

Phénomènes migratoires chez *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) dans les Alpes du Sud (Odonata, Anisoptera, Libellulidae)

par François BRETON,
Parc national du Mercantour,
francois.breton@espaces-naturels.fr

Mots-clés : *SYMPETRUM FONSCOLOMBII*, MIGRATION, ALPES DU SUD
Parole-chiavi : *SYMPETRUM FONSCOLOMBII*, MIGRAZIONE, ALPI DEL SUD
Keywords : *SYMPETRUM FONSCOLOMBII*, MIGRATION, SOUTHERN ALPS

Résumé : À partir d'observations de terrain réalisées entre 2003 et 2007, l'auteur décrit les phénomènes migratoires observés sur une dizaine de cols des Alpes du Sud, concernant *Sympetrum fonscolombii*. Ces migrations irrégulières, qui peuvent concerner plusieurs millions d'individus, semblent déclenchées par des émergences massives dans le Piémont italien, émergences ayant lieu à partir de fin juillet. Le mouvement est le plus souvent observé en direction du nord-ouest et du sud, et accessoirement vers l'ouest et le sud-ouest. Les conditions environnementales pouvant déclencher ces migrations sont discutées.

Fenomeni migratori della specie *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) nelle Alpi del Sud.

Riassunto: A partire da osservazioni sul posto realizzate tra il 2003 e il 2007, l'articolo descrive i fenomeni migratori osservati su una decina di colli delle Alpi del Sud per la specie *Sympetrum fonscolombii*. Queste migrazioni irregolari, che possono coinvolgere milioni d'individui, sembrano attivate dagli sfarfallamenti di massa nel Piemonte, sfarfallamenti che avvengono a fine luglio. Il movimento osservato è maggiore in direzione nord-ovest e sud, e più raramente verso l'ovest e il sud-ovest. E' discutibile l'attribuzione di queste migrazioni alle condizioni ambientali.

Migratory phenomena in *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) in Southern Alps (Odonata, Anisoptera, Libellulidae)

Summary: From ground observations realised between 2003 and 2007, the article describes the migratory activity of *Sympetrum fonscolombii*, which has been observed on about ten passes in the Southern Alps. These irregular migrations, which could concern several millions of individuals, seem to be initiated by massive emergences in the Italian region of Piedmont, starting at the end of July. The most observed direction is toward north-west and south, sometimes toward west and south-west. The environmental conditions which release these migrations are debated.

1. Introduction

1.1. Notion de « migration » et de « dispersion »

Le terme « migration » est interprété différemment selon les auteurs : certains analysent « migrer » simplement comme le contraire de « rester » ; d'autres retiennent une définition plus exclusive de déplacement saisonnier entre un lieu de reproduction et un lieu d'hivernage ou d'estivation, ou bien encore entre deux lieux de reproduction.

EITSCHBERGER *et al.*, (1991) retiennent la première définition et différencient deux grands groupes : les « migrations prospectives » concernant les taxons capables d'anticiper les changements écologiques du biotope d'origine (cas peu fréquent chez les insectes) et les « migrations conséquentes » déclenchées par une modification écologique. Dans les migrations conséquentes, ils décrivent deux sous-groupes pouvant correspondre au cas étudié ici :

- les « émigrants » ou « migrants intérieurs », qui entreprennent des vols migratoires à l'intérieur de leur aire de diffusion (sans vol retour) ;
- les « dimigrants » (« évansion »), qui élargissent leur domaine de diffusion par des vols migratoires (sans vol retour) et dont les populations ont tendance à varier.

CORBET (2004) traite en détail les déplacements spatiaux chez les libellules en différenciant les « vols triviaux » associés à des objectifs immédiats (comme la thermorégulation, l'alimentation et la reproduction), et les vols « non triviaux » qui nous intéressent plus particulièrement dans le cadre de cet article. Parmi ces derniers, il distingue :

- le « premier vol » suivant l'émergence : vol qui présente souvent un tropisme négatif avec les surfaces réfléchissantes pour permettre aux individus ténéraux (individus venant d'émerger dont la cuticule n'est pas durcie et ayant souvent l'abdomen incurvé sous son propre poids) de trouver une zone de repos à l'abri des ♂ matures ;
- les mouvements journaliers (« *communting* ») : déplacements quotidiens entre les zones de repos, d'alimentation et de reproduction (ce comportement synchronisé est susceptible de provoquer des agrégations comme cela a été décrit pour *Sympetrum depressiusculum* dans le sud de la France) ;
- les vols vers un « refuge saisonnier » destinés à fuir la sécheresse, la chaleur ou le froid, décrits notamment chez *Sympetrum frequens* au Japon : après l'émergence en plaine, au printemps, des agrégations de plusieurs milliers de spécimens montent en altitude pendant la période pré-reproductive (échappant ainsi à l'assèchement estival) et redescendent en plaine à l'automne, ce qui leur permet de se reproduire ; cette catégorie de mouvements concerne aussi *S. meridionale* et *S. striolatum* dans le nord-est algérien et peut-être dans d'autres zones comme les Alpes suisses et les Cévennes ; les spécimens semblent faire leur voyage retour avec une phylopatricie efficace ;

- et enfin « la migration unidirectionnelle », depuis un lieu d'émergence vers un nouveau site de reproduction.

CORBET (2004) retient le terme de « dispersion » pour les mouvements centrifuges et aléatoires par rapport au lieu d'émergence, et le terme de « migration » (unidirectionnelle) pour les déplacements coordonnés dans une même direction.

Pour le présent cas, le terme « migration » nous est donc apparu parfaitement adapté.

1.2. Description du phénomène ailleurs dans le monde et dans les Alpes

Des migrations ont été décrites chez une cinquantaine d'espèces d'Odonates de par le monde. Elles concernent surtout des Anisoptères, dont les ailes postérieures élargies sont mieux adaptées au vol ; chez les Zygoptères, les déplacements sur de longues distances sont bien souvent passifs, sous forme de propagule aérienne.

Les migrations des libellules répondent au besoin de compenser la discontinuité dans le temps (par exemple par assèchement) des habitats larvaires, et de conserver l'accès à un site de reproduction.

