Odonates 19

PAUL TESTARD

Les Odonates — ou Libellules — se distinguent des autres Insectes non seulement par leur morphologie caractéristique tant chez l'adulte que chez la larve, mais surtout par des particularités structurales qui leur sont propres et qui sont, pour l'essentiel : l'existence chez le mâle de pièces génitales (genitalia) accessoires tout à fait à l'écart des voies génitales, et l'existence chez la larve d'un labium articulé : le masque, qui recouvre les autres pièces buccales.

Ce sont des hémimétaboles à larves aquatiques dans leur immense majorité et prédateurs à tous les stades de leur cycle vital.

Les Odonates ont une longue histoire dont témoignent de nombreux fossiles; actuellement cet ordre n'est plus représenté que par trois sous-ordres: Zygoptères, Anisozygoptères et Anisoptères. Seuls les Zygoptères et les Anisoptères ont des représentants africains.

Les Zygoptères sont des Odonates aux formes grêles, le plus souvent de petite taille, aux yeux nettement séparés, rejetés aux extrémités latérales de la tête, à l'abdomen toujours mince, parfois extrêmement long, au vol lent et de faible puissance et portant leurs ailes accolées verticalement au repos.

Les Anisoptères regroupent les Odonates de taille moyenne et grande, à tête sphéroïde, aux yeux globuleux et massifs, à l'abdomen allongé et souvent élargi, au vol puissant et rapide dans la majorité des cas. Au repos, les Anisoptères maintiennent leurs ailes en position horizontale ou subhorizontale.

Les larves (fig. 8) présentent de notables différences de formes par rapport aux adultes, par leur silhouette plus ramassée (même chez les Zygoptères) et par la forme du labium, comportant deux pièces articulées terminé par deux palpes mobiles qui constituent le masque (fig. 10). Par ailleurs, tandis que les adultes sont richement colorés dans leur ensemble, les larves se signalent par leur coloration cryptique ou mimétique.

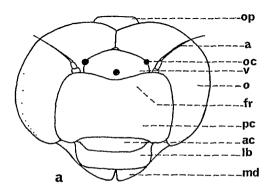
Morphologie

1 Adultes

On ne se rappellera ici que les éléments indispensables pour la reconnaissance des animaux. On devra donc se reporter aux ouvrages cités en bibliographie pour une information plus détaillée.

La tête

La tête des Odonates est toujours plus large que le thorax, soit qu'elle ait une disposition «transverse» comme chez les Zygoptères, soit que les yeux occupent entre la moitié ou les trois quarts de la tête comme chez les Anisoptères.



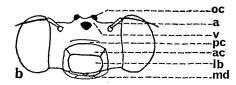


Fig. 1. — Vue frontale de la face des Odonates adultes. a : Anisoptère; b : Zygoptère. a : antenne, ac : anteclypeus, fr : front, lb : labre, md : mandibule, o : œil, oc : ocelle, oc : occiput, pc : postclypeus, v : vertex.

Les yeux sont séparés chez les Zygoptères et chez une famille d'Anisoptères : les Gomphidae ; ils sont contigus sur une distance variable chez tous les autres Anisoptères d'Afrique. Tous les Odonates portent trois ocelles disposées en triangle sur le vertex (fig. 1). Celui-ci est en position horizontale sur la partie supérieure de la tête chez les Zygoptères ; il est projeté vers l'avant chez les Anisoptères, par suite de l'extension des yeux.

odonates 447

La face comprend le front, séparé du vertex par une suture pigmentée ou non, puis le clypeus divisé en deux parties et un labre bien développé. Les antennes sont implantées entre le vertex et le front.

LE THORAX

Le thorax se subdivise en deux parties inégales : à l'avant, un prothorax étroit et postérieurement un volumineux synthorax résultant de la fusion du méso- et du métathorax. Ses éléments sont inclinés vers l'arrière en partant de la base, tels que les ailes se trouvent rejetées en arrière par rapport aux pattes.

LES PATTES

La structure des pattes d'Odonates répond au schéma classique des pattes d'Insectes. Elles sont courtes, garnies d'épines et toutes dirigées vers l'avant. Aucune ne présente de dispositif répondant à une fonction spécialisée.

Les ailes

Les deux paires d'ailes sont toujours fonctionnelles ; elles sont de longueur égale mais peuvent être de formes différentes.

Une bonne connaissance de l'organisation de la nervation alaire est indispensable pour la détermination des adultes jusqu'au niveau du genre dans un grand nombre de cas. Plusieurs systèmes de codification sont encore utilisés pour décrire cette nervation. Nous avons adopté ici, à quelques différences de symboles près, la nomenclature préconisée par TYLLIARD et FRASER et adoptée par les spécialistes de l'odonatofaune africaine.

Les nervures sont de deux types : les nervures principales à orientation longitudinale ou oblique, ramifiées ou non, et les nervures secondaires ou transverses qui constituent un réseau rigide de type «cellulaire» entre les nervures principales (fig. 2).

Les nervures principales sont au nombre de 6 :

- a. la costale (C) forme le bord antérieur de l'aile; elle porte une échancrure renforcée située vers le milieu de l'aile chez les Anisoptères, bien plus près de la base de l'aile chez les Zygoptères. Cette encoche se prolonge par une nervure transverse épaissie: le nodus, lui-même prolongé par le subnodus. Le nodus est utilisé en systématique comme repère topographique;
 - b. la sous-costale (SC) est courte et s'interrompt au nodus;
- c. la radiale (R) est fusionnée à sa base avec la médiale (R+M) jusqu'à l'arculus. Elle s'en sépare au niveau de l'arculus pour former un premier rameau (R1) relié à la costale au-delà du nodus par le ptérostigma (pt); celui-ci manque chez certains Calopterygidae (fig. 3 c). Le second rameau, ou secteur radial (RS) issu de l'arculus (arc) se subdivise en 4 branches dont les deux dernières sont fusionnées (R4+5). Des rameaux intermédiaires ou interradiales s'intercalent entre les subdivisions du secteur radial; ce sont : l'IR2 entre R2 et R3 et l'IR3 entre R3 et R4+5;
- d. la médiale (M) ferme la cellule discoidale (cd) sur son bord antérieur et s'avance vers la marge postérieure de l'aile sans se diviser.

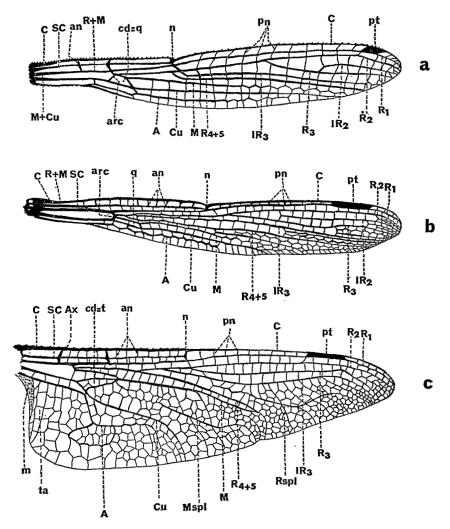


Fig. 2. — Structure de la nervation alaire. a : Coenagriidés : Pseudagrion sp.; b : Cholorocyphidés : Chlorocypha caligata Longfield; c : Aeshnidés : Anax tristis Hagen; d'après Pinhey, 1951. Voir texte pour les légendes des figures.

Des nervures supplémentaires, radiale (Rsp1) et médiale (Msp1) sont bien développées chez certains Anisoptères (fig. 2 c).

- e. la *cubitale* (Cu) ferme le bord postérieur de la cellule discoïdale et rejoint le bord postérieur de l'aile sans se diviser;
- f. l'anale (A) forme le bord postérieur de l'aile des Zygoptères (fig. 2 a, 2 b) sur toute la longueur du pétiole. Elle est réduite ou absente chez les Protoneuridae. Chez les Anisoptères, l'anale paraît se retourner sur ellemême pour constituer une figure appelée « boucle anale » ; de forme arrondie

odonates 449

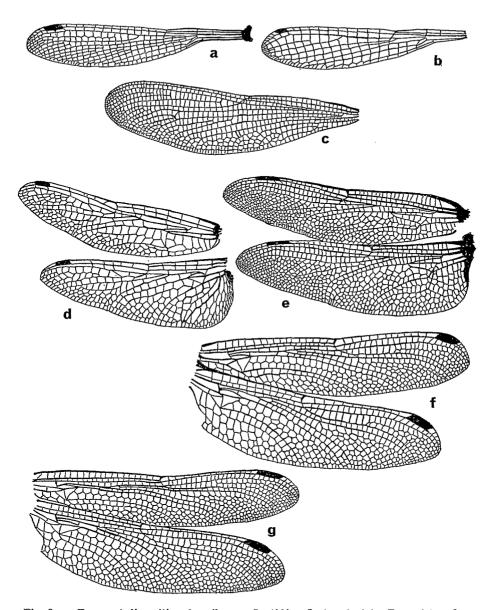


Fig. 3. — Forme et disposition des ailes. a : Lestidés : Lestes plagiatus Burmeister ; b : Coenagriidés : Pseudagrion kersteni Gerstäcker ; c : Calopterygidés : Phaon iridipennis (Burmeister) ; d : Libellulidés : Macrodiplax cora (Brauer) ; e : Aeshnidés : Anax speratus Hagen & ; d'après Pinhey, 1962. f : Gomphidés : Onychogomphus agilis (Martin) & ; g : Gomphidés : Neurogomphus fuscifrons Karsch & ; d'après Schmidt, 1949.

ou lenticulaire chez les Aeshnidae, elle prend la forme d'un «pied» parcouru par une nervure centrale chez les Corduliidae et Libellulidae (fig. 3 d). Chez les mâles d'Aeshnidae, de Gomphidae et de Corduliidae, une ramification de l'anale limite sur l'aile postérieure un espace triangulaire au nombre limité de cellules : le triangle anal (ta) fermé sur son bord proximal par une membranule (m) pigmentée (fig. 2 c) ou par le bord libre de l'aile. Cette particularité correspond au seul caractère sexuel secondaire notable au niveau de l'aile.

Peu de nervures transverses ont une signification d'ordre systématique; cependant, certaines diagnoses s'appuient sur les particularités de la liaison entre la costale et la radiale avant le nodus (nervures anténodales (a)) et entre la cubitale et l'anale avant l'arculus.

Enfin, les nervures principales délimitent entre elles des espaces — ou champs — dont la forme et l'organisation sont assez stables pour être utilisées

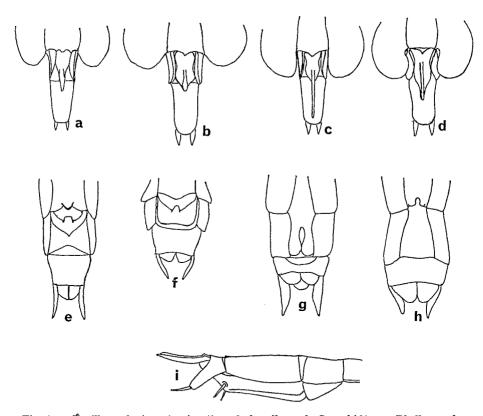


Fig. 4. — Écailles vulvaires et ovipositeur de femelles. a-f: Gomphidés. a: Phyllogomphus aethiops Selys; b: Phyllogomphus occidentalis Fraser; c: P. montanus Fraser; d: P. selysi Schouteden; d'après Fraser, 1957. e: Paragomphus cognatus Rambur; f: P. hageni (Selys); d'après Pinney, 1951. g-h: Libellulidés; g: Urothemis edwardsi Selys; d'après Dumont, 1975. h: Aethiothemis palustris Martin; d'après Schmidt, 1949. i: Aeshnidés: Acanthagyna sp.

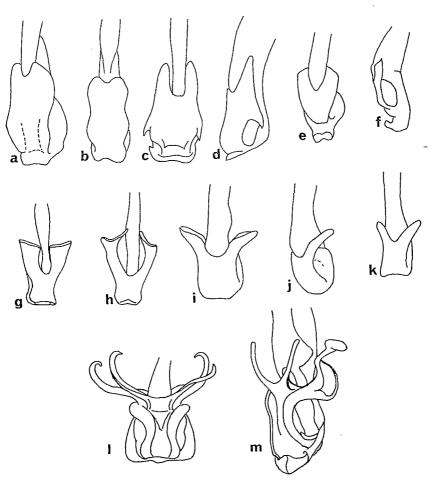


Fig. 5. — Morphologie de la partie terminale du pénis. a-k: Coenagriidés; g: Pseudagrion.
a: Pseudagrion pseudomassaicum Sjöstedt; b: Ps. acaciae Sjöstedt; c et d: Ps. sjöstedti
Foerster; d: vue latérale; c et f: Ps. basicornu Ris; f: vue latérale; g: Ps. melanicierum
Selys; h: Ps. epiphonematicum Karsch; i et j: Ps. spernatum Selys; j: vue latérale;
k: Ps. kersteni Gerstäcker; d'après Schmidt, 1949. l-m: Caloptérygidés; g: Sapho.
l: S. bicolor Selys; m: S. gloriosa Selys; d'après Pinhey, 1971.

en systématique. On citera : le champ discoïdal — ou postdiscoïdal — compris entre A et Cu et qui prend son origine sur le bord distal (externe) de la cellule discoïdale ; l'espace médian compris entre le bord proximal de l'aile et la branche principale de l'anale.

