pouvant atteindre plus de 50 m pour *Epithea bimaculata*. La donnée apportée par Siva-Jothy (*in* Brook & Lewington, 2004 p. 62) concernant une distance d'émergence de 100 m pour le Caloptéryx éclatant *Calopteryx splendens* nous a été confirmée par l'auteur (Siva-Jothy, *in litt.*). Elle semble constituer le record de distance enregistré en Europe.

La Charente-Maritime semble détenir les records de distance pour deux espèces : la Libellule fauve *Libellula fulva* avec 21 m et l'Orthétrum à stylets blancs *Orthetrum albistylum* 19 m (Jourde & Hussey, 2007).

Ses risques

L'émergence est un véritable challenge pour les Odonates car durant plusieurs heures, leur survie est une affaire de chance. Que les conditions météorologiques se dégradent, qu'un prédateur repère la libellule et s'en sera fini du combat pour la vie. Chez certaines espèces d'odonates, des milliers d'individus vont se transformer en quelques jours. Leur présence constitue une véritable manne pour de nombreux prédateurs, qui modifient leurs modes de chasse pour focaliser leur attention sur les odonates.

Son déroulement

À leur sortie de l'eau, les larves de libellules gagnent un perchoir où elles pourront se transformer. Selon les espèces et les individus, ce parcours peut n'être que de quelques centimètres, mais certains insectes peuvent se transformer exceptionnellement à plusieurs dizaines de mètres de l'eau. La plupart des larves se perchent sur des supports verticaux pour se transformer. Certaines entreprennent toutefois leur transformation

à l'horizontale (onychogomphes), voire occasionnellement la tête en bas (ischnures).

Le choix du support est essentiel. Il doit permettre à la libellule d'étendre son corps et ses ailes fragiles sans risquer de les abîmer par le contact d'une tige ou d'une branche balancée par le vent.

Tant que l'émergence n'a pas commencé, les larves peuvent se laisser tomber en cas de danger. Une fois la peau craquelée, le destin des libellules est soumis au hasard.

Période d'émergence

On différencie généralement les espèces dites printanières, dont les émergences sont relativement synchrones, des espèces dites estivales, dont les émergences sont très étalées dans le temps. En fait, en fonction de leur environnement, une espèce peut être printanière ou estivale, voire les deux. Le Gomphe vulgaire *Gomphus vulgatissimus* fait partie des espèces printanières. L'Anax empereur *Anax imperator* peut être les deux. L'Aesche affine *Aeshna affinis* est une espèce de type estival.

■ LA MATURATION

Durant la période de maturation, les libellules terminent les transformations physiologiques qui leur

permettront d'atteindre la maturité. On qualifie ces insectes d'imagos ténéraux.

Les libellules en cours de maturation se reconnaissent généralement au fait que leur coloration adulte n'est pas encore apparue. Durant cette période, de quelques jours, il n'est pas rare que les insectes s'écartent, parfois à grande distance, de leurs sites de reproduction.

Certaines demoiselles peuvent déjà s'accoupler et pondre alors que leur coloration n'est pas encore parfaitement apparue. D'autres au contraire, comme le Leste vert *Lestes viridis*, ne se reproduisent que plusieurs mois après leur émergence.

Le rôle de la coloration chez les libellules

Les libellules sont des insectes chez qui la vue est un sens particulièrement développé. Beaucoup d'espèces ont développé des parures colorées qui permettent aux mâles de se faire remarquer par leurs congénères. Dans certaines régions tropicales existent des familles d'Odonates aux couleurs chatoyantes. En Europe, la plupart des espèces ont des colorations plus modestes, mais certaines sont toutefois remarquables. C'est par exemple le cas des caloptéryx aux ailes colorées et au corps métallisé,



La femelle de Libellule déprimée ressemble à un gros frelon



Ci-dessus, passage d'une coloration d'immature (en haut) à adulte (en bas) chez l'Agrion nain *Ischnura pumilio*



Leste à grands stigmas *Lestes macrostigma* dévorant un jeune agrion

du Crocothémis écarlate *Crocothemis erythraea* ou de l'Orthétrum brun *Orthetrum brunneum*, dont le mâle est entièrement bleu azuré. Chez beaucoup d'espèces, les vifs coloris se confondent étonnamment

bien dans le paysage une fois l'insecte posé. Les taches bleues, jaunes, vertes et brunes des aeschnes les dissimulent efficacement dans le feuillage des arbres ou des arbustes. Le jaune et le noir des gomphes et des cordulégastrés rend les insectes invisibles dans l'atmosphère mi-ombre mi-lumière des cours d'eau boisés.

couleurs mimant celle d'insectes menaçants. La femelle de la Libellule déprimée *Libellula depressa* rappelle par exemple un gros frelon. Il est probable que ce mimétisme effraie certains prédateurs.

La coloration des insectes joue aussi un rôle dans leur régulation thermique. En période froide, les aeschnes sont plus sombres qu'en période chaude. L'assombrissement permet une meilleure captation de la chaleur solaire.

