

Essai de classification phylogénétique des Odonates



Hypothèses... [Classification phylogénétique] – **Dénégation de l'intention de publication (CINZ 8.2)** : Il ne s'agit pas d'une publication, mais d'un document de travail et de premières hypothèses.
– Ces pages ne sont pas une Classification officielle des Libellules, mais un travail de réflexion en particulier sur la Phylogénétique. – ***These pages are not an official Classification of Odonata but an hypothesis.***

Histoires Naturelles n°56

© Deliry Cyrille - 30 novembre 2018

Classification phylogénétique des Odonates

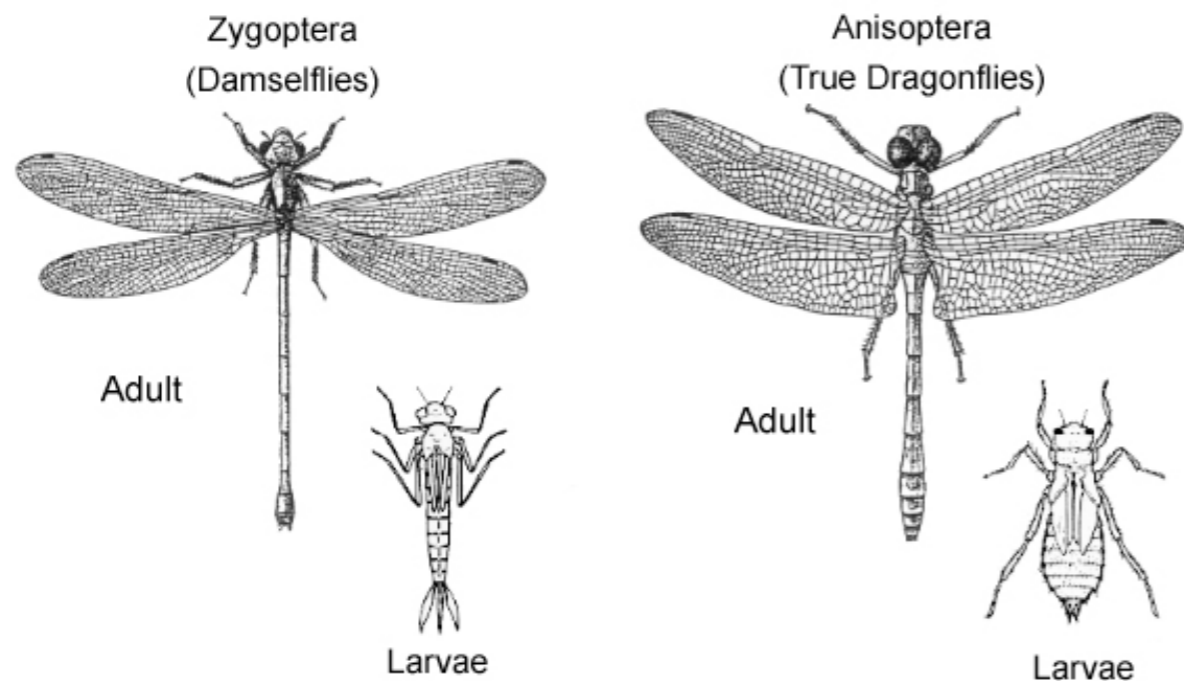


Image adaptée de Meyer (2009)

Les éléments de classification des Odonates les plus modernes se trouvent dans l'article de Dijkstra & *al.* (2013). Cet article rassemble parmi les meilleurs spécialistes du Monde sur les Odonates et résume de manière commentée la classification moderne des Odonates : Dijkstra K.D.B., Bechly G., Bybee S.M., Dow R.A., Dumont H.J., Fleck G., Garrison R.W., Hämäläinen M., Kalkman V.J., Karube H., May M.L., Orr A.G., Paulson D.R., Rehn A.C., Theischinger G., Trueman J.W.H., van Tol J., von Ellenrieder N. & Ware J. Nous reprenons les éléments de systématique donnés dans cet ouvrage ci-dessous, complété par les travaux de Dijkstra & *al.* (2014).

Nous utilisons l'**organisation classique de la systématique** : *Ordre*, *Sous-Ordre*, (*Infra-Ordre*), (*Clade*), *Superfamille*, (*Sous-clade*), *Famille*, *Sous-famille*, *Tribu*, (*Super-genres*, notamment *grands genres selysiens*), *Genre*, (*Espèce*), (*Sous-espèce*). Pour des raisons de parcimo-

nie, notre présentation phylogénétique peut faire sauter un niveau : par exemple lorsqu'une famille apparaît isolée dans le grand arbre, elle ne sera pas présentée sous une superfamille. Par contre **tous les taxons sont rangés dans une famille**, même si elle est monogénérique. Notre proposition ne laisse aucune espèce de Zygoptères en situation *incertae sedis* au niveau des familles. Chacun trouve une famille bien placée dans l'arbre qui en donne la position. Les incertitudes peuvent par contre se trouver au niveau du choix de sous-familles, voire de tribus. Notre démarche utilise une méthode **conservatrice** en maintenant les éléments et connaissances acquises et **informatif** en précisant dans différents ensembles les éléments informatifs des arbres phylogénétiques connus.

Odonata Fabricius, 1793

Zygoptera Selys, 1854

- *Hemiphlebiidae* Kennedy, 1920
- *Perilestidae* Kennedy, 1920
- *Synlestidae* Tillyard, 1917
- *Lestidae* Calvert, 1901
- *Platystictidae* Kennedy, 1920
- *Calopterygidae* Selys, 1850
- *Chlorocyphidae* Cowley, 1937
- *Dicteriadidae* Montgomery, 1959
- *Polythoridae* Munz, 1919
- *Euphaeidae* Jakobson & Bianchi, 1905
- *Lestoideidae* Munz, 1919
- *Amphipterygidae* Tillyard, 1917
- *Devadattidae*
- *Pentaphlebiidae*
- *Rimanellidae*
- *Philogangidae* Kennedy, 1920
- *Argiolestidae*
- *Heteragrionidae*
- *Hypolestidae*
- *Megapodagrionidae* Calvert, 1913
- *Philogeniidae*
- *Philosinidae*
- *Pseudolestidae* Fraser, 1957
- *Thaumatoneuridae*
- *Incertae sedis*
- *Isostictidae* Fraser, 1955
- *Platycnemididae* Jacobson & Bianchi, 1905
- *Coenagrionidae* Kirby, 189

Anisozygoptera Handlirsch, 1906

- *Epiophlebiidae* Muttkowski, 1910

Anisoptera Selys, 1854

- *Austropetaliidae* Carle & Louton, 1994
- *Aeshnidae* Leach, 1815
- *Petaluridae* Needham, 1903
- *Gomphidae* Rambur, 1842

- *Chlorogomphidae* Needham, 1903
- *Cordulegastridae* Hagen, 1875
- *Neopetaliidae* Tillyard & Fraser, 1940
- *Synthemistidae* Tillyard, 1911
- *Macromiidae* Needham, 1903
- *Corduliidae* Selys, 1850
- *Libellulidae* Leach, 1815

Odonata Fabricius, 1793 [Ordre]

Eukaryota Whittaker & Margulis, 1978 > *Animalia* Linnaeus, 1758 > *Eumetazoa* Bustchli, 1910 > *Bilateria* Hatscheck, 1888 > *Ecdysozoa* Aguilardo & al., 1997 > *Arthropoda* Latreille, 1925 > *Hexapoda* Latreille, 1925 > *Odonatoptera* Martynov, 1923 > *Odonata* Fabricius, 1793

On distingue les sous-ordre des *Zygoptera* et des *Epiroctophora*, ainsi que quelques ensembles fossiles [1][2].

On distingue parmi les Hexapodes (*Hexapoda* Latreille, 1825), la Classe des Insectes (*Insecta* Linnaeus, 1758). Dans la sous-classe des Ptérygotes, se distingue la Clade des Paléoptères (*Paleoptera* Crampton, 1915) découpés en deux Super-Ordres, les Ephéméroptères (*Ephemeroptera* Hyatt & Arms, 1891) et Odonatoptères (*Odonatoptera* Lameere, 1900). Les Paléoptères comptent près de 10000 espèces. On les oppose aux *Neoptera* van der Wulp, 1890 qui ont plus d'un million d'espèces connues.

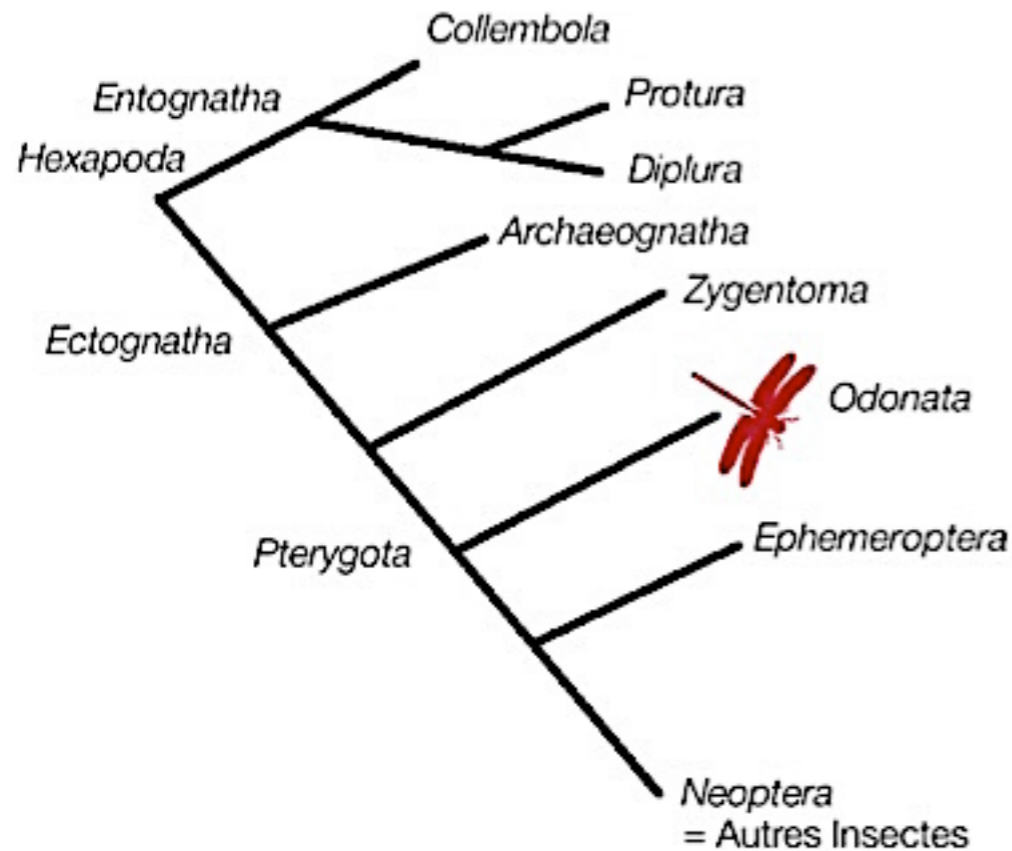
Les Odonates sont des êtres vivants (êtres apparus entre – 4 à – 3 Ga) eucaryotes (- 3 à – 2 Ga) Opisthochontes du groupe des Choano-organismes (- 2 à 1 Ga), Métazoaires (-1 Ga), Eumétazoaires, Bilatériens, Protostomiens, Cuticulates du groupe des Ecdyzoaires, Panarthropodes (- 700 Ma), Mandibulates, Pancrustacés (-700 à – 500 Ma), Hexapodes (- 500 Ma) du groupe des Insectes (- 400 Ma) au sein duquel ils se distinguent clairement il y a 300 millions d'années.