L'ABDOMEN

L'abdomen des Odonates comprend dix segments de longueur inégale et un rudiment de onzième : le premier et le dixième étant les plus courts. Il est de section approximativement cylindrique chez les Zygoptères et chez

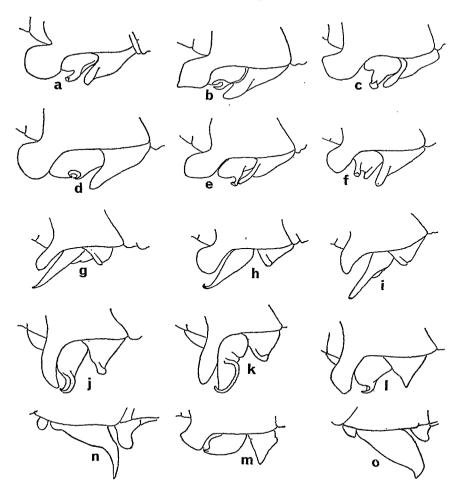


Fig. 6. — Genitalia accessoires des mâles; vue latérale. a-m: Libellulidés. a: Orthetrum abboti Calvert; b: O. brachiale (Pal de B.); c: O. caffrum (Rambur); d: O. icteromelas Ris; e: O. stemnale Calvert; f: O. trinacria Selys; g: Tramea limbata (Desj.); h: T. basilaris (Burmeister); i: Aethriamantha rezia Kirby; j: Trithemis arteriosa (Burm.); k: Tr. kirbyi Gerstäcker; l: Tr. annulata (Pal de B.); d'après Fraser, 1956. m: Pantala flavescens (Fabr.); d'après Pinhey, 1951. n-o: Gomphidés. n: Phyllogomphus aethiops Selys; o: Ph. coloratus Kimmins; d'après Fraser, 1957 c.

de nombreux Anisoptères, avec une augmentation possible de la section des segments terminaux (3 de Corduliidae) ou le développement d'expansions foliacées latérales (certains Gomphidae); il est plus nettement triquétral chez les Libellulidae. L'ensemble montre une très grande flexibilité, indispensable pour la réalisation de la copulation.

Enfin, c'est au niveau de l'abdomen que se différencient le plus nettement les deux sexes.

odonates 453

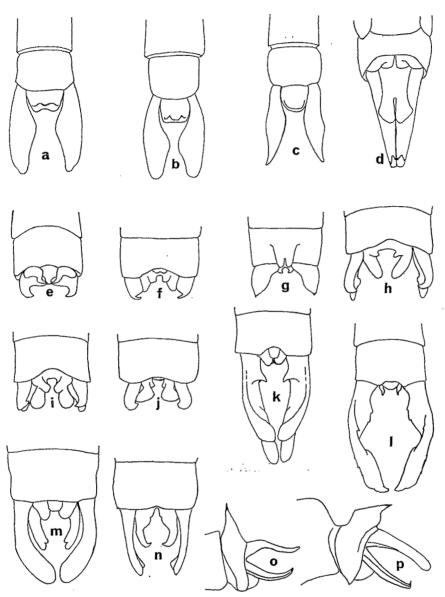


Fig. 7. — Appendices terminaux des mâles. a-c: Aeshnidés. a: Anax tristis Hagen; b: Anax imperator Leach; c: Hemianax ephippiger (Burmeister); d'après Fraser, 1956 b. d: Gomphidés: Paragomphus hageni Selys. e-j: Coenagriidés. e: Ischnura senegalensis (Rambur); d'après Carfi, 1974. f: Ceriagrion suave Ris; d'après Ris, 1921. g: Enallgma subfurcatum Selys; d'après Ris, 1921. h: Pseudagrion hersteni (Gerstäcker); d'après Pinhey, 1951. i: Pseudagrion salisburyense Ris; j: Ps. natalense Ris; d'après Ris, 1921. k-1: Lestidés. 6: Lestes plagiatus Burmeister; d'après Ris, 1921. l: Lestes uncifer Karsch; d'après Carfi, 1974. m: Caloptérygidés: Phaon iridipennis (Burm.); n: Chlorocyphidés: Chlorocypha caligala Longfield; d'après Pinhey, 1951. 0-p: Cordulidés. o: Macromia sophia Selys; d'après Pinhey, 1974. p: Macromia nigeriensis Gambles; d'après Gambles, 1971.

L'APPAREIL GÉNITAL

Les Odonates se distinguent en ce que le mâle possède un appareil génital « secondaire », à fonction copulatrice et inséminatrice dont la structure est totalement différente des structures génitales des autres Insectes.

Les orifices génitaux s'ouvrent sur le 9e segment chez les mâles et à la jonction des segments 8 et 9 chez les femelles. Chez le mâle, le pore génital est protégé par une paire de plaques sclérifiées — ou gonapophyses — de taille réduite et homologues des valves de l'ovipositeur femelle. Chez la femelle, lorsque l'ovipositeur est complètement développé, il comporte trois paires de pièces allongées et arquées destinées à l'insertion des œufs dans des substrats solides, végétaux et éventuellement sédiments. Il ne subsiste chez certaines familles que des vestiges d'organe de ponte : paires de valvules ou simple écaille hémicirculaire ou bifide. Les groupes dépourvus d'organes perforants déposent leurs œufs à la surface de l'eau (fig. 4).

Chez le mâle, la structure péniale typique des Insectes fait défaut. Les genitalia secondaires forment un ensemble complexe et variable, utilisé à la fois pour le stockage des spermatophores, la rétention de la femelle et l'insémination. Ils sont insérés sur le deuxième sternite autour d'une fosse génitale et comportent : un pénis triarticulé dont le segment terminal porte des expansions ou processus de formes complexes et variables (fig. 5), une lame antérieure et deux paires de crochets latéraux ou hamuli, diversement développés selon les familles ; seuls les hamuli postérieurs sont présents chez tous les Odonates ; chez les Libellulidae, ils offrent une très grande variabilité de formes de valeur systématique (fig. 6).

Enfin, des formations annexes ont valeur de caractère sexuel secondaire chez les mâles d'Aeshnidés et de Corduliidés; il s'agit des auricules, excroissances latérales placées sur le deuxième segment abdominal et dont la forme est supposée rappeler celle d'une oreille.

LES APPENDICES PÉRIANAUX

On distingue là aussi des différences entre les pièces du mâle et celles de la femelle. Les femelles ne portent qu'une paire d'appendices supraanaux. Les mâles de Zygoptères portent deux paires d'appendices supraanaux (cercoïdes) et deux paires d'appendices infraanaux (cerques); ils sont courts et massifs chez les Coenagriidae et Platycnemidae, nettement plus allongés chez les Lestidae, Calopterygidae et Chlorocyphidae (fig. 7).

Les mâles d'Anisoptères portent à leur extrémité abdominale une paire d'appendices supérieurs (homologue des cercoïdes) et une lame impaire inférieure (11e segment) (fig. 7 a, b, c, d).

Ces pièces servent à la préhension et à la rétention des femelles lors de l'accouplement (v. § reproduction). L'utilisation des pièces périanales des mâles pour une reconnaissance systématique se base là encore sur la variabilité de leurs formes (sauf chez les *Libellulidae*).

En conclusion, le systématicien s'appuie d'abord sur un examen de l'organisation alaire, relativement stable et pour l'essentiel indépendante du sexe. Cette première étape le conduit au niveau de la famille et dans les

455

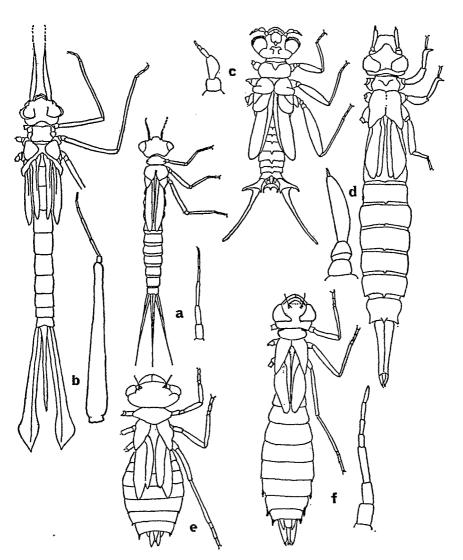


Fig. 8. — Formes larvaires. a : Coenagriidés : Pseudagrion salisburyense Ris, d'après Chutter, 1961; b : Caloptérygidés : Phaon iridipennis (Burm.), d'après Cammaerts, 1967; c : Amphiptérygidés : Pentaphlebia stahli Förster, d'après Fraser, 1956 a ; d : Gomphidés : Phyllogomphus montanus Fraser, d'après Pinhey, 1957 c ; e : Libellulidé f : Aeshnidés : Anax imperator Lesch.

cas favorables jusqu'au genre. Toutefois, bien que faible, la variabilité de la nervation alaire rend délicate toute détermination fondée sur de tels critères à l'intérieur de groupes et genres affines, en particulier chez les Libellulidae (v. § systématique). Pour parvenir à l'espèce, il est nécessaire d'y associer d'autres particularités anatomiques stables, mais variables d'une famille à l'autre : pièces génitales et périanales des mâles, écaille vulvaire ou ovipositeur des femelles, pigmentation de la face, par exemple. Les caractéristiques de la pigmentation abdominale ou thoracique doivent être employées avec prudence à cause de la variabilité chromatique interindividuelle ou géographique (mélanisme), qui affecte les Odonates et qui peut être associée à une nette hétérochromie sexuelle.

2 Morphologie larvaire

Le plan d'organisation du corps des larves est le même que chez l'adulte et s'en rapproche d'autant plus que la larve est plus avancée dans son développement. Il ne sera traité ici que des larves au dernier stade (ou larves-nymphes) (fig. 8).

Les yeux forment des protubérances latérales non jointives; le vertex est bien développé et souvent bilobé. Les antennes proches des yeux sont plus longues et souvent plus massives que chez l'adulte; elles comportent en général 7 articles: des exceptions concernent les Gomphidae à 4 articles antennaires. La tête est prognathe, les mandibules et maxilles similaires à ceux de l'adulte, étant dirigés horizontalement vers l'avant au-dessous du labre; ces pièces sont recouvertes ventralement par le masque labial dont la caractéristique est de comporter deux éléments articulés repliés l'un sur l'autre au repos et désignés comme mentum (apical) et submentum (basal). Le mentum se prolonge par deux palpes mobiles insérés latéralement et garnis d'un crochet également mobile. Déployé, le masque dépasse largement le bord antérieur de la tête et permet les prises à distance. En se déployant, le masque réalise un mouvement très analogue à celui du bras humain, les crochets et les palpes assurant une fonction analogue à celle des doigts (fig. 10).

La tête et le prothorax sont mobiles et permettent à la larve de s'orienter en direction des proies. Les propleures portent chez les *Aeshnidae* une paire de processus supracoxaux utilisables comme caractère systématique.

La fusion méso-métathoracique est réalisée également chez la larve, mais les ptérothèques — ou fourreaux alaires — sont allongées suivant l'axe du corps, les ptérothèques internes correspondant à l'aile postérieure de l'adulte à l'inverse des nymphes d'autres Insectes. En fin de développement, la nervation alaire «imaginale» devient visible à travers la cuticule des ptérothèques et peut donc être analysée comme chez l'adulte.

Les pattes sont dans l'ensemble plus courtes et plus robustes que celles de l'adulte et, si elles sont garnies de soies, elles sont dépourvues des robustes épines propres à l'adulte. La longueur relative et la forme des pattes signalent des différences d'habitat : les pattes des fouisseurs vrais (Gomphidae) sont plus courtes et plus massives que celles des grimpeurs, les fémurs et tibias portent en outre de fortes carènes longitudinales, les fémurs anté-

odonates 457

rieurs et moyens sont courts, puissants et recourbés, les extrémités antérieures des tibias prothoraciques sont aplaties et recourbées. Les larves rupicoles des zones de rapides, appartenant au genre Zygonyx (Libellulidae), présentent un aplatissement de l'ensemble des pattes analogue à celui d'Éphémères rhéophiles. Parmi les Anisoptères marcheurs, ce sont les Corduliidae qui portent les pattes les plus longues; leur taille et leur finesse confèrent aux larves de cette famille une allure aranoïde.

Le développement progressif de l'appareil génital rend impossible l'établissement du sexe des larves jeunes. Si l'ébauche de l'ovipositeur des espèces à ponte endophytique devient visible à partir de la seconde moitié du cycle, les larves & des espèces à ponte libre ne portent aucune formation externe caractéristique. Les gonapophyses des & ne sont nettement repérables que vers le troisième tiers du cycle et les genitalia secondaires, en général à partir de l'avant-dernier stade.

La survivance de stigmates clos sur la surface ventrale de l'abdomen des larves donne à penser que les Odonates ont pu avoir des ancêtres terrestres ; les larves des Odonates actuels en devenant aquatiques ont développé des formations spécialisées qui augmentent les surfaces de contact avec l'eau et favorisent la diffusion gazeuse.

CAS DES ZYGOPTÈRES

Les larves de Zygoptères d'Afrique que nous connaissons sont toutes de forme allongée et se différencient des Anisoptères par une largeur de la tête toujours supérieure à celle du thorax et de l'abdomen et aussi par une longueur d'antennes au moins égale à celle de la tête.

L'abdomen à peu près cylindrique, ne porte aucune expansion latérale ou dorsale. Il se termine par des expansions soit lamellaires, soit triquétrales ou plus rarement sacculiformes; au nombre de trois, le plus souvent, parfois deux; celles-ci fonctionnent à la fois comme appendices natatoires et comme branchies externes (fig. 9).

Chez les Zygoptères, la fonction respiratoire est assurée en commun par les branchies rectales et les appendices externes. Ceux-ci se détachent facilement de leur base, ils ne sont pas indispensables à la survie des larves dans des conditions d'oxygénation suffisantes, mais leur disparition en conditions de basse teneur en oxygène augmente le stress respiratoire et peut être indirectement une cause de mortalité. On a évoqué à propos de quelques espèces la possibilité de diffusion gazeuse transcuticulaire, globale, au niveau de la surface entière du corps ou encore à travers les ptérothèques très vascularisées en fin de cycle larvaire.

L'appendice médian, supraanal, se résorbe chez l'adulte et ne produit qu'un sclérite peu visible ; les appendices latéroventraux correspondent aux cerques des mâles, mais se réduisent à des plaques sclérifiées chez les femelles.

Les branchies externes sont traversées par un ou deux rameaux trachéens axiaux d'où partent des rameaux secondaires diversement répartis (fig. 9).

La structure des lamelles branchiales des *Coenagriidae* paraît répondre avec la meilleure efficacité aux deux fonctions assumées par ces organes; elles sont divisées en deux parties : une partie basale rendue rigide par un alignement serré de soies courtes et raides le long de l'un ou des deux bords

des lamelles, et une partie apicale, plus souple, bordée seulement de fines soies (fig. 9 c, d, e). L'analogie avec certains types de nageoires est inconestable. Par ailleurs, la souplesse de la partie apicale permet son établement à l'interface eau-air lorsque de mauvaises conditions d'oxygénation obligent les larves à venir respirer à la surface de l'eau.

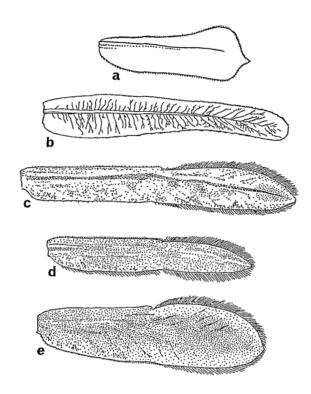


Fig. 9. — Exemples de lamelles branchiales de Zygoptères. a : Caloptérygidés : Phaon iridipennis (Burm.), d'après Cammaerts, 1967; b : Lestidés : Lestesplagiatus (Burm.), d'après Cammaerts, 1966; c-e : Coenagriidés; g. Pseudagrion; c : Ps. natalense Lis; d : Ps. kersteni (Gerst.); e : Ps. pseudomassaicum Pinhey, d'après Chutter, 1961

Le masque des Zygoptères est toujours plat et garni de soies à la fois sur le mentum et les palpes, mais il prend des formes variées : on trouve tous les intermédiaires entre la forme trapézoïdale allongée de type Coenagriidé et la forme en spatule des Caloptérygidés (fig. 10).

CAS DES ANISOPTÈRES

L'abdomen des larves d'Anisoptères est de forme variable, lenticulaire chez les Aeshnidés, parfois étalé et déprimé chez les Gomphidés, plus ovoïde

et de section triquétrale chez les Corduliidés et les Libellulidés. L'habitat fouisseur est associé chez quelques Gomphidés à un allongement des derniers segments abdominaux (*Lestinogomphys*, p. ex.) (fig. 8 d); cette particularité n'a pas de correspondance chez l'adulte.

Les derniers segments abdominaux portent des épines latérales en nombre variable comprises au maximum entre le 6° et le 9° segment. Les larves de Libellulidés, Corduliidés et Gomphidés portent aussi des crochets, épines

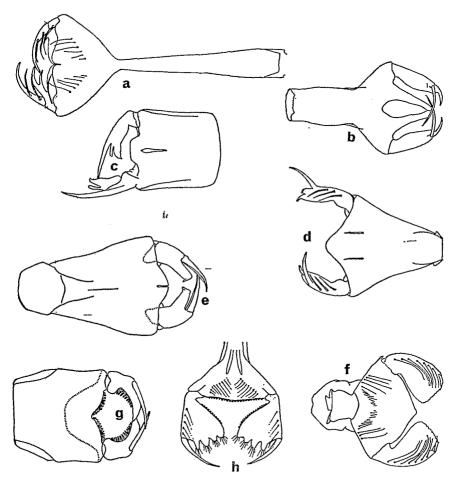


Fig. 10. — Morphologie du mentum, partie terminale du masque. a : Lestidés : Lestes plagiatus Burm., d'après Cammaerts, 1966; b : Caloptérygidés : Phaon iridipennis (Burm.), d'après Cammaerts, 1966; c : Amphipterygidés : Pentaphlebia stahli Förster, d'après Fraser, 1956; d : Coenagriidés : Pseudagrion salisburyense Ris, d'après Chutter, 1961; e : Aeshnidés : Hemianax ephippiger Burm., d'après de Marmels, 1975; f : Libellulidés : Orthetrum chrysostigma (Burm.), d'après Cammaerts, 1975; g : Gomphidés : Phyllogomphus aethiops Selys, d'après Fraser, 1956 a; h : Corduliidés : Neophya rutherfordi Selys, d'après Fraser, 1956 a.

et bourrelets médiodorsaux ; la signification taxinomique de ces deux types d'expansions tient à leur taille, leur nombre et leur forme.

L'extrémité abdominale est garnie de courts appendices chitinisés qui, réunis, forment une sorte de pyramide (fig. 8 e, f), constituée d'une pièce impaire supranale, de deux petites pièces dorsolatérales et de deux pièces latéroventrales. Cet ensemble entoure l'orifice anal et ses éléments s'écartent pour permettre le passage de l'eau lorsque la larve respire ou se déplace rapidement. Chez les Anisoptères, la respiration est essentiellement rectale. Sur les parois internes du rectum se sont développées des foliations richement vascularisées autour desquelles l'eau est fréquemment renouvelée par des mouvements abdominaux réguliers.

Enfin, la caractéristique principale de la morphologie des larves d'Anisoptères tient à la forme du masque. Le masque plat des Aeshnidés et Gomphidés (fig. 10 e, g) avec des palpes munis de forts crochets mobiles mais dépourvu de soies sur la partie supérieure du mentum répond davantage à la capture et à la rétention des proies de taille moyenne ou grande, éventuellement vigoureuses, tandis que le masque concave — en forme de cuillère — des Libellulidés et Corduliidés (fig. 10 f, h) avec des palpes également concaves paraît plus approprié pour la capture de proies peu vigoureuses ou de petite taille. Dans ce dernier cas, le mentum et les palpes portent des soies dont le nombre et la répartition ont une valeur taxinomique.

La détermination des larves apparaît ainsi bien plus délicate que celle des adultes; le nombre de pièces anatomiques utilisables est réduit : ce sont le masque et ses annexes en premier lieu et selon les cas : les épines latérales, les crochets et tubercules médiodorsaux, l'appareil mandibulaire, les branchies externes, les antennes, toutes pièces de formes simples et dont les différences d'une espèce à l'autre sont souvent difficiles à apprécier.

Il en résulte que les larves sont moins étudiées que les adultes : la majorité des larves des Odonates d'Afrique n'est pas connue. Par ailleurs, pour des raisons évidentes, les descriptions qui en sont faites ne s'appliquent très souvent qu'au dernier stade (larve-nymphe). Il s'avère donc nécessaire dans la plupart des cas d'élever les larves jusqu'au stade adulte.

Mode de récolte et de conservation

La capture des adultes s'effectue à l'aide d'un filet à papillons de couleur sombre ; les Libellules ne répondent pas aux pièges attractifs utilisés pour d'autres Insectes. Quelques espèces crépusculaires sont toutefois susceptibles d'être attirées par des pièges lumineux.

En vue d'une conservation optimale, il n'est pas toujours souhaitable de les tuer immédiatement (cyanure, éther acétique ou, à la rigueur, insecticide ordinaire). Il est préférable de les placer isolément dans des enveloppes en papier ou en cellophane et de ne les traiter pour conservation qu'au retour au laboratoire.

Anisoptères et Zygoptères aux colorations métalliques ne nécessitent

aucune préparation particulière autre que le séchage. Toutes les autres Libellules voient leurs couleurs s'altérer ou disparaître après la mort par libération des graisses et putréfaction du tube digestif et des organes génitaux. Un séchage rapide limite l'altération des couleurs. Le procédé le plus courant pour éviter le brunissement consiste à dégraisser les Libellules dans de l'acétone pendant au moins 24 heures. Cette technique a pour autre avantage d'accélérer le séchage des animaux.

Il peut être envisagé également d'extraire le tube digestif et les organes génitaux en prenant soin de préserver toutes les pièces anatomiques externes utiles pour l'identification. Cette opération est suivie d'une immersion rapide d'environ un quart d'heure dans de l'acétone. Il est nécessaire ensuite de restituer sa forme à l'animal en remplissant la cavité abdominale par une tige rigide (Graminée, par exemple) entourée d'un tissu fin se rapprochant au plus près de la couleur originelle de l'animal.

Les échantillons ainsi préparés peuvent être stockés de deux manières : soit en boîtes de collection après séchage sur étaloir comme les Papillons ou plus simplement et plus économiquement dans des enveloppes, transparentes de préférence. Le dégraissage à l'acétone durcissant les tissus, il peut être nécessaire de ramollir les articulations alaires avec une goutte d'alcool éthylique. Chaque individu doit être accompagné des indications de date et de lieu de capture. Il peut être utile d'y ajouter le type de formation ou de milieu dans lequel l'animal aura été capturé.

Enfin, il est indispensable de préserver les collections en les stockant dans des récipients clos dans lesquels on prendra soin de mettre un insecticide et de l'y renouveler (paradichlorobenzène, polyoxyméthylène).

Le conditionnement à sec des adultes matures n'entraîne aucune modification des pièces intéressant le systématicien. Par contre, les immatures, aux tissus encore fragiles peuvent être fortement déformés lors du séchage; il peut donc être bénéfique de les conserver humides, dans de l'alcool à 70° ou de l'eau formolée, par exemple.

Les procédés de capture des larves sont ceux utilisés couramment en hydrobiologie.

L'instrument le plus simple étant le troubleau garni d'une poche en tissu de jute; pratique pour la collecte des larves réfugiées dans les herbiers, le troubleau est inadapté pour la capture des fouisseurs et pour les études quantitatives en général. Il faut alors avoir recours aux moyens techniques des écologistes (handgrab, benne, drague...). Le tri des animaux s'effectue par extraction manuelle à la pince, sous binoculaire éventuellement pour repérer les larves jeunes ou par tamisage (maille de 50 à 80/100 de mm selon les cas) ou encore par flottaison (solution de sucre à saturation, par exemple).

La conservation des échantillons ne pose pas de difficultés et se fait au mieux dans de l'alcool à 70° ou à la rigueur dans de l'eau formolée à 4 %.

Seuls ont été réussis jusqu'ici des élevages d'adultes de Zygoptères, mais dans des installations vastes et coûteuses alors que l'élevage des larves est réalisable par des moyens simples et peu onéreux (cf. P. A. ROBERT, 1958).

La manière la plus rentable d'obtenir des œufs d'espèces à ponte libre (cf. § reproduction) consiste à capturer des femelles accouplées ou en cours

de ponte et à provoquer la libération des œufs en mettant l'extrémité abdominale de la femelle en contact avec l'eau d'un récipient. La ponte des femelles à ponte endophytique est plus difficile à provoquer et il est plus avantageux de recueillir les œufs en place dans le végétal; ceux-ci sont aisément repérables par les cicatrices que provoque leur insertion sous les écorces.

Les œufs libres libérés par paquets successifs tendent à s'agglutiner en une masse compacte; il est nécessaire de répartir régulièrement les œufs en agitant l'eau du récipient par exemple. L'incubation des œufs protégés par les tissus végétaux se fait au mieux dans le végétal conservé vivant.

Il est nécessaire d'offrir un support aux larves marcheuses et grimpeuses (végétaux ou grille de plastique) et un substrat (sable ou limon lavés) aux larves fouisseuses. Une bonne aération de l'eau est toujours recommandée : la solution la plus simple consistant à utiliser des récipients à large ouverture avec une hauteur d'eau ne dépassant pas 10 cm. Le maintien d'une circulation d'eau est indispensable aux larves rhéophiles, plus fragiles en général.

La meilleure rentabilité d'un élevage, à divers points de vue, est obtenue par l'élevage individuel, au moins en fin de cycle. Dans un contexte nécessairement restreint, les larves d'Odonates (sauf les fouisseurs vrais) ont tendance à se dévorer entre elles et d'autant plus intensément qu'elles sont plus avancées dans leur développement.

La nourriture des jeunes larves est constituée de proies de petite taille (Ciliés, éléments du zooplancton, larves de Diptères nouvellement écloses...). A mesure que les larves grandissent, la taille des proies consommables augmente aussi. Les larves de Diptères — Chironomes principalement — constituent la nourriture la plus appropriée.

Enfin, il faut prévoir pour les larves au dernier stade, l'installation d'un support émergé, vertical, dépassant largement de la surface de l'eau (20-30 cm) ou plan incliné pour certaines espèces (Gomphidés en particulier), qui permette à la larve émergente de s'ancrer et de s'extraire de son exuvie lors de la métamorphose.

En tout cas, l'exuvie constitue un document précieux qu'il y a lieu de répertorier au même titre que l'adulte et de l'y associer dans les collections.

SYSTÉMATIQUE

Le système de clefs utilisé dans ce paragraphe est, pour l'essentiel, emprunté à Pinhey (1951 et 1962). Il permet d'atteindre au maximum le niveau de la sous-famille; on pourra se reporter aux multiples travaux de Pinhey si l'on désire dépasser ce stade d'investigation chez les adultes. Pour les larves, on pourra se reporter avec profit aux travaux de Barnard, Cammaerts, Chutter, Corbet (P. S.), Corbet (S.), Fraser, Gambles, Legrand, Pinhey (cf. bibliographie).

Clef des ordres et des superfamilles

1 Systématique des adultes

1.	Ailes antérieure et postérieure toujours de même forme. Yeux petits et écartés.	
	Cellule discoïdale (q) quadrangulaire généralement libre (fig. 2 a, 2 b, 3 a, b, c)	
	ss. O. Zygoptera	2
	Ailes de formes différentes : aile postérieure élargie dans le champ anal. Yeux	
	globuleux de grande taille. Cellule discoïdale triangulaire (t) (fig. 2 c et 3 d à	
	3 g) ss. O. Anisoptera	4
2.	Toujours au moins 5 anténodales (an). Nodus (n) à une distance de la base de	
	l'aile au moins égale aux 2/5 de la longueur de l'aile. Arculus (arc) plus près de la	
	base que du nodus super F. Agrioidea	5
	Le plus souvent 2 anténodales, toujours moins de 5. Nodus près de la base de l'aile,	
	au plus au tiers de la longueur de l'aile. Arculus à mi-distance, au plus entre la	
	base de l'aile et le nodus	3
3.	Ptérostigma (pt) allongé, rectangulaire, de longueur au moins égale à 2 cellules	
	(fig. 2 b et 3 a). Appendices terminaux des 3 en forme de pinces (fig. 7 k et 71)	
	super F. Lestinoidea	7
	Ptérostigma rhomboïdal ou trapézoïdal (quadrangulaire chez qq. Megapoda-	
	griidae), de longueur égale à 1 cellule. Appendices des 3 courts et obtus (sauf	
	Agriconemis) (fig. 2 a, 3 b, 7 e-j) super F. Coenagricidea	8
4.	Cellules discoïdales similaires sur les deux ailes. Anténodales décalées entre elles	
	dans les espaces costal et sous-costal (fig. 3 e, f, g) super F. Aeshnoidea	11
	Cellules discoïdales dissemblables. Anténodales alignées (fig. 3 d)	
	super F. Lihelluloidea	12

SUPERFAMILLE DES AGRIOIDEA

Deux types : soit de grande taille avec des ailes larges et un abdomen mince et allongé, soit de petite taille à ailes étroites et pétiolées avec un abdomen élargi et court. Ailes souvent colorées et couleurs « métalliques » sur le corps. Ptérostigma parfois absent.

Trois familles, mais 2 espèces dominantes: Phaon iridipennis Burmeister et Platycypha caligata Selys.

Clef de détermination des familles

5.	Grands Zygoptères à ailes non pétiolées, les postérieures les plus étendues.
	Cellule discoidale allongée avec nombreuses nervures. Ptérostigma réduit ou
	absent. Très nombreuses anténodales (fig. 3 c) Calopterygidae
	Tailles moyennes, ailes pétiolées. Cellule discoïdale libre ou avec au plus 2 nervures.
	Ptérostigma allongé, bien développé 6
6.	Nombreuses anténodales. Abdomen court et élargi. Cellule discoïdale en général
	avec une seule nervure
	Seulement 5 ou 6 anténodales. Cell. discoïdale libre Amphipterygidae

SUPERFAMILLE DES LESTINOIDEA

Ailes longuement pétiolées. 2 familles représentées en Afrique tropicale; un genre dominant : Lestes (Lestidae).

Clef de détermination des familles

7.	Cell. discoidale proche du bord postérieur de l'aile. Ptérostigma généralement
	quadratique long de 2 cellules au plus Perilestidae
	Cell. discoïdale éloignée du bord de l'aile postérieure. Ptérostigma de longueur
	au moins égale à 2 cellules (fig. 3 a) Lestidae

SUPERFAMILLE DES COENAGRIOTDEA

Ailes pétiolées et hyalines. Ptérostigma court en général. Cellule discoïdale toujours complète et libre. Anale parfois absente. Une famille dominante : les Coenagriidae, avec un genre bien représenté : Pseudagrion Selys.

les Coenagriidae, avec un genre bien représenté : Pseudagrion Selys.
8. Tiers apical de l'aile avec secteurs supplémentaires bien développés
- Aile sans secteurs supplémentaires, au plus quelques cellules supplémentaires subapicales 9
9. Anale (A) absente ou réduite à la longueur d'une cellule. Cubitale (Cu) normale
ou réduite
- Anale et cubitale bien développées 10
10. Cellule discoïdale rectangulaire (presque toujours). IR3 au tracé régulier sur
toute sa longueur
- Cell. discoïdale avec angle externe (distal) très aigu. Portion terminale de IR2
en zigzag (fig. 2 a et 3 b)
(+) Surtout représentés à Madagascar, les Megapodagriidae ont certaines affinités
avec les Lestidae (secteurs supplémentaires et appendices des & en forme de
pinces).

SUPERFAMILLE DES AESHNOIDEA ET LIBELLULOIDEA

Les Aeshnoidea rassemblent les plus grands Anisoptères (cf. Anax goliath Selys).

Aeshnoidea et Libelluloidea ont en commun de posséder un champ discoïdal (ou postdiscoïdal) bien délimité au-delà de la cellule discoïdale (t), entre M et Cu (fig. 2 c et 3 d à 3 g).

Clef de détermination des familles

15.	Largeur du front supérieure au tiers de la largeur de la tête. Plaque génitale de
	la Ç arrondie et garnie de fines épines
	♀ portant deux longues et fortes épines (fig. 4 e) Gynacanthinae
16.	Anténodes primaires présentes mais peu développées. Couleurs métalliques. Auricules présents (sauf <i>Hemicordulia</i>). Aile postérieure des 3 anguleuse (sauf <i>Hemicordulia</i>). Abdomen des 3 souvent élargi dans sa partie subterminale
_	Anténodales primaires absentes. Ailes arrondies à la base chez les deux sexes
17.	(fig. 3 d). Ni auricules, ni dilatations subterminales Libellulidae Triangle des ailes antérieure et postérieure avec bord antérieur anguleux Neophytinae
 18.	Triangle des 2 ailes avec bord antérieur rectiligne
	Boucle anale allongée comprenant plus de 25 cellules, avec nervure centrale
	Boucle anale plus ramassée comprenant moins de 20 cellules et une nervure centrale
	centrale
2	Custimations des lames
2	Systématique des larves
1.	Larves minces, allongées, tête nettement plus large que le corps. Extrémité abdominale pourvue de 3 (parfois 2) expansions terminales allongées (branchies
	externes), soit foliacées, triquétrales ou plus rarement sacculiformes. Masque
	toujours plat. Nage par ondulations du corps (fig. 8 a, b, c) Zygoptères 2 Larves de formes plus massives, parfois de grande taille (fig. 8 d, e, f). Extrémité
	abdominale pourvue d'une pyramide anale à 3 ou 5 éléments courts et spini-
	formes. Masque plat ou concave (forme de cuillère). Nage par expulsion du contenu rectal
2.	Deux branchies anales triquétrales (à trois faces)
-	Trois branchies anales de formes variables
3.	Premier article antennaire plus long que tous les autres réunis (fig. 8 b). Mentum
	spatuliforme avec large fenêtre losangique. Branchie médiane lamellaire, plus courte que les latérales, triquétrales (fig. 10 b)
	Second article antennaire élargi et piriforme (fig. 8 c), le plus long de tous les
	segments. Mentum quadrangulaire avec fente médiane allongée (fig. 10 c).
	Branchie médiane très courte en forme de trident (fig. 8 c) ; les latérales en forme
	de fleuret Amphipierygidae
	Premier article antennaire le plus court de tous les segments. Mentum quadran-
	gulaire ou trapézoïdal sans fenêtre ni fente médiane
4.	Incision médiane sur le bord antérieur du mentum (fig. 10 a). Branchies lamel-
	laires, le plus souvent arrondies à l'apex et sans scissure médiane (fig. 9 b). Rameaux trachéens secondaires peu ou pas ramifiés et insérés régulièrement
	(perpendiculaires ou obliques) sur le rameau axial (fig. 9 b). Soies présentes à la fois
	sur le palpe et sur le crochet mobile (fig. 10 a)
_	Absence d'incision médiane sur le bord du mentum. Branchies lamellaires ren-
	forcées sur une longueur variable par de courtes épines; en une seule ou deux
	parties distinctes. Rameaux trachéens secondaires, sinueux, insérés irréguliè-
	rement sur le rameau axial et irrégulièrement ramifiés. Soies présentes seulement sur le palpe labial et le mentum
=	
Ð.	Mentum avec une rangée de soies alignées transversalement ; lames branchiales

(°) clef incertaine pour la faune africaine.

	Mentum avec des soies (n = 2×4 ou 5) disposées en chevron ouvert vers l'avant. Branchies lamellaires et sans filament terminal
	Coenagriidae partim : g. Ischnura, Enallgma
	Mentum avec seulement 2 soies (fig. 10 d). Le plus souvent 3 soies sur le palpe
	Coenagriidae partim : g. Pseudagrion et Protoneuridae : g. Ellatoneura
6.	Antennes à 4 articles ; le troisième étant le plus long et renflé (fig. 8 d), le dernier
	réduit à un crochet ou une courte proéminence. Tarses pro- et mésothoraciques
	à 2 articles. Mentum plat, court (subquadratique) et sans incision médioantérieure
	(fig. 10) Gomphidae
_	Antennes à 7 (parfois 6) articles. Tous les tarses à 3 articles
7.	Mentum plat, allongé (trapézoïdal) avec incision médioantérieure (fig. 10 z)
• • •	Aeshnidae
	Mentum concave (forme de cuillère), avec palpes portant des ondulations ou
	crénelures plus ou moins marquées sur le bord distal 8
8.	Larges indentations sur le bord du palpe, garnies de soies nombreuses et bien
	développées (fig. 10 h). Pattes très longues Corduliidae
_	Ondulations peu marquées ou absentes sur le bord du palpe, avec un nombre
	réduit de soies (fig. 10 f). Pattes de taille moyenne Libellulidae

Données biogéographiques

Les commentaires qui suivent procèdent de la mise au point faite par Pinhey en 1962 et s'appuient par ailleurs sur les publications ultérieures parues jusqu'en 1975.