Enfin, la coloration des insectes varie en fonction de l'âge. Les veilles femelles de libellules (*Libellula*, *Orthetrum*, *Sympetrum* notamment) se couvrent parfois d'une pruinosité proche de celle des mâles.

En règle générale, les femelles sont mieux camouflées que les mâles, sans doute pour limiter les risques de prédation, notamment au moment de la ponte. Chez de nombreuses espèces de Zygoptères, certaines femelles présentent des colorations de mâles. Elles sont dites andromorphes.

Certaines espèces sont passées maîtres dans l'art du camouflage. La Brunette hivernale *Sympetma fusca* ressemble à une branchette ; le Spectre paisible *Boyeria irene*, ponctuée de beige, d'olive et de brun, semble revêtu d'un treillis militaire. Quelques libellules ont adopté des

■ **L'IMAGO, GRAND PRÉDATEUR D'INSECTES**
Comme à l'état larvaire, les libellules adultes sont carnassières. De la plus petite demoiselle à la plus grande aeschne, elles dévorent d'impressionnantes quantités de proies. La plupart sont de petits moucheron mais les anax, par

De l'intérêt des exuvies dans l'étude des libellules

La collecte et la détermination des exuvies permettent de dresser l'inventaire des espèces se reproduisant dans l'habitat étudié. Il est parfois plus facile de trouver les exuvies que les imagos de certaines espèces discrètes, notamment de celles qui s'éloignent rapidement de l'eau.

Le dénombrement des exuvies permet aussi de comprendre les modalités d'émergence et de développement des libellules. En collectant quotidiennement toutes les exuvies d'une espèce dans un endroit donné, il est possible de déterminer sa phénologie d'émergence, de calculer la date à laquelle 50 % des émergences ont eu lieu (EM_{50}) ou la période durant laquelle 90 % des émergences se sont produites (EM_{90}).

Le décompte des exuvies peut aussi permettre de suivre l'évolution des populations dans le long terme et d'identifier les milieux optimaux de développement larvaire de chaque espèce.



Lors de la ponte, le mâle d'Agrion à larges pattes *Platynemis pennipes* reste « au garde à vous »

exemple, peuvent capturer de grands papillons et même des odonates aussi massives que la Libellule déprimée. La plupart des anisoptères capturent des proies en vol repérées à partir d'un poste d'affût fixe ou au cours de leurs rondes aériennes. Les anisoptères capturent beaucoup d'insectes posés en inspectant le feuillage. L'Agrion de Mercure

Coenagrion mercuriale happe par exemple ne nombreux pucerons qu'il recherche en scrutant tiges et feuilles d'un vol stationnaire au sein de la végétation.

■ L'ACCOUPEMENT

Chez de nombreuses espèces, l'accouplement se fait immédiatement après la capture d'une femelle par un mâle. Chez les caloptéryx cependant, des parades nuptiales élaborées permettent aux mâles de séduire les femelles. Le mâle papillonne sur place devant sa dulcinée, exhibant ses atours colorés, puis tombe à l'eau et se laisse dériver sur quelques centimètres avant de reprendre son vol. Il semble que ce comportement puisse permettre à la femelle d'estimer la vitesse du courant et d'évaluer la qualité du territoire de son partenaire potentiel en tant que site de ponte.

Pour s'accoupler, les mâles de libellules doivent saisir les femelles grâce à leurs appendices anaux, au niveau de la

tête ou du thorax selon les espèces. Chaque libellule a développé son propre système d'accroche, qui évite le plus souvent les tentatives d'accouplement entre espèces différentes. Les deux insectes forment alors un tandem.

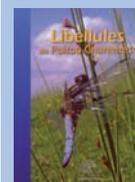
Les pièces copulatrices du mâle sont situées sur le deuxième segment abdominal mais ses organes génitaux sous le neuvième. Avant toute copulation, le mâle doit donc effectuer en vol un transfert de sa semence tout en maintenant sa compagne. La femelle qui accepte l'accouplement replie son abdomen vers l'avant et, avec l'aide du mâle qui la ramène sous lui, les deux partenaires mettent en contacts leurs pièces copulatrices.

L'accouplement peut se faire entièrement en vol, notamment chez les Libellulidés, mais la plupart des espèces préfèrent se poser. Les partenaires accouplés forment le cœur copulateur. L'accouplement peut être très bref (quelques secondes), quand il n'y a que transfert de sperme. Il peut être long et prendre plusieurs heures quand le mâle nettoie la cavité spermatique de la femelle avant d'y introduire sa semence. A l'aide de sortes de petits plumeaux, il élimine le sperme d'éventuels prédécesseurs et accroît ainsi ses propres chances de paternité. ■

... à suivre

L'auteur

Philippe Jourde est naturaliste au service Étude du patrimoine naturel de la Ligue pour la protection des oiseaux (LPO) où il coordonne la réalisation de nombreux inventaires faunistiques. Il étudie les libellules depuis une vingtaine d'années et contribue à leur protection en Charente-Maritime.



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 qui ont aimablement autorisé cette reprise.



Cœur copulateur d'Agrion élégant *Ischnura elegans*