Bulletin de la Société entomologique de France, **116** (4), 2011 : 389-395.

La sinuosité de la nervure costale de l'aile antérieure chez les Palpopleurinae (Odonata, Anisoptera, Libellulidae)

par Michel PAPAZIAN

Le Constellation, bât. A, 72 avenue des Caillols, F – 13012 Marseille <papazianmcm@wanadoo.fr>

Résumé. – La sinuosité de la nervure costale de l'aile antérieure est présente chez les genres *Diastatops*, *Palpopleura* et *Zenithoptera.* L'existence de cette concavité est intimement liée à la conformation des yeux. Le positionnement des ailes, très en avant du corps sur ces insectes posés, trouve une origine physiologico-comportementale.

Summary. – **The undulation of the costal vein of the forewing in Palpopleurinae (Odonata, Anisoptera, Libellulidae)**. The undulation of the costal vein of the forewing is present in *Diastatops*, *Palpopleura* and *Zenithoptera*. The existence of this hollow is closely related with the shape of the eyes. The very forward positioning of the wings on these perching insects may have a physiologico-behavioral origin.

Keywords. – Palpopleurinae, wing morphology, costal vein, undulation.

La position taxonomique des genres proches *Diastatops* Rambur, 1842, *Palpopleura* Rambur, 1842, *Perithemis* Hagen, 1861, et *Zenithoptera* Sélys, 1869, a été modifiée à plusieurs reprises, de la proposition de la sous-famille Palpopleurinae Jacobson & Bianchi, 1905, aux tribus Palpopleurini et Diastatopidini *sensu* Bechly, 1996. Leur position actuelle, non réellement fixée (BECHLY, 1996) est à considérer avec prudence (GARRISON *et al*., 2006).

Les *Diastatops* et *Zenithoptera*, genres néotropicaux, comptent à ce jour huit et quatre espèces. Les *Perithemis*, riches de treize espèces, sont également néotropicaux avec un élément nord-américain. Les *Palpopleura*, avec sept espèces, sont afrotropicaux et comprennent un élément asiatique. RIS (1909) regroupe les quatre genres dans le « Gruppe III » et TILLYARD (1917) dans la « Tribe 3 : Palpopleurini » par leurs affinités dans la structure alaire : des ailes larges, un champ anal allongé avec sa nervure médiane presque droite, les secteurs de l'arculus séparés à l'aile antérieure, à peine fusionnés à l'aile postérieure, l'arculus situé entre les deux premières nervures anténodales, la dernière nervure anténodale incomplète et la présence de « *bridge crossveins* » supplémentaires : nervures transverses situées sous le nodus, entre la nervure RP1/2 et la nervure IR2, d'après la terminologie RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984).

RIS (1909) et FRASER (1957) mentionnent la présence de la sinuosité anténodale de la nervure costale de l'aile antérieure chez les trois genres *Diastatops*, *Palpopleura* et *Zenithoptera* en tant qu'élément de diagnose.

Les Libellulidae qui chassent à l'affût, par conséquent la plupart du temps posés, tiennent leurs ailes étalées de chaque côté du corps, avec une propension à les incliner vers l'avant du corps (fig. 1-4, 6). Nous observons chez les *Diastatops*, *Palpopleura* et *Zenithoptera*, les ailes antérieures excessivement dirigées au devant du corps. La bordure costale des ailes antérieures est alors très proche de la tête, la sinuosité de la nervure costale épousant parfaitement le contour des yeux. Les ailes antérieures sont positionnées au plus près de l'axe du corps, à mi-hauteur des yeux. Nous constatons que la sinuosité de la nervure costale de l'aile antérieure est intimement liée à la conformation des yeux (fig. 1-4).

Variation de la sinuosité. – Entre sa naissance et le nodus, la nervure costale de l'aile antérieure des Libellulidae est convexe dans sa moitié basale, rarement droite. Le champ costal est l'espace délimité par les nervures costale et sous-costale. La sinuosité de la

nervure costale de l'aile antérieure des *Diastatops*, *Palpopleura* et *Zenithoptera* est une courte concavité située à mi-distance de la base de l'aile et du nodus (fig. 7-12). La fine denticulation de la marge externe de cette nervure n'est pas altérée dans la sinuosité, seules deux ou trois nervures transverses anténodales du champ costal sont plus courtes.

Chez les *Diastatops*, la base de l'aile postérieure est élargie, la réticulation y est particulièrement développée avec une zone anastomosée. Le champ costal de l'aile antérieure est également large, quelques cellules sont même dédoublées après le nodus (sauf chez *D. dimidiata* (Linné, 1758) : chez cette espèce, la couleur noire et opaque des ailes ne dépasse pas le nodus). DUNKLE (1978) et WILDERMUTH (1994) rapprochent les *Diastatops* des autres Libellulidae possédant de larges ailes, les "planeurs" *Pantala* Hagen, 1861, *Tramea* Hagen, 1861, et *Paltothemis* Karsch, 1890. La couleur noire et opaque est dominante sur les ailes des *Diastatops*. La sinuosité de la nervure costale est très marquée (fig. 1 et 7).

Chez les *Zenithoptera*, les ailes postérieures ne présentent pas de nervation ou d'élargissement particuliers ; la couleur noire et opaque est dominante sur les ailes. La sinuosité de la nervure costale est également très marquée (fig. 2 et 8).

Chez les *Palpopleura*, les ailes postérieures ne présentent pas de nervation ou d'élargissement particuliers. Parmi les sept espèces que compte actuellement le genre [*P. albifrons* Legrand, 1979, *P. deceptor* (Calvert, 1899), *P. jucunda* Rambur, 1842, *P. lucia* (Drury, 1773), *P. portia* (Drury, 1773), *P. sexmaculata* (Fabricius, 1787), et *P. vestita* Rambur, 1842], la couleur noire et opaque que revêtent les ailes est d'étendue très variable. Elle atteint le ptérostigma chez *P. lucia* et *P. portia*, et est réduite à des taches chez *P. deceptor* et *P. sexmaculata* (fig. 3 et 9-12). Apparemment en corrélation avec la diminution de l'étendue de cette couleur noire et opaque, la sinuosité de la nervure costale disparaît (tableau I).

Tableau I. – Aile antérieure des *Palpopleura* : couleur noire et sinuosité de la nervure costale.

	Etendue de la couleur noire	Sinuosité de la nervure costale
P. lucia	atteint le ptérostigma	distincte
P. portia	atteint le ptérostigma, marge postérieure de l'aile hyaline	distincte
P. albifrons	n'atteint pas le ptérostigma, moitié postérieure hyaline	distincte
P. vestita	atteint le nodus	distincte
P. jucunda	n'atteint pas le nodus, réduite à de larges taches	distincte
P. sexmaculata	réduite à des taches variables	peu distincte ou absente
P. deceptor	réduite à des taches linéaires	peu distincte ou absente

Chez les *Perithemis*, les ailes postérieures ne présentent pas de nervation ou d'élargissement particuliers. La couleur ambre translucide des ailes est dominante, avec parfois quelques taches brunes. La sinuosité de la nervure costale est absente (fig. 13).

Nous constatons une possible corrélation entre l'étendue de la couleur noire et opaque des ailes et la sinuosité. Chez les *Diastatops* et les *Zenithoptera*, dont les ailes sont, respectivement, totalement ou en grande partie noires et opaques, la sinuosité est très marquée. Chez les *Palpopleura*, quand l'étendue de la couleur noire et opaque va en s'amenuisant, principalement dans la moitié antérieure de l'aile, la sinuosité s'estompe. Chez les *Perithemis* aux ailes couleur ambre et translucides, la sinuosité est absente. Nous noterons que la couleur noire opaque des ailes se rencontre chez d'autres Libellulidae, notamment chez certains *Rhyothemis* Hagen, 1867.

Fig. 1-6. – 1, *Diastatops pullata* (Burmeister, 1839), Berlijnsavanne (Surinam), 7.III. 2007. – 2, *Zenithoptera fasciata* (Linné, 1758), Boven Coesewijne (Surinam), 28.VII. 2007. – 3, *Palpopleura lucia* (Drury, 1773), Bakoumba (Gabon), 21.IV.2009. – 4, *Diastatops dimidiata* (Linné, 1758), Uitkijk (Surinam), 10.III.2007. – 5, *Sympetrum pedemontanum* (Müller, 1766), Peyrolles (France), 2.VII.2010. – 6, *Hadrothemis defecta* (Karsch, 1891), Yekepa (Liberia), 11.I.2011. *(Photographies K. D. Dijkstra, sauf 3, N. Mézières et 5, P. Höhener).*

DISCUSSION

L'existence de la sinuosité de la nervure costale peut répondre à une nécessité morphologique. A la lecture de récentes études, le positionnement extrême des ailes à proximité immédiate des yeux quand les *Diastatops*, *Palpopleura* et *Zenithoptera* sont posés (positionnement qui apparaît, au vu de l'examen des *Palpopleura*, en corrélation avec l'étendue de la couleur noire et opaque des ailes), peut également refléter un besoin physiologique ou une manifestation comportementale, tels que la thermorégulation, le mimétisme, la communication visuelle.

Le processus évolutif des Odonates favorise le vol : quand des oreillettes latérales ornent le deuxième segment abdominal de certains Anisoptères mâles, la base de l'aile postérieure s'évide, plus ou moins marquée d'un angle anal (fig. 14). En accord avec FRASER (1943), nous pouvons affirmer que l'échancrure qui en résulte éloigne la membrane de l'aile des oreillettes latérales. L'organe du vol s'est adapté à la présence de proéminences sur les côtés de l'abdomen. De même, la sinuosité du bord costal de l'aile antérieure des *Diastatops*, *Palpopleura* et *Zenithoptera* pourrait résulter d'une adaptation au vol. Cependant, aucun caractère morphologique pouvant en être l'origine ne transparaît, qui aurait distingué les trois genres parmi les Libellulidae. Nous rappellerons que les *Diastatops* portent des yeux totalement séparés, fait unique chez les Libellulidae, cette particularité restant sans conséquence sur les dimensions de la tête.

Diverses stratégies de thermorégulation, adaptation nécessaire à l'activité des Odonates, peuvent être mises en œuvre chez les espèces qui restent posées et chassent à l'affût. Ces

Fig. 7-10. – 7, *Diastatops pullata* (Burmeister, 1839), Roura (Guyane française), 15.X.1994, *J. P. Vesco leg.* – 8, *Zenithoptera fasciata* (Linné, 1758), Kaw (Guyane française), 26.IX.1997, *J. P. Vesco leg.* – 9, *Palpopleura lucia* (Drury, 1773), Sangbé (Côte d'Ivoire), 29.VII.2001, *P. Boireau leg.* – 10, *Palpopleura portia* (Drury, 1773), Niafaro (Burkina-Faso), 21.IX.2002, *J. P. Vesco leg.*

stratégies sont fonction des conditions météorologiques, de la taille et du comportement des espèces (CORBET, 1999). Chez ces libellules, par température ambiante basse, la surface corporelle exposée est maximale, l'orientation du corps perpendiculaire au rayonnement solaire – il s'agit en fait de la position observée très souvent chez les Libellulidae (fig. 6) – ; par température ambiante élevée, la surface corporelle exposée est réduite au minimum, l'orientation du corps parallèle au rayonnement – position fréquemment observée et nommée position de l'obélisque (fig. 5) – (MAY, 1976). Les ailes permettent de capter ou réfléchir le rayonnement solaire, de générer ou réduire les turbulences de l'air à proximité du thorax (CORBET, 1999 ; KEMP & KROCKENBERGER, 2002 ; TRACY *et al*., 1979 ; WASSERTHAL, 1975).

Certains caractères morphologiques ou traits comportementaux sont perçus par l'œil humain comme la manifestation d'un mimétisme, les principaux types de mimétisme reconnus chez les insectes étant le camouflage, l'agressivité ou la dangerosité par la simulation. Quand la température relativement basse du milieu ne permet pas l'entrée en activité des Odonates, certains peuvent présenter quelque forme de camouflage, par la couleur (MILLER, 1993) ou la posture (HEYMER, 1972). En activité, d'autres peuvent simuler le vol d'insectes bien différents : FRASER (1957) et DUNKLE (1982) comparent le vol des *Palpopleura* et des *Perithemis* à celui d'un hyménoptère. Les parties rouges de son corps rendent la posture de *D. pullata* (Burmeister, 1839) d'autant plus caractérisée (fig. 1).

Une communication visuelle existe et régit le comportement territorial et reproducteur des Odonates. La taille, le style de vol, la couleur et l'ornement du corps en sont les principaux repères (CORBET, 1999). En vol, les taches alaires paraissent jouer un rôle indirect en modifiant

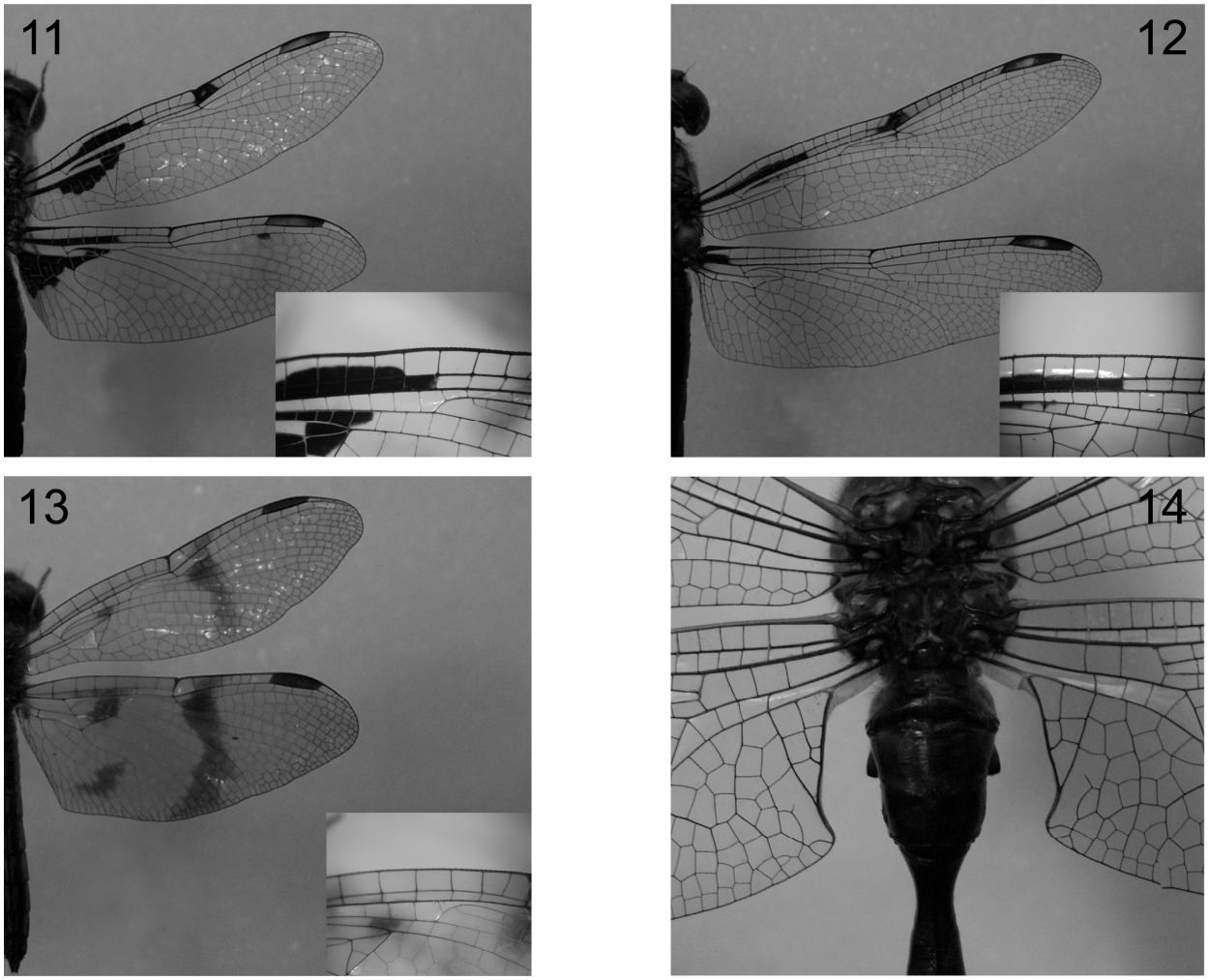

Fig. 11-14. – 11, *Palpopleura sexmaculata* (Fabricius, 1787), Um-Pang (Thaïlande), 24.XI.1991, *A. Pinratana leg*. – 12, *Palpopleura deceptor* (Calvert, 1899), Niafaro (Burkina Faso), 29.IX.2002, *J. P. Vesco leg*. – 13, *Perithemis thais* Kirby, 1889, Saül (Guyane française), 15.X.1997, *J. P. Vesco leg*. – 14, *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838), Châteauvert (France), 06.VII.1997. *Photographies M. Papazian.*

la perception des ailes (FRANTSEVITCH & MOKRUSHOV, 1984). Au repos, ces mêmes taches semblent servir davantage à une fonction visuelle dans le contexte de la communication intraspécifique (WILDERMUTH, 1994). Nous ajouterons que la vision des Odonates, qui possèdent des yeux de taille remarquable, a pour principale fonction la détection du mouvement des proies potentielles. Chez les libellules qui chassent à l'affut, c'est la partie supérieure des yeux, formée d'ommatidies de grande taille, qui détecte le mouvement des proies (CORBET, 1999 ; WILDERMUTH, 2008). Le positionnement des ailes, de chaque côté de la tête et proche de la partie inférieure des yeux, ne doit aucunement affecter cette détection chez les *Diastatops*, *Palpopleura* et *Zenithoptera*.

CONCLUSION

L'objectif de cette note est la mise en évidence, chez les Palpopleurinae, d'une corrélation entre la sinuosité de la nervure costale de l'aile antérieure et la conformation des yeux. Cette particularité, au travers de quelques propos, apparaît comme le résultat d'une adaptation morphologique, non pour l'optimisation de la fonction du vol de l'insecte, mais en réponse à une nécessité physiologique, la thermorégulation, qui use d'un autre caractère morphologique, en l'occurrence la coloration des ailes. A cette nécessité physiologique peuvent être probablement combinées une expression mimétique et une forme de communication visuelle quand l'insecte est posé.

L'éthologie vient parfois en aide à la systématique. La phylogénie des Palpopleurinae, dont les espèces présentent des affinités morphologiques avérées, peut également s'appuyer sur les affinités physiologico-comportementales constatées, du moins en ce qui concerne les trois genres *Diastatops*, *Palpopleura* et *Zenithoptera*.

REMERCIEMENTS. – Je remercie chaleureusement le Pr. H. J. Dumont et A. Nel pour leurs encouragements et le Pr. G. Nève pour ses judicieuses remarques. Je remercie également les Pr. K. D. Dijkstra et P. Höhener, ainsi que M. N. Mézières, naturaliste, tous trois auteurs des photographies réalisées *in situ* qui constituent l'indispensable illustration de cette note.

AUTEURS CITÉS

BECHLY G., 1996. – Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der Odonata. *Petalura, Special Volume,* **2** : 1-402.

CORBET P. S., 1999. – *Dragonflies : behavior and ecology of Odonata.* Cornell University Press, Ithaca, New York : 829 p.

DUNKLE S. W. 1978. – Notes on the behaviour and emergence of *Paltothemis lineatipes* Karsch, 1890 (Anisoptera : Libellulidae) *Odonatologica,* **7** (3) : 277-280.

—— 1982. – *Perithemis rubita* spec. nov., a new dragonfly from Ecuador (Anisoptera : Libellulidae). *Odonatologica,* **11** (1) : 33-40.

FRANTSEVICH L. I. & MOKRUSHOV P. A., 1984. – Visual stimuli releasing attack of a territorial male in *Sympetrum* (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica,* **13** (3) : 335-350.

FRASER F. C., 1943. – The fonction and comparative anatomy of the oreillets in the Odonata. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London,* (A) **18** (7-9) : 50-56.

—— 1957. – A reclassification of the order Odonata. *Royal Zoological Society of New South Wales, Handbook,* **12** : 133 p.

GARRISON R. W., ELLENRIEDER N. VON & LOUTON J. A., 2006. – *Dragonfly Genera of the New World: An Illustrated and Annotated Key to the Anisoptera*. The John Hopkins University Press, Baltimore MS : 368 p.

HEYMER A., 1972. – Comportements social et territorial des Calopterygidae (Odon. Zygoptera). *Annales de la Société entomologique de France* (N. S.), **8** (1) : 3-53.

KEMP D. J. & KROCKENBERGER A. K., 2002. – A novel method of behavioural thermoregulation in butterflies. *Journal of Evolutionary Biology,* **15** (6) : 922-929.

MAY M. L., 1976. – Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs,* **46** (1) : 1-32.

MILLER P. L., 1993. – Fast, temperature-controlled colour changes in *Chlorocypha straeleni* Fraser (Zygoptera: Chlorocyphidae). *Notulae Odonatologicae,* **4** (1) : 6-8.

RIEK E. F. & KUKALOVÁ-PECK J., 1984. – A new intrepretation of dragonfly wing venation based upon early upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta, Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. *Canadian Journal of Zoology,* **62** (6) : 1150-1166.

RIS F., 1909. – *Collections Zoologiques du Baron Edm. de Selys Longchamps*, Fascicule **9**. Bruxelles, Hayez, Imprimerie des Académies : 120 p.

TILLYARD R. J., 1917. – *The biology of dragonflies (Odonata or Paraneuroptera)*. Cambridge University Press, London : 396 p.

TRACY C. R., TRACY B. J. & DOBKIN D. S., 1979. – Role of posturing in behavioral thermoregulation by black dragons (*Hagenius brevistylus* Selys ; Odonata). *Physiological Zoology,* **52** (4) : 565-571.

WASSERTHAL L. T., 1975. – The role of butterfly wings in regulation of body temperature. *Journal of Insect Physiology,* **21** (12) : 1921-1930.

WILDERMUTH H., 1994. – Reproductive behaviour of *Diastatops intensa* Montgomery (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica,* **23** (2) : 183-191.

—— 2008. – *Die Falkenlibellen Europas*. Die Neue Brehm-Bücherei 653. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben : 496 p.

ANALYSE D'OUVRAGE

CARTON Yves, 2011. – ***Entomologie, Darwin et darwinisme.*** Paris : Hermann, Histoire des Sciences, 224 p. et 8 planches. ISBN 978 2 7056 8175 3. Prix : 23 €.

Cet ouvrage est préfacé par Patrick Blandin, Professeur émérite du Muséum national d'Histoire naturelle. Ce texte nous a paru en être une présentation tout à fait adéquate, et l'avec l'accord de l'éditeur, du préfacier et de l'auteur, nous publions ci-dessous cette préface. *La rédaction*

Muni d'un filet à insectes, haut chapeau et redingote, un jeune homme chevauche un robuste coléoptère, bousier de son espèce. En dépit de l'apparence, il s'agit d'un étudiant en théologie de l'Université de Cambridge, Charles Darwin. Un facétieux caricaturiste, camarade d'études, nous révèle ainsi que son ami – lequel ne deviendrait pas pasteur, mais provoquerait l'une des plus grandes révolutions scientifiques de tous les temps – était passionné par les insectes.

Qui ne se plait à associer les Pinsons des Iles Galápagos au nom de Charles Darwin, tant ils symbolisent et son tour du monde naturaliste, et sa théorie de l'origine des espèces ? Qui ne se plait à souligner que l'immense savant conféra ses lettres de noblesse à l'étude d'êtres discrets et de bien peu d'attrait, les vers de terre ? Ou qu'il se montra fin zoologiste, en étudiant d'étranges animaux marins, les Cirripèdes ?

En revanche, il n'est guère d'usage de s'interroger sur le lien intime que Charles Darwin tissa avec les insectes. Comme d'innombrables entomologistes, amateurs et professionnels, il n'était qu'un garçonnet quand il commença à collectionner des coléoptères. Sans cette passion originelle, qu'aucune théorie n'explique, Charles Darwin serait-il devenu Darwin ? Question sans réponse définitive, assurément. Mais le monde des entomologistes aurait pu revendiquer avec fierté d'avoir compté dans ses rangs celui par qui un heureux scandale était arrivé, une explication parfaitement scientifique de l'origine des espèces. L'entomologiste-paléontologue-géologue-zoologiste-botaniste-biogéographe Darwin a donné au monde la clé de voûte de notre compréhension du phénomène vivant.

Darwin, entomologiste négligé... Yves Carton nous emmène à sa découverte. L'auteur aurait pu se contenter de montrer comment, enfant, adolescent, voyageur, savant plongé dans ses recherches, Charles Darwin n'a cessé d'étudier les insectes. Il aurait pu se limiter à démontrer en quoi ces études ont fourni au naturaliste méticuleux des faits qui ont nourri sa réflexion, mieux, lui ont procuré des arguments venant appuyer sa théorie, patiemment mûrie. Mais Yves Carton va au-delà. Il s'intéresse aux hommes, aux communautés scientifiques. Il nous fait rencontrer ceux qui ont initié le jeune homme à l'entomologie, puis ceux avec lesquels le scientifique reconnu entretint des relations professionnelles suivies, au Royaume-Uni et ailleurs. Peu à peu, le lecteur entre dans un monde de personnages qu'Yves Carton sait rendre concrets, par des indications biographiques bien choisies, par des extraits de correspondances, de discours... S'imposant de rester au plus près des faits, l'auteur s'appuie sur un nombre considérable de citations, mais sans lourdeur aucune. Bien au contraire, elles s'insèrent dans une trame narrative particulièrement vivante.

Entomologiste estimé de ses pairs, Darwin fut nommé membre de la Société entomologique de Londres alors qu'il poursuivait son tour du monde sur le *Beagle*. Pour autant, bien des années plus tard, ses collègues n'accueillirent pas facilement sa théorie, qui imposait de reconnaître l'importance de la variabilité au sein des espèces, cauchemar pour les classificateurs des œuvres du Créateur ? Yves Carton nous introduit à l'intérieur d'une communauté scientifique brutalement confrontée à des idées qui venaient bouleverser un consensus confortable. Les réticences furent fortes. Des amis de Darwin le critiquèrent durement. D'autres, cependant, adhérèrent à la nouvelle théorie, qui fit peu à peu son chemin dans les esprits. Du moins de ce côté-là du Channel, car de ce côté-ci de la Manche, il n'en sera pas de même. Yves Carton s'est attaché à cerner comment la théorie darwinienne a été reçue chez les entomologistes français. Passionnant.

(suite en page 434)