En d'autres termes ce sont des êtres vivants dont les cellules possèdent un noyau, qui fabriquent de la chitine, dont les ancêtres développaient des choanocytes, leur organisme étant pluricellulaire avec une bouche et plusieurs feuillet cellulaires, avec une symétrie bilatérale, la bouche se développant avant l'anus chez l'embryon, à squelette formant une cuticule, rigide et nécessitant des mues successives, possédant des appendices pairs, notamment des mandibules et des antennes, des pattes au nombre de trois paires du groupe des Insectes. Les dates données entre parenthèses sont d'hypothétiques repères chronologiques de la première diversification de chacun des ensembles considérés.

On distingue les Libellules par la présence de mandibules et d'antennes, Mandibulates ou Antennates, à la différence des chélicères qui ca-

ractérisent les Chélicérates (Araignées, Scorpions...). Alors que débute l'époque dite fossilifère, avec le Cambrien on connaît déjà une bonne diversité de Mandibulates dont la diversification fondamentale est à situer entre – 700 et – 500 Ma à la charnière du début de l'ère Primaire. L'ensemble est confus, avec convergences et diversification variées, les mille-pattes se distinguent au sein des Myriapodes, alors que les Pancrustacés sont formés de divers groupes dont les Crustacés et les Hexapodes auxquels appartiennent les Libellules. La diversification des Pancrustacés si elle commence avec le Cambrien aux alentours de – 500 Ma, elle se poursuivra jusqu'à nos jours. Les premiers Hexapodes, qui ne sont rien d'autre que les Insectes au sens large, font leur apparition plus tard, au cours du Dévonien, soit vers – 400 Ma. Les Odonates se distinguent nettement de la plupart des autres Insectes, ceux-ci présentant souvent entre eux des affinités significatives. Ils se rapprochent des Ephéméroptères qui s'originalisent de la même manière au sein de l'arbre phylogénétique des Insectes.

Les premiers Protodonates connus concernent le Carbonifère, vers – 300 Ma. A l'apparition des Libellules, la Pangée n'est pas encore constituée, l'Europe et l'Amérique du Nord sont toutefois réunies par la chaîne hercynienne au sein de laquelle se développent de luxuriantes forêts humides. Les premiers Zygoptères datent du Permien (vers – 250 Ma), alors que les Protodonates sont fortement diversifiés, et aucun Anisoptère n'a été repéré avant le Jurassique (vers – 150 Ma).



Zygoptera Selys, 1854 [Sous-ordre]

Les Zygoptères ou Demoiselles (Damselflies en anglais) sont les Libellules les plus frêles. Leurs yeux sont séparés, les larves ont des lamelles caudales ou des sacs trachéaux. Ils se caractérisent la présence d'un pseudoptérostigma, ou selon, un ptérostigma de forme losangique ou carré.

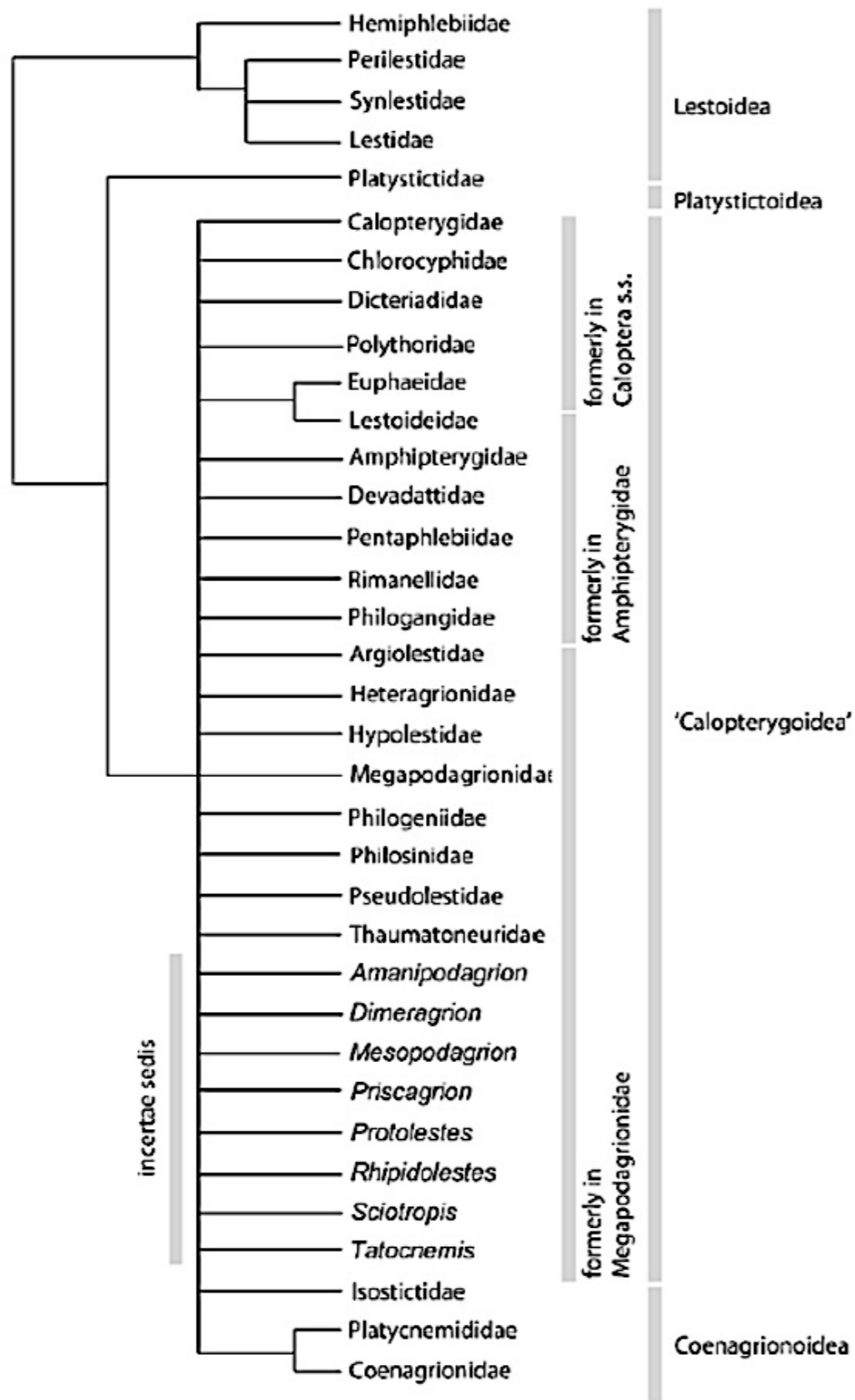
On y placera la clade des (1) *Lestomorpha*, la superfamille des (2) *Platystictoidea* proche de la clade des (3) *Calopteragrionida*.

Notons que la famille des *Platystictidae* semble être la moins bien rangée et nous avons dû y proposer quelques nouveaux genres et reclasser diverses espèces (hic 2018).

Les Odonates forment un groupe à part parmi les *Pterygota* accompagnés des *Ephemeroptera* et des *Neoptera*. – Situation des *Odonata* au sein des *Hexapoda* d'après la fig.2 de Misof & al. (2007)

Tarsophlebioptera Bechly, 1996 ♀ [Sous-Ordre]

Selon les auteurs cet ensemble est placé vers la base et en parallèle des *Odonata* ou au sein même des *Odonata* sous les *Zygoptera*. On y place l'unique famille des *Tarsophlebiidae* Handlirsch, 1906 ♀.



Organisation résumée de la phylogénie des Zygoptères selon la fig.1 de Dijkstra & *al.* (2014) – Nous proposons (hic 2014) de regrouper dans un ensemble les *Calopterygoidea* et les *Coenagrionoidea* nommé *Calopteragrionida*.

(1) *Lestomorpha* Selys, 1840 [Clade]

Cette clade comprends la famille des (a) *Hemiphlebiidae* et la clade des (b) *Lestiformia*.

On peut trouver dans quelques articles et notamment chez Saux & *al.* (2003) une mise en proximité des *Lestes* avec les Anisoptères. Nous y avons même cru un temps (Deliry 2014) [3]. Nous nous sommes néanmoins rangés à l'opinion de G.Bechly (*in litt.*) qui réfute cette option. Nous conservons la présentation plus moderne de Dijkstra & *al.* (2014), les *Lestomorpha* correspondant au *Lestoidea*.

(a) *Hemiphlebiidae* Tillyard, 1926

Avec le genre *Hemiphlebia*.

(b) *Lestiformia* Bechly, 1996 [Clade]

Comprends la famille des (i) *Chorismagrionidae* et la clade des (ii) *Lestida*.

(i) *Chorismagrionidae* Tillyard & Fraser, 1938

Cette famille comprend l'unique genre *Chorismagrion*, traditionnellement placé dans les *Synlestidae*.

(ii) *Lestida* Bechly, 1996 [Clade]

Comprend les superfamilles des *Synlestoidea* et des *Lestoidea*.

Synlestoidea Tillyard, 1917 [Superfamille]

On y placera les familles des *Megalestidae*, *Synlestidae*, *Nubiolestidae* et *Perilestidae*.

Megalestidae Tillyard & Fraser, 1938

Avec l'unique genre *Megalestes*.

Synlestidae Tillyard, 1917 s.str.