Aux Etats-Unis, une équipe associant l'Université de Princeton et de Rutgers (WIKELSKI & MOSKOWITZ, 2006), a réussi à équiper des *Anax junius* d'émetteurs radio miniaturisés. Quatorze spécimens ont ainsi été suivis dans leur migration automnale vers le sud. Leur migration se rapproche de celle des oiseaux ; ces *Anax* ont volé, quelle que soit la direction du vent (mais jamais par vent supérieur à 25 km/h), à une vitesse moyenne de 12 km/jour et en effectuant des haltes certains jours. C'est la succession de deux nuits froides qui semble les pousser à reprendre la migration.

Les entomologistes du *North Migration American Dragonfly Migration Project* mettent aussi en avant le rôle des fronts froids pour le déclenchement des migrations automnales chez les Odonates et notent le rôle des lignes directrices du relief (côtes, rives de lacs) pour orienter les déplacements (ANONYME, 2008).

Jean-Louis Dommanget (*com. pers.*) a réalisé une carte non publiée synthétisant les données de migrations de petits Anisoptères de type *Sympetrum* à l'échelle métropolitaine : on constate que les données disponibles concernent uniquement le littoral atlantique, la Manche, les Pyrénées et le littoral méditerranéen ; les directions des migrations y apparaissent assez diverses avec tout de même une dominance des directions sud, ouest et sud-ouest. Comme cette cartographie concerne plusieurs espèces, il apparaît difficile d'en faire une analyse plus poussée.

Sur la côte atlantique, François Meurgey (*com. pers.*) a constaté la formation d'essaims de *Sympetrum striolatum* et *S. meridionale*. Selon ses observations, la migration se fait vers le nord-est, par les terres, pour les zones au nord de la Loire, et vers le sud, en longeant les côtes, au sud de la Loire.

Toujours sur le littoral atlantique, GRASSE (1932) a observé, en Charente-Maritime, des regroupements et déplacements de *S. meridionale* fin août et début septembre 1927, fréquemment accompagnés d'autres espèces d'Odonates ; il parle d'anémotropisme négatif dans les déplacements le long de la côte et de grossissement du flux par agrégation de petites bandes ; il note la présence de quelques tandems. Il

exclut le rôle possible du soleil dans l'orientation, ayant observé les déplacements dans diverses orientations par rapport au soleil, et même par temps couvert.

Sur le littoral méditerranéen, LICHTENSTEIN & GRASSE (1922) décrivent un mouvement migratoire de *S. meridionale* et d'*Aeshna mixta*, en grande majorité en tandem, dans la région de Maugio (Hérault). Le 8 octobre 1921, entre 10 et 11 heures, une colonne migratoire de quelques dizaines de kilomètres volait, près du sol et face au vent, en longeant le cordon dunaire côtier. Dans les eaux douces, à quelques kilomètres à l'intérieur des terres, les auteurs constatent le départ de nombreux spécimens de ces deux espèces, qui se dirigent vers le sud puis alimentent le flux migratoire, en obliquant vers l'est au niveau de la côte.

Dans les zones de montagne, LACK & LACK (1951) ont observé, le 13 octobre 1950, la migration de différents insectes, dont *Sympetrum striolatum*, sur le col pyrénéen du « Port-de-Gavarnie » – aujourd'hui appelé Col-de-Boucharo – (Hautes-Pyrénées), à 2290 mètres d'altitude. Le passage (du nord vers le sud) débute vers 11 heures et augmente graduellement jusqu'à 14 heures, moment auquel il note plusieurs milliers de spécimens par heure. Pour lui, les insectes sont simplement canalisés par le relief et viennent se concentrer sur les cols tout comme les oiseaux.

Toujours dans les Pyrénées, Serge Barande (*com. pers.*) a observé régulièrement des migrations de *Sympetrum sanguineum* et *S. striolatum*, de fin août à début septembre, aux heures chaudes, à la faveur des brises de pente, sur divers sites des Pyrénées-Atlantiques : Pic-d'Anie (Lescun), Pic-Orhy, forêt-d'Irati, Col-d'Organbidexka (Larrau), La-Redoute-de-Linux (Banca) et au Col-de-Lizarieta (Sare). Sur ces sites d'altitude relativement modeste, il note des passages (du nord vers le sud) de spécimens seuls ou en tandems au niveau du sol, mais aussi jusqu'à 50 mètres de haut.

Dans les Alpes, les mentions de migrations sont assez rares. ZANNONI (1991) décrit, le 7 octobre 1990, à 1176 mètres, au Col-de-la-Croix-Haute (Drôme/Isère), le passage d'un flux migratoire de *Sympetrum sp.*, estimé à cinq spécimens par minute, de 11 h à 13 h. Il note aussi quelques autres Anisoptères non identifiés. Les libellules passent du nord vers le sud, face au vent, à quelques centimètres du sol. Cet observateur a réalisé depuis 1990 des observations régulières de migration sur ce col (*com. pers.*) ; les plus récentes ont pu être intégrées à la présente étude.

KAISER (1965) décrit des mouvements migratoires au Col-de-Bretolet, situé à 1923 m d'altitude en Haute-Savoie : du 14 au 17 septembre 1963, il observe des déplacements vers le sud-ouest de flux assez faibles (environ 3 spécimens/minutes) de *S. meridionale*, *striolatum* et *vulgatum*.

Roberto Sindaco (*com. pers.*), de l'Associazione Naturalistica Piemontese et herpétologue de grand renom, a observé des migrations de *Sympetrum* au Col-de-Tende (frontière Italie/Alpes-Maritimes), mais n'a pas pu nous communiquer de données précises. SANKEY (1955) signale également, à la mi-septembre 1954, la présence de *S. fonscolombii* au Col-de-Tende ; même s'il ne repère pas de sens migratoire évident l'auteur conclut que les spécimens observés sont des migrants

provenant probablement de la plaine de Turin et se dirigeant vers la côte française sud, dans la région de Nice (où il avait également capturé l'espèce).