Le statut indécis de certaines espèces, l'imprécision fréquente relative aux zones d'implantation, l'absence de données sur la répartition des formes larvaires et de données quantitatives ou même semiquantitatives en général, la très inégale prospection selon les régions, son caractère parfois fortuit et local interdisent de passer au stade des généralisations; les données disponibles constituent toutefois un substrat pour apprécier l'importance relative des faunes dans les différentes zones biogéographiques.

Le cadre de discussion envisagé ici est celui défini par Pinhey (1962, p. 21). Il englobe 4 aires biogéographiques : la zone «méditerranéenne» dans sa partie africaine, la zone «guinéenne» à l'Ouest, l'«éthiopienne» à l'Est et la zone «est-africaine» située autour du Lac Victoria et circonscrite au triangle Ouganda, Kénya, Tanzanie.

455 espèces connues appartiennent à des degrés divers à cette grande région nord-tropicale, sur un total d'environ 700 espèces pour l'ensemble de l'Afrique. Il s'agit d'une faune mixte constituée toutefois en majorité (277 esp.) d'éléments « caractéristiques » de cette région et pour le reste (178 esp.) d'éléments à plus large répartition.

Parmi les 277 espèces de la première catégorie dont le statut géographique est assez bien défini, l'on compte 169 espèces « guinéennes », 17 « éthiopiennes » et 30 « estafricaines »; 7 sont typiques du sous-ensemble « guinéo-éthiopien », 44 s'étendent sur le sous-ensemble « guinéo-est-africain » et 7 sont réparties sur les 3 zones.

Deux zones d'endémisme (présumé) sont à signaler : la zone congolaise (sensu lato) avec 45 espèces typiques (sa grande richesse procède pour une part de cet endémisme) et la zone ougandaise, avec 14 espèces sur les 30

qui constituent la faune typiquement « estafricaine », limitées à une aire étroite comprenant le Nord-Est du Zaïre, la plus grande partie de l'Ouganda et le Nord-Ouest du Kénya.

Le reste de la faune (178 esp.) a une répartition plus large. 152 espèces s'étendent en direction du Sud et du Sud-Est dont environ la moitié (77) débordent au Sud du domaine tropical vers des régions d'affinités climatiques plus méditerranéennes; enfin, 25 espèces s'étendent vers le Nord et le Nord-Est surtout, dans le domaine méditerranéen, qu'elles en soient ou non originaires; 7 d'entre elles restent limitées à la zone tropicale ou intertropicale, mais 18 ont une aire de répartition qui déborde de ces limites vers le Sud.

Enfin, 35 espèces diversement réparties sont également représentées à Madagascar.

L'aire biogéographique considérée dans cet ouvrage et basée sur les réseaux fluviaux de la zone tropicale Nord, traverse les 4 zones biogéographiques citées ci-avant sans en recouvrir aucune complètement. Tenter d'établir une spécificité biogéographique de la faune des Odonates par référence à ce nouveau cadre conduit à prendre d'abord en considération les éliminations que son découpage implique et à s'interroger sur leur signification.

Les imbrications de faunes sont actuellement difficiles à démêler par rapport à un schéma de répartition plus étendu et considéré par Pinhey lui-même comme révisable.

La mise à l'écart de la forêt guinéo-congolaise, de la Somalie et de la partie Sud-Est de la zone « est-africaine », ramène le nombre d'espèces à 320. L'élimination de 70 espèces sur 135 au total, semble avoir une justification d'ordre écologique ou biogéographique; en effet, 9 espèces « guinéennes » ont une aire disjointe, ajustée jusqu'à plus ample informé sur la répartition de la forêt; 45 peuvent sans doute être rattachées à un ensemble faunistique plus spécifiquement congolais (endémisme?). Enfin, les 16 espèces strictement kényotanzaniennes de la zone « est-africaine » représentent probablement une autre entité qui peut s'exclure par rapport aux espèces strictement ougandaises.

Il n'en demeure pas moins qu'au sein de l'aire envisagée dans cet ouvrage, la faune odonatologique reste composite, dominée par la composante « guinéenne », à l'intérieur de laquelle les éléments les plus caractéristiques paraissent être les Calopterygidae du genre Sapho, les Platycnemidae (aucune élimination dans les deux familles), le genre Chlorocypha (Chlorocyphidae) et les 2 Amphipterygidae du genre Pentaphlebia des Hauts Plateaux de la bordure nigério-camerounaise. Enfin, elle inclut à l'Est des éléments typiquement éthiopiens et l'entité ougandaise, tandis que la composante nordorientale a pour une part des origines et des affinités extra-africaines.

On rappellera pour terminer quelques éléments complémentaires de caractérisation de la faune des Odonates d'Afrique.

Les Cordelugasteridae présents aussi bien en Amérique qu'en Europe et en Asie sont absents de l'Afrique tropicale et méridionale. Les Protoneuridae ont une extension limitée en Afrique alors qu'ils sont largement répandus en Asie. Les Calopterygidae, comme ceux d'Amérique et d'Asie sont surtout tropicaux et débordent en très faible nombre de la zone subtropicale; il en est

468

de même des Chlorocyphidae qui, eux, par contre sont absents de Madagascar. Chez les Coenagriidae, le genre dominant Pseudagrion est également présent en Asie. Les Libellulidae, avec 42 genres et 140 espèces environ constituent la famille la plus richement représentée en Afrique. Les Amphipterygidae (2 espèces) seraient l'unique relique d'un groupe répandu sur le bloc continental primitif, alors que ce même groupe a pu se développer ultérieurement sur le continent américain.

Biologie et écologie

Il est actuellement impossible de tracer les grands traits spécifiques de la biologie des Odonates tropicaux à la fois avec quelque précision et suivant une échelle suffisamment large. L'essentiel des travaux de synthèse qui leur ont été consacrés porte sur la systématique et la faunistique des adultes (Pinhey et Fraser). Les travaux consacrés aux larves sont très peu nombreux et aucune publication d'envergure ne leur a été consacrée depuis la première mise au point de Barnard (1937).

DÉVELOPPEMENT ET CYCLES

Bien que le déroulement des cycles de l'immense majorité des espèces africaines soit dans l'ensemble inconnu, certaines spécificités propres aux espèces tropicales apparaissent à travers quelques cas en opposition avec les schémas classiques tirés des travaux nord-américains ou européens.

L'embryogenèse (cf. Ando, 1962) peut s'achever en une dizaine de jours (cas le plus probable en zone tropicale) ou se prolonger plusieurs mois (climat tempéré). Elle aboutit à la formation d'une prolarve (stade 1) de morphologie rudimentaire. Après quelques minutes, la prolarve s'extrait de son enveloppe et donne naissance à une larve libre (stade 2) dont l'organisation et la segmentation sont incomplètes. Ce n'est qu'après un nombre de mues allant de 9 à 16 selon les espèces, de 12 en moyenne (Acanthagyna, Palpopleura, Sympetrum) que la larve atteint le stade adulte et passe au milieu aérien après avoir subi des transformations progressives (apparition des fourreaux alaires, des gonapophyses mâles, de l'ovipositeur...) qui s'accélèrent à la fin du dernier stade où apparaissent les structures proprement imaginales (accroissement du volume des tissus alaires, rétraction du labium, réorganisation des muscles...).

La base de la définition des stades est de type biométrique (longueur totale, largeur de la tête, longueur-largeur du masque, longueur des tarses...), les dimensions des larves s'accroissant notablement et brusquement après chaque mue; seuls en effet les stades ultimes peuvent être déterminés par des critères anatomiques simples : recouvrement des 4 premiers segments abdominaux par les ptérothèques chez les Zygoptères et Aeshnoidea, des 6 premiers segments chez les Libelluloidea et de 4 et 2 segments aux deux stades précédents.

Les quelques données disponibles relatives à la durée globale de la phase larvaire ne permettent pas de citer des valeurs moyennes significatives. En milieu temporaire, il est possible toutefois, d'envisager des durées de vie

larvaire de l'ordre de 2 à 4 mois. Ainsi, Weir (1974) cite des durées moyennes de phase larvaire d'Anisoptères, de 36 jours (Pantala hymenae), 53 j. (Palpopleura lucia), 55 j. (Pantala flavescens), 70 j. (Anax tristis [goliath]) et 100 j. (Hemianax ephippiger). En milieu stable (stagnant et courant), dans des contextes nutritionnels moins riches, il est très vraisemblable que la phase larvaire se prolonge; c'est ainsi que les larves des Gomphidae les plus rhéophiles du Chari (Tchad) vivent plus d'une année avant de se métamorphoser.

Chez les Zygoptères, à titre d'exemple, la larve de Pseudagrion salisburyense vit environ 4 mois. Les Lestidae bien représentés dans les milieux temporaires paraissent être les mieux adaptés à l'astatisme, bien que le record de vitesse de développement en zone tropicale appartienne à un Coenagriidae d'Amérique Centrale : 23 jours chez Leptobasis vacillans (PAULSON, 1973).

Le passage de la vie aquatique à la vie aérienne peut se faire sans transition (20 minutes entre la première sortie de l'eau et l'envol chez Paragomphus hageni du Chari) ou comporter des manœuvres préparatoires étendues sur plusieurs jours (Aeshnidae) qui soulignent l'acquisition progressive d'un mode de respiration aérien. Les multiples modalités de la métamorphose ont été largement décrites dans la littérature à laquelle on pourra se reporter (cf. Robert [1958] et Corbet [1962]).

Les données relatives à la durée de vie des Odonates adultes d'Afrique font état de deux types de développement.

Le premier s'inscrit directement dans un schéma classique impliquant une vie adulte beaucoup plus courte que la phase larvaire : d'une cinquantaine de jours par exemple chez Nesciothemis nigeriensis et Brachythemis leucosticta au Nigeria (Parr et Parr, 1974), avec une phase de maturation sexuelle de l'ordre de 10 à 15 jours.

Le second implique une inversion de la durée relative des 2 phases; la possibilité d'une prolongation très accentuée de la période de maturation sexuelle paraît être en effet une caractéristique de quelques espèces tropicales.

Lestes virgatus et Gynacantha vesiculata se reproduisent dans des mares temporaires du Nord-Nigeria, en eau de juillet à octobre (cf. GAMBLES, 1960). Lestes virgatus conserve sa pigmentation juvénile jusqu'en décembre, disparaît de la savane pour reparaître en mai et commencer à se reproduire. GAMBLES estime que cette espèce passe la saison sèche en forêt et y subit une forme d'estivation marquée par la suspension de la maturation des gonades. La maturation de Gynacantha vesiculata est plus rapide et cette espèce demeure active pendant toute la saison sèche. La durée de la phase adulte serait dans ces deux cas de l'ordre de 9 mois.

Confirmées par Corbet (1962) ces observations rejoignent celles de Paulson (1973) effectuées dans un contexte similaire sur le continent américain (Costa Rica, 10° N). Les adultes de plusieurs espèces qui passent la saison sèche en forêt à l'état immature réapparaissent brusquement au début de la saison des pluies autour des plans d'eau et subissent alors une accélération de leur maturation sexuelle.

Cette situation s'inscrit dans un cycle plus général où le maximum d'abondance et de diversité des adultes actifs coïncide assez bien avec la saison des pluies.

Cet ajustement apparaît plus nettement en zone aride. Ainsi, Happold (1968) observe dans la région de Khartoum où la saison des pluies s'étend entre juillet et septembre, un maximum des *Pseudagrion torridum* en septembre, de *Brachythemis leucosticta* et *Trithemis annulata* en septembre-octobre, de *Diplacodes lefeubvrei* et *Pantala flavescens* d'août à octobre.

Pantala flavescens est une espèce cosmopolite, migratrice « obligée » comparable aux criquets selon Corbet (1962) mais chez qui on n'a cependant pas décelé de sensibilité thermohygrique particulière. A Khartoum, elle fait une apparition brusque et massive (banc migratoire de plusieurs kilomètres de long). Quelles que soient les conditions locales, cette espèce disparaît dès l'émergence pour réapparaître massivement à des temps décalés en divers points de la zone intertropicale. Ainsi, au Soudan, son arrivée en juillet coïncide avec la remontée maximale du front de la zone nord de convergence intertropicale, son arrivée en Tanzanie en décembre puis au Mozambique en janvier coïncide avec le déplacement maximal vers le sud du front de la zone de convergence. Les déplacements de Pantala flavescens et ceux de Tramea (Trapezostigma) basilaris s'ajustent aux allers et retours des masses d'air humide qui circulent de part et d'autre de l'équateur (deux passages annuels en Ouganda: mars-avril et septembre-octobre, par exemple).

Une synchronisation du cycle vital aussi précise que celles qui viennent d'être évoquées ne s'applique probablement pas à la majorité des Odonates d'Afrique tropicale. En effet, de nombreuses espèces sont signalées comme actives toute l'année. Une telle continuité dans le renouvellement tient évidemment à la stabilité et à la permanence de milieux d'accueil pour les larves. Le taux de renouvellement, quant à lui, dépend de la vitesse de développement des espèces en cause et plus concrètement de la possibilité de produire plus d'une génération par an; l'univoltisme restant la particularité des espèces estivantes et probablement de la majorité des Gomphidae (taux de métabolisme faible).

HABITAT

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de classer les Odonates d'Afrique tropicale en fonction de leur habitat surtout si l'on souhaite intégrer en un ensemble cohérent les trois phases marquantes de leur cycle : larvaire, préreproductrice et reproductrice.

En effet, un nombre important d'Odonates — Anisoptères surtout — effectuent des allers et retours entre le milieu aquatique et l'environnement terrestre plus ou moins proche; outre les migrateurs et les estivants, nombre d'entre eux s'écartent de l'eau pendant la phase de maturation sexuelle et n'y reviennent que pour s'y reproduire. Ils sont donc susceptibles d'être retenus par des microbiotopes — ou micropaysages — largement distants les uns des autres et dont la structure commune peut être davantage déterminée par l'existence du milieu aquatique lui-même que par la formation locale (forêts-galeries le long des fleuves en zones de savanes par exemple). C'est ainsi que bon nombre d'espèces communes présentes dans la zone soudanienne se retrouvent également en zone forestière. Il est vrai également que d'autres espèces communes apparemment non spécialisées, sont présentes dans des formations et milieux divers.

Dans leur majorité, les Odonates se caractérisent par leur héliophilie. Ils se rattachent, qu'ils soient ou non sédentaires à la zone littorale des milieux aquatiques; tous sont fortement inféodés plus ou moins durablement à leurs abords immédiats ou aux paysages de transition (herbiers, zones palustres, marais, rives dénudées ou boisées) où l'eau fait partie intégrante de l'environnement et exerce sur eux une attractivité primordiale par sa propriété de réfléchir la lumière. Très peu d'espèces maintiennent une activité régulière et prolongée à l'écart des rives au-dessus des grandes étendues d'eau. La fixation des adultes autour des formations rivulaires s'accorde avec l'habitat des larves limité aux zones côtières et plus en général aux herbiers littoraux et aux milieux peu profonds garnis de végétation.

La définition d'un habitat basée sur les seules habitudes des adultes est insatisfaisante et imprécise, si bien que les espèces les plus communes sont citées (v. Pinhey, 1951) comme fréquentant à la fois milieux stagnants et courants, alors que le nombre d'espèces typiquement d'eau courante est très limité.

Parmi les plus fidèles à un biotope déterminé, on compte les Calopterygidae, Metacnemis singularis (Karsch), Pseudagrion pseudo-massaicum Pinhey, chez les Zygoptères d'eau courante, des Gomphidae, et chez les Libellulidae également rhéophiles, les Zygonyx, dont Z. natalensis (Martin) étroitement limité aux zones de rapides. A l'opposé, sont susceptibles d'être rencontrés un peu partout, les Aeshnidae bons voiliers, les Libellulidae migrateurs, et des espèces communes comme: Lestes plagiatus (Burmeister), Ischnura senegalensis (Rambur), Pseudagrion kersteni (Gerstaecker), Crocothemis erythrea (Brullé), Orthetrum brachiale (Beauvois), Trithemis arteriosa (Burmeister) et T. annulata (Beauvois).

Fréquentent préférentiellement les milieux ouverts, soit indifférenciés : Brachythemis leucosticta (Burmeister), Orthetrum chrysostigma (Burmeister), soit courants : Ictinogomphus ferox (Rambur) Gomphidia, des Paragomphus, Urothemis edwardsi Selys, Atoconeura biordinata Longfield, ou stagnants : Orthetrum trinacria Selys; Urothemis assignata (Selys).

Parmi les espèces de milieux fermés, il faut distinguer selon Pinhey (1962), les espèces sciaphiles plus typiques des rives ombragées, des espèces de forêt. Parmi les premières on citera: Lestes virgatus (Burmeister), Phaon, Platycypha caligata (Selys), Tetrathemis polleni (Selys), Trithemis basitincta Ris, Tholymis tillarga Fabricius; parmi les seconds, de nombreux Chlorocyphidae, Umma, Sapho, Chlorocnemis, Gynacantha, Heliaeshna, Aeshna elliotti, Kirby et A. rileyi Calvert étant des espèces de forêts d'altitude (Éthiopie). Cette dernière catégorie inclut un certain nombre d'espèces crépusculaires.

Ce comportement est plus spécifique aux Odonates tropicaux; les Odonates crépusculaires se distinguent par des yeux de taille exceptionnelle et un mélanisme accentué; ils sont très probablement spécialisés dans la prédation des essaims de Culicides.

Si les Odonates adultes ont une influence négligeable sur le fonctionnement des systèmes aquatiques, les larves, par leur durée de vie et leur importance numérique et pondérale, jouent un rôle plus évident dans l'évolution des communautés d'invertébrés des milieux calmes et peu profonds.

Ils peuvent compter plusieurs centaines d'individus au m² dans les zones

d'herbiers. En milieu temporaire même, ils représentent un pourcentage important de la faune; par exemple, dans les mares temporaires de la région de Lamto (Côte d'Ivoire), ils représentent entre 20 à 30 % de la faune entomologique totale et constituent pendant toute la durée de mise en eau une biomasse supérieure à celle des autres insectes. Même dans des biotopes « stériles » comme les fonds sableux instables du cours inférieur du Chari, ce groupe constitue une biomasse bien supérieure à celle du benthos fouisseur qui l'accompagne (Chironomides, Ceratopogonides, Lamellibranches). Il s'agit uniquement de Paragomphus dont la densité moyenne en saison séche (février-mars) est de l'ordre de 15 individus au m² dans la partie courante et de 60 individus au m² dans les bras morts qui parsèment le lit du fleuve.

Les larves d'Odonates s'écartent très peu des eaux douces; seulement deux espèces présentes en Afrique tropicale sont connues comme pouvant se développer en milieu saumâtre : *Ischnura senegalensis* (Rambur) et *Hemianax ephippiger* (Burmeister); ce sont par ailleurs des espèces dont la répartition géographique déborde largement du domaine tropical.

Typiques des milieux calmes, les Odonates comptent un nombre restreint d'espèces rhéophiles.

Le facteur déterminant de la présence des larves dans un type de milieu est lié au comportement des adultes, mais leur répartition dans ce milieu est en relation directe avec leur éthologie propre.

Les grimpeurs (Zygoptères, Aeshnidae et quelques Libellulidae), occupent la strate supérieure dans les herbiers ou le long des rives, la posture des espèces lithophiles n'en est qu'une variante. Ils représentent la majorité des Odonates, du moins en Europe, et rassemblent toutes les espèces à ponte endophytique. Les marcheurs se déplacent sur le fond ou parmi des débris grossiers sédimentés (Libellulidae et Corduliidae); les fouisseurs superficiels (des Libellulidae et Gomphidae) sont plus spécialement limités aux zones de sédiments fins, parfois très fluides (argileux limoneux, organiques ou mixtes). Les fouisseurs profonds ou fouisseurs vrais (quelques Gomphidae) occupent les fonds de sables grossiers des plages et des fleuves.

Alors que les Libellulidés fouisseurs superficiels se déplacent activement dans les sédiments fins, les Gomphidés de cette même catégorie s'insinuent lentement dans le substrat et s'y déplacent assez peu. Les fouisseurs vrais pénètrent activement dans le sable et s'y déplacent intensément en labourant le sédiment; c'est le cas des Paragomphus. Il est probable que les larves de ce groupe soient capables d'établir des distinctions entre particules de taille différentes, en particulier Paragomphus cognatus (Rambur) étudié par Keetch et Moran (1966).

Des différences morphologiques entre fouisseurs superficiels et fouisseurs profonds (forme de l'abdomen, longueur des fémurs, importance de la pilosité) sont souvent associées à un contraste chromatique (teinte claire des fouisseurs profonds, teintes sombres chez les autres), mais on ne connaît que deux exemples où une espèce à haute valence écologique fournit une réponse globale (chromatique et morphologique) aux changements simultanés de coloration et de nature des sédiments. Brachythemis leucosticta (Burmeister) et B. lacustris (Kirby) vivent pratiquement dans toutes sortes de milieux stagnants et courants. Les Brachythemis clairs des fonds de sable ont un abdomen aminci et allongé, garni latéralement de courtes épines

dirigées vers l'arrière, alors que ceux, plus sombres, des fonds vaseux ont un abdomen aplati garni d'épines plus longues à orientation latérale. Des formes intermédiaires existent dans les substrats mixtes (Corbet, 1962).

Enfin, l'absence des Odonates dès que l'on s'écarte de la zone littorale des lacs, alors que la structure des sédiments peut convenir aux fouisseurs, répond à des conditions d'oxygénation généralement insuffisantes à l'interface eau-sédiments.

NUTRITION

Les adultes se nourrissent en vol et essentiellement d'insectes de petite taille (Diptères surtout). Les Aeshnidae et les Libellulidae de grande taille peuvent consommer des Zygoptères. Enfin, les espèces crépusculaires s'attaquent aux essaims de Culicides.

Les larves sont elles aussi carnassières et éventuellement cannibales et bien qu'elles s'adressent à des proies mobiles, aucune ne chasse aussi activement que le font les larves de Coléoptères : elles pratiquent une sorte de chasse à l'affût à partir d'un poste de repérage avec capture à distance nécessitant en général des déplacements faibles. Les fouisseurs vrais s'enfoncent dans le substrat pour ingérer leur proie.

Il existe une bonne corrélation entre le mode de vie des larves et leur mode de détection des proies : les fouisseurs les détectent à la fois par des moyens tactiles et visuels, les grimpeurs et marcheurs utilisent surtout le repérage à vue. Il est hautement probable que le repérage basé d'une manière prédominante sur des stimulations mécaniques permette une prédation nocturne, comme chez les *Paragomphus*, par exemple.

L'activité nutritionnelle des larves connaît des pulsations cycliques : la consommation est plus intense aussitôt après les mues, elle devient considérable au début du dernier stade dans la phase qui précède la réorganisation tissulaire préimaginale, la larve paraissant alors animée d'une vive fringale (hunger phase). L'alimentation s'interrompt lors de la mue (de 24 à 48 heures) et avant la métamorphose (quelques jours chez les Aeshnidae et Libellulidae, jusqu'à deux semaines chez les Gomphidae). Enfin, les larves d'Odonates sont capables de supporter de longues périodes de jeûne, de plusieurs semaines, en particulier les Gomphidae.

Les larves s'adressent à des proies vivantes, le plus souvent de taille inférieure à la leur propre, peu mobiles ou se déplaçant à des vitesses modérées et de préférence de teinte claire ou brillante. Au cours des tout premiers stades, elles consomment essentiellement des proies unicellulaires et des éléments zooplanctoniques de petite taille, puis le spectre alimentaire s'élargit rapidement vers des proies plus grandes et plus diverses. Il est alors souvent centré autour des larves de Chironomidés, marqué par une relative sélectivité dans ce cas (cf. Chutter, 1961); toutefois, il demeure largement opportuniste — planctonophage, par exemple (cf. Lamoot, 1977) — adapté à la composition et la richesse du peuplement local; son évolution saisonnière étant ajustée aux disponibilités du milieu.

Chez les Anisoptères, en raison même de leur taille, le régime alimentaire peut encore se diversifier. Il se différencie également entre les diverses espèces d'un même milieu en fonction des différences de taille éventuellement (prédation stratifiée), des moyens de capture (forme du masque) et de l'accessibilité des proies (habitat).

Les Chironomes et autres Diptères sont toujours largement consommés ainsi que les Crustacés planctoniques ou hyperbenthiques; ces derniers à titre de complément dont la part se réduit au cours du développement larvaire; ils sont en effet délaissés par les grands Aeshnidés aux derniers stades. Le spectre alimentaire des Anisoptères couvre l'ensemble des catégories animales présentes; il s'ajuste plus ou moins à leur abondance, s'étendant en fin de cycle, à des proies aussi peu mobiles que les Gastéropodes et occasionnellement à de petits Vertébrés (alevins et larves de Batraciens); seuls les Coléoptères et Hémiptères sont peu attaqués.

Le régime alimentaire des espèces d'eau courante présente inévitablement un spectre différent, mais il est pratiquement inconnu; l'on sait toutefois que les larves de Zygonyx flavicosta Longfield, comptent parmi les prédateurs les plus actifs des larves de Simulium damnosum (Service et Lyle, 1975).

PARASITISME ET PRÉDATION

Les Odonates abritent souvent des parasites et sont susceptibles d'être des vecteurs occasionnels de maladies parasitaires.

Ils abritent souvent des Grégarines qui sont capables de réduire leur longévité en s'attaquant à leur épithélium intestinal. Éventuellement porteurs de Cestodes, les Odonates sont également vecteurs de trématodiases (Oiseaux et Batraciens). Enfin, ils sont fréquemment parasités par des Nématodes Mermithidés. Leurs parasites externes sont essentiellement des larves d'Hydracariens.

On connaît par ailleurs peu de prédateurs spécifiques d'Odonates, à part le guêpier *Merops superciliosus*; Araignées, Fourmis, Batraciens, jeunes Crocodiles et guêpiers sont des consommateurs occasionnels d'Odonates. Les larves elles-mêmes apparaissent rarement dans les contenus stomachaux des Poissons, à part chez le Mormyridé *Mormyrops deliciosus* du Lac Kariba (Joubert, 1975).

REPRODUCTION

Dans les populations d'Odonates des pays tempérés, mâles et femelles atteignent en même temps la maturité sexuelle; il est hautement probable qu'il en soit ainsi en milieu tropical.

La maturité sexuelle est atteinte dans le cas général en 10-15 jours. Cette maturation est marquée au plan éthologique par un retour au milieu aquatique des espèces qui s'en étaient écartées et au plan de la morphologie par l'acquisition de la livrée colorée définitive, plus vive ou au contraire plus foncée que celle de l'immature. Il se développe chez certaines espèces (Libellulidae), une pruinosité bleue ou grisâtre (exsudat hypodermique) qui finit par masquer complètement la pigmentation originelle des individus âgés.

Aucun critère d'âge précis n'a pu être établi chez les adultes. Seuls des indices qualitatifs permettent de distinguer les individus jeunes des individus âgés (pigmentation, traces d'immersion, état plus ou moins avancé de dété-

odonates 475

rioration des ailes...). Les auteurs s'accordent à considérer que la mortalité des adultes est surtout « accidentelle » et que l'espérance de vie potentielle est supérieure à la durée de vie observée (v. développement et cycles).

L'organisation de la communauté odonatologique, à partir d'un certain degré d'abondance est liée étroitement à l'activité reproductrice (diurne et centrée sur les deux premiers tiers de la journée).

Si les Zygoptères paraissent modérément portés au territorialisme (sauf es Calopterugidae), nombre d'Anisoptères s'approprient un certain espace pour y assumer leur fonction reproductrice. Cette occupation d'un biotone a pour corollaire le développement d'un comportement agressif vis-à-vis des autres Libellules évoluant dans cette portion d'espace. Ce choix d'un site déterminé est effectué par les mâles qui s'activent ou apparaissent les premiers dans le milieu. Ils se répartissent dans les «paysages» disponibles en se maintenant à un niveau «altitudinal » stable pour chaque groupe : les Aeshnidae évoluant en général au niveau le plus élevé. Il se constitue donc assez tôt dans la journée une communauté plurispécifique organisée suivant une double zonation, horizontale et verticale. Cette communauté comporte un fond stable d'espèces sédentaires — à dominante Zygoptères et une composante instable dont la distribution dans l'espace et la composition sont remises en question chaque jour. Lorsque les capacités d'accueil du milieu sont saturées, l'excédent des espèces territoriales est porté à se déplacer vers d'autres biotopes. Ce territorialisme est donc un facteur non négligeable de dispersion et de colonisation de nouveaux milieux.

Les dimensions de ce territoire, confinées au minimum aux limites de perception visuelle de l'individu, sont modifiables en fonction de la structure physique de l'environnement, de la densité du peuplement et des hiérarchies de dominance inter- et intraspécifiques.

La reconnaissance de la partenaire (passive) est essentiellement visuelle et s'appuie sur la perception de détails morphologiques ou pigmentaires, plus rarement sur les modalités du vol.

Bien que rares, les erreurs de reconnaissance se produisent, mais les hybrides sont rarissimes et un strict isolement génétique se trouve maintenu par des incompatibilités structurales, d'une part entre les pièces préhensiles terminales des & et les sites « complémentaires » prothoraciques ou postérocéphaliques des & d'espèces différentes et d'autre part, entre les pièces copulatrices d'espèces différentes. Ces incompatibilités ne seraient pas seulement d'ordre mécanique, des stimulations sensorielle spécifiques interviendraient dans la réalisation — ou non — de la copulation.

Deux modes de ponte sont pratiqués par les femelles : en eau libre, au hasard (Libelluloidea et *Gomphidae*) ou dans les végétaux émergés, dressés ou flottants, ou même immergés. Ce mode de ponte (sous-cortical) est pratiqué par les Odonates disposant d'un véritable ovipositeur perforant (Zygoptères et *Aeshnidae*).

Les Odonates sont en mesure d'effectuer plusieurs pontes (qui exigent des fécondations répétées) à quelques jours d'intervalle au cours de la vie adulte ; aussi, leur fécondité a-t-elle été le plus souvent sous-évaluée à partir de pontes de femelles venant de s'accoupler. A titre indicatif, chez les Anisoptères, les valeurs relevées pour une ponte unique vont de 200 à 1 000 œufs, avec une valeur centrale de l'ordre de 500 œufs. Les espèces qui assurent

une protection de leurs œufs (ponte endophytique) semblent moins prolifiques que les espèces pondant en eau libre; la ponte endophytique est coûteuse en énergie et ne peut avoir qu'une durée limitée, elle doit être accordée à la vitesse de maturation des œufs.

CONCLUSION

On aura pu constater dans le cours du texte qui précède le faible nombre d'espèces d'Odonates d'Afrique et d'Afrique tropicale en particulier en regard de la richesse entomologique du Continent.

Ceci ne doit pas faire oublier le dynamisme de ce groupe, dont le rôle apparaît plus important dans les milieux aquatiques peu profonds et les herbiers en général, du fait de la durée de séjour des larves, de leur forte densité en général, que dans les systèmes terrestres où les adultes sont considérablement dilués et pour un temps le plus souvent limité.

Il nous apparaît indispensable de considérer le milieu aquatique comme l'environnement le plus significatif de ces Insectes et donc de prendre désormais en compte le « couple » larve-adulte en vue des études futures sur ce matériel en Afrique tropicale, pour ce qui concerne à la fois la biologie générale, l'écologie et la biogéographie. Il en est attendu de fructueuses confrontations avec les travaux réalisés en région tempérée et en particulier sur le rôle spécifique des Odonates et leur degré de participation au fonctionnement des écosystèmes lacustres peu profonds.

Références bibliographiques

- Aguesse (P.), 1968. Les Odonates. Masson. Paris, 255 p.
- Ando (H.), 1962. The comparative enbryology of Odonata. Jap. Soc. Prom. Sc., 250 p.
- Barnard (K. H.), 1937. Notes on dragonflies of the South Western Cape. Ann. S. Afr. Mus., 32: 169-260.
- CAMMAERTS (R.), 1966. La nymphe de *Lestes plagiatus* (Burm. 1839) (Odonata, Lestidae). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 74, 3-4, 3-4: 317-323.
- CAMMAERTS (R.), 1967. La larve de *Phaon iridipennis* (Burm. 1839) (Odonata, Calopterygidae), *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 75, 3-4: 308-314.
- CAMMAERTS (R.), 1975. La larve d'Orthetrum chrysostigma Burm. (Libellulidae). Odonatologica, 4, 2: 73-80.
- CARFI (S.), 1974. Contribution to the knowledge of somalian Odonata. Monit. Zool. Ital. (N.S.) Suppl., 5: 147-181.
- Chutter (F. M.), 1961. Certain aspects of the morphology and ecology of several species of *Pseudagrion Selys* (Odonata). *Arch. Hydrobiol.*, 57: 430-463.
- CONCI (C.), NIELSEN (C.), 1956. Odonata, Calderini, Bologna: 298 p.
- GORBET (P. S.), 1956 b. Larvae of the East African Odonata. 1. Entomologist, 89: 97-100.

- CORBET (P. S.), 1956 d. Ibid. 2-3. Entomologist, 89: 148-151.
- CORBET (P. S.), 1956 e. Ibid. 4-5. Entomologist, 89: 216-219.
- CORBET (P. S.), 1957 a. Ibid. 6-8. Entomologist, 90: 28-34.
- CORBET (P. S.), 1957 c. Ibid., 9-11. Entomologist, 90: 111-119.
- CORBET (P. S.), 1957 e. Ibid. 12-14. Entomologist, 90: 143-147.
- CORBET (P. S.), 1959. Notes on the insect food of the Nile crocodile in Uganda. Proc. roy. ent. Soc. London, A, 34: 19-22.
- CORBET (P. S.), 1962. A biology of dragonflies. Witherby, London: 274 p.
- CORBET (S.), 1977. Gomphids from Cameroons. West Africa (Anisoptera, Gomphidae).

 Odonatologica, 6, 2: 55-68.
- CORBET (P. S.), LONGFIELD (C.), MOORE (N. W.), 1960. Dragonflies. Collins. London.
- Dumont (H. J.), 1977 a. Odonata from Mali. West Africa. Insecta. Rev. Zool. Afr., 91, 3: 573-586.
- Dumont (H. J.), 1977 b. On migration of *Hemianax ephippiger* (Burm.) and *Tramea basilaris* (P. de Beauvois), in West and North-West Africa in the winter of 1975/1976. (Anisoptera, Aeshnidae, Libellulidae). *Odonatologica*, 6, 1: 13-17.
- FRASER (F. C.), 1954. New species of *Macromia* from tropical Africa. *Rev. Zool. Bot.* afr., 49, 1-2: 41-76.
- FRASER (F. C.), 1954. The origin and relationships of the odonate fauna of the Belgian Congo. Ann. Mus. Congo Belge. Sci. Zool., 1:368-370.
- Fraser (F. C.), 1955 j. Description of the nymph of Palpopleura lucia Drury. Rev. fr. Ent., 22: 51-52.
- Fraser (F. C.), 1956 a. Results from the Danish Expedition to the French Cameroons 1949-1950. Bull. I.F.A.N., 18, A3, 14; Odonata: Nymphs: 949-959.
- Fraser (F. C.), 1956 b. Insectes Odonates Anisoptères, In : Faune de Madagascar. Publ. Inst. Rech. Sci., 125 p.
- Fraser (F. C.), 1957. A reclassification of the order Odonata. R. Zool. Soc., N.S.W., Handbook no 12: 133 p.
- Fraser (F. C.), 1957 c. A new revision of the genus *Phyllogomphus* Selys, with description of five new species. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 56: 9-32.
- FRY (C. H.), 1972. The biology of african bee-eaters. Living birds, 11: 75-112.
- Gambles (R. M.), 1960. Seasonal distribution and longevity in nigerian dragonflies. J. W. Afr. Sci. Ass., 6: 18-26.
- GAMBLES (R. M.), 1962. The larval stages of nigerian dragonflies, their biology and development. J. W. Afr. Sci. Ass., 8: 111-120.
- Gambles (R. M.), 1971 a. Dragonflies dormitories. Niger. Field, 36: 166-170.
- Green (J.), 1974. Territorial behaviour in some nigerian dragonflies. Zool. J. Linn. Soc., 55: 225-233.
- Happold (D. C.), 1968. Seasonal distribution of adult dragonflies at Khartoum, Sudan. Rev. Zool. Bot. Afr., 77: 50-61.
- HASSAN (A. J.), 1975. Studies on the larval development of Palpopleura lucia 1., Acisoma panorpoides inflatum and Urothemis assignata (Anisoptera, Libellulidae) in seminatural environment. Niger. J. Ent., 1, 2: 143-146.
- HASSAN (A. J.), 1977. Longevity of three Libellulid dragonflies under seminatural conditions (Anisoptera: *Libellulidae*). *Odonatologica*, 6: 1-5.
- HASSAN (A. J.), 1978. Reproductive behaviour of Acisoma panorpoides inflatum Selys. Anisoptera. Libellulidae. Odonatologica, 7, 3: 237-245.
- JOUBERT (C. S. W.), 1975. The food and feeding habits of Mormyrops deliciosus Leach,

- and Mormyrus longirostris in lake Kariba, Rhodesia, Kariba Studies 1975 (5): 68-85.
- KEETCH (D. P.), MORAN (V. C.), 1966. Observations on the biology of nymphs of Paragomphus cognatus Rambur (Gomphidae). I. Habitat selection in relation to substrate size. Proc. R. ent. Soc. London (A), 41:116-122.
- LAMOOT (E. H.), 1977. The food of the damselfly larvae of a temporary tropical pond (Zygoptera). Odonatologica, 6, 1: 21-26.
- Legrand (J.), 1976. Redescription de la larve de Neophya rutherfordi Selys (Anisoptera : Corduliidae). Odonatologica, 5, 3 : 277-284.
- LEGRAND (J.), 1977. Description des larves de quatre espèces de Calopterygidae du Gabon. Annls Soc. ent. Fr. (N.S.). 13, 3: 453-467.
- DE MARMELS (J.), 1975. Die Larve von Hemianax ephippiger (Burm. 1839). (Anisoptera. Aeshnidae). Odonatologica, 4, 4: 259-263.
- MOORE (N. W.), 1957. Territories in dragonflies and birds. Bird Study, 4: 125-130.
- NEVILLE (A. C.), 1960 a. A list of Odonata from Ghana, with notes on their mating and resting sites. *Proc. R. ent. Soc.* London. A, 35: 124-128.
- Onyango-Odiyo (P.), 1973. Some observations on butterfly and dragonfly migration in the Kenya highlands. *Ent. Mo. Mag.*, 109, 1310-1312: 141-147.
- Parr (M. J.), Parr (M.), 1974. Studies on the behaviour and ecology of Nesciothemis nigeriensis Gambles (Libellulidae). Odonatologica, 3: 21-47.
- PARR (M. J.), 1977. A second species of *Pentaphlebia* Foerster (Zygoptera: *Amphipterygidae*), from the Nigerian-Cameroun border. *Odonatologica*, 6, 2: 77-82.
- Paulson (D.), 1973. The annual cycle of Odonata at a seasonal tropical locality. Abstr. IId intern. Symp. Od.: 24-25.
- PINHEY (E. C. G.), 1951. The dragonflies of Southern Africa. Transvaal Museum. Memoir No 5: 335 p.
- PINHEY (E. C. G.), 1959 c. Notes on the Africa nymphs. J. ent. Soc. S. Afr., 22: 469-488.
- PINHEY (E. C. G.), 1962. A descriptive catalogue of the Odonata of the African Continent. Publ. Comp. Diam. Angola. Lisboa: 320 p.
- PINHEY (E. C. G.), 1967. African Chlorocyphidae (Odonata). J. ent. Soc. S. Afr., 29: 161-197.
- PINHEY (E. C. G.), 1969 b. A revision of the genus Chlorocnemis Selys (Odonata). Occ. Pap. Nat. Mus. Rhod., 4: 209-260.
- PINHEY (E. C. G.), 1970. A new approach to african Orthetrum. Occ. Pap. Nat. Mus. Rhod., 4: 261-321.
- PINHEY (E. C. G.), 1971. Odonata collected in Republique Centre Africaine by R. Pujol. Arnoldia, 18, 5:16 p.
- PINHEY (E. C. G.), 1972. The genus Aciagrion Selys (Odonata). Occ. Pap. Nat. Mus. Rhod., 5: 1-59.
- PINHEY (E. C. G.), 1974. A revision of the african Agriconemis Selys and Mortonagrion Fraser (Coenagriidae). Occ. Pap. Nat. Mus. Rhod., 5: 171-278.
- PRITYKINA (L. N.), 1965. Contribution to the morphoecological classification of dragonfly nymphs (Odonata). *Entomol. Rev.*, 44: 296-304.
- RIS (F.), 1921. The Odonata of the South Africa. Annls Sth. Afr. Mus., 18: 245-452.
- Schmidt (E.), 1949. Libellen aus portugiesche Guinea mit Bemerkungen über andere aethiopische Odonaten. Arch. Mus. Bocage, 20: 125-200.
- Service (M. W.) & Lyle (P. T. W.), 1975. Detection of the predators of Simulium damnosum by the precipitin text. Ann. Trop. Med. Parasitol., 69: 105-108.
- SNODGRASS (R. E.), 1954. The dragonfly larva. Smith. Misc. Coll., 123, 2: 1-38.
- WILMOT (B. C.) & WILMOT (L. P.), 1978. A selected bibliography of litterature on Odonata from Africa and adjacent islands. Annls Cape prov. Mus. (nat. Hist.), 11, 10: 195-208.

Références d'origine des illustrations

- CAMMAERTS (R.), 1966. La nymphe de Lestes plagiatus (Burm. 1839) (Odonta, Lestidae). Rev. Zool. Bot. afr. 74 (3-4): 317-323.
- = 9 b. 10 a.
- CAMMAERTS (R.), 1967. La larve de Phaon iridipennis (Burm. 1839) (Odonata, Calopterygidae). Rev. Zool. Bot. afr. 75 (3-4): 308-314.
- = 8 b, 9 a, 10 b.
- CAMMAERTS (R.), 1975. La larve d'Orthetrum chrysostigma (Burm. 1839) (Odonata. Libellulidae). Odonatologica, 4 (2): 73-80.
- = 10 f.
- CARFI (S.), 1974. Contribution to the knowledge of somalian Odonata. Monit. Zool. Ital. suppl. 13: 147-181.
- = 7 e et 71.
- CHUTTER (F. M.), 1961. Certain aspects of the morphology and ecology of the nymphs of several species of *Pseudagrion*. Arch. Hydrobiol. 57 (4): 430-463.
- \approx 8 a, 9 c à 9 e, 10 e.
- Dumont (H. J.), 1975. Endemic dragonflies of late Pleistocene age of the Hula Lake area (northern Israel), with notes on the Calopterygidae of the rivers Jordan (Israel, Jordan) and Litani (The Lebanon), and description of *Urothemis edwardsi hulae* subspec. nov. (Libellulidae). Odonatologica, 4 (1): 1-9.
- = 4 g.
- Fraser (F. C.), 1954. New species of *Macromia* from tropical Africa. Rev. Zool. Bot. afr., 49 (1-2): 41-76.
- $\approx 7 \text{ o.}$
- Fraser (F. C.), 1956 a. Results from the Danish expedition to the French Cameroons 1949-50. Bull. I.F.A.N., 18, sér. A, nº 3: 949-959.
- \approx 8 c, 10 c, 10 g, 10 h.
- Fraser (F. C.), 1956 b. Insectes Odonates Anisoptères, in : Faune de Madagascar. Publ. Inst. Rech. Sci., 125 p.
- = 6 a à 6 k et 7 a à 7 c.
- Fraser (F. C.), 1957 c. A new revision of the genus *Phyllogomphus* Selys, with description of five new species. Rev. Zool. Bot. afr. 56: 9-32.
- = 4 a à 4 d; 6 n; 60; 8 d.
- GAMBLES (R. M.), 1971. A new species of Macromia Rambur 1842 (Odonata, Corduliidae), from Nigeria and the hitherto undescribed female of M. pseudafricana Pinhey 1961. Entomologist: 177-189.
- = 7 p.
- DE MARMELS (J.), 1975. Die Larve von Hemianax ephippiger (Burm. 1839) (Anisoptera. Aeshnidae). Odonatologica, 4 (4): 259-263.
- = 10 e.
- PINHEY (E. C. G.), 1951. The dragonflies of South Africa. Transvaal Museum. Pretoria. Memoir ${\bf n}^{\circ}$ 5 : 335 p.
- = 2 a, 2 b, 2 c; 4 e, 4 f; 6 m; 7 m, 7 n.
- PINHEY (E. C. G.), 1962. A descriptive catalogue of the Odonata of the African continent. Publ. Comp. Diam. Angola. Dundo. 320 p.
- $= 3 a \grave{a} 3 e.$

```
PINHEY (E. C. G.), 1971. — Odonata collected in Republique Centre Africaine by R. Pujol. Arnoldia, 18 (5): 16 p.
```

= 51 et 5 m.

Ris (F.), 1921. — The Odonata of the South Africa. Annls. Sth. Afr. Mus., 18: 245-452. = 7 f, 7 g, 7 i, 7 j, 7 k.

Schmidt (E.), 1949. — Libellen aus Portugiesche Guinea mit Bemerkungen über andere aethiopische Odonaten. Arch. Mus. Bocage. 20: 125-200.

= 3 f, 3 g; 4 h; 5 a à 5 k

Origines des figures:

Fig. 1 = original.

Fig. 2 = Structure de la nervation alaire.

2 a, b, c: d'après Pinhey (1951), modifié: fig. 15, 16, 17, p. 7.

Fig. 3 = Forme et disposition des ailes.

2 a, b, c, d, e: d'après Pinhey (1962): fig. 1, p. 157.

3 f, g: d'après SCHMIDT (1949): fig. 23 et 24, p. 168.

Fig. 4 = Écailles vulvaire et ovipositeur.

4 a, b, c, d: d'après Fraser (1957 c): fig. 7 a, b, c, f, p. 25.

4 e, f: d'après Pinhey (1951): fig. 416 et 420, p. 161.

4 g: d'après Dumont: fig. 3 d, p. 4 (1975).

4 h: d'après Schmidt (1949): fig. 29 a, p. 187.

Fig. 5 = Structure terminale du pénis.

5 a à 5 k : d'après Schmidt (1949) : fig. 7 f, 7 h, 7 b, 7 a, 6 m, 61, 6 p, 6 k, 6 c, 6 b, 6 a : p. 140 et 138.

5 1, m: d'après Pinhey (1971): fig. 3 b et 4, p. 6.

Fig. 6 = Genitalia accessoires des mâles.

6 a à 61 : d'après Fraser (1956 b) : fig. 29-8, 29-4, 29-2, 29-1, 29-3, 29-7, p. 80. 43-g, p. 118, 43 h, p. 118, 36-2, 36-5, 36-3, p. 98.

6 m: d'après Pinhey (1951): fig. 653, p. 255.

6 n à 6 o : d'après Fraser (1957 c) : fig. 4 e et 4 g, p. 19.

Fig. 7 = Appendices terminaux des mâles.

7 a, b, c: d'après Fraser (1956 b): fig. 6 b, 6 c, 6 d, p. 17.

7 d: original...

7 e : d'après Carfi (1974) : fig. 4 e, p. 157.

7 f: d'après Ris (1921): fig. 32, p. 316.

7 g: d'après Ris (1921): fig. 33, p. 321.

7 h: d'après Pinhey (1951): fig. 136, p. 75.

7 i: d'après Ris (1921) : fig. 26, p. 306.

7 j, k: idem: fig. 27, p. 308 et fig. 13, p. 227.

7 1: d'après Carfi (1974) : fig. c, p. 154.

7 m: d'après Pinhey (1951): fig. 314, p. 129.

7 n:idem: fig. 317, p. 129.

7 o: d'après Fraser (1954): fig. 2-2, p. 51.

7 p: d'après Gambles (1971), fig. 6 a, p. 185.

Fig. 8 = Morphologie générale des larves.

8 a : d'après Chutter (1961) : fig. 1 A, p. 132.

8 b: d'après Cammaerts (1967): fig. 1 et 2, p. 310.

8 c: d'après Fraser (1956 a): fig. 1, p. 950.

- $8\ d$: d'après Pinhey (1957 c) : fig. $8\ b,\ p.\ 27.$
- 8 e et f : originaux.
- Fig. 9 = Morphologie des lamelles branchiales.
 - 9 a : d'après Cammaerts (1967) : fig. 7, p. 310.
 - 9 b: d'après Cammaerts (1966): fig. 5, p. 320.
 - 9 c à 9 e : d'après Chutter (1961) : fig. 6 c, p. 438.
- Fig. 10 = Morphologie du masque larvaire.
 - 10 a et 10 b : d'après Cammaerts (1966) : fig. 1, p. 318 et fig. 1, p. 310.
 - 10 c: d'après Fraser (1956): fig. 1, p. 950.
 - 10 d: d'après Chutter (1961): fig. 1 B, p. 432.
 - 10 e : d'après de Marmels (1975) : fig. 4, p. 262.
 - 10 f: d'après Cammaerts (1975): fig. 6, p. 77.
 - 10 g et 10 h : d'après Fraser (1956 a) : fig. 8-4 et 8-1, p. 958.