Au sens strict cette famille est représentée par le genre *Synlestes* et en situation incertaine (*inc.sedis*) : *Chlorolestes*, *Ecchlorolestes*, *Episynlestes*, *Phylolestes* et *Sinolestes*. Les autres genres traditionnels sont répartis dans de petites familles voisines.

Nubiolestidae Bechly, 1996

Avec l'unique genre *Nubiolestes*.

Perilestidae Tillyard & Fraser, 1938

Elle comprends les genres *Perilestes* et *Perissolestes*.

Lestoidea Calvert, 1901 [Superfamille]

Comprends les familles des *Indolestidae* et *Lestidae*.

Indolestidae [proposition hic, 2014]

Genotypus : *Indolestes* Fraser, 1922 – Issus des *Lestidae* traditionnels on y trouve les genres *Indolestes* et *Austrolestes*.

Lestidae Calvert, 1901 s.str.

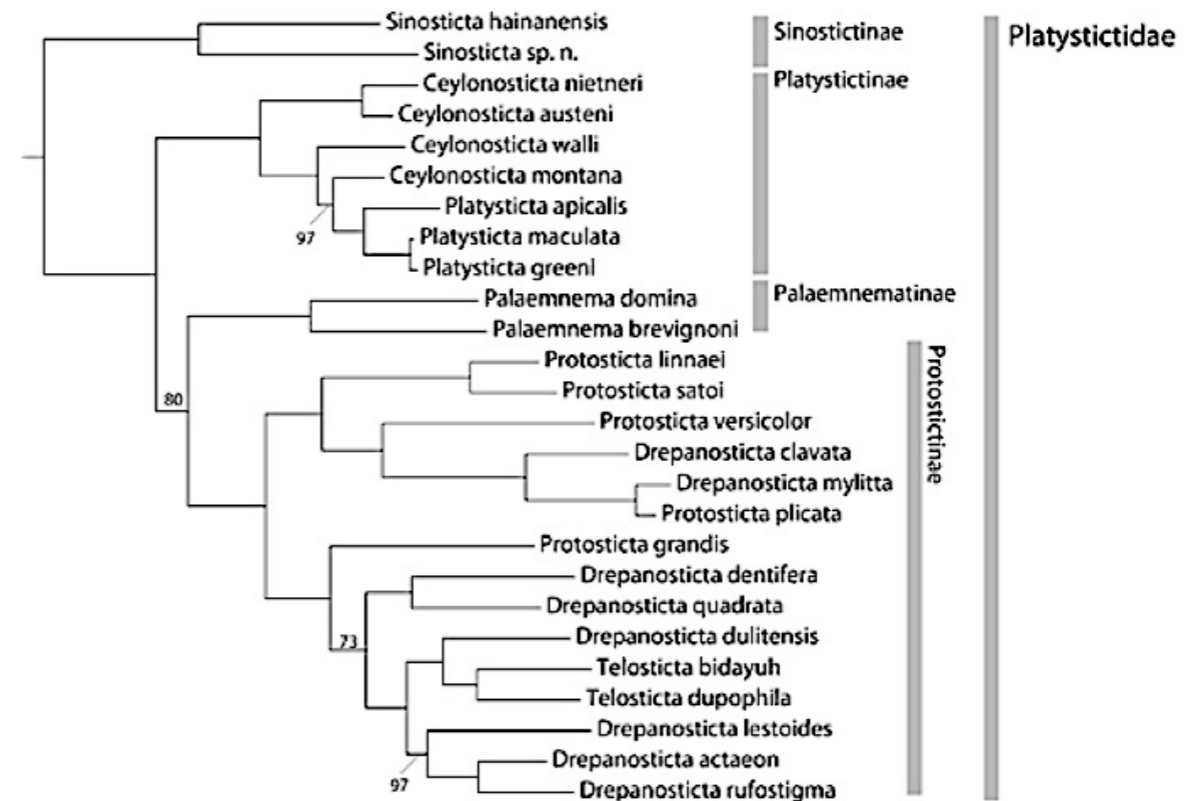
Au sens strict, cette famille comprends deux sous-familles :

- *Sympecmatinae* Fraser, 1951 : *Sympecma*.
- *Lestinae* Calvert, 1901 : *Archilestes*, *Chalcolestes*, *Lestes*, *Orolestes*, *Platylestes* et *Sinhalestes*.

(2) Platystictoidea Laidlaw, 1924 [Superfamille]

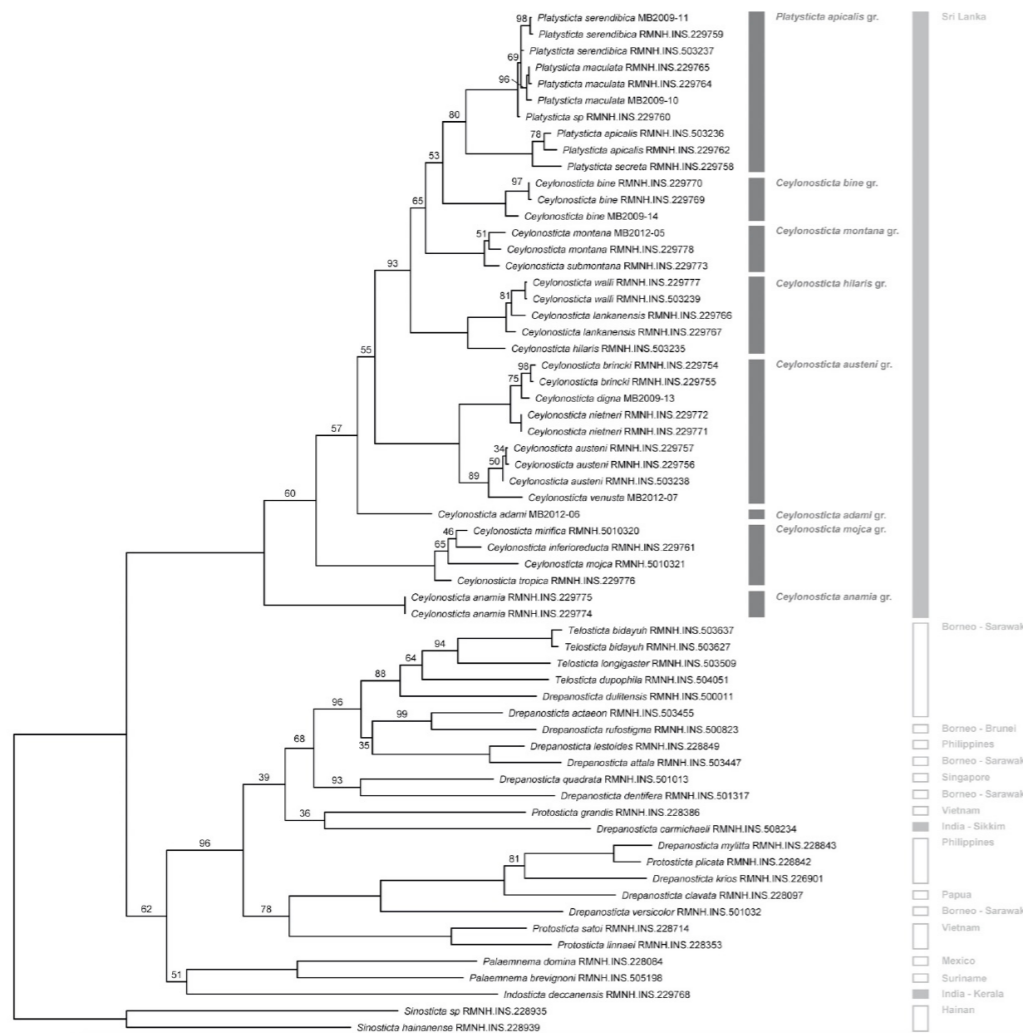
On y trouve l'unique famille des *Platystictidae*. Cette superfamille connue par ailleurs est maintenue ici, malgré sa faible valeur informative.

Platystictidae Laidlaw, 1924



Cette famille reste conforme à sa définition traditionnelle de *Platystictidae*. On y précise 4 sous-familles que nous conservons ici sans changements. Nous y avons proposé de nouveaux genres afin de rompre l'hétérogénéité de certains genres traditionnels (voir plus bas) (Deliry 2014). La figure ci-dessus correspond à la famille des Platystictidés selon un extrait de la fig. 2 de Dijkstra & al. (2014) – On observe la structure monophylétique de la famille et la répartition en quatre sous-familles. Dans le détail, la séparation des genres *Ceylonosticta* et *Platysticta* n'est pas justifiée pour toutes les espèces. La branche supérieure est acceptable pour *Ceylonosticta*, quant à la branche inférieure il convient de la réunir sous *Platysticta*. De même pour les genres des *Protostictinae*. On constate quatre ensembles, le premier représenté par des *Protosticta*, le second par *Protosticta versicolor* nous le rangeons dans le genre *Solosticta* gen. nov., le troisième (*Sticta* gen. nov.) et le quatrième sont des mélanges. Le quatrième comprend quatre ensembles : *Parasticta* gen. nov., *Drepanosticta*, *Telosticta*, *Finosticta* gen. nov. (Deliry 2014). Il conviendra d'examiner avec soin l'arbre plus com-

plet de l'ouvrage récent de Bedjanič & al. (2016) repris ci-dessous, afin de ranger mieux encore les différentes espèces (hic 2018).



- *Sinostictinae* Wilson, 1997 : *Sinosticta*, *Yunnanosticta*.
- *Platystictinae* Laidlaw, 1924 : *Ceylonosticta*, *Platysticta*. Les espèces du genre *Ceylonosticta* placés sur la branche des *Platysticta* sont proposés rappatriés au genre *Platysticta* soit : *Platysticta wal-li*, *Platysticta montana* (hic 2018).
- *Palaemnematinae* Tillyard & Fraser, 1938 : *Palaemnema*.
- *Protostictinae* Dijkstra, Kalkman, Dow, Stokvis & Van Tol, 2014 : *Protosticta*, *Solosticta* [proposition hic, 2014], *Sticta* [proposition hic, 2014], *Parasticta* [proposition hic, 2014], *Drepanosticta*, *Telosticta*, *Finosticta* [proposition hic, 2014], *Sulcosticta* (*inc.sedis*) [4].

(3) *Calopteragrionida* [proposition hic, 2014, corrigée][Clade]

Nous avons proposé (Deliry 2014) pour cet ensemble qui regroupe sur la même branche globale les *Calopterygoidea* (cf. *Calopterygida*) et les *Coenagrionoidea* donnée par Dijkstra & al. (2014), le nom fusionnel de *Calopteragrionida*. On peut le voir comme une vision élargie des *Calopterygida* Selys, 1850.