Le 21 août 1998, Jean-Pierre Malafosse (*com. pers.*) a observé une importante migration de *S. fonscolombii* et d'*Anax parthenope* aux Lacs-de-Sabion (commune de Saint-Dalmas-de-Tende, Alpes-Maritimes), à 2328 mètres, dans un flux allant de l'Italie vers la France, c'est-à-dire du nord vers le sud.

Enfin, ASKEW (2004), Damien Combrisson (*com. pers.*), Bernard Christol (*in* : DELIRY (2008b) rapportent la découverte de spécimens congelés de *Sympetrum* sur les glaciers des Alpes avec un record à 3750 m d'altitude.

1.3. Répartition et biologie de *S. fonscolombii*

Sympetrum fonscolombii (Selys, 1840) est une espèce à large répartition couvrant le paléarctique méridional, l'Asie occidentale et moyenne, et une très grande partie de l'Afrique.

En Europe, elle a une affinité méditerranéenne évidente et se rencontre dans les eaux stagnantes ensoleillées de la plaine jusqu'à l'étage montagnard. Elle peut réaliser 2, voire 3, générations par an (10 à 25 jours pour l'éclosion + 7 à 10 semaines de vie larvaire) car il s'agit d'un rare *Sympetrum* dont les œufs ne connaissent pas de phase de diapause obligée. Dans le sud-ouest de l'Espagne, elle est signalée comme trivoltine.

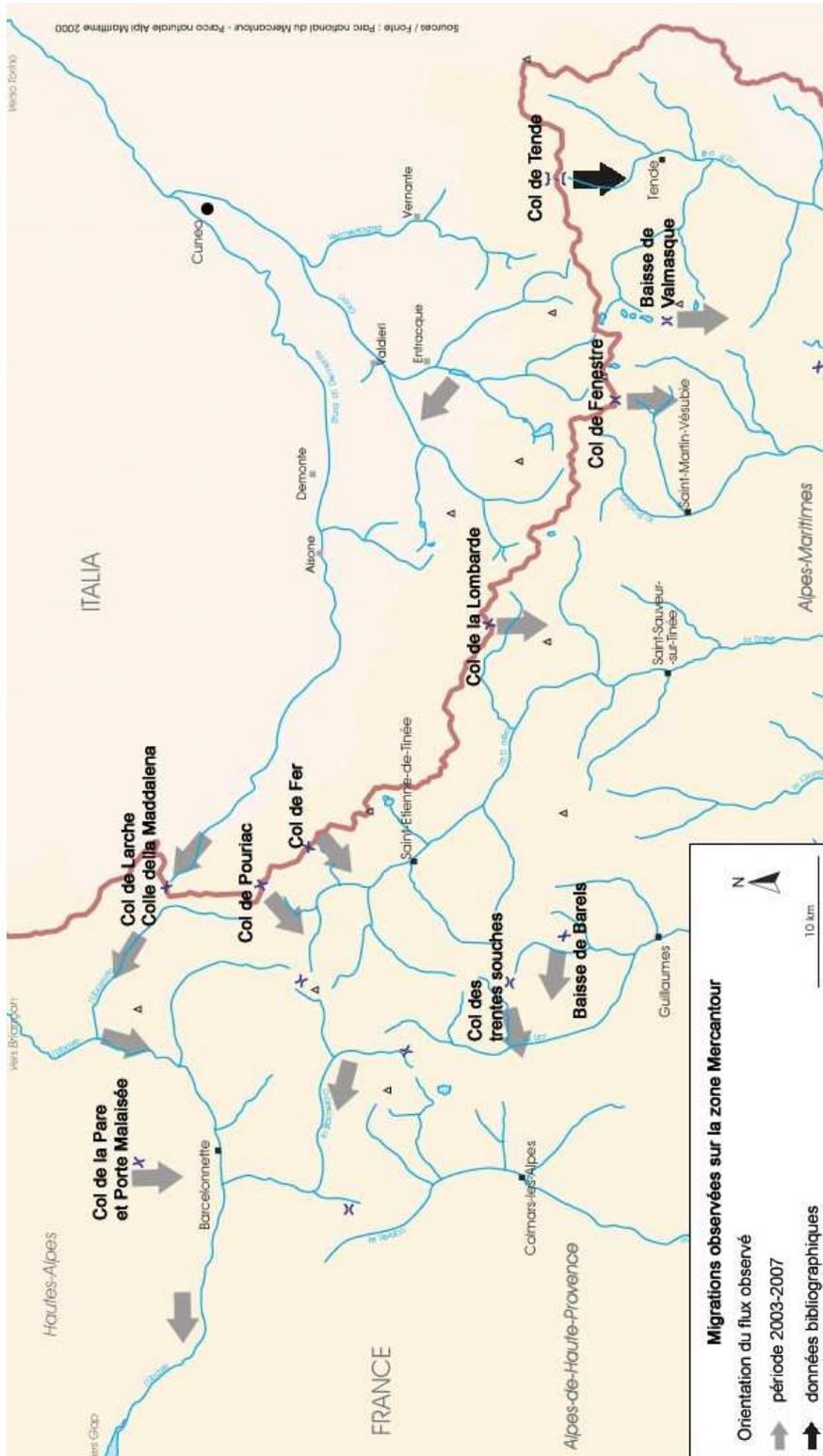
Le phénomène de dispersion des imagos les plus tardifs est connu, sous forme d'erratismes ou de grands mouvements migratoires utilisant les courants chauds atmosphériques (GRAND & BOUDOT, 2006).

L'espèce est notée dans le Piémont italien, de fin avril à fin octobre, avec toutefois d'importantes variations d'effectifs annuels. Elle y est commune dans l'ensemble des eaux stagnantes et est régulièrement notée en altitude, jusqu'à 2500 mètres. Les travaux cartographiques de l'atlas des Odonates du Piémont ne permettent malheureusement pas de différencier les zones de reproduction ; les auteurs estiment que les biotopes de reproduction ont une altitude inférieure à 2200 mètres et que les effectifs de cette espèce semblent en augmentation ces dernières années (BOANO *et al.*, 2007).

Côté français, l'espèce est aussi très présente en plaine méditerranéenne. Des apparitions en milieu terrestre sont régulièrement signalées, par exemple sur les contreforts cévenols (Lozère, Gard) où des immatures apparaissent à partir de fin juillet (*obs. pers.*).

Selon CORBET (2004), certains arrivages dans le sud de la France de *S. fonscolombii* et d'*Hemianax ephippiger* africains sont liés à des « coup de Sirocco » (adultes matures signalés tôt au printemps en Camargue). Dans le sud de l'Espagne et au Maroc, des émergences ont parfois été observées en plein hiver (DELIRY, 2008a).

Dans la vallée de l'Ubaye (nord des Alpes-de-Haute-Provence) – point focal de la présente étude - *S. fonscolombii* est observé régulièrement. Même si des individus ténéraux ont été capturés sur un plan d'eau stagnante de la commune de Méolans-Revel, nous n'avons pas de preuve stricte de reproduction ; les biotopes sont en effet peu favorables en raison de l'altitude.



2. Synthèse et analyse des observations

2.1. Zone géographique

Dans la présente étude, 38 observations de mouvements migratoires ont été rassemblées avec l'aide d'une trentaine de naturalistes. Elles concernent, par ordre d'importance décroissante, les départements des Alpes-de-Haute-Provence, des Alpes-Maritimes, la Province de Cuneo (région Piemonte-Italie), la Drôme, les Hautes-Alpes et la région Liguria (Italie).

Les principaux sites du nord au sud sont :

- Col-de-la-Croix Haute (passage entre Drôme et Isère), altitude 1183 m ;
- Serre-Busard (Châteauroux-des-Alpes, Hautes-Alpes), alt. 1350 m ;
- Col-de-Larche/Colle della Maddalena (frontière Alpes-de-Haute-Provence /Italie), alt. 1996 m ;
- Col-de-la-Pare (Barcelonnette, Alpes-de-Hte-Provence), alt. 2655 m ;
- Porte-Malaisée (Barcelonnette, Alpes-de-Hte-Provence) alt. 2758 m ;
- Col-de-Pouriac/Colle di Puriac (frontière Alpes-Maritimes/Italie), alt. 2506 m ;
- Col-de-Fer (frontière Alpes-Maritimes/Italie), alt. 2600 m ;
- Col-de-la-Lombarde/Colle di Lombarda (frontière Alpes-Maritimes/Italie), alt. 2350 m ;
- Baisse-de-Barels (Saint Étienne-de-Tinée, Alpes-Maritimes), alt. 2242 m ;
- Col-des-Trente Souches (Entraunes, Alpes-Maritimes), alt. 2250 m ;
- Casermette (Entraque-Italie), altitude 900 m ;
- Col-de-Fenestre/Colle di Finestra (frontière Alpes-Maritimes/Italie), alt. 2474 m ;
- Baisse-de-Valmasque (frontière Alpes-Maritimes/Italie), alt. 2549 m ;
- Baie-des-Anges au large de Nice, altitude 0 m ;
- Littoral à Bergeggi (Savona-Italie), altitude 0 m.

La carte ci-contre représente les sites de la zone Mercantour (départements des Alpes-de-Haute-Provence, des Alpes-Maritimes et Italie).

Ces migrations ont donc été observées du niveau de la mer à 2758 mètres d'altitude ; cette dernière constitue un véritable record pour des spécimens vivants de *Sympetrum fonscolombii*.

Les déplacements dans la vallée de l'Ubayette (nord des Alpes-de-Haute-Provence) sont les mieux documentés. On constate que le flux montant de la vallée italienne de la Stura est canalisé par le relief dans deux directions :

- vers le nord-ouest pour passer le Col-de-Larche et suivre ensuite la vallée de l'Ubayette,

- vers le sud-ouest pour passer le Col-de-Pouriac et se retrouver dans la Tinée.

D'après nos observations, le flux passant par le Col-de-Pouriac semble cependant nettement moins important que celui franchissant le Col-de-Larche.

Dans la vallée de l'Ubaye, le mouvement migratoire observé le plus à l'ouest se trouve à Méolans-Revel. L'ensemble des observations laisse à penser que ces spécimens ont conservé leur instinct migratoire, au minimum, entre le Col-de-Larche et Méolans pour la partie française, c'est-à-dire sur 40 km.

2.2. Taxon

Les lieux montagnards et la période automnale font que, bien souvent, les observateurs n'étaient pas équipés de filet pour capturer les spécimens en migration ; en particulier les ornithologues postés sur les cols pour compter les passages d'oiseaux.

Au demeurant, même équipé d'un filet, la capture se révèle difficile car ces libellules sont étonnamment habiles au regard d'une situation peu confortable pour elles, car souvent à contre vent.

La détermination de spécimens en main demande beaucoup d'attention, car les clefs des ouvrages existants ne sont pas toujours pertinentes pour les immatures.

La nervation alaire rougeâtre et la couleur bleu clair de la partie inférieure des yeux permettent de reconnaître facilement les matures.

Sur les 38 observations de migrations rassemblées, seulement 7 sont renseignées par une détermination à l'espèce ; dans ces cas, il s'agit toujours de *Sympetrum fonscolombii*. Dans les autres cas (31), photos et descriptions laissent penser qu'il s'agit du même taxon.

Concernant l'état de maturité et le sex-ratio des migrants, nous manquons d'informations pour extrapoler ; cependant, quelques observateurs ont noté une grande majorité d'immatures.

Comme c'est le cas chez la plupart des espèces migrantes (CORBET, 2004), ces populations de *S. fonscolombii* entament certainement leur mouvement migratoire à l'état d'immature.

Aucun observateur n'a d'ailleurs signalé la présence de tandem chez cette espèce en migration, dans le cadre de la présente étude.

Sur les cols des Alpes-Maritimes (Baisse-de-Barels, Col-de-la-Lombarde), 2 ou 3 observations font état, au milieu du flux de *Sympetrum*, du passage de quelques autres Anisoptères qui n'ont pu être capturés et déterminés. On dispose cependant de l'observation du 21 août 1998 de J.-P. Malafosse (*op. cit.*), qui a pu observer et capturer des *Anax parthenope* en migration au milieu de *S. fonscolombii* aux Lacs Sabion (Alpes-Maritimes), sur la frontière franco-italienne.

Ces autres Anisoptères n'ont pas été détectés sur les cols des Alpes-de-Haute-Provence, malgré le nombre élevé d'observations.

2.3. Importance du flux

Les observations ont été rassemblées entre 2003 et 2007. Le flux 2007 est le mieux renseigné avec 32 observations.

Pour quantifier l'importance du flux migratoire, les observations ont été pondérées.

Les observateurs ont, la plupart de temps, estimé visuellement l'importance du flux (de « faible » à « très fort ») et, dans certains cas, des comptages plus précis ont été réalisés : comptage à l'œil sur une bande d'une vingtaine de mètres de large (portée moyenne du regard pour observer des objets de la taille et de la forme d'un *Sympetrum*) pendant une dizaine de minutes, puis calcul d'une moyenne par minute. La pondération utilisée est la suivante :

- flux faible : inférieur à 9 spécimens par minute ; pondération x 1 ;
- flux moyen : 10 à 49 spécimens/mn ; pondération x 2 ;
- flux fort : 50 à 399 spécimens/mn ; pondération x 3 ;
- flux très fort : 400 et + spécimens/mn ; pondération x 4.

Un rapide calcul à partir des données pondérées permet d'estimer que le flux 2007 concerne, au minimum, plusieurs millions de spécimens sur les sites d'observations. Bien évidemment, les flux les plus denses sont notés sur les cols, où le relief a un effet concentrateur, tandis qu'ils sont beaucoup plus lâches sur les pentes.

Toutes les migrations ont été observées par beau temps.

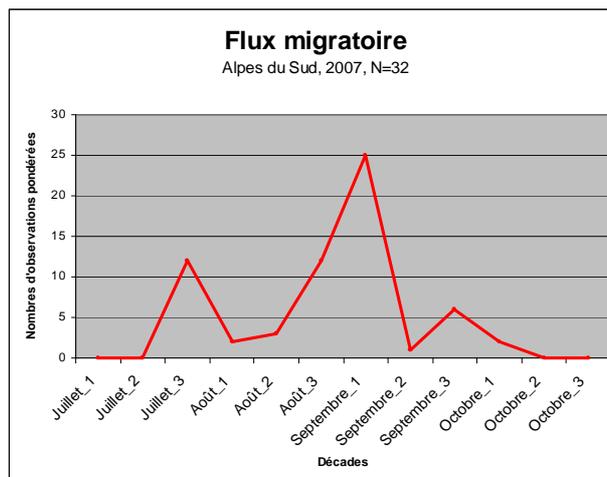
En dehors des cols, les flux empruntent de préférence les versants les plus ensoleillés.

Notons, enfin, que les déplacements des libellules ont quasiment toujours été observés près du sol, entre 20 cm et 2 m, que ce soit au niveau des cols ou sur les pentes.

2.4. Dates

Les flux migratoires sont observés entre fin juillet et début octobre. Le tableau ci-dessous donne les dates année par année. On note un nombre irrégulier d'observations par année. La pression d'observation est restée assez constante, sauf en 2007, où la meilleure mobilisation des observateurs a permis d'augmenter le nombre de données. Mais ceci est très loin d'expliquer la variation : il semble que le phénomène soit d'une ampleur irrégulière, voire absent certaines années comme en 2005.

Année	Nombre d'observations	Dates extrêmes	Pic de passage
2003	3	31 août -20 septembre	début septembre
2004	1	? - 15 août - ?	mi-août ?
2005	0	/	/
2006	2	? - 21 septembre - ?	mi-septembre ?
2007	32	25 juillet -2 octobre	fin juillet et début septembre



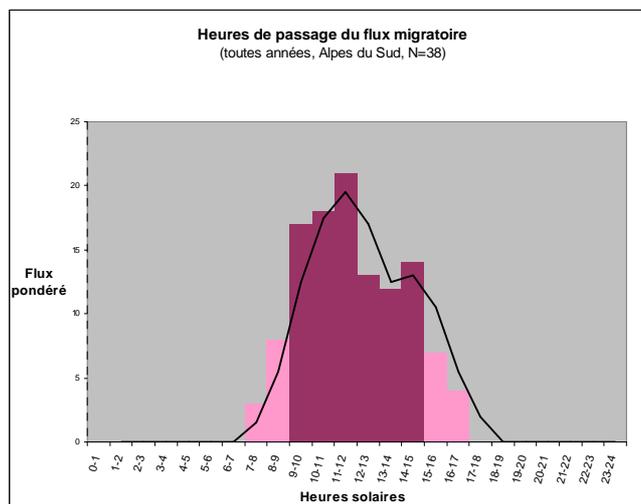
Le graphique ci-dessus représente, par décade, le flux pondéré 2007 qui est le mieux renseigné. Ce flux 2007 a été observé de fin juillet (première observation le 25 juillet à la Baisse-de-Barels) à début octobre (dernière observation le 2 octobre au Col-de-la-Croix-Haute). On constate que deux pics de passage se sont succédés : le premier fin juillet et le second début septembre. L'année 2007 se démarque par la grande ampleur des mouvements observés et par leur durée, avec le pic précoce de fin juillet.

Parallèlement aux 38 observations de migration, nous avons rassemblé une vingtaine de données de présence de l'espèce sans migration apparente, pour l'épisode 2007, dans la vallée de l'Ubaye : les *S. fonscolombii* ont été observés en grand nombre stationnant sur les adrets, en particulier dans les herbes sèches, sur les talus et les prés secs. Ces observations ont été faites entre le 25 juillet et le 6 août, puis du 2 au 6 septembre, ce qui correspond parfaitement aux deux pics de migration notés sur les cols ; entre les deux épisodes, le 13 août, nous notons dans nos carnets « *plus aucun Sympetrum visible dans la vallée* ».

2.5. Heures

Les observateurs ont généralement noté les heures d'observations ; elles sont souvent ponctuelles, mais certains observateurs ornithologues, en poste durant plusieurs heures sur les cols, ont pu noter l'évolution du flux dans la journée.

Le graphique suivant représente l'évolution du flux pondéré observé au cours de la journée (toutes années, Alpes du Sud, N=38). Si des mouvements anecdotiques ont été notés dès 9 h et jusqu'à 19 h (heures légales), les migrations atteignent des niveaux significatifs entre 11 h et 17 h, heures légales, soit entre 9 h et 15 h, heures solaires. On remarque une symétrie de plus ou moins 3 heures par rapport au zénith solaire.

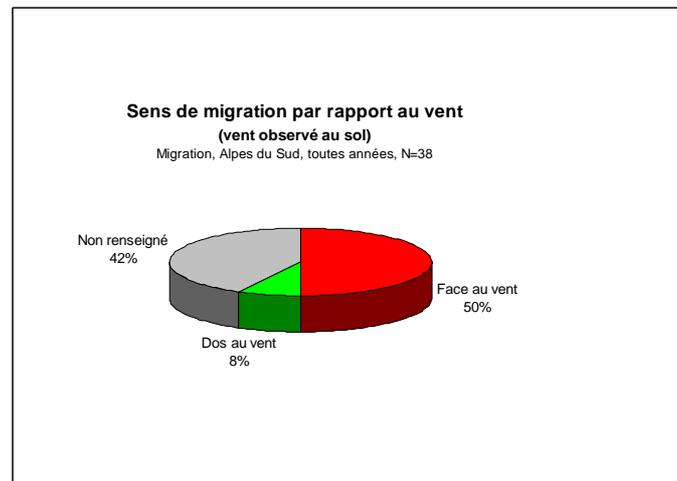
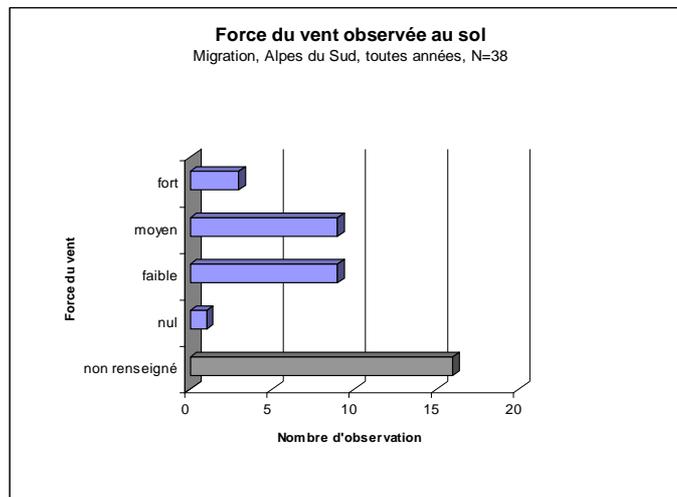


2.6. Vent

Pour environ la moitié des données, les observateurs ont noté la présence ou non de vent au sol ; nous avons classé de manière subjective la force du vent estimée en quatre classes, de « nul » à « fort ». Le graphique ci-dessous montre que les migrations sont souvent observées par vent faible ou moyen, et que le vent fort ne semble pas rédhibitoire.

Les libellules sont observées face au vent dans la grande majorité des cas renseignés (19 observations), et seulement 3 observations ont été faites dos au vent.

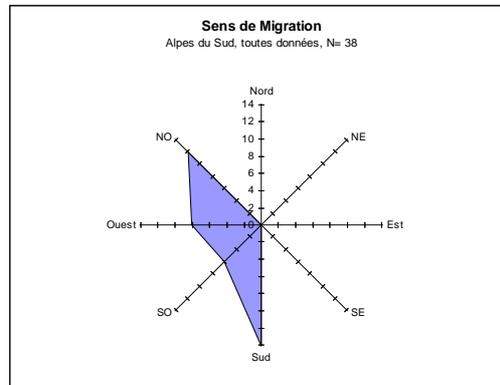
Il est toujours étonnant de voir ces frêles libellules arriver à franchir les cols face au vent en conservant une vitesse assez remarquable.



2.7. Sens de la migration

La rose des vents ci-dessous montre que les migrations sont observées principalement en direction du nord-ouest (Col-de-Larche) et du sud (Col-de-Fenestre,

Baisse-de-Valmasque, Col-de-la-Croix-Haute) et dans une moindre mesure vers l'ouest et le sud-ouest (Col-de-Pouriac). Aucune migration n'a été observée dans les autres directions.



Deux observations méritent une attention particulière, car elles ont été faites en mer, ce qui permet d'évacuer l'influence du relief sur le sens de déplacement. La première observation a eu lieu dans la Baie-des-Anges, au large de Nice, avec un faible flux allant vers l'ouest par faible vent d'est. La seconde, localisée sur le littoral à Bergoggi (Savona), en Italie, est également notée de l'est vers l'ouest (de la mer vers la terre ; force du vent non notée).

Ces éléments justifient aussi l'emploi du terme « migration » pour décrire ces déplacements, dans le sens retenu par CORBET (déplacements coordonnés dans une même direction).

3. Discussion

3.1. Les zones d'émergences

D'après les informations de Giovanni Boano (*com. pers.*), des populations considérables de *Sympetrum fonscolombii* se reproduisent dans les rizières des provinces de Vercelli et Novara et dans les étangs des provinces de Turin et Cuneo. Dans la province de Cuneo, il y a aussi des rizières favorables, depuis quelques années, dans les zones de Bra, Sommariva Perno et Levaldigi. Ces derniers sites sont à environ 80 km des cols frontières, où un grand nombre d'observations ont été réalisées. Bien qu'il soit pour l'instant impossible d'avoir des certitudes, on peut raisonnablement penser que des zones humides de surface importante sont nécessaires pour générer un flux quantitatif de plusieurs millions de spécimens. Une origine à partir des zones humides planitiaires de la Province de Cuneo paraît donc plausible ; en retenant cette hypothèse, le flux passant le Col-de-Larche et descendant dans la vallée de l'Ubaye parcourrait un minimum d'environ 140 km.

Les deux pics de passage observés lors de l'épisode 2007 correspondent probablement à deux émergences massives distinctes.

3.2 Le déclenchement du processus migratoire

Malgré les incertitudes sur les lieux d'émergence, on peut sans risque affirmer que le déclenchement de la migration est lié à un stress ou une stimulation de groupe sur les lieux d'émergence.

Contrairement à ce qui a été décrit chez *Anax junius* (WIKELSKI *et al.*, 2006), il est peu probable qu'une baisse des températures nocturnes soit un facteur de déclenchement ; en effet, dans le Piémont italien les températures sont très douces aux périodes concernées. Nous ne retenons pas non plus l'hypothèse d'un déclenchement dû à des phénomènes atmosphériques (pression) liés à une perturbation, comme cela a été constaté dans la zone intertropicale (CORBET, 2004). Cet auteur rapporte aussi une éventuelle corrélation entre excitation déclenchant la migration et intensité du parasitisme de la population par les trématodes.

Une autre hypothèse sérieuse serait l'assèchement en cours d'été de certains biotopes, en particulier les rizières.

Mais le facteur le plus plausible pourrait être la sur densité d'imagos, provoquée par une émergence massive, probablement déterminée par la température de l'eau. L'observation d'une proportion importante d'imatures dans les flux conforte cette idée. Si l'état physiologique (*i.e.* le stade immature) intervient dans le déterminisme du processus, c'est assurément un facteur moins important que l'agrégation, puisque des émergences de cette espèce ont lieu au printemps sans déclencher de migration aussi spectaculaire.

L'agrégation joue-t-elle aussi un rôle après le déclenchement de la migration ? Si les mouvements sur les cols ont souvent été observés en grappe, avec une distance d'environ un mètre entre les spécimens, des flux beaucoup plus lâches, voire des spécimens en migration isolée, ont aussi été fréquemment notés ; on peut donc penser que l'attraction entre spécimens n'est pas un facteur déterminant dans les déplacements.

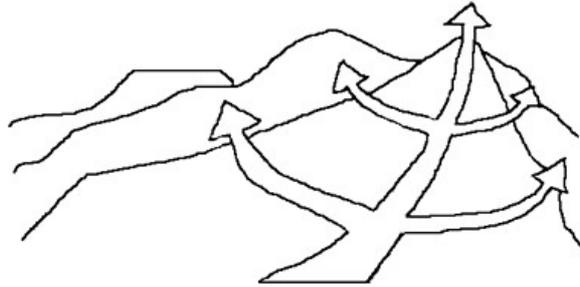
Côté français, la véritable invasion de *S. fonscolombii* notée durant l'épisode 2007, permet de pousser l'analyse : la disparition de ces « envahisseurs » au milieu de l'été entre les deux pics, sans qu'il y ait de brutal changement climatique, permet de penser que l'instinct migratoire est toujours présent et que les stationnements constatés sur les adrets ne sont finalement que des haltes permettant de reconstituer le tissu adipeux.

3.3. Les processus de déplacement

- Les masses d'air

CORBET (2004) a décrit comment plusieurs espèces d'Odonates migrent, pour fuir la sécheresse, dans la zone de convergence intertropicale en profitant de vents d'altitude leur permettant de redescendre plus loin, en précédant immédiatement les perturbations pluvieuses ; un système assez économe en énergie pour les migrants. Dans les zones tempérées, les courants aériens disponibles sont plus localisés : contact entre un front chaud et un front froid, bulles thermiques, brises de pentes...

Généralement, des brises de pente se forment en montagne lorsque les versants des montagnes s'échauffent au cours de la journée (*cf.* croquis ci-dessous). Les masses d'air ainsi chauffées montent progressivement sur les pentes. Sur les cols, au niveau du sol, le vent observé en été est donc souvent cette brise de pente qui peut être différente du vent météo en altitude.



Principe des brises de pente en montagne.

Les versants sud ou ouest des cols franchis par le flux des migrateurs sont mieux exposés ; les masses d'air sont chauffées plus rapidement et la brise de pente qui se met en place dans la journée est généralement plus puissante que celle venant de l'autre versant et déborde ainsi au niveau du col. C'est donc cette brise de pente inverse que les libellules rencontrent en arrivant au col. Ce « vent contraire » semble donc simplement subi par les migrateurs qui n'ont pas moyen de s'y soustraire dans l'étranglement d'un col.

En tout état de cause, le franchissement fréquent de vents contraires démontre que les migrateurs suivent activement une direction prédéterminée.

En outre, il paraît très probable que les migrateurs profitent passivement des brises de pentes montantes sur les versants des montagnes pour atteindre plus facilement les cols. Les heures de passages dans la journée, qui correspondent aux heures chaudes, laissent à penser que le réchauffement des pentes est nécessaire au déclenchement de la migration.

On pourrait objecter que le flux devrait être décalé l'après-midi, moment où l'échauffement des pentes atteint, en théorie, son maximum, alors qu'il est centré sur le zénith (*cf.* 2.5) ; en fait, les versants par lesquels arrive le flux sont exposés essentiellement à l'est et s'échauffent donc surtout le matin.

Le système de déplacement de *S. fonscolombii*, observé ici toujours près du sol, nécessite des battements d'ailes constants et donc une grande consommation d'énergie.

- Le relief

L'effet concentrateur du relief est indéniable comme le prouve l'importance des flux observés sur les cols (dès que l'on s'éloigne de ces points bas, il n'y a généralement plus aucune observation). Les migrateurs montent lentement sur les adrets jusqu'à trouver la brèche la plus basse dans le relief pour le franchir ; on peut considérer que les libellules subissent passivement cet effet du relief.

CORBET (2004) décrit le rôle de lignes directrices du paysage, comme les cours d'eau, le littoral, les voies ferrées, les canaux, les autoroutes dans la migration de plusieurs espèces (comme *Libellula quadrimaculata*) ; nous ne voyons pas d'éléments pour retenir ce facteur dans les mouvements étudiés ici.

- Compas solaire

Les travaux récents d'une équipe de l'Université du Massachusetts (ZHU *et al.*, 2008) viennent d'apporter des éléments importants à la compréhension du phénomène en démontrant l'existence d'une horloge solaire chez le papillon monarque (*Danaus plexippus*). Son ADN contient un gène qui régule l'horloge interne et réinitialise son compas solaire ; lors de ses grandes migrations, le papillon peut ainsi maintenir son cap en fonction de la position du soleil dans le ciel.

Selon ASKEW (2004), la migration des libellules en Europe est orientée nord en début d'été, puis sud, pour quelques espèces à l'automne. CORBET (2004) rapporte des mouvements de *S. fonscolombii*, début août, en Camargue, en direction de l'ouest et du nord-ouest, face au vent.

Cependant, dans la présente étude, la rose des vents montre que les directions de migrations sont comprises entre le nord-ouest et le sud. Cet écart s'explique par les contraintes du relief, c'est-à-dire l'orientation des vallées montant sur les cols. Par exemple, les orientations nord-ouest correspondent à l'axe Vallée Stura/col de Larche/Ubayette. Nonobstant le relief, on peut penser que le sens de migration serait naturellement la position médiane ouest. Les deux observations, réalisées en mer, dans la Baie-des-Anges et à Savona, de migrations vers l'ouest, sans contrainte de relief, confortent cette hypothèse.

L'analyse de la carte de répartition de *S. fonscolombii* donnée par l'atlas des Odonates du Piémont (BOANO *et al.*, 2007) va dans le même sens : on remarque que les observations de l'espèce en altitude (supposée en migration) sont faites sur le relief sud et ouest de la région, aucune n'étant notée vers le relief nord.

La direction de migration déterminée, combinée aux heures de passages dans la journée, qui présentent une symétrie de 3 heures avec le zénith solaire, suggèrent qu'un compas solaire pourrait être le moteur de la migration comme l'ont proposé ASKEW (2004) et CORBET (2004).

4. Conclusion

La présente étude montre que les mouvements migratoires de *Sympetrum fonscolombii* observés en été et à l'automne sur les cols des Alpes du Sud sont des migrations actives suivant une direction programmée, tout en étant canalisées passivement par le relief et les brises de pente. Le moteur de cette migration active pourrait être un compas solaire fixant le cap du déplacement vers une direction moyenne à l'ouest.

Remerciements

À tous les naturalistes qui ont eu la gentillesse de me communiquer leurs observations : Philippe Archimbaud, Serge Barande, Christophe Baudoin, Michel Belaud, Giovanni Boano, Armel Bonneron, Christian Calvignac, Damien Combrisson, Cyrille Deliry, Jean-Louis

Dommanget, Robert Estachy, Luca Giraudo, Frédéric Goulet, Groupe Sympetrum, Patrick Kern, Jo Lombard, Jean-Pierre Malafosse, Jean-Paul Mandine, François Meurgey, Philippe Mouton, Patrick Ormea, Bernard Pointu, Frédéric Poirier, Franck Rainaut, François Rifflet, Roberto Sindaco, Société française d'Odonatologie, Roberto Toffoli, Patrice Tordjman, Anthony Turpaud, Didier Warnet, Christian Zannoni,
 et à Éva Gaubert pour sa traduction, à Cédric Vanappelghem et Jean-Louis Dommanget pour la documentation, à Jean-Pierre Boudot et Philippe Machet pour les modifications apportées au texte, à Jean-Yves Biancheri et Hélène Foulon pour la cartographie...

Travaux cités

- ANONYME, 2008. The North American Dragonfly Migration Project, Dept. of Entomology, Rutgers University, non daté, en ligne le 02/02/2008 à http://www.hsrl.rutgers.edu/BOB/migrant/may_txt.html
- ASKEW R. R., 2004. *The Dragonflies of Europe*. Revised edition. Harley Books, Colchester, 308 pp.
- BOANO G., SINDACO R., RISERVATO E., FASANO S., BARBERO R., 2007. *Atlante degli Odonati del Piemonte e della Valle d'Aosta*. Associazione Naturalistica Piemontese, Memorie Vol. VI, 160 pp.
- CORBET P. S., 2004. *Behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books Colchester, 829 pp.
- DELIRY C., 2008a, *Odonates du Paléarctique Ouest*. En ligne le 11/02/2008 à <http://cyrille.deliry.free.fr/libellulespw.htm>.
- DELIRY C., (coord.) 2008b. *Atlas illustré des Libellules de la Région Rhône-Alpes*. Dir. du Groupe Sympetrum et Muséum d'Histoire Naturelle de Grenoble, éd. Parthénope, Mèze.
- EITSCHBERGER U., REINHARDT R., STEINIGER H., 1991. Invitation à la collaboration internationale à l'exploration du phénomène migrateur des insectes, *Atalanta* 22 (1) : 1-67.
- GRAND D., BOUDOT J.P., 2006. *Les libellules de France, Belgique et Luxembourg*. Biotope, Mèze, Collection Parthénope, 480 pp.
- GRASSE P., 1932. Observations et remarques sur les migrations d'Odonates. *Société entomologique de France, Livre du centenaire*, Paris : 657-668.
- KAISER H., 1965. Beobachtungen von Insektenwanderungen auf dem Bretolet-Pass. *Bulletin de la Société entomologique suisse*, 37 (3) : 215-219.
- LACK D., LACK E., 1951. Migration of insects and birds through a pyrenean pass. *J. anim. Ecol.*, 20 : 63-67.
- LICHTENSTEIN J.L., GRASSE P., 1922. Une migration d'Odonates. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 14 (6) : 160-163.
- SANKEY J.H.P., 1955. *Sympetrum fonscolombi* (Sélyls) (Odon, Libellulidae) at the Col de Tende, Alpes-Maritimes, France, *Entomologist's Monthly Magazine*, 91:59.
- WIKELSKI M., MOSKOWITZ D. *et al.*, 2006. Simple rules guide dragonfly migration. *Biology letters*, doi :10.1098/rsbl.2006.0487 published online, 5 pp.
- ZANNONI C., 1991. Histoire de migration. *Sympetrum* 4/5 (1991) : 67-70.
- ZHU H., SAUMAN I., YUAN Q., CASSELMAN A., EMERY Le M., *et al.*, 2008. Cryptochromes Define a Novel Circadian Clock Mechanism in Monarch Butterflies That May Underlie Sun Compass Navigation. *PLoS Biol* 6(1): e4 doi:10.1371/journal.pbio.0060004.