

Hemianax ephippiger (Burmeister, 1839) (Odonata, Anisoptera : Aeshnidae) : présentation générale

Par Philippe LAMBRET¹ & Jean-Pierre BOUDOT²

¹ Le Trident B2 n°55, rue de la Sansouïre, F-13310 St-Martin-de-Crau ; <philambret@hotmail.com>

² LIEC, UMR 7360 CNRS - Université de Lorraine, Faculté des Sciences, Boulevard des Aiguillettes, B.P. 70239, F-54506 Vandoeuvre-lès-Nancy Cedex <jean.pierre.boudot@numericable.fr>

Reçu le 26 octobre 2012 / Revu et accepté le 05 mars 2013

Mots-clés : *ANAX EPHIPPIGER*, *HEMIANAX EPHIPPIGER*, IDENTIFICATION, REPARTITION, BIOLOGIE, ÉCOLOGIE, MIGRATION.

Key-words: *ANAX EPHIPPIGER*, *HEMIANAX EPHIPPIGER*, IDENTIFICATION, RANGE, BIOLOGY, ECOLOGY, MIGRATION.

Résumé : Nous rappelons certaines caractéristiques d'*Hemianax ephippiger* afin de mieux comprendre le comportement migrateur de cette espèce. Les principaux critères permettant d'identifier rapidement l'espèce sont soulignés. L'aire d'occurrence d'*H. ephippiger* s'étend du sud de l'Afrique au nord de l'Europe et à l'Inde. L'espèce est indigène dans les zones tropicale et méditerranéenne, où la larve se développe rapidement et préférentiellement dans des eaux peu profondes, qu'elles soient temporaires ou permanentes. L'espèce est un migrateur obligé qui quitte très tôt son site d'émergence, au début du stade post-ténéral. Lors d'émergences massives, d'importantes migrations, émaillées d'épisodes de reproduction, conduisent l'espèce très au nord et à l'ouest si bien que celle-ci a été observée jusqu'en Islande, en Asie centrale, en Guyane et dans les Caraïbes. Ces migrations à longue distance apparaissent très largement être des déplacements passifs favorisés par des vents soutenus soufflant durablement dans une direction constante. En Afrique, les migrations prennent place principalement de septembre à novembre sous l'impulsion des émergences massives faisant suite aux pluies de la mousson d'été. Elles sont observables tout au long de l'hiver le long de la côte atlantique africaine, donnant lieu à des pontes et à une nouvelle génération dans les sites favorables, puis se poursuivent, toujours en hiver et au début du printemps, plus au nord en Europe occidentale. Plus à l'intérieur des terres, où la barrière atlasique ne peut être franchie en hiver, de fortes concentrations d'imagos s'attardent au Sahara durant la saison froide. Ils reprendront leur migration vers le nord au printemps. Ces deux voies de migration, côtières et continentales, laissent régulièrement des pontes conduisant à de nouvelles émergences en Afrique, en Europe méditerranéenne et parfois en Europe centrale. Des migrations similaires, accompagnées de phases de reproduction occasionnelles, sont connues dans la péninsule Arabique, aussi bien le long des côtes qu'à l'intérieur des terres. Elles semblent atteindre l'Anatolie et se prolonger en Europe centrale et orientale. Les observations d'Asie centrale résultent probablement de migrations d'origine indo-iranienne. Les générations

secondaires apparaissant au nord des zones saharienne et arabe suite à la migration printanière initiale pourront donner lieu en été et en automne à de nouvelles migrations massives, composées d'individus immatures arrivant ou circulant dans le sud de l'Europe. Du fait du caractère migratoire obligé de l'espèce, ces générations européennes et asiatiques quittent précocement leur lieu d'émergence pour une destination inconnue ; un retour vers les pays du sud de la Méditerranée peut être alors envisagé mais reste très hypothétique. Des pontes automnales en Europe doivent donc être exceptionnelles, et, si tant est qu'elles surviennent, les conditions climatiques régionales rendent un développement larvaire hivernal très exceptionnel et restreint à l'extrême sud du continent. D'autres comportements remarquables de cette espèce sont donnés.

***Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) (Odonata, Anisoptera: Aeshnidae): an overview.**

Summary: The life history and behaviour of *Hemianax ephippiger* are summarized in order to better understand the recent migratory activity of the species observed in Europe. The key criteria for a fast identification of the adults are given. *Hemianax ephippiger* ranges from the South of Africa to the North of Europe and to India. It is autochthonous in the tropical zone and the Mediterranean where the larvae grow rapidly and preferentially in shallow waters, either permanent or temporary. The species is an obligate migrant which leaves early its native habitat, at the post-tenal stage. Following mass emergences, mass migrations bring the species to the north and the west and the latter has been observed as far as Iceland, Central Asia, French Guyana and the West-Indies. Such long-distance migrations are accompanied by successful local breeding and appear to be mostly passive, being allowed for by strong winds blowing into the same direction for several days. In Africa, migrations are initiated mostly from September to November, taking advantage of the mass emergences launched by the rainfalls of the summer monsoon. Migrations occur first during the winter along the Atlantic African coast and are accompanied by local breeding and production of a new generation. They continue in Western Europe until the spring. More to the east, inland swarms fail to cross the Atlas range during the winter and accumulate in the Sahara before being able to start again northwards in spring. These two coastal and inland migration pathways are accompanied by successful breeding in suitable habitats in the north of Africa, Mediterranean Europe and sometimes Central Europe. Similar migrations with successful local breeding are also known from the Arabian Peninsula, both along the coasts and inland. They seem to reach Anatolia and Central and Eastern Europe. Central Asian records could result from Indo-Iranian migrations. The secondary generations appearing north of the Saharan/Arabian belt may lead to new mass migrations in summer and autumn in southern Europe. Due to the obligate migratory behaviour of the species, the European individuals leave their native habitats for unknown destinations; a return to Africa can be advocated but remains highly hypothetical. Egg laying in Europe in autumn is therefore very rare and in this case the European winter conditions make a larval development highly improbable, except in its southernmost parts of the continent. Other noteworthy behaviours of the species are reminded.

Introduction

Hemianax ephippiger (Burmeister, 1839), qui est vu et se reproduit régulièrement en Europe, est un élément migrateur de la faune tropicale (DIJKSTRA & LEWINGTON, 2007 ; GRAND & BOUDOT, 2006). Les migrations sont certaines années de grande ampleur, comme en 1989 (DELIRY, 1989 ; JULIAND & JULIAND, 1989 ; MAIBACH *et al.*, 1989 ; ZANNONI, 1989 ; DUMONT & DESMET, 1990 ; GRAND, 1990 ; ORIEUX, 1990), 1990 (BALANÇA & DE VISSCHER, 1991 ; PAPAZIAN, 1992), 1995 (BERNARD & MUSIAL, 1995 ; BURBACH & WINTERHOLLER, 1997) et 2011 (PARR, 2011). Des synthèses approfondies existent déjà sur cette espèce, notamment sur les phénomènes de migration (PAPAZIAN, 1992 ; SILSBY, 1993 ; CORBET, 2004). Nous ne ferons ici que reprendre les principaux traits de l'espèce en vue d'apporter et de discuter quelques nouveaux points, comme la succession des générations à travers son aire de distribution. Et ce, afin de permettre aux odonatologues de mieux reconnaître et comprendre ce phénomène parfois si spectaculaire.

Identification

Certains critères permettent de distinguer rapidement cet Aeshnidae des autres espèces de la même famille en France, et particulièrement d'*Anax parthenope* (Selys, 1839) avec lequel il peut être facilement confondu (GRAND & BOUDOT, 2006 ; DIJKSTRA & LEWINGTON, 2007) :

- couleur générale marron brunâtre sur la face dorsale des imagos, jaune pâle à marron sur leur face ventrale (Fig. 1), le tout fonçant à mesure que l'individu vieillit.
- yeux marron sur leur face antéro-frontale et jaunes sur leur face postéro-dorsale, et non verts comme chez *A. parthenope* à maturité.
- ♂♂ : à maturité, présence d'une selle bleu turquoise bien circonscrite et se limitant à la seule face dorsale du second segment abdominal. Chez *A. parthenope*, la coloration bleue du second segment abdominal envahit les côtés et se prolonge sur au moins la moitié antérieure du troisième segment abdominal, parfois même sur tout l'abdomen. Il convient néanmoins de souligner que les migrants sont parfois des individus immatures.
- ♀♀ : selle moins intensément colorée, parfois grisâtre voire indistincte (Fig. 1). Coloration donnant à l'individu un aspect général marron foncé, particulièrement en vol. Chez *A. parthenope*, les ♀♀ sont assez semblables aux ♂♂ puis deviennent parfois entièrement brunes tout en gardant des yeux verts.



Figure 1. (a) *Hemianax ephippiger* pondant en tandem dans des débris végétaux flottant, la ♀ montrant une petite selle bleue (© L. Joubert) ; (b) ♀ dépourvue de selle bleue (© J.-P. Boudot)

Distribution géographique

Hemianax ephippiger est essentiellement une espèce afrotropicale de milieux arides à semi-arides. Il évite les zones de forêt dense (ASKEW, 2004). Il est également bien connu du sud-ouest de l'Asie (péninsule Arabique [WATERSTON & PITTAWAY, 1991], Inde [DE FONSEKA, 2000]). Plus au nord, l'espèce est essentiellement migratrice, bien qu'elle se reproduise régulièrement dans la zone méditerranéenne, et plus sporadiquement dans la zone tempérée. Les migrations atteignent l'Asie centrale, le sud de la Fennoscandie et l'Islande (SELYS, 1868 ; HEYMER, 1967 ; NORLING, 1967 ; UTZERI *et al.*, 1987 ; SILSBY,

1993 ; ASKEW, 2004 ; CORBET, 2004 ; BORISOV, 2011). À l'ouest, l'espèce s'avère capable de traverser l'Atlantique et a ainsi été observée en Guyane et dans les Caraïbes, où elle semble commencer à se reproduire (MACHET & DUQUEF, 2004 ; MEURGEY & PICARD, 2011 ; DUQUEF, 2012) (Fig. 2).

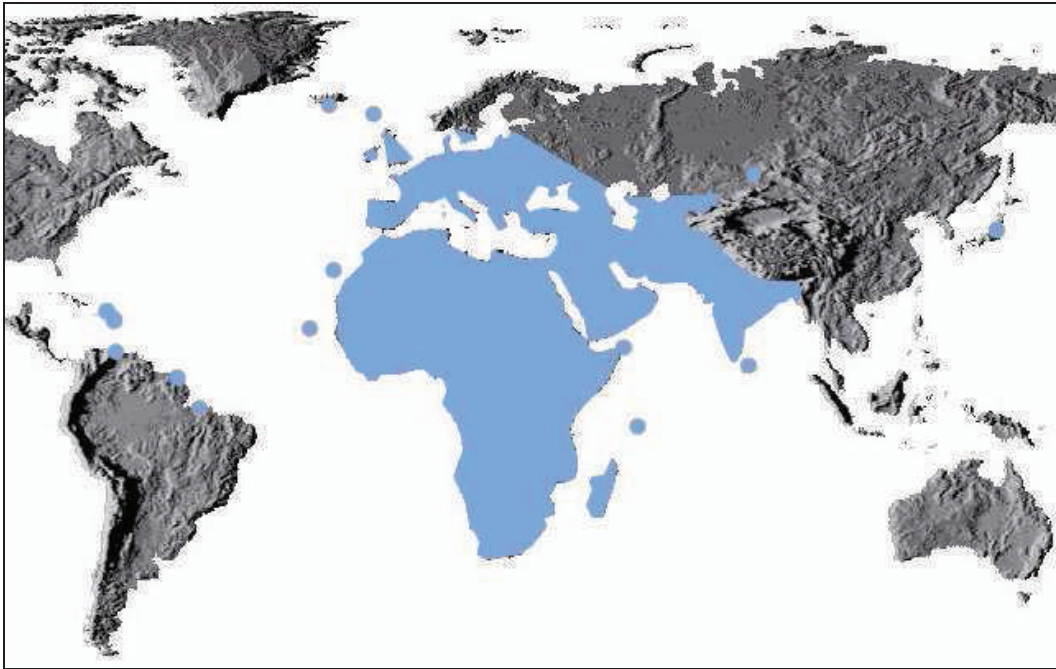


Figure 2. Distribution mondiale des observations d'*Hemianax ephippiger*

(sources : UGAI, 1996 ; MACHET & DUQUEF, 2004 ; MEURGEY & PICARD, 2011 ; <<http://observado.org>> ; <<http://www.flickr.com>> ; V. Kalkman comm. pers.).

Écologie

Cette espèce est un migrateur obligé qui se reproduit dans les milieux lenticques permanents ou temporaires, en eau douce ou saumâtre (CORBET, 2004 ; DUMONT & DESMET, 1990). Il fréquente surtout les milieux ouverts.

La ponte a lieu, généralement en tandem (Fig. 1), dans des végétaux vivants ou morts, parfois de très petite taille, érigés, submergés ou flottant, et dans le sol humide, soulignant le caractère opportuniste de l'espèce (MILLER, 1983 ; JACQUEMIN & BOUDOT, 1986 ; GRAND, 1990 ; MARTENS *et al.*, 2012).

H. ephippiger semble apprécier pour sa reproduction des eaux de faible profondeur et qui comportent une abondante végétation héliophyte (DUMONT, 1977 ; JACQUEMIN & BOUDOT, 1986 ; SILSBY, 1993). On l'observe dans des mares ou des petits étangs temporaires ou permanents, en eau douce ou saumâtre (DEGRANGE, 1973 ; DUMONT, 1977 ; JACQUEMIN & BOUDOT, 1986 ; CORBET, 2004 ; SCIBERRAS, 2011), mais également sur des plans d'eau plus vastes ou aux berges plus abruptes (MAIBACH *et al.*, 1989 ; ZANNONI, 1989 ; GRAND, 1990 ; FATON, 2003 ; BOUDOT & DE KNIJF, 2012) et dans des gravières et carrières inondées (STERNBERG & BUCHWALD, 2000). En Europe et au nord de l'Afrique, des preuves irréfutables de développement larvaire, à savoir

l'observation de larves, d'émergences ou d'exuvies et non simplement d'individus immatures, concernent le plus souvent des petites mares de faible profondeur, des marais en bordure de grands lacs et des gravières à faible lame d'eau, peu ou pas colonisées par la végétation (DEGRANGE, 1973 ; MAIBACH *et al.* 1989 ; BERNARD & MUSIAL, 1995 ; PROT, 1998 ; STERNBERG & BUCHWALD, 2000), plus rarement de grands lacs (DEGRANGE & SEASSAU, 1970 ; GRAND, 1990 ; BOUDOT & DE KNIJF, 2012).

Cycle de vie et migration

Développement larvaire

Le développement larvaire est rapide et est estimé durer de 70 à 120 jours (DEGRANGE, 1973 ; BERNARD & MUSIAL, 1995 ; STERNBERG & BUCHWALD, 2000 ; CORBET, 2004). Sur le littoral atlantique marocain, les données de JACQUEMIN & BOUDOT (1999) suggèrent une période de développement larvaire un peu plus longue en hiver et voisine de 173 jours. Un développement aussi rapide implique un fort taux de croissance journalier, et donc des besoins élevés en nourriture. *H. ephippiger* semble particulièrement efficace en tant que prédateur : il s'avère plus performant dans la capture des larves de moustiques que ne le sont les Gambusies (*Gambusia* sp.) et les Dysticidae (VINOD SHRIVASTAVA *et al.* 1992 in SILSBY, 1993). La larve est très tolérante à la salinité. L'espèce est donc bien adaptée aux lagunes et marais côtiers, ainsi qu'aux milieux désertiques et semi-désertiques où elle peut profiter des eaux temporaires saumâtres liées aux pluies de mousson pour accomplir son développement larvaire complet (DUMONT, 1977 ; DUMONT & DESMET, 1990 ; CORBET, 2004). Les pontes et les émergences sont synchrones et des émergences massives semblent provoquer la formation d'essaims migratoires importants (HEYMER, 1967 ; DUMONT, 1977, 1988 ; DUMONT & DESMET, 1990 ; CORBET, 2004).

Caractère migratoire

Le caractère migratoire d'*H. ephippiger* est connu de longue date (SELYS, 1868 ; BUGNION, 1928) ; il lui a valu son nom vernaculaire anglais de "Vagrant Emperor". Les migrations débutent au stade post-ténéral (CORBET, 2004) et se poursuivent à maturité – par exemple migrations en tandem – (SOARES, 2011). Ce caractère de migrateur obligé peut être interprété comme étant une adaptation au climat général de la zone intertropicale, où les mares remplies par les pluies de mousson s'assèchent rapidement et ne permettent pas une sédentarisation des espèces reproductrices tout au long de l'année.

Les migrations à longue distance sont rendues possibles par les vents dominants durables comme les alizés ou le siroco (SELYS, 1868 ; DELMAS, 1929 ; MIKKOLA, 1968 ; DUMONT, 1988 ; MAIBACH *et al.* 1989 ; PROT, 1998 ; BACQUET, 2004 ; CORBET, 2004). Des migrations semblent toutefois possibles par vent nul (KERIHUEL, 1997). Les individus en déplacement précèdent souvent les fronts orageux (CORBET, 2004). La migration est régulièrement interrompue afin de permettre aux individus en déplacement de reconstituer leurs réserves, les pauses pouvant durer plusieurs jours et les individus repartant aussi subitement qu'ils sont arrivés (CORBET, 2004). Au cours des déplacements, l'altitude de vol oscille entre 3 et 50 m, voire plus (PAPAZIAN, 1992 ; GÜNTHER, 2005) et, au-dessus des continents, l'espèce semble suivre les éléments linéaires du paysage induisant des ascendances thermiques comme les côtes maritimes, le lit des cours d'eau ou les lignes de crête (DUMONT, 1977 ; PAPAZIAN, 1992 ; CORBET,

2004). Ils traversent néanmoins les océans comme l'océan Atlantique (MACHET & DUQUEF, 2004 ; MEURGEY & PICARD, 2011 ; DUQUEF, 2012) et l'océan Indien (ANDERSON, 2009). La côte africaine atlantique est un itinéraire de migration bien connu (DUMONT, 1977, 1978 ; JACQUEMIN & BOUDOT, 1999 ; MEDIANI *et al.*, 2012) mais l'espèce circule également dans l'intérieur des terres aussi bien en Afrique (DUMONT, 1988 ; DUMONT & DESMET, 1990) que dans la péninsule Arabique (WATERSTON, 1984 ; SCHNEIDER, 1988 ; WATERSTON & PITTAWAY, 1991).

Signalons enfin qu'*H. ephippiger* partage plusieurs points communs avec *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798), autre migrateur obligé. Ce dernier est originaire de la zone intertropicale, essaime à la recherche de nouvelles zones de reproduction, constitue de grands rassemblements durant sa phase migratoire, chasse en groupe au crépuscule et est attiré par la lumière (ASKEW, 2004 ; GRAND & BOUDOT, 2006). Son développement larvaire est également très rapide, ce qui rend sa reproduction possible dans les milieux temporaires (ASKEW, 2004 ; CORBET 2004). Son observation en Europe (OBER, 2008 ; FINKENZELLER, 2010) est cependant rarissime et sa reproduction improbable sur ce continent (ASKEW, 2004). Il immigre néanmoins en Asie centrale à partir du sud de son aire pour y produire une seconde génération qui émigrera en retour vers le sud en automne (BORISOV, 2012).

Des tropiques au paléarctique

DUMONT (1977, 1988) et DUMONT & DESMET (1990) indiquent qu'en Afrique, la période de ponte débute à la saison des pluies, qui s'étend de mai ou juin à septembre, et que des émergences massives doivent survenir entre fin août et novembre, selon les années. Par la suite, de grandes concentrations d'*H. ephippiger* stagnent en hiver au sud des Atlas maghrébins, qui constituent une barrière infranchissable en cette saison (DUMONT, 1977, 1988 ; DUMONT & DESMET, 1990). La persistance en Afrique d'une voie de migration côtière tout au long de l'année grâce à un climat hivernal plus doux explique les observations réalisées de novembre à février sur la façade atlantique de l'Afrique et de l'Europe (JACQUEMIN & BOUDOT, 1986, 1999 ; SILSBY, 1993 ; JOURDE & THIRION, 1999 ; THIRION *et al.*, 2002 ; PARR, 2011 ; MEDIANI *et al.*, 2012). Ces observations hivernales, qui ont trait à des groupes ayant atteint leur maturité et qui sont aptes à se reproduire (JACQUEMIN & BOUDOT, 1986, 1999 ; PARR, 2011 ; MEDIANI *et al.*, 2012 ; <http://www.cornishnature.co.uk/cornish-dragonflies/57-the-vagrant-emperor-an>), mettent en évidence les capacités de résistance de l'espèce face aux conditions climatiques et à la raréfaction des proies (JOURDE & THIRION, 1999).

Au printemps, les groupes d'*H. ephippiger* bloqués au Sahara par la barrière atlasique déjà à un stade mature (DUMONT, 1988) reprennent leur déplacement vers le nord et cette deuxième vague migratoire atteint l'Europe après avoir traversé la Méditerranée. Au cours de ce transit, l'espèce se reproduit régulièrement dans la zone méditerranéenne (Maghreb méditerranéen, péninsule Ibérique, littoral méditerranéen français, Italie, Grèce...) (JURZITZA, 1964 ; HEYMER, 1967 ; LOPAU, 2010 ; BOUDOT & DE KNIJF 2012 ; J.-P. BOUDOT *obs. pers.* [Grèce]). Plus tard, en été et en automne, de nouveaux arrivants, immatures cette fois, pourront apparaître certaines années dans le sud de l'Europe (BALANÇA & DE VISSCHER, 1991 ; PAPAIZIAN, 1992). Ces nouveaux essaims ne peuvent correspondre qu'à la nouvelle génération issue des pontes déposées par la migration hivernale initiale dans la zone méditerranéenne (JACQUEMIN & BOUDOT, 1986, 1999 ;

PETERS & GÜNTHER, 2000 ; WEIHRAUCH & WEIHRAUCH, 2003 ; BOUDOT & DE KNIJF 2012). Les individus matures observés dans les îles Britanniques en octobre (PARR, 2011) peuvent quant à eux, soit provenir de ces essaims, soit faire partie directement d'un courant migratoire africain continu.

Conformément à cette structuration migratoire, l'abondance d'*H. ephippiger* en France, et plus largement dans l'ouest de l'Europe, est bimodale, avec un premier pic, bien marqué au printemps (début avril - début juin) (parfois débutant dès janvier-février) et un autre étalé de l'été à l'automne (juillet - octobre) (PETERS & GÜNTHER, 2000 ; GRAND & BOUDOT, 2006 ; DIJKSTRA & LEWINGTON, 2007).

Plus à l'est, *H. ephippiger* est également un migrant panarabique bien connu qui produit une nouvelle génération dans les mares saumâtres temporaires bordées de roseaux rencontrées le long des côtes et à l'intérieur du désert (WATERSTON, 1984 ; SCHNEIDER, 1988 ; WATERSTON & PITTAWAY, 1991). Les premiers arrivants annuels s'observent en petits groupes ou en énormes rassemblements de centaines de milliers d'individus (SCHNEIDER, 1988) en janvier-février (FEULNER, 2008). Ces rassemblements sont peut-être les mêmes que ceux qui seront vus plus tard en Anatolie (BOUDOT *et al.*, 2009) (plusieurs millions d'individus sur 220 km le long de la Mer Noire en août 1995) et en Europe centrale et orientale (GORB, 1992, 1996 ; BURBACH & WINTERHOLLER, 1997).

Enfin, les individus observés en Asie centrale (BORISOV, 2011) proviennent vraisemblablement de migrations similaires en provenance de la zone indo-iranienne.

Destin des émergents européens

Il y a très peu d'évidences de développement larvaire hivernal dans le nord de l'Afrique et en Europe (WEIHRAUCH & WEIHRAUCH, 2003). JACQUEMIN & BOUDOT (1986, 1999) citent des pontes du 12 décembre 1984 au 24 février 1985 suivies d'émergences tout au long du mois de juin 1985 sur le littoral atlantique marocain. JUILLERAT & MONNERAT (2009) rapportent l'observation d'une exuvie et d'une émergence avortée à la marge nord du Sahara le 25 avril 2007. BELLE (1984) observe une ♀ fraîchement émergée le 27 mars 1979 dans le Parc National de Coto Doñana en Andalousie. En France, des exuvies ont été récoltées en Camargue le 29 avril 2000 tandis que plusieurs individus immatures étaient observés dans le même secteur (FATON, 2003). Un individu fraîchement émergé a été capturé et photographié quelques jours plus tard (D. Cohez, *in litt.*). Cette dernière observation suggère un développement larvaire hivernal éventuellement ralenti par les basses températures et faisant suite à des pontes datant d'octobre ou de novembre. Les mois d'octobre et de novembre 1999 ainsi que l'hiver 1999-2000 n'ayant pas été significativement plus clément que les autres (Fig. 3), le caractère unique pour la région de cette observation dans une région passablement fréquentée par les naturalistes au printemps illustre, soit la rareté des tentatives de reproduction de l'espèce sur le littoral méditerranéen français, soit la difficulté de l'espèce à résister à l'hiver dans cette même région.

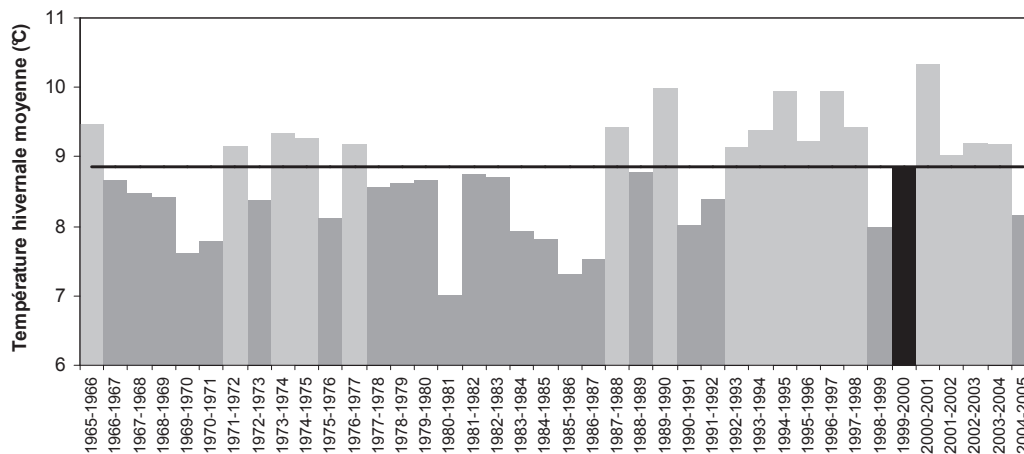


Figure 3. Températures moyennes de novembre à mars (inclus) de 1965 à 2005 (station Météo France de Rebatun, Bouches-du-Rhône). L'hiver 1999-2000 (barre noire), qui a vu un développement larvaire d'*Hemianax ephippiger*, n'a pas été particulièrement clémente (8,85 °C, trait noir horizontal) par rapport aux autres (moyenne = 8,71 ± 2,12 °C, médiane = 8,74). Vingt-deux hivers ont été plus froids (barres gris foncé) et 17 plus doux (barres gris clair) que l'hiver 1999-2000.

Le devenir des individus appartenant à la génération européenne, que ce soit dans la zone méditerranéenne (régulière) ou en Europe tempérée (plus sporadique) (MAIBACH *et al.*, 1989 ; ORIEUX, 1990 ; BERNARD & MUSIAL, 1995 ; STERNBERG & BUCHWALD, 2000 ; WILDERMUTH *et al.*, 2005), reste inconnu (GRAND & BOUDOT, 2006). Ils disparaissent rapidement de leurs sites d'émergence et leur parcours n'a jusqu'ici pas pu être tracé d'une manière certaine. Aucune preuve démontrant un retour en Afrique ou dans le sud de l'Asie n'est disponible même si celui-ci est envisagé (GÜNTHER, 2005 ; BORISOV, 2011). On est donc loin des allers-retours réguliers générationnels d'*Anax junius* (Drury, 1773) en Amérique. De tels retours en direction du sud seraient de toute manière discrets en raison de la rareté de la reproduction de l'espèce dans la zone tempérée et un tel phénomène ne sera jamais aisé à mettre en évidence à moins de développer des moyens considérables (WIKELSKI *et al.*, 2006).

Durée de vie des adultes

DUMONT & DESMET (1990) indiquent à la suite de GAMBLES (1960) que les espèces tropicales, dont *H. ephippiger* est un élément, passent la plus longue partie de leur vie à l'état adulte, à l'inverse des espèces paléarctiques. DEGRANGE & SEASSAU (1968b) réussirent, après les avoir capturées, à maintenir des ♀♀ en captivité jusqu'à 73 jours, ce qui ne rend pas compte de la longévité de l'adulte admise par les auteurs précédents. Se fondant sur des immigrants matures en phase de reproduction, GRAND (1990) évalue à 9 ou 10 semaines la durée de vie des imagos appartenant à cette espèce, ce qui est du même ordre de grandeur. La migration à laquelle ces individus appartenaient avait néanmoins été repérée au Sahara central dès les premiers jours d'avril, où elle séjournait au sud de l'Algérie en attendant de pouvoir franchir le Hoggar et les Atlas dès l'élévation des températures au printemps (DUMONT & DESMET, 1990). Du fait des conditions hivernales et début printanières de cette région (DUMONT, 1988), et étant donné l'absence

d'habitats favorables à cette période de l'année, ces individus ne pouvaient être d'origine locale et leur émergence remontait au moins à l'arrière-saison de la mousson précédente (octobre- novembre) quelque part plus au sud dans la zone sahélienne (très arrosée en automne 1988). Les derniers individus de cette migration ayant été observés le 30 mai 1989, la durée de vie des imagos devait au moins atteindre 26 à 30 semaines. La nouvelle génération à laquelle ils donnèrent naissance apparut dès le mois d'août suivant, soit moins de 12 semaines plus tard...

Autres comportements remarquables

Grégarisme et territorialité

Lors des migrations, les individus se rassemblent généralement en grand nombre sans comportement de territorialité (BUGNION, 1928 ; HEYMER, 1967 ; DEGRANGE & SEASSAU, 1968a ; JULIAND & JULIAND, 1989 ; DUMONT & DESMET, 1990 ; PAPAIZIAN, 1992 ; SILSBY, 1993 ; KERIHUEL, 1997). Ils peuvent évoluer très proches les uns des autres – jusqu'à 2,5 m en moyenne – et par conséquent garder un contact visuel (PAPAIZIAN, 1992). Lors de la chasse, les adultes s'observent jusqu'à plusieurs kilomètres des points d'eau, chassant dans des milieux terrestres, parfois à proximité des arbres. Ils font là aussi preuve de grégarisme et ne manifestent aucune agressivité les uns envers les autres.

Il en va tout autrement lors des phases de reproduction, durant lesquelles les ♂♂ défendent alors un territoire d'une vingtaine de mètres le long des berges, d'où ils excluent leurs congénères (GRAND, 1990 ; BERNARD & MUSIAL, 1995).

Vol crépusculaire et nocturne

A l'instar d'autres Aeshnidae, *H. ephippiger* vole au crépuscule – notamment pour chasser les moustiques et les chironomes comme le fait *A. parthenope* (P. Lambret, obs. pers.). Il est également très souvent attiré par les lumières la nuit, particulièrement lorsque la lune n'est pas visible (DUMONT, 1977 ; SILSBY, 1993 ; UMAR *et al.*, 2012). Les observations rapportées par AVERILL (1995) montrent clairement qu'*H. ephippiger* migre également durant la nuit. Ajoutons enfin que si SCIBERRAS (2011) a observé que toutes les activités de reproduction, notamment les tandems, survenaient juste avant le crépuscule, ceci ne représente qu'un cas isolé, de nombreuses autres observations de tandem et de ponte ayant été faites en pleine journée (JACQUEMIN & BOUDOT, 1986 ; JACQUEMIN, 1987 ; GRAND, 1990 ; <http://www.cornishnature.co.uk/cornish-dragonflies/-57-the-vagrant-emperor-an>).

Stationnement au sol

Les Aeshnidae se perchent ordinairement dans la végétation à la verticale. GRAND (1990) témoigne d'individus d'*H. ephippiger* se plaquant à même le sol par grand vent et suppose que ce comportement correspond à la fréquentation par cette espèce des biotopes arides, ventés en journée (vent thermique), d'Afrique. A. Guibentif (*in litt.*) a été témoin d'un comportement semblable (Fig. 4) à proximité du lac de Merzouga (Dayet Srij) au Maroc, qui est ceinturé par une pelouse rase très ouverte et parsemée d'îlots buissonnants de tamaris. Ces derniers, ainsi que les herbes non encore broutées au printemps, constituent habituellement les supports de cette espèce par temps calme dans cette localité et dans les dunes de l'Erg Chebi voisin (J.-P. Boudot, obs. pers.). Dans d'autres cas, une

telle posture correspond davantage à la recherche de chaleur et à l'absence de support érigé, comme le montre la figure 1b, prise dans les Alpes du sud à près de 2200 m d'altitude (J.-P. Boudot, obs. pers.).



Figure 4. *Hemianax ephippiger* posé à même le sol d'un reg (pavage pierreux désertique) saharien par temps venteux, à proximité du Dayet Srji (Merzouga, Maroc, avril 2008, © A. Guibentif).

Remerciements

Nous tenons à remercier sincèrement Jean-Louis Dommanget pour son aide à la constitution d'une partie du fonds bibliographique utilisé ici.

Travaux cités

- ANDERSON C.R., 2009. Do dragonflies migrate across the western Indian Ocean? *Journal of Tropical Ecology*, 25: 347-358.
- ASKEW R.R., 2004. *The dragonflies of Europe (revised edition)*. Harley Books, Colchester, United Kingdom, 291 pp.
- AVERILL M., 1995. Night sighting of *Hemianax ephippiger* on migration. *Kimminsia*, 6 (2) : 11.
- BACQUET P., 2004. Observation d'*Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1838) dans la région de Montpellier (Département de l'Hérault) (Odonata, Anisoptera : Aeshnidae). *Martinia*, 20 (1) : 45.
- BALANÇA G. & DE VISSCHER M.N., 1991. Migration et prédation d'*Hemianax ephippiger* (Burmeister). *Martinia*, 7 (3) : 52.
- BELLE J. 1984. *Orthetrum trinacria* (Selys) new to the fauna of Spain, with records of three other Afrotropical Odonata Anisoptera. *Entomologische Berichten, Amsterdam*, 44: 79-80.
- BERNARD R. & MUSIAL J., 1995. Observations of an abundant occurrence of *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) in western Poland in 1995 (Odonata : Aeshnidae).

- Opuscula zoologica fluminensia*, 138 : 1-9.
- BORISOV S.N., 2011. Migrant Dragonflies in Middle Asia. 1. *Anax ephippiger* (Burmeister, 1839) (Odonata, Aeshnidae). *Euroasian Entomological Journal*, 10 (2): 127-130.
- BORISOV S.N., 2012. Migrant Dragonflies in Middle Asia. 3. *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) (Odonata, Libellulidae). *Euroasian Entomological Journal*, 11 (1): 37-41.
- BOUDOT J.-P., KALKMAN V., AZPILICUETA AMORÍN M., BOGDANOVIĆ T., CORDERO RIVERA A., DEGABRIELE G., DOMMANGET J.-L., FERREIRA S., GARRIGÓS B., JOVIĆ M., KOTARAC M., LOPAU W., MARINOV M., MIHOKOVIĆ N., RISERVATO E., SAMRAOUI B. & SCHNEIDER W., 2009. Atlas of the Odonata of the Mediterranean and North Africa. *Libellula Supplement*, 9 : 1-256.
- BOUDOT J.-P. & DE KNIJF J., 2012. Nouvelles données sur les Odonates du Maroc oriental et méridional (Odonata). *Martinia*, 28, (1/2) : 1-28.
- BUGNION É., 1928. Un grand vol de Libellules (*Hemianax ephippiger* Burm.) observé au Maroc. *Bulletin de la Société entomologique de France*, séance du 10 octobre 1928 : 242-244.
- BURBACH K. & WINTERHOLLER M., 1997. Die Invasion von *Hemianax ephippiger* (Burmeister) in Mittel- und Nordeuropa 1995/1996 (Anisoptera: Aeshnidae). *Libellula*, 16 : 33-59.
- CORBET P.S., 2004. *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Revised edition. Harley Books, Colchester, 829 pp.
- DE FONSEKA T., 2000. The dragonflies of Sri Lanka. Wildlife Heritage Trust Publications, Colombo, Sri Lanka, 304 pp. <http://www.wht.lk/storage/book_downloads/-Fonseka%20Dragonflies.pdf>
- DEGRANGE C., 1973. Un Odonate des eaux temporaires: *Hemianax ephippiger* (Burm.). *Bulletin de la Société Linéenne de Lyon*, 42 (numéro spécial) : 43-48.
- DEGRANGE C. & SEASSAU M.-D., 1968a. Odonates des Alpes-Maritimes. *Travaux du Laboratoire d'Hydrobiologie de Grenoble*, 59-60 : 65-82.
- DEGRANGE C. & SEASSAU M.-D., 1968b. Longévité des Odonates Anisoptères adultes en captivité. *Travaux du Laboratoire d'Hydrobiologie de Grenoble*, 59-60 : 83-86.
- DEGRANGE C. & SEASSAU M.-D., 1970. Première capture en Europe de la larve de *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) (Odonata, Anisoptera, Aeshnidae). *Travaux du Laboratoire d'Hydrobiologie*, 61 : 77-87.
- DELIRY C., 1989. Comportement reproducteur d'*Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) (Odonata, Anisoptera: Aeshnidae) lors de l'invasion de 1989. *Sympetrum*, 3 : 39-43.
- DELMAS R., 1929. La présence en France d'*Hemianax ephippiger* Burm. *Bulletin de la Société d'Histoires Naturelles de Toulouse*, 64: 639-640.
- DIJKSTRA K.-D. B. & LEWINGTON R., 2007. *Guide des libellules de France et d'Europe*. Delachaux et Niestlé, 320 pp.
- DUMONT H.J., 1977. On migrations of *Hemianax ephippiger* (Burmeister) and *Tramea basilaris* (P. de Beauvois) in West and North-West Africa in the winter 1975/1976 (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae). *Odonatologica*, 6 : 13-17.
- DUMONT H.J., 1978. Addition à la faune des Odonates de Mauritanie. *Bulletin et Annales*

- de la Société Royale Belge d'Entomologie, 114: 29-34.
- DUMONT H.J., 1988. *Hemianax ephippiger* (Burmeister) in the northern Algerian Sahara in winter (Anisoptera: Aeshnidae). *Notulae odonatologicae*, 3 : 20-22.
- DUMONT H.J. & DESMET K., 1990. Transsahara and transmediterranean migratory activity of *Hemianax ephippiger* (Burmeister) in 1988 and 1989 (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, 19 (2) : 181-185.
- DUQUEF M., 2012. Reproduction probable d'*Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) en Guyane (Odonata, Anisoptera : Aeshnidae). *Martinia*, 28 (2) : 126.
- FATON J.-M., 2003. Avancement de la prospection dans la Drôme et découverte de trois nouvelles espèces dans le département : *Coenagrion caerulescens* (Fonscolombe, 1838), *Gomphus graslinii* Rambur, 1842 et *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839). *Martinia*, 19 (2) : 61-64.
- FEULNER G., 2008. Emperor Dragonflies swarming. *Gazelle*, 23 (2): 6.
- FINKENZELLER M., 2010. First record of *Pantala flavescens* for Croatia (Odonata: Libellulidae). *Libellula*, 29 (3/4): 205-208.
- GAMBLES R. M., 1960. Seasonal distribution and longevity in Nigerian dragonflies. *Journal of the West African Science Association*, 6: 18-26.
- GORB S.N, 1992. Strekoza *Hemianax ephippiger* Burmeister (Odonata, Aeshnidae) na Ukraine. - The dragonfly *Hemianax ephippiger* Burmeister (Odonata, Aeshnidae) in the Ukraine. *Acta Hydroentomologica Latvica*, 2: 18-21.
- GORB S., 1996. A new record of *Hemianax ephippiger* (Burm.) from central Ukraine (Anisoptera : Aeshnidae). *Notulae Odonatologicae*, 4 (7): 123.
- GRAND D., 1990. Sur une migration d'*Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1838) en région Lyonnaise (Rhône) (Odonata, Anisoptera : Aeshnidae). *Martinia*, 6 (4) : 85-91.
- GRAND D. & BOUDOT J.-P., 2006. *Les libellules de France, Belgique et Luxembourg*. Biotope, collection Parthénope, Mèze, 480 pp.
- GÜNTHER A., 2005. *Anax ephippiger* in Europa – immer Invasionen in eine Sackgasse? (Odonata: Aeshnidae). *Libellula*, 24 (3/4) : 241-247.
- HEYMER A., 1967. *Hemianax ephippiger* en Europe (Odon. Anisoptera). *Annales de la Société Entomologique de France*, 3 (3) : 787-795.
- JACQUEMIN G., 1987. Les odonates de la Merja de Sidi Bou Ghaba (Mehdiya, Maroc). *Bulletin de l'Institut Scientifique*, Rabat, 11: 175-183.
- JACQUEMIN G. & BOUDOT J.-P., 1986. Comportement de ponte chez *Hemianax ephippiger* (Burm.). *Notulae odonatologicae*, 2 (7) : 112-113.
- JACQUEMIN G. & BOUDOT J.-P., 1999. *Les Libellules (Odonates) du Maroc*. Société Française d'Odonatologie, Bois d'Arcy, 149 pp.
- JOURDE P. & THIRION J.-M., 1999. Nouvelles données sur *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) et données précoces pour quelques Odonates de Charente-Maritime. *Martinia*, 15 (2) : 46.
- JUILLERAT L. & MONNERAT C., 2009. Odonata in southern Morocco, with first records of *Orthetrum ransonnetii* and *Sympetrum sinaiticum* (Odonata: Libellulidae). *Libellula*, 28 (1/2): 97-115.
- JULIAND C. & JULIAND P., 1989. Notes sur l'observation d'*Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) (Odonata, Anisoptera : Aeshnidae). *Sympetrum*, 3 : 31-32.
- JURZITZA G., 1964. A propos de quelques espèces rares d'Odonates en Camargue.

- Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire Naturelle de l'Hérault*, 104 (4) : 261-267.
- KERIHUEL C., 1997. Migration d'*Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1838) dans le département de l'Aude (Odonata, Anisoptera : Aeshnidae). *Martinia*, 13 (4) : 106.
- LOPAU W., 2010. Verbreitungsatlas der Libellen in Griechenland (Odonata). *Libellula Supplement*, 6: 5-153
- MACHET P. & DUQUEF M. 2004. Un visiteur inattendu et de taille !... *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) capturé à la Guyane française. *Martinia*, 20 (3) : 121-124.
- MAIBACH A., VONWIL G. & WILDERMUTH H, 1989. Nouvelles observations de *Hemianax ephippiger* (Burm.) (Odonata, Anisoptera) en Suisse avec évidences de développement. *Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles*, 79 (4) : 340-346.
- MARTENS A., GÜNTHER A. & SUHLING F., 2012. Diversity in mate-guarding types within the genus *Anax* (Odonata: Aeshnidae). *Libellula Supplement*, 12 : 133-122.
- MEDIANI M., BOUDOT J.-P., BENAZZOUB B. & EL BELLA T., 2012. Two dragonfly species (Insecta: Odonata) migrating at Dakhla (region of Oued Ad-Dahab Lagouira, Morocco). *International Journal of Odonatology*, 15 (4) : 293-298.
- MEURGEY F. & PICARD L., 2011. *Les Libellules des Antilles françaises*. Biotope, Mèze (Collection Parthénope) et MNHN, Paris, 440 pp.
- MIKKOLA K., 1968. *Hemianax ephippiger* (Burm.) (Odonata) carried to Iceland from the Eastern Mediterranean by an air current. *Opuscula Entomologica*, 33 (1-2) : 111-113.
- MILLER P.L., 1983. Contact guarding during oviposition in *Hemianax ephippiger* (Burmeister) and *Anax parthenope* (Selys) (Odonata : Aeshnidae). *Tombo*, 25: 17-19.
- NORLING U., 1967. *Hemianax ephippiger* (Burm.) found in Iceland (Odonata). *Opuscula Entomologica*, 32 : 99-100.
- OBER S., 2008. First record of *Pantala flavescens* for the western Balkans (Odonata: Libellulidae). *Libellula*, 27: 117-121.
- ORIEUX G., 1990. Observation d'*Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) dans le département de la Nièvre (Odonata, Anisoptera : Aeshnidae). *Martinia*, 6 (2) : 34.
- OZONO A., KAWASHIMA I. & FUTAHASHI R., 2012. Dragonflies of Japan. Bun-ichi Company Limited, Tokyo, Japan, 532 pp.
- PAPAZIAN M., 1992. Contribution à l'étude des migrations massives en Europe de *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) (Odon., Anisoptera Aeshnidae). *Entomologica Gallica*, 3 (1) : 15-21.
- PARR A., 2011. The Vagrant Emperor *Anax ephippiger* in Britain and Europe during early 2011. *Journal of the British Dragonfly Society*, 27 (2) : 80-87.
- PETERS G. & GÜNTHER A., 2000. Frühjahrsbeobachtungen an *Anax ephippiger* auf Rhodos nebst Anmerkungen über den Invasionsraum der Art. *Libellula Supplement*, 3: 49-61.
- PROT J.-M., 1998. Reproduction d'*Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) dans le département du Jura (Odonata, Anisoptera, Aeshnidae). *Martinia*, 14 (1) : 19-22.
- SCHNEIDER W., 1988. Dragonflies (Odonata) of the Wahiba Sands and adjacent areas, Eastern Oman. *Journal of Oman Studies*, Special Report N° 3, 377-388.
- SICIBERRAS A., 2011. First record of successful breeding of *Hemianax ephippiger*

- (Burmeister, 1839) in the Maltese Islands (Insecta Odonata). *Naturalista siciliano*, S. IV, 35 (2) : 157-162.
- SELYS-LONGCHAMPS E. (DE), 1868. Compte rendu de l'assemblée mensuelle du 7 décembre 1867. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 10 : 58-59.
- SILSBY J., 1993. A review of *Hemianax ephippiger*, the Vagrant Emperor. *Journal of the British Dragonfly Society*, 9 (2) : 47-50.
- [SOARES A., 2011. *Anax ephippiger* - Massive migration wave in Portugal. <<http://www.flickr.com/photos/39280703@N08/5595868131/>>, consulté le 12 oct. 2011.]
- STERNBERG K. & BUCHWALD R., 2000. *Die Libellen Baden-Württembergs. Band 2 : Großlibellen (Anisoptera) ; Literatur*. E. Ulmer GmbH, Stuttgart, 712 pp.
- THIRION J.M., COUTURIER S., COUTURIER T. & RUSSEIL S., 2002. L'Anax porte-selle *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) (Odonata, Aeshnidae) en Charente-Maritime. *Annales de la Société des Sciences Naturelles de la Charente-Maritime*, 9 (2) : 237.
- UGAI S., 1996. The first migrate record of *Hemianax ephippiger* from Japan. *Tombo*, 39 : 45-46.
- UMAR D.M., MARINOV M.G., SCHORR M. & CHAPMAN H.M., 2012. Odonata attracted by light –a new topic for myth-busters. *International Dragonfly Fund - Report*, 43 : 1-52.
- UTZERI C., CARCHINI G. & LANDI F., 1987. Nota sulla riproduzione di *Hemianax ephippiger* (Burm.) in Italia (Anisoptera : Aeshnidae). *Notulae Odonatologicae*, 2 (10) : 162-165.
- WATERSTON A.R., 1984. Insect of Southern Arabia. Odonata from the Yemens and Saudi Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, 6: 451-472.
- WATERSTON A.R. & PITTAWAY A.R., 1991. The Odonata or dragonflies of Oman and neighbouring territories. *Journal of Oman Studies*, 10 [1989]: 131-168.
- WEIHRAUCH F. & WEIHRAUCH S., 2003. Spring odonata records from Alentejo (Portugal), Andalusia and Extremadura (Spain). *Opuscula zoologica fluminensia*, 207: 1-18.
- WIKELSKI M., MOSKOWITZ D., ADELMAN J.S., COCHRAN J., WILCOVE1 D.S. & MAY M.L., 2006. Simple rules guide dragonfly migration. *Biology Letters*, 2 : 325-329.
- WILDERMUTH, H., Y. GONSETH & A. MAIBACH, 2005. *Odonata – Les Libellules en Suisse*. Fauna Helvetica 11, CSCF/SES, Neuchâtel, 398 pp.
- ZANNONI C., 1989. Énigmatique *Hemianax*. *Sympetrum*, 3 : 35-38.
-