NOTES SUR L'ACCOUPLEMENT ET LA PONTE CHEZ *CROCOTHEMIS ERYTHRAEA* Brullé *(ODONATA, LIBELLULIDAE)* (1)

par P. AGUESSE

Bien que cette belle espèce d'Odonates soit très largement répandue en Europe méridionale, sa biologie et son comportement restent encore presque totalement inconnus. En dehors de SAINT-QUENTIN (1932) qui décrit la ponte d'après l'observation d'une seule femelle, les seuls détails connus traitant du comportement de *Cr. erythraea* Brullé 1832 sont ceux rapportés par SCHUSTER (1956). Cependant, cet auteur ne put faire progresser beaucoup nos connaissances, n'ayant effectué qu'un court séjour en Camargue à la fin de la période de vol de cette intéressante espèce.

Notre étude est basée uniquement sur des observations de terrain, effectuées en Camargue, entre le mois de mai 1955 et celui de septembre 1957. Il sera donc utile de la compléter, par la suite, par des séries d'expériences telles que celles réalisées par C. BUCHHOLTZ pour les *Calopteryx* et les *Platycnemis*, ou par N.-W. MOORE pour quelques Anisoptères européens (*Libellula*, *Orthetrum*, *Sympetrum*, *Aeschna* et *Anax*), ou enfin par M.-E. JACOBS pour des *Plathemis* et *Perithemis* américains. Seule une telle expérimentation permettra de découvrir les « déclencheurs » responsables de l'accouplement.

La longue période de vol de *Crocothemis* permet d'effectuer aisément de nombreuses observations au cours d'une même année : il n'est pas rare de rencontrer les premiers individus dès le 20 avril (1957 par exem-

(1) Reçu le 7 octobre 1958.

ple) et d'en voir encore dans les premiers jours d'octobre. Le nombre des individus est cependant sujet à variation, tant au cours de l'année que d'une année à une autre : je ne veux pas entrer ici dans le détail du cycle annuel; je me contenterai d'indiquer qu'en 1955 cette espèce était particulièrement abondante, alors qu'en 1956 elle était plutôt rare; en 1957, la densité de peuplement, inférieure à celle de 1955, était cependant supérieure à celle de 1956. Ces comptages fréquents sur quelques emplacements de 25 mètres carrés situés dans des biotopes différents m'ont permis d'effectuer des comparaisons d'une année à une autre. La densité maxima fut ainsi notée le 29 août 1955 avec 34 individus posés sur 25 mètres carrés, sur une plage avec quelques *Scirpus maritimus*, en bordure de la Baisse Salée; le 26 août 1957, il n'y avait, sur cette même plage, que 12 individus, 9 mâles et 3 femelles.

Comme tous les Libellulidae, *Cr. erythraea* passe une grande partie de son temps posé soit à terre, soit sur des branches ou des tiges. Ceci explique (Moore, 1952 *a*) les grandes densités parfois observées. Les mâles, comme les femelles, vivent de cette façon, guettant leurs proies qui consistent essentiellement en Diptères (1) (*Lucilia caesar*, *Syrphus balteatus*, *Aedes detritus*, *Ephydra* sp., Chironomides indéterminés) mais aussi en Lépidoptères tels que *Rhodometra anthophilaria* et en Odonates (*Ischnura elegans* et *pumilio*).

Bien que le cycle journalier d'activité ne me soit qu'imparfaitement connu pour cette espèce, il est sûr que la reproduction n'a pas lieu à n'importe quel moment de la journée. Il semble, comme cela est le cas chez de nombreuses espèces, que certaines heures soient préférées : presque toutes mes observations tendent à montrer que le maximum d'accouplement se situe aux heures les plus chaudes. Ceci ne constitue pas un cas général chez les Odonates, au moins en Camargue : le *Coenagrion pulchellum* V. d. L. par exemple (Zygoptère) ne s'accouple que le matin par journée ensoleillée, tout comme *Lestes macrostigma* Eversm. (Zygoptère). Le maximum de couples s'observe pour ces deux espèces, vers 10 heures et vers 9 heures, respectivement. Par temps couvert, il est possible de rencontrer des accouplements l'après-midi : le 28 mai 1957, au marais du Grenouillet, j'ai observé *L. macrostigma* accouplé sous la pluie entre 14 et 16 heures; environ 60 % de la population se trouvait accouplée. Il semble que pour *Cr. erythraea*, le maximum se situe vers 15 heures; dès 10 heures il est cependant possible de rencontrer des couples, tout comme vers 17 heures. Si ce fait n'a que relativement peu d'importance dans l'observation directe, il est bien évident qu'au contraire il prend toute sa valeur pour des expériences sur des individus captifs : les « réponses » notées auront obligatoirement des significations différentes suivant l'heure de l'expérience.

(1) Les Diptères et Lépidoptères m'ont été déterminés par L. Bigot, que je remercie.

La prise de la femelle de *Crocothemis* par le mâle est d'une observation difficile; je l'ai vue sur des lieux de ponte, dans des colonies voisines (quelques mètres), et, plus rarement, dans d'autres emplacements situés à plus de 100 mètres du bord de l'eau. A terre, le mécanisme de la saisie est le suivant : tandis que tous les individus posés semblent guetter des proies, une femelle s'envole tout à coup, très rapidement, aussitôt poursuivie par un ou plusieurs mâles (5-6). Le vol est alors spécialement rapide et attire le regard de l'observateur. Les mêmes poursuites se produisent lorsque la saisie s'effectue sur un lieu de ponte. C'est, parmi les Odonates de Camargue, le seul que j'ai vu chasser ainsi sa femelle; chez les Libellulidés, une femelle n'est, en général, poursuivie que par un seul mâle. Certains *Sympetrum* mâles attaquent les femelles posées au lieu de les poursuivre.

La saisie de la femelle sur les emplacements de ponte est fréquente chez cette espèce. Dans tous les cas, les femelles ainsi poursuivies par un groupe de mâles, sont des individus en état de pondre. Les mâles, qui « perdent » leurs femelles presque immédiatement après la copulation, se trouvent nombreux à voler au-dessus de l'eau. Dès qu'une femelle survient, ou dès qu'un mâle en aperçoit une en train de pondre, il se précipite sur elle, bientôt suivie par d'autres mâles. La copulation ne s'en suit pas toujours, alors qu'une femelle « prise » à terre s'accouple invariablement. Sur le lieu de ponte, le mâle qui a réussi à prendre une femelle « en tandem » fait des efforts répétés pour s'accoupler, courbant brusquement son abdomen; mais sa partenaire reste souvent sans réaction, maintenant son abdomen dans le prolongement du thorax.

Malgré de nombreuses observations, il m'est impossible de dire à quel moment précis les mâles remplissent de sperme leurs pièces accessoires.

Quand le tandem arrive à proximité du lieu de ponte, marais d'eau peu salée ou rizière à végétation peu dense (mai-juin), son comportement va varier suivant les circonstances météorologiques : beau temps calme ou beau temps venteux. Je n'ai jamais observé l'accouplement de cette Libellule par temps couvert et venteux, alors qu'un nombre restreint d'individus s'accouple par temps couvert s'il n'y a pas de vent.

Dans le premier cas, les « tandems » arrivent directement sur les lieux de ponte, sans marquer aucun temps d'arrêt. Au-dessus de l'eau, le couple vole sur place et prend la position « in copula » : la durée de cette position varie de 7 à 15 secondes, cette dernière durée étant la plus fréquente. L'accouplement peut être interrompu par l'intervention d'un autre mâle; dans ce cas, après un court vol en tandem, le couple se replace « in copula » un peu plus loin, toujours en volant sur place. Il peut arriver que le couple fasse, dans cette position, un court déplacement au-dessus de l'eau, pour éviter d'autres Libellules (*Anax parthenope*, *Orthetrum cancellatum*). La copulation est alors prolongée de

quelques secondes. JACOBS (1955) distingue, chez un Libellulidae américain (*Perithemis tenera* Say), des mâles à copulation prolongée et des mâles à copulation brève; la femelle, d'après cet auteur, ne jouerait aucun rôle dans la durée de cet acte. Il est très possible qu'il en soit de même chez les mâles de *Crocothemis*, mais des marquages individuels seraient indispensables pour s'en assurer. A d'autres égards, *Cr. erythraea* se rapproche d'ailleurs de la Libellule américaine en question : les durées moyennes de copulation par exemple (17 secondes chez *Perithemis*, 15 chez *Crocothemis*) sont voisines et, dans les deux espèces, la séparation du couple s'effectue immédiatement après la copulation. C'est en effet ce que j'ai observé pour *Cr. erythraea*, bien que SCHUSTER affirme que les couples reprennent alors la position en tandem. Dans tous les cas où j'ai observé ce comportement, il était manifestement dû au dérangement causé par d'autres Odonates. Il faut d'ailleurs noter à ce sujet que WILLIAMSON (1899) et NEEDHAM (1929) ont écrit que *Perithemis* pondait en tandem, ce qui implique que les sexes ne se séparent pas après la copulation, comme c'est le cas dans les genres voisins *Celithemis* et *Sympetrum*. D'après JACOBS, l'explication de cette divergence réside dans un comportement anormal, également observé chez *Crocothemis* et dont j'ai déjà parlé, à savoir les « faux-tandems ». Ceux-ci, sont constitués par des femelles « reprises » par des mâles pendant la ponte. Comme dans le cas des *Sympetrum*, le mâle, en courbant son abdomen, entraîne alors le corps de la femelle dans des mouvements verticaux qui ressemblent, à la régularité près, à des mouvements de ponte.

Dès que le couple est disjoint, la femelle vole quelques fractions de seconde sur place, pendant que le mâle se porte soit légèrement en arrière, soit, au contraire, en avant. La ponte s'effectue alors, la femelle frappant la surface de l'eau avec l'extrémité de son abdomen, comme chez tous les Libellulidés.

Pendant la ponte, le mâle attaque tout autre mâle qui approche de sa partenaire, mais il le poursuit, en règle générale, si loin qu'il perd alors sa femelle qui continue à pondre « sans protection ».

La ponte dure un temps variable, rarement supérieur à une minute : la femelle procède par bonds, avançant d'environ un mètre sans pondre, puis s'arrêtant pour frapper la surface de l'eau au même endroit, ou parfois dans un rayon de quelques centimètres, faisant ensuite un nouveau bond, etc...

Il est difficile de compter les œufs expulsés par une femelle de *Crocothemis*. Après avoir observé de façon très précise le lieu où une femelle venait de frapper plusieurs fois de suite la surface de l'eau, je n'ai jamais pu trouver un seul œuf. Et ceci, aussi bien lorsqu'elle pondait sur l'eau libre que lorsqu'elle le faisait à des emplacements où la végétation très dense de *Myriophyllum spicatum* aurait dû les retenir en surface. SCHUSTER a compté des paquets de 30 à 50 œufs

déposés dans des tubes de verre par des femelles captives. Ces chiffres ont été reconnus exacts, mais ils ne prouvent point que, dans la nature, les femelles déposent leurs œufs par paquets. La fréquence même des mouvements de frappe de la surface de l'eau est trop rapide pour que les œufs aient le temps de s'agglomérer. Une femelle qui pond après capture rejette ses œufs 2 par 2, à des intervalles qui semblent être sensiblement les mêmes que ceux des mouvements de frappe. J'ai pu faire pondre, en laboratoire, quelques femelles de *Crocothemis*, en les maintenant au-dessus de cristallisoires et j'ai observé de cette manière l'éjection des œufs. Pondus 2 par 2, ils restent séparés les uns des autres et se collent séparément sur le premier support qu'ils rencontrent lors de leur submersion.

Les nombres de frappes de la surface de l'eau par les femelles sont variables : pour certains individus, j'ai pu compter de 8 à 12 fois en 4 emplacements différents; pour d'autres, 5 à 7 fois en 1 ou 2 emplacements; pour d'autres enfin, jusqu'à 18-20 fois en 1 seul emplacement,

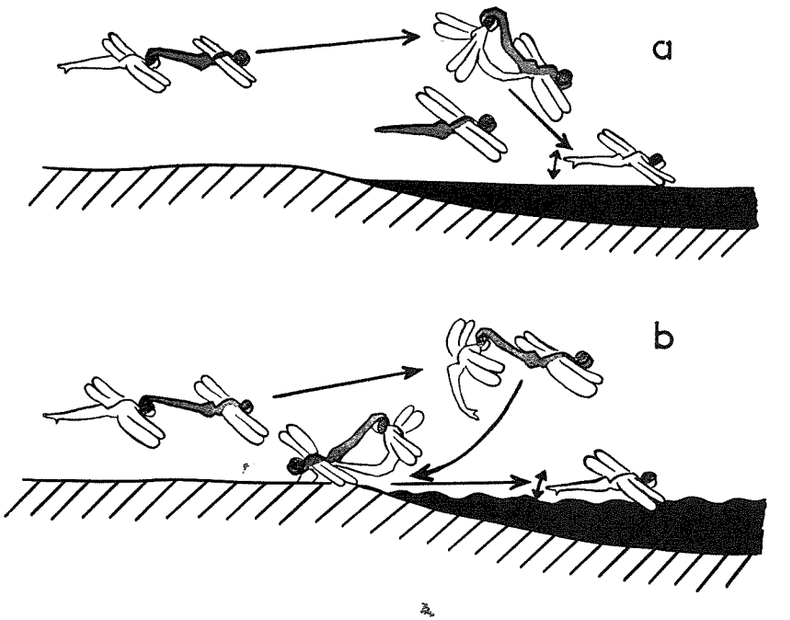


Fig. 1. — Schéma de l'accouplement et de la ponte chez *Crocothemis erythraea*. — *a*) par temps calme. — *b*, par vent violent. Les ♂ sont les individus en grisé et les ♀ les individus blancs.

8-10 fois en 1 ou 2 autres. Toutefois, il est difficile de donner des chiffres précis, de nombreuses femelles étant troublées dans leur ponte par des mâles qui tentent de s'accoupler avec elles.

Après la ponte, la femelle revient sur les berges et se pose à terre ou sur une branche, au soleil. Parfois, elle s'élève au-dessus de l'eau et se laisse déporter par le vent. Même après marquage à la peinture (443 individus, 194 ♂, 249 ♀), il m'a été impossible de retrouver plusieurs fois de suite les mêmes individus sur les lieux de ponte : les mâles disparaissent au cours de poursuites et les femelles s'éloignent après quelques minutes de repos. Il semble cependant que les femelles puissent revenir pondre sans qu'une nouvelle fécondation soit indispensable; CORBET (1957), suivant en cela MOORE, le suggère dans son étude d'*Anax imperator* Leach. Plusieurs femelles de *Crocothemis*, capturées à quelques centaines de mètres des lieux de ponte, ont toutes pondu des œufs qui ont éclos 11 jours plus tard. Ce sont ces œufs, déjà fécondés, qu'elles auraient pondus après une nouvelle copulation qui ne servirait, semble-t-il, qu'à déclencher une ponte immédiate et qu'à féconder les œufs pour une ponte ultérieure (24 heures plus tard, ou retour de la femelle seule sur les lieux de ponte quelque temps après l'accouplement ?).

Dans le second cas, par temps ensoleillé mais fortement venteux, la copulation s'effectue de façon nettement différente. Seules les bordures des marais sont abritées du vent : aussi, les concentrations d'Odonates y sont-elles particulièrement importantes lorsque souffle le mistral. Les couples ne se forment qu'à proximité des lieux de ponte; le vol en tandem, après la saisie de la femelle, est donc extrêmement bref. C'est dans cette position que le couple arrive au-dessus de l'eau. Repoussé alors par le vent auquel il offre trop de prise dès qu'il essaie de se placer « in copula », il regagne la berge, toujours en tandem. Pendant ce trajet, il n'est pas rare de voir le mâle faire des efforts pour tenter de s'accoupler : je n'ai observé qu'un seul couple (sur plus de 150 notés) qui ait réussi à se mettre « in copula » au-dessus de l'eau et qui ait alors parcouru quelques mètres ainsi avant de se poser à terre. Tous les autres n'ont réussi à s'accoupler qu'en arrivant sur la berge à l'abri du vent. Dès que les conjoints sont dans cette position, ils se posent au sol, à un endroit bien ensoleillé. Les 2 individus restent ainsi accouplés pendant une durée sensiblement plus longue que lorsque la copulation a lieu au-dessus de l'eau. A plusieurs reprises, j'ai noté des durées d'accouplement de 17 à 26 secondes. Il est probable que ceci est dû à la température ambiante, nettement plus basse que celle qui est la règle dans le cas d'un temps beau et calme.

Après la copulation, les 2 individus se séparent entièrement en s'élevant à quelques centimètres au-dessus du sol. Le mâle se porte en avant de la femelle ou se pose à côté d'elle, mais il disparaît dès que survient un autre mâle. La femelle se pose à terre à quelques centimètres de l'emplacement de copulation. Après s'être reposée pendant un temps

TABLEAU COMPARATIF

DU COMPORTEMENT DE QUELQUES LIBELLULIDÉS EUROPÉENS ET AMÉRICAINS (copulation et ponte)

Espèces	accouplement	copulation	entre copulation et ponte	ponte
Cr. erythraea	en vol	commencée en vol, peut se continuer à terre. moy. = 15 sec.	jamais de tandem; parfois, repos de la ♀ à terre.	immédiate, seule protégée ou non.
O. cancellatum	en vol avec chute à terre.	commencée en vol, se continue posée. moy. = 10-15 mn.	vol en tandem et séparation.	non immédiate, seule, « protégée ».
S. striolatum et *fonscolombei*	en vol, parfois tentatives à terre.	commencée en vol, se continue posée. moy. = 10-15 mn.	vol en tandem.	non immédiate, en tandem, le plus souvent.
P. tenera	en vol ou posé.	commencée en vol, se continue posée moy. = 17 sec.	jamais de tandem, « guidée » vers le lieu de ponte.	immédiate, seule, guidée et protégée.

variable mais qui ne dépasse que rarement 5 minutes, elle reprend son envol et se dirige vers l'eau où elle pond comme lorsque le temps est calme.

La seule présence du vent modifie donc la séquence des « temps » de l'accouplement chez *Crocothemis erythraea*. Si le temps est calme, la ponte suit immédiatement la copulation qui s'effectue en vol; dans le cas contraire, le couple se pose à terre et la femelle effectue seule la ponte après un repos d'une durée voisine de 5 minutes. La séquence des « temps » de l'accouplement n'est donc pas rigidement pré-déterminée, mais est influencée par les conditions écologiques.

Avec les représentants du genre *Libellula*, les *Crocothemis* appartiennent aux espèces dont la durée de copulation est courte, inférieure à une minute. Tous les autres *Libellulidae* européens ont un temps de copulation supérieur à 5 minutes et qui atteint très souvent 10 minutes.

En ce qui concerne la ponte, elle peut s'effectuer, chez les Libellulidae européens, soit en tandem, soit, une fois que la femelle est seule, « protégée » ou non par le mâle. En cela, les *Crocothemis* se distinguent du genre *Sympetrum* qui est cependant très proche morphologiquement; ils se rapprochent par contre des *Orthetrum* dont la morphologie est nettement différente.

Le comportement de *Cr. erythraea* diffère donc de celui observé pour d'autres genres de *Libellulidae* européens ; il semble, par contre, assez voisin de celui noté par JACOBS pour l'espèce américaine *Perithemis tenera*.

RÉSUMÉ

Crocothemis erythraea s'accouple essentiellement aux heures chaudes; les mâles poursuivent les femelles, les « saisissent » au vol et arrivent au bord des marais en tandem. Suivant les conditions météorologiques, la copulation a lieu au-dessus de l'eau et en vol; la ponte de la femelle seule, protégée ou non par le mâle, suit immédiatement (temps ensoleillé et sans vent); ou bien la copulation débute en vol et s'achève à terre, la femelle allant ensuite pondre seule, après un repos de quelques minutes (temps ensoleillé, mais avec vent violent). Suivant la température, la durée de la copulation varie de 7 à 26 secondes. Ce comportement et ses anomalies sont ensuite comparés avec ce qui est actuellement connu pour d'autres *Libellulidae*, tant européens qu'américains.

Travail de la Station Biologique
de la Tour du Valat.

BIBLIOGRAPHIE

AGUESSE (P.), 1955. — Note préliminaire sur les Odonates de Camargue. *La Terre et la Vie*, IV, actes de la Réserve.

BUCHHOLTZ (C.), 1951. — Untersuchungen an der Libellen-Gattung *Calopteryx* Leach unter besonderer Berücksichtigung ethologischer Fragen. *Zeitschr. für Tierpsychol.*, VIII, 273-293.

BUCHHOLTZ (C.), 1955. — Eine vergleichende Ethologie der Orientalischen Calopterygiden (Odonata) als Beitrag zu ihrer systematischen Deutung. *Ibid.* XII, 364-386.

BUCHHOLTZ (C.), 1956. — Eine Analyse dees Paarungsverhaltens und der dabei wirkenden Auslöser bei den Libellen *Platycnemis pennipes* Pall. und *Pl. dealbata* Klug. *Ibid.*, XIII, 13-25.

CORBET (P.-S.), 1957. — The life-history of the Emperor dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata : Aeschnidae). *Journ Anim. Ecol.*, XXVI, 1-69.

GRASSÉ (P.-P.), 1942. — Les rassemblements de sommeil des Hyménoptères et leur interprétation. *Bull. Soc. Ent. France*, XLVII, 142-148.

JACOBS (M.E.), 1955. — Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology*, XXXVI, 4, 566-586.

LIEFTINCK (M.-A.), 1934. — An annotated list of the Odonata of Java. *Treubia*, XIV, 4.

MOORE (N.-W.), 1952 *a*. — On the so-called « territories » of dragonflies (Odonata : Anisoptera). *Behaviour*, IV, 85-100.

MOORE (N.-W.), 1952 *b*. — Notes on the oviposition behaviour of the dragonfly *Sympetrum striolatum* Charpentier. *Ibid.*, 101-104.

MULLER (A.), 1871. — Notes on the oviposition of *Libellula* (*Sympetrum*) *flaveola* Linné. *Ent. Month. Mag.*, VIII, 361-384.

RICHARDS (O.-W.), 1927. — Sexual selection and allied problems in the Insects. *Biol. Rev.*, II, 4, 298-360.

SCHUSTER (R.), 1956. — Beitrag zur Biologie der mediterranen Libelle *Crocothemis erythraea* Brullé (Odonata). *Deutsche Ent. Zeitchr.*, N. F., III, Heft 1, 81-83.