On y trouve la famille des (a) *Sinocnemididae* et les clades des (b) *Megapodagrionida* et (c) *Eucalopteragrionida*.

(a) *Sinocnemididae* [proposition hic, 2014, corrigée]

Genotypus : *Sinocnemis* Wilson & Zhou, 2000. – Deux genres jusqu'alors *incertae sedis* (groupe n°5) se trouvent rangés en amont de l'arbre. Cette famille résous l'incertitude concernant les genres *Sinocnemis* et *Priscagrion*.

(b) *Megapodagrionida* [proposition hic, 2014]

On y placera la superfamille des (i) *Megapodagrionoidea* et les clades des (ii) *Epallagiata* et (iii) *Chlorocyphidiata*.

(i) *Megapodagrionoidea* Calvert, 1913 [Superfamille]

Comprenant les *Megapodagrionidae* et les *Pseudolestidae*.

Megapodagrionidae Calvert, 1913

Avec les genres *Allopodagrion*, *Megapodagrion* et *Teinopodagrion*.

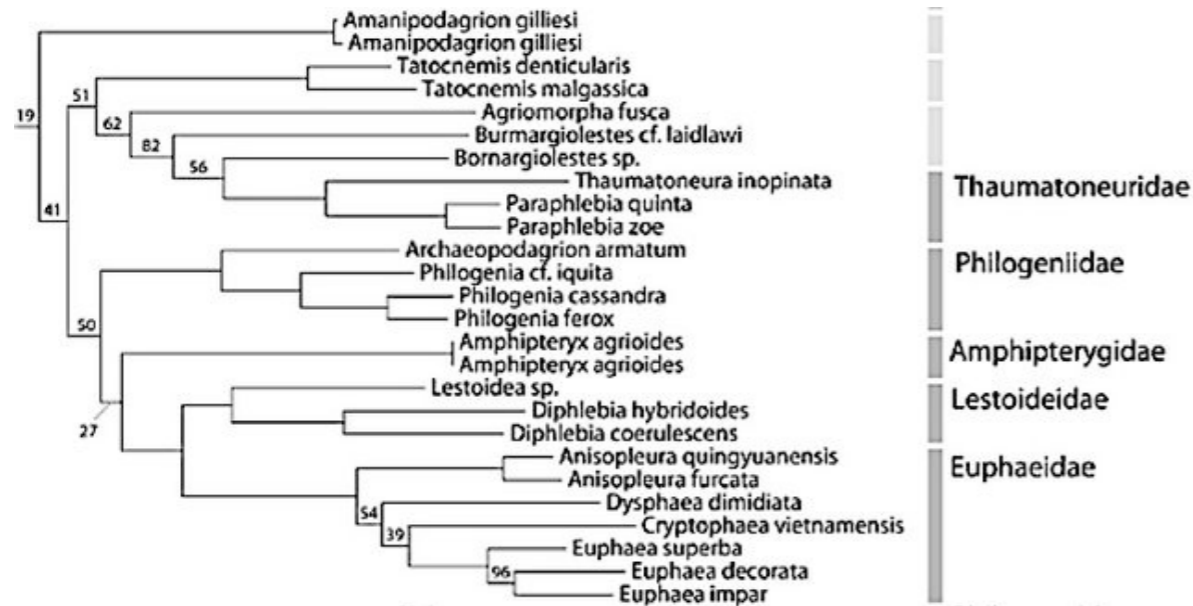
Pseudolestidae Fraser, 1957

La position de cette famille jusqu'alors *incertae sedis* est ici précisée (Deliry 2014). On y range l'unique genre *Pseudolestes*.

(ii) *Epallagiata* [proposition hic, 2014][Clade]

On y trouvera la famille des (*) *Amanipodagrionidae*, la super-famille des (**) *Thaumatoneuroidea* et la clade des (***) *Epallagiata*.

Cet ensemble semble « homogène » et bien que comprenant des *incertae sedis*, il se trouve bien sur la même branche de l'arbre phylogénétique proposé par Dijkstra & al. (2014) comme nous pouvons le voir ci-dessous (hic 2018).



Epallagiata selon un extrait de la fig. 2 de Dijkstra & al. (2014) – On trouve bien deux branches majeures, l'une au niveau du nœud marqué 51 (cf. *Thaumatoneuroidea*) et l'autre au niveau du nœud marqué 50 (cf. *Epallagida*). Toutefois le genre *Amanipodagrion* se trouve sur une branche isolée plus en amont que nous proposons sous la famille des *Amanipodagrionidae*. Il semble convenable d'étendre la famille des Thaumatoneuridés aux genres situés dans l'arbre depuis *Agriomorpha* jusqu'à *Paraphlebia*, les *Tatocnemis* restant dans la famille des Tatocnemidés (Deliry 2014, modifié hic 2018).

(*) *Amanipodagrionidae* [proposition hic, 2014]

Genotypus : *Amanipodagrion* Pinhey, 1962 – Un seul genre, dans cette famille, qui jusqu'alors *incertae sedis* (groupe n°2) trouve ici sa place (Deliry 2014).

(**) *Thaumatoneuroidea* Tillyard & Fraser, 1938 [Superfamille]

Comprends les deux familles suivantes : *Tatocnemididae* et *Thaumatoneuridae*.

Tatocnemididae Rácenis, 1959

Nous pouvons exhumer cette famille oubliée pour des espèces *incertae sedis* (groupe 7 et 8) (hic 2018). Cette proposition était déjà dans Deliry (2014). On y placera les genres *Tatocnemis* et *Sciotropis* (*inc.sedis*).

Thaumatoneuridae Tillyard & Fraser, 1938

Nous avons proposé (Deliry 2014) de traiter les sous-familles avec plus de précisions, la famille traditionnelle des *Thaumatoneuridae* restant globalement inchangée mais se voyant ajouter de certains genres (hic 2018).

- *Agriomorphae* [proposition hic, 2014] : *Agriomorpha*. Ce genre *incertae sedis* du groupe 1 trouve ainsi sa place (hic 2018).
- *Burmargiolestinae* [proposition hic, 2014] : *Burmargiolestes*, *Rhipidolestes* (*inc.sedis*). Ces deux genres *incertae sedis* issus du groupe 1 trouvent ici plus ou moins leur place (hic 2018).
- *Thaumatoneurinae* Tillyard & Fraser, 1938 : *Paraphlebia*, *Thaumatoneura*. On trouve parfois une tribu des *Thaumatoneurini* équivalente à cette sous-famille.

(***) *Epallagida* [proposition hic 2014, corrigée][Clade]

On placera dans cette clade la famille des *Philogeniidae* et la clade des *Epallagimorpha*.

Philogeniidae Rácenis, 1959

Avec les genres *Archeopodagrion* et *Philogenia*.

Epallagimorpha [proposition hic, 2014] [Clade]

On placera la famille des *Amphipterygidae* et la super-famille des *Epallagoidea* dans cette clade.

Amphipterygidae Tillyard, 1917

Ne comprends que le genre *Amphipteryx*.

Epallagoidea Needham, 1903 [Superfamille]

Cette superfamille comprends les deux familles des *Lestoideidae* et des *Epallagidae*.

Lestoideidae Munz, 1919

- *Lestoideinae* Munz, 1919 : *Lestoidea*.
- *Diphlebiinae* Heymer, 1975 : *Diplebia*. Nous avons légèrement modifié le nom de cette sous-famille afin d'éviter la confusion avec les *Diphlebiinae* parmi les *Gomphoididae*.

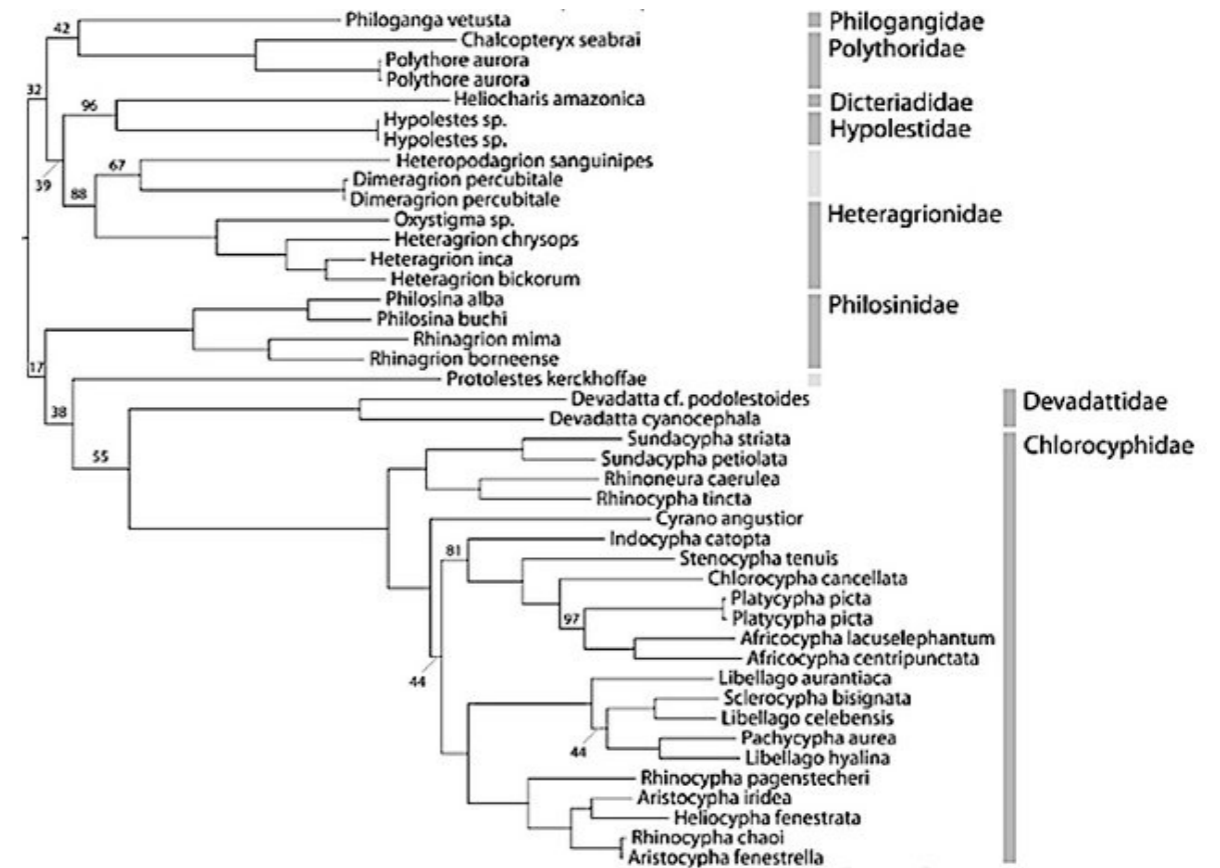
Epallagidae Needham, 1903

syn. *Euphaeidae* Jakobson & Bianchi, 1905 – Nous suivons – Deliry 2014 – ici Bechly (1999), cette famille est synonyme des *Euphaeidae*. Ce sont des Zygoptères de grande taille, présentant un ptérostigma. Les ailes sont régulièrement rétrécies vers la base et non pédonculées. Les auteurs actuels tendent à préférer *Euphaeidae* ! Une seule sous-famille qui ne nous semble pas d'une grande utilité (hic 2018).

- *Epallaginae* Needham, 1903 : *Anisopleura*, *Bayadera*, *Cryptophaea*, *Cyclophaea*, *Dysphaea*, *Epallage*, *Euphaea*, *Heterophaea*, *Schmidtphaea*.

(3) Chlorocyphidiata [proposition hic, 2014][Clade]

On y trouve deux ensembles ou clades : (a) *Heteragrionida* et (b) *Chlorocyphida*.



Chlorocyphidiata selon un extrait de la fig. 2 de Dijkstra & al. (2014) – Deux grands ensembles apparaissent au niveau du nœud marqué 32 (cf. *Heteragrionida*) et du nœud marqué 17 (cf. *Chlorocyphida*). Si ces hypothèses sont solides, dans le détail la répartition de certains genres dans l'arbre est confuse comme nous le soulignons déjà avec plus de détails (Deliry 2014). Il convient de reprendre les choses avec précision (hic 2018).

(a) Heteragrionida [proposition hic, 2014, corrigée][Clade]

Deux superfamilles conviennent pour cette clade : (i) *Philogangoidea* et (ii) *Heteragrionoidea*.

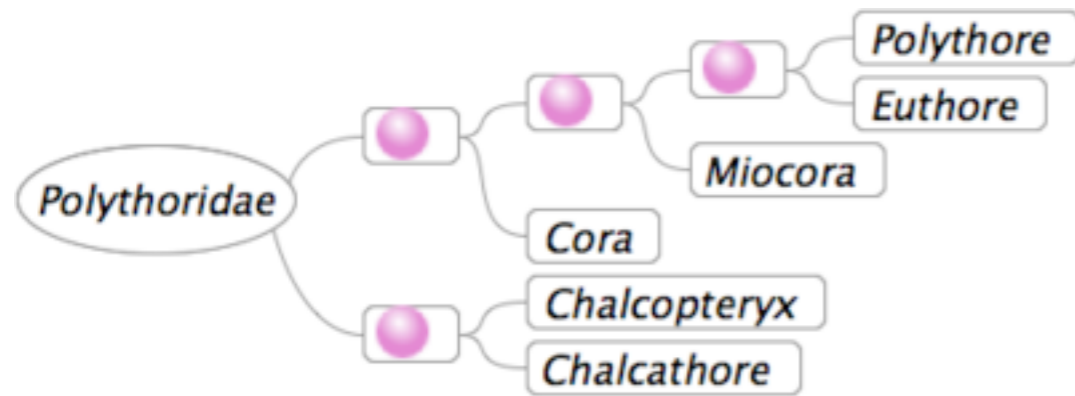
(i) Philogangoidea Rácenis, 1959 [Superfamille]

Comprends les familles de *Philogangidae* et des *Polythoridae*.

Philogangidae Rácenis, 1959

Avec l'unique genre *Philoganga*.

Polythoridae Munz, 1919



On trouve avec Sanchez Herrera & al. (2018) l'ordonnement précédent des genres dans l'arbre phylogénétique. Corriger *Chalcothore* (*recte hic*). La classification traditionnelle propose deux sous-familles *Euthorinae* Fraser, 1957 et *Polythorinae* Munz, 1919 comprenant le genre *Euthore* dans la première et les autres dans la seconde qui est divisée en tribus (*Miocorini* Fraser, 1957 : *Miocora*, *Stenocora* ; *Polythorini* Munz, 1919 : ± autres genres). Ces tribus ne semblent pas avoir de fondement phylogénétique. Nous proposons de les remplacer selon les deux branches bien visibles sur l'arbre phylogénétique de Sanchez Herrera & al. (2018) en *Polythorinae* et nouvelle sous famille *Chalcopteryginae*. Les genres *incertae sedis* : *Miocora* et *Cora* sont placés (voir arbre phylogénétique).

- *Polythorinae* Munz, 1919 [5] : *Polythore*, *Euthore*, *Miocora*, *Cora*, *Stenocora* (*inc. sedis*).
- *Chalcopteryginae* [proposition hic, 2018] : *Chalcopteryx*, *Chalcathore*.

(ii) Heteragrionoidea Rácenis, 1959 [Superfamille]

On pourrait voir dans cet ensemble deux sous-clades (hic 2018) : la première comprenant les familles des *Heliocharitidae* et des *Hypolestidae* et la seconde avec les *Dimeragrionidae* et *Heteragrionidae*. On pourrait forger des noms pour ces sous-clades.

Heliocharitidae Tillyard & Fraser, 1939

Cette famille correspond aux *Dicteriadidae* traditionnels, un taxon décrit en 1959, donc plus tard. On y trouvera les genres *Dicterias* et *Heliocharis*.

Hypolestidae Tillyard & Fraser, 1939

Avec l'unique genre *Hypolestes*.

Dimeragrionidae [proposition hic, 2014]

Genotypus : *Dimeragrion* Calvert, 1913 – Les genres jusque là *incertae sedis* (groupe 3) trouvent ici leur place : *Heteropodagrion*, *Dimeragrion*.

Heteragrionidae Rácenis, 1959

Avec les genres *Heteragrion* et *Oxystigma*.

(b) Chlorocyphida [proposition hic, 2014, corrigée][Clade]

Nous proposons d'y placer les familles des (i) *Philosinidae* et (ii) *Protolestidae* ainsi que la superfamille des (iii) *Chlorocyphidoidea*.

(i) Philosinidae Kennedy, 1925

Les genres *Philosina* et *Rhinagrion* y trouvent leur place. On trouve parfois la sous-famille des *Philosininae* Kennedy, 1925, peu utile dans la mesure où elle embrasse toute la famille.

(ii) Protolestidae [proposition hic, 2014]

Genotypus : *Protolestes* Fraser, 1899 – Un seul genre. Le genre *Protolestes* jusqu'alors *incertae sedis* (groupe 6) trouve ici sa place (hic 2018).

(iii) Chlorocyphidoidea Cowley, 1937 [Superfamille]

Comprenant les familles des *Devadattidae* et les *Chlorocyphidae*.

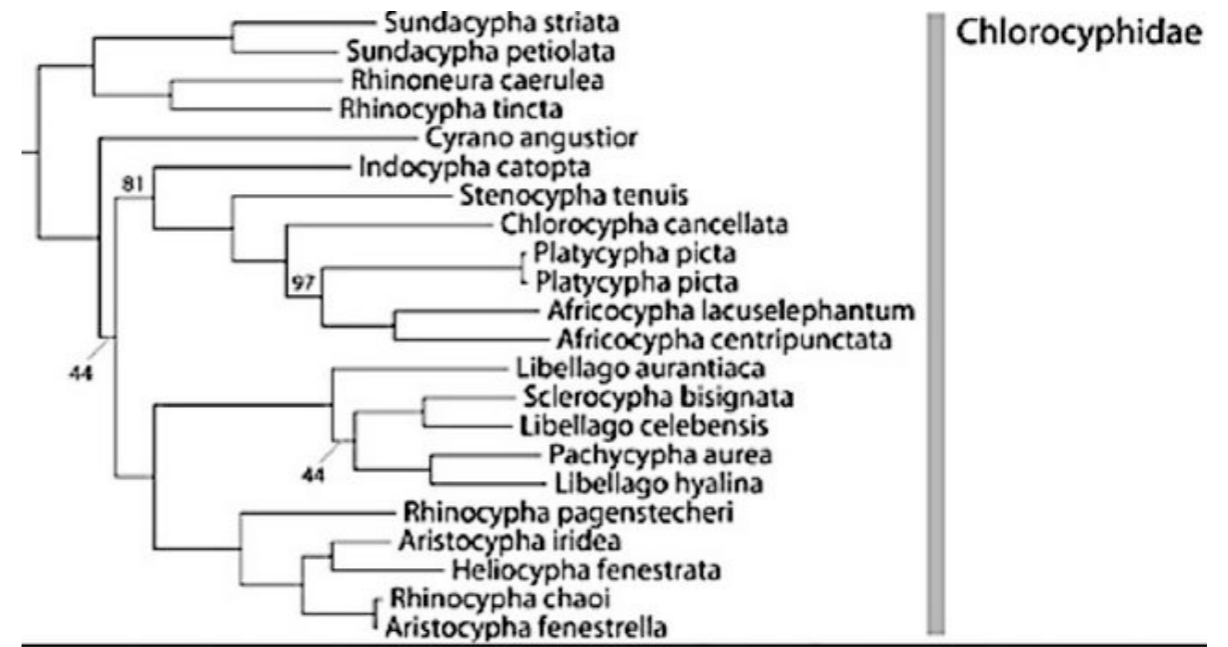
Devadattidae Dijkstra, Kalkman, Dow, Stokvis & Van Tol, 2014

Un seul genre : *Devadatta*.

Chlorocyphidae Cowley, 1937

Cette famille bien diversifiée est scindée en trois sous-familles et plusieurs tribus.

- *Rhinocyphinae* Bechly, 1996 : avec les tribus des *Disparocyphini* Munz, 1919 (*Disparocypha*) et *Rhinocyphini* (*Sundacypha*, *Rhinocypha*, *Cyrano* (*inc.sedis*)).
- *Libellagininae* Jacobson & Bianchi, 1905 : avec les tribus des *Indocyphini* [proposition hic, 2014] (*Indocypha* genre jusqu'alors *incertae sedis* désormais précisé), *Chlorocyphini* Cowley, 1937 (*Stenocypha*, *Chlorocypha*, *Platycypha*, *Africocypha*), *Libellaginini* Jacobson & Bianchi, 1905 (avec les sous-tribus des *Melanocyphina* Bechly 1996 (*inc. sedis*) – *Melanocypha* – et *Libellulaginina* Jacobson & Bianchi, 1905 – *Libellago*, *Sclerocypha*, *Pachycypha*, *Waruwila* (*inc.sedis*) -). De manière générale on se rends compte sur l'arbre ci-dessous que le genre *Libellago* est mélangé à d'autres genres : *Sclerocypha* et *Plachycypha*. On pourrait accepter de manière simplifiée que ces deux derniers soient synonymes de *Libellago*. La complexification de cette tribu pourrait par ailleurs ne pas être très adaptée (hic 2018). On ajoutera la tribu des *Aristocyphini* [proposition hic, 2014] avec *Heliocypha*, *Aristocypha*, *Calocypha* (*inc.sedis*), *Heterocypha* (*inc.sedis*), *Paracypha* (*inc.sedis*). Il s'agit d'un remaniement des *Rhinocyphini* qui apparaissent plus haut (Deliry 2014). Dans le détails certaines espèces semblent mal placées. De manière simplifiée on voit que tous les genres sont mélangés. Ils pourraient tous ainsi être synonymes du genre *Heliocypha* (hic 2018).



Chlorocyphidae selon un extrait de la fig. 2 de Dijkstra & al. (2014)

(c) *Eucalopteragrionida* [proposition hic, 2014, modifiée][Clade]

La suite de l'arbre de Dijkstra & al. (2014) qui nous sert de référence donne ensuite deux branches majeures correspondant aux Argiolestidés et aux Caloptérygides et familles affines (Pentaplébidés et Isostictidés) (fig.2c). Il s'oriente ensuite sur une unique branche correspondant aux autres Zygoptères, soit les Platycnémidés et ce que nous proposerons comme diverses nouvelles familles pour les Coénagrionidés au sens large. Alors se termine ce vaste arbre monophylétique des Zygoptères (Deliry 2014).

Cet ensemble sera décliné en deux familles ((i) *Argiolestidae* et (ii) *Pentaplebiidae*) suivi de deux superfamilles ((iii) *Calopterygoidea* et (iv) *Coenagrionoidea*).

(i) *Argiolestidae* Fraser, 1957

Comprends les sous-familles de *Podolestinae* et *Argiolestinae*.

- *Podolestinae* Kalkman & Theischinger, 2013 – *Podolestes*, *Neurolestes*, *Nesolestes*, *Allolestes* (*inc. sedis*).

- *Argiolestinae* Fraser, 1957 – Tribus des *Luzonargiolestini* [proposition hic, 2014] (*Luzonargiolestes*) et des *Argiolestini* Fraser, 1957 (*Argiolestes*, *Griseargiolestes*, *Caledargiolestes*, *Caledopteryx*, *Pyrrhargiolestes*, *Metagrion*, *Archargiolestes*, *Miniargiolestes*, *Celebargiolestes*, *Trineuragrion*, *Podopteryx*, *Austroargiolestes*, *Eoargiolestes* (*inc. sedis*), *Mesagrion* (*inc. sedis*), *Solomargiolestes* (*inc. sedis*), *Wahnesia* (*inc. sedis*)).

(ii) *Pentaplebiidae* Novelo-Gutiérrez 1995

Avec le genre *Pentaplebia* et le genre *Rimanella* (*inc. sedis*).

(iii) *Calopterygoidea* Selys, 1850 [Superfamille]

Avec les familles des *Mesopodagrionidae* et des *Isostictidae* et la sous-clade des *Calopterygimorpha*.

Mesopodagrionidae [proposition hic, 2014]

Genotypus : *Mesopodagrion* McLachlan, 1896 – Ce genre jusqu'alors *incertae sedis* (groupe n°4) trouve ici sa place (hic 2018).

Isostictidae Fraser, 1955

- *Isostictinae* Fraser, 1955 : *Isosticta*.
- *Selysioneurinae* [proposition hic, 2014] : *Selysionaura*, *Neosticta*.
- Ne sont pas rangés (*inc. sedis*) : *Austrosticta*, *Cnemisticta*, *Eurysticta*, *Labidiosticta*, *Lithosticta*, *Oristicta*, *Rhadinosticta*, *Tanymenocosticta*, *Titanosticta*.

Calopterygimorpha Selys, 1850 [Sous-clade]

Comprend les familles des *Hetaerinae* et les *Calopterygidae*.

Hetaerinae Tillyard & Fraser, 1939

Avec les genres suivants : *Mnesarete*, *Hetaerina*, *Bryoplathanon* (*inc. sedis*) et *Ormenophlebia* (*inc. sedis*).

Calopterygidae Selys, 1850 *s.str.*

- *Caliphaeinae* Fraser, 1929 : *Caliphaea*
- *Calopteryginae* Selys, 1850 : avec les tribus des *Saphoini* Dumont & al. 2015 (*Sapho*, *Phaon* et *Umma* (*inc. sedis*)) et des *Calopterygini* Selys, 1850 comprenant plusieurs sous-tribus : *Calopterygina* Selys, 1850 (*Matrona*, *Neurobasis*, *Atrocalopteryx* (*inc. sedis*), *Calopteryx* (*inc. sedis*), *Matronoides* (*inc. sedis*)), *Vestalina* Needham, 1903 (*Vestalis*, *Vestalaria* (*inc. sedis*)), *Mnaisina* Ishida, 1996 (*Mnais*, *Echo*, *Archineura* (*inc. sedis*), *Psolodesmus* (*inc. sedis*)), *Iridictyonina* Dumont & al., 2005 (*Iridictyon*) et *Noguchiphaiena* Dumont & al. (*Noguchiphaea*).

(iv) *Coenagrionoidea* Kirby, 1890 [Superfamille]

On y rangera la famille des *Platycnemididae* et la sous-clade des *Coenagrionimorpha*.

Platycnemididae Jacobson & Bianchi, 1905

Cette famille étant bien organisée, on pourrait être tentés d'en faire une superfamille et de monter chaque sous-famille au rang de famille et les tribus au rang de sous-famille, le tout décalé d'un cran (hic 2018).

- *Onychargiinae* Dijkstra, Kalkman, Dow, Stokvis & Van Tol, 2014 : *Paracnemis*, *Onychargia*.
- *Allocnemidinae* Dijkstra, Kalkman, Dow, Stokvis & Van Tol, 2014 : avec les tribus des *Allocnemidini* Dijkstra, Kalkman, Dow, Stokvis & Van Tol, 2014 (*Allocnemis*) et *Metacnemidini* [proposition hic, 2014] (*Arabicnemis*, *Metacnemis*, *Mesocnemis*) ainsi qu'un genre non placé (*inc. sedis*) (*Stenocnemis*).
- *Idiocnemidinae* Dijkstra, Kalkman, Dow, Stokvis & Van Tol, 2014 : avec les tribus des *Igneocnemidini* [proposition hic, 2014] (*Igneocnemis*, *Arrhenocnemis*), *Idiocnemidini* Dijkstra, Kalkman, Dow, Stokvis & Van Tol, 2014 (*Idiocnemis*), *Cyanocnemidini* [proposition hic, 2014] (*Cyanocnemis*, *Lochmaeocnemis*, *Torrenticnemis*, *Paramenocnemis*) ainsi que quelques genres non placés (*inc. sedis*) (*Archboldargia*, *Hylaeargia*, *Lieftinckia*, *Palaiargia*, *Papuargia*, *Rhyacocnemis*, *Risioecnemis*, *Salomocnemis*).

- *Calicnemiinae* Fraser, 1957 : avec les tribus des *Calicnemiini* Fraser, 1957 (*Calicnemia*) et des *Indocnemidini* [proposition hic, 2014] (*Coelliccia*, *Indocnemis* ; certains *Coelliccia* mêlés dans la branche des *Indocnemis* seront proposés directement au genre *Indocnemis* (hic 2014)) et quelques genres que nous ne savons pas placer (*inc.sedis*) (*Asthenoscnemis*, *Leptocnemis*).
- *Disparoneurinae* Fraser, 1957 : avec les tribus des *Esmeini* [proposition hic, 2014] (*Esme*), *Prodasineurini* [proposition hic, 2014] (*Prodasineura*), *Nosostictini* [proposition hic, 2014] (*Nososticta*, *Elattoneura*) ainsi que quelques genres non placés (*inc.sedis*) (*Arabineura*, *Caconeura*, *Chlorocnemis*, *Disparoneura*, *Melaneura*, *Phylloneura*).
- *Platycnemidinae* Jacobson & Bianchi, 1905 : avec les tribus des *Platycnemidini* Jacobson & Bianchi, 1905 (*Matticnemis*, *Pseudocopera*, *Platycnemis*), *Coperini* Dijkstra, Kalkman, Dow, Stokvis & Van Tol, 2014 (*Copera*) et *Spesbonini* [proposition hic, 2014] (*Spesbona*, *Proplatycnemis*).

Coenagrionimorpha Bechly, 1996 [Sous-clade]

Comprends les *Antiagrionidae*, *Ceriagrionidae* et la sous-clade des *Coenagrioniformia*.

Il s'agit des *Coenagrionidae* au sens « traditionnel ».

La classification de cet ensemble semble complètement à reprendre. Nous allons nous y essayer dans un premier temps sur la base du cladogramme de Dijkstra & al. (2014) (fig.2e). Ce cladogramme comprend deux ensembles dits « ridge-faced *Coenagrionidae* » et « core *Coenagrionidae* » avec une interruption au niveau du genre *Argia*. Par deçà cette subdivision non satisfaisante car elle n'est pas pour partie monophylétique, on découvre clairement deux ensembles (cf. *Ceriagrionidae*, *Coenagrioniformia*), dont le second est lui-même subdivisé en deux ensembles (*Protoneurida*, *Coenagrionida*), le dernier formant quatre entités en marche d'escalier (cf. *Austrocoenagrionidae*, *Coenagrionidae s.str.*, *Agriocnemidae*, *Ischnuridae*). En première approche ces subdivisions nous semblent assez satisfaisantes (Deliry 2014). Toutes les sous-familles des *Coenagrionidae* traditionnelles sont élevées au rang de famille (Deliry 2014).

Antiagrionidae [proposition hic, 2014]

Genotypus : *Antiagrion* Ris, 1904 – Avec les genre *Angelagrion* et *Antiagrion*.

Ceriagrionidae [proposition hic, 2014]

Genotypus : *Ceriagrion* Selys, 1876 – Nous proposons que cette nouvelle famille comprenne les sous-familles suivantes :

- *Ceriagrioninae* [proposition hic, 2014] : *Ceriagrion*, *Phoenicagrion*, *Aeolagrion* et *Telebasis*.
- *Metaleptobasinae* [proposition hic, 2014] : *Metaleptobasis*.
- *Inpabasinae* [proposition hic, 2014] : *Inpabasis*.
- *Erythromminae* [proposition hic, 2014] : *Erythromma*.
- *Pseudostigmatinae* Kirby, 1890 : *Bromelagrion*, *Anomisma*, *Mecistogaster*, *Franciscobasis*, *Franciscagrion*. – Genres *inc. sedis* : *Coryphagrion*, *Diceratobasis*, *Leptagrion*, *Megaloprepus*, *Microstigma*, *Pseudostigma*, *Platystigma*.
- *Teinobasinae* Tillyard, 1817 : *Pericnemis*, *Amphicnemis*, *Teinobasis*, *Papuagrion*. – Genres *inc. sedis* : *Luzonobasis*, *Melanesobasis*, *Nesobasis*, *Pandanobasis*, *Plagulibasis*, *Sangabasis*, *Vanuatubasis*.

Coenagrioniformia Bechly, 1996 [Sous-clade]

Comprends les sous-clades des *Protoneurida* et des *Coenagrionida*.

Protoneurida [proposition hic, 2014][Sous-clade]

Sous-clade comprenant les familles des *Protoneuridae* et des *Argiidae*.

Protoneuridae Jakobson & Bianchi, 1905

Avec les genres : *Neoneura*, *Epipleoneura*, *Drepanoneura* et quelques précisions restent nécessaires pour les genres suivants (*inc. sedis*) : *Amazononeura*, *Epipotoneura*, *Forcepsioneura*, *Idioneura*, *Junix*, *Lamproneura*, *Microneura*, *Peristicta*, *Phasmoneura*, *Proneura*, *Protoneura*, *Psaironeura*, *Roppaneura*.

Argiidae Tillyard, 1917

Cet ensemble correspond aux *Argiinae* traditionnels et ne comprends que le genre *Argia*.

Coenagrionida Bechly, 1996 [Sous-clade]

Comprends les familles des *Austrocoenagrionidae*, *Coenagrionidae* s.str., *Agriocnemidae* et *Ischnuridae*.

Autrocoenagrionidae [proposition hic, 2014]

Genotypus : *Austrocoenagrion* Kennedy, 1920 – Un seul genre.

Coenagrionidae Kirby, 1890 s.str.

- *Coenagrioninae* Kirby, 1890 : *Stenagrion*, *Coenagrion*.
- *Pseudagrioninae* Tillyard, 1917 : *Xanthagrion*, 1876, *Pseudagrion*, *Archibasis* et des genres *incertae sedis* : *Aceratobasis*, *Austroagrion*, *Austrotepuibasis*, *Caliagrion*, *Hylaeonympha*, *Megalagrion*, *Minagrion*, *Nehalennia*, *Neoerythromma*, *Oreocnemis*, *Paracercion*, *Pyrrhosoma*, *Schistolobos*, *Seychellibasis*, *Telagrion*, *Tepuibasis*, *Tukanobasis*, *Xanthocnemis*.
- On trouve enfin des *Coenagrionidae incertae sedis* : *Cercion*, *Chromagrion*, *Himalagrion*, *Huosoma*.

Agriocnemidae Fraser, 1957

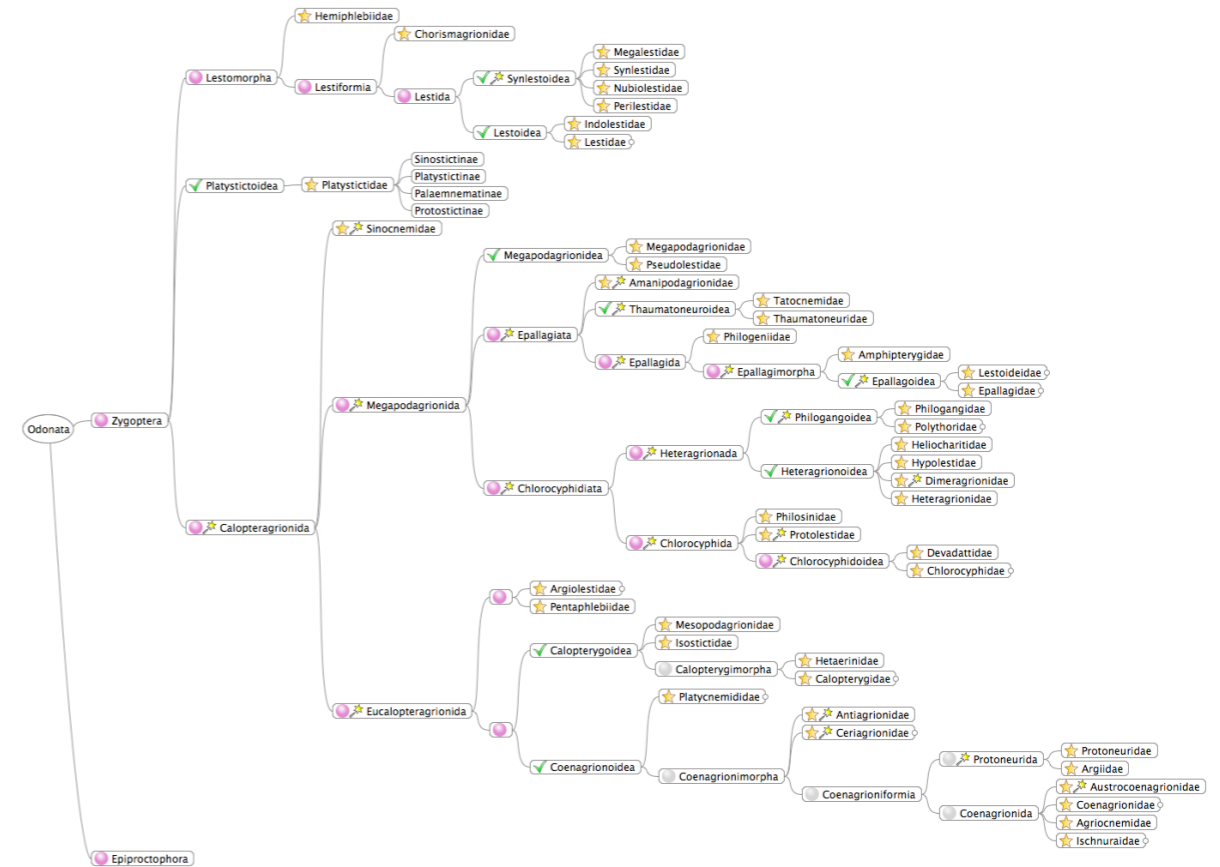
- Avec les genres : *Mortonagrion*, *Agriocnemis* et *Argiocnemis*.

Ischnuridae Fraser, 1957

Afin de ne pas les confondre avec des Scorpions, Fet & Bechly (2000) proposent la sous-famille des *Ischnurinae* base de cette nouvelle famille.

- *Acanthagrioninae* [proposition hic, 2014] : *Acanthagrion*, *Mesoleptobasis*.
- *Thaumatoneurinae* [proposition hic, 2014] : *Thaumatoneura*.
- *Ischnurinae* Fraser, 1957 : avec les sous-familles des *Ischnurini* Fraser, 1957 (*Ischnura*) et *Aciagrionini* [proposition hic, 2014] (*Coenagriocnemis*, *Aciagrion*, *Azuragrion*, *Africallagma*).

- On trouve enfin des *Ischnuridae incertae sedis* : *Acanthallagma*, *Amorphostigma*, *Amphiagrion*, *Amphiallagma*, *Andinagrion*, *Anisagrion*, *Apanisagrion*, *Argentagrion*, *Austroallagma*, *Austrocnemis*, *Bedfordia*, *Calvertagrion*, *Cyanallagma*, *Denticulobasis*, *Dolonagrion*, *Enacantha*, *Enallagma*, *Fluminagrion*, *Hesperagrion*, *Homeoura*, *Leptobasis*, *Leucobasis*, *Mesamphiagrion*, *Millotagrion*, *Oreagrion*, *Oreiallagma*, *Oxyagrion*, *Oxyallagma*, *Pacificagrion*, *Pinheyagrion*, *Proischnura*, *Protallagma*, *Thermagrion*, *Tigriagrion*, *Tuberculobasis*, *Xiphiagrion*, *Zoniagrion*.



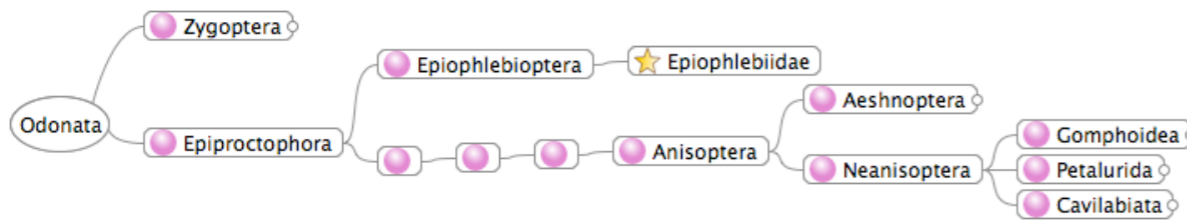
Synthèse pour les Zygoptères jusqu'au niveau de famille (hic 2018)

***Sieblosiidoptera* ♀ [Sous-Ordre]**

***Epiproctophora* Bechly, 1996 [Sous-ordre]**

Comprends l'infra-ordre des *Epiophlebiotera* et la clade des *Anisoptera*.

On notera que les *Anisozygoptera* ♀ ne forment qu'un ensemble fossile. La descente aux *Anisoptera* se fait par divers groupes entrecoupés d'éléments fossiles ou nœuds phylogénétiques : *Anisopteromorpha* Bechly, 1996 > *Trigonoptera* Bechly, 1996 > *Panasisoptera* Bechly, 1996 > *Anisoptera* Selys, 1854.



***Heterophlebioptera* Bechly, 1996 ♀ [Infra-ordre]**

***Stenophlebioptera* Bechly, 1996 ♀ [Infra-ordre]**

***Epiophlebioptera* Bechly, 1996 [Infra-ordre]**

Si on y rangera la famille des *Epiophlebiidae*, on placera en parallèle la classe des *Anisozygoptera* ♀. Nous proposons d'inclure le tout dans cet infra-ordre (hic 2018).

***Epiophlebiidae* Muttkovski, 1910**

Comprends le genre *Epiophlebia*.

***Anisozygoptera* Handlirsch, 1908 ♀ [Clade]**

***Anisoptera* Selys, 1853 [Clade]**

Il s'agit des Libellules ou « Messieurs » (Dragonflies en anglais). Elles sont généralement fortes au moins du point de vue de la morphologie

car il existe des espèce minuscules. Les yeux sont (faiblement) séparés ou non (contigus) selon les groupes. La larve développe des trachées internes situées en terminaison du tube digestif. Elles se servent du même organe pour se propulser grâce un rejet brusque de l'eau par le sphincter anal.

On y précisera les clades des (1) *Aeshnoptera* et des (2) *Neanisoptera*. Le nombre de noeuds intermédiaires pour arriver à un niveau donné est parfois important chez les Anisoptères et traduit l'existence de clades fossiles positionnées çà et là dans l'arbre phylogénétique de cet ensemble.

(1) *Aeshnoptera* Bechly, 1996 > *Aeshnomorpha* Bechly, 1996 [Clades]

On y placera la famille des *Austropetaliidae* et la clade des *Panaeshnida*.

***Austropetaliidae* Carle & Louton, 1994**

- *Archipetaliinae* Bechly, 1996 : *Archipetalia*.
- Sous-clade non nommée :
 - *Austropetaliinae* Carle & Louton, 1994 : *Autropetalia*.
 - *Phyllopetaliinae* Bechly, 1996 : avec les tribus des *Hydropetaliini* Lohmann, 1996 (*Hydropetalia*) et *Phyllopetaliini* (*Phyllopetalia*).

***Panaeshnida* Bechly & al., 2001 > *Aeshnida* Bechly, 1996 > *Panaeashnida* Bechly & al., 2001 > *Euaeshnida* Bechly, 1996 [Clades] > *Aeshnoidea* Leach, 1815 [Superfamille]**

On y placera les trois familles suivantes, issues des *Aeshnidae* traditionnelles : *Telephlebiidae*, *Brachytronidae* et *Aeshnidae* s.str.

***Telephlebiidae* Cockerell, 1913**

- *Planaeschninae* [proposition hic, 2014] : *Planaeschna*.
- Sous-clade des *Eutelephlebiida* Peters & Teischinger, 2007
 - *Telephlebiinae* Cockerell, 1913 : avec les tribus de *Austroaeshnini* Bechly, 1996 (avec les sous-tribus des *Notoaeshnina* Peters & Teischinger, 2007 – *Notoaeshna*, *Spi-*

naeschna – et *Austroaeshnina* Bechly, 1996 – *Acanthaeschna*, *Austrophlebia*, *Dromaeschna*, *Austroaeshna*) et *Telephlebiini* Cockerell, 1913 (*Telephlebia*, *Antipodophlebia*).

- Sous-clade non nommée :
 - *Allopetaliinae* Cockerell, 1913 : *Allopetalia*.
 - Sous-clade non nommée :
 - *Boyeriinae* Cockerell, 1913 : *Boyeria*.
 - *Caliaeschninae* Bechly, 1996 : *Caliaeschna*, *Cephalaeschna*.
- *Petalaeschninae* [proposition hic, 2014] : *Petaliaeschna*, *Limnetron*, *Gynacanthaeschna*, *Periaeschna*.

Brachytronidae Cockerell, 1913

- *Dendroaeshninae* [proposition hic, 2014] : *Dendroaeschna*.
- Sous-clade non nommée :
 - *Epiaeschninae* Bechly, 1996 : *Epiaeschna*, *Nasiaeschna*.
 - Sous-clade non nommée :
 - *Aeschnoplebiinae* [proposition hic, 2014] : *Aeschnophlebia*.
 - *Brachytroninae* Cockerell, 1913 : *Brachytron*, *Tetracanthagyna*.

Aeshnidae Leach, 1815 s.str.

Ce sont de grandes Libellules, avec les yeux largement confluent. Les femelles disposent d'un ovopositeur de bonne taille. Le masque des larves est simple et de forme aplatie.

- *Polycanthagyninae* Tillyard & Fraser, 1940 : *Polycanthagyna*.
- *Basiaeschninae* Cockerell, 1913 : *Basiaeschna*.
- *Amphiaeschninae* Cockerell, 1913 : *Amphiaeschna*, *Simaeschna* [proposition hic, 2014][6], *Zosteraeschna*.
- *Indaeschninae* [proposition hic, 2014] : *Indaeschna*.
- Sous-clade non nommée :
 - *Gynacanthinae* Cockerell, 1913 : avec les tribus des *Ranaceaeschnini* [proposition hic, 2014](*inc.sedis*) (*Ranaceaeschna*), *Gynacanthini* Cockerell, 1913 (*Plattycantha*, *Agyrtacantha*, *Triacanthagyna*, *Austrogynacantha*, *Gynacantha*) et *He-*

liaeschnini [proposition hic, 2014] (*Heliaeschna*, *Neuraeschna*, *Staurophlebia*).

- *Aeschninae* Leach, 1815 : avec les tribus des *Castoraeschnini* [proposition hic, 2014] (*Castoaeschna*, *Coryphaeschna*, *Remartinia*), *Oreaeschnini* [proposition hic, 2014] (*Oreaeschna*), *Aeshnini* Leach, 1815 (*Aeshna*) et *Anacini* Cockerell, 1913 (avec les sous-tribus des *Anaciaeschnina* [proposition hic, 2014] – *Anaciaeschna* -, *Andaeschna* [proposition hic, 2014, corrigée] – *Simanax* [proposition hic, 2014][7], *Andaeschna* – et *Anacina* Cockerell, 1913 – *Anax*, *Hemianax*, *Oploaeschna* -). Nous avons rangé les *Oploaeschna* à part (hic 2014), mais les rapprochons ici des *Anax* dont nous pensons qu'ils sont synonymes.
- Genre *incertae sedis* : *Adversaeschna*, *Afroaeschna*, *Gomphaeschna*, *Linaeschna*, *Oliogoaeschna*, *Pinheyschna*, *Rhionaeschna*, *Sarasaeschna*.

(2) Neanisoptera Pfau, 1991 [Clade]

Comprends la superfamille des (a) *Gomphoidea* équivalente aux *Gomphidae* traditionnels et les clades des (b) *Petalurida* et (c) *Cavilabiata*.

(a) Gomphoidea Rambur, 1842 [Superfamille]

Équivalente aux *Gomphidae* traditionnels dont les sous-familles sont remontées au niveau de familles (hic 2018) comprenant la famille des *Progomphidae* et la sous-clade des *Desmoproctida*.

Progomphidae Carle, 1986

Comprends l'unique genre *Progomphus*.

Desmoproctida Bechly, 1996 [Sous-clade]

Avec les familles des *Gomphoididae*, *Lindeniidae* et la sous-clade des *Oligophlebiata*.

Gomphoididae Jakobson & Bianchi, 1905

- *Aphyllinae* Belle, 1996 : *Aphylla*, *Phyllocycla*.
- *Diaphlebiinae* Belle, 1996 : *Desmogomphus*, *Diaphlebia*.

- *Gomphoidinae* Jakobson & Bianchi, 1905 : *Gomphoides*, *Idiogomphoides*, *Phyllogomphoides*.
- *Peruviogomphinae* Belle, 1996 : *Peruviogomphus*.

Lindeniidae Jakobson & Bianchi, 1905

Avec les genres *Cacoides*, *Diastatomma*, *Gomphidia*, *Gomphidictinus*, *Ictinogomphus*, *Lindenia*, *Melanocacus*, *Mitragomphus* et *Sinictinogomphus*.

Oligophlebiata Bechly, 2003 [Sous-clade]

Comprends la famille des *Hageniidae* et la sous-clade des *Brevicubitalia*.

Hageniidae Tillyard & Fraser, 1940

Avec les genres *Hagenius* et *Sieboldius*.

Brevicubitalia Bechly, 2003 [Sous-clade]

Comprends la famille des *Zonophoridae* et la sous-clade des *Gomphida*.

Zonophoridae Belle, 1983

Avec les genres *Perigomphus* et *Zonophora*.

Gomphida Bechly, 1996 [Sous-clade]

Deux familles s'y retrouvent : les *Epigomphidae* et les *Gomphidae s.str.*

Epigomphidae Fraser, 1934

- *Epigomphinae* Fraser, 1934 : avec les tribus des *Epigomphini* Fraser, 1923 (*Epigomphus*, *Leptogomphus*, *Heliogomphus*), *Macrogomphini* Carle, 1986 (*Macrogomphus*), et *Microgomphini* Carle, 1986 (*Microgomphus*).
- *Archaeogomphinae* Carle, 1986 : avec les tribus des *Archaeogomphini* Carle, 1986 (*Archaeogomphus*), *Agriogomphini* Belle, 1996 (*Agriogomphus*, *Brasiliogomphus*, *Ebenogomphus*), *Cyano-*

gomphini Carle, 1986 (*Cyanogomphus*, *Tibiagomphus*) et *Lestinogomphini* Carle, 1986 (*Lestinogomphus*).

Gomphidae Rambur, 1842 s.str.

- *Austrogomphinae* Carle, 1986 : *Antipodogomphus*, *Austroepigomphus*, *Austrogomphus*, *Zephyrogomphus*.
- *Phyllogomphinae* Carle, 1986 : *Ceratogomphus*, *Isomma*, *Malgasogomphus*, *Phyllogomphus*.
- *Onychogomphinae* Chao, 1984 : avec les tribus des *Crenigomphini* Carle, 1986 (*Crenigomphus*, *Paragomphus*) et des *Onychogomphini* Chao, 1984 (*Acrogomphus*, *Amphiogomphus*, *Cornigomphus*, *Davidioides*, *Erpetogomphus*, *Lamelligomphus*, *Megalogomphus*, *Nepogomphoides*, *Nihonogomphus*, *Nychogomphus*, *Onychogomphus*, *Ophiogomphus*, *Orientogomphus*, *Phaenandrogomphus*, *Tragomphus*).
- *Gomphinae* Rambur, 1842 : avec les tribus des *Anisogomphini* Carle, 1986 (*Anisogomphus*, *Labrogomphus*, *Mattigomphus*, *Merogomphus*, *Notogomphus*), *Cyclogomphini* Carle, 1986 (*Anormogomphus*, *Burmagomphus*, *Cyclogomphus*, *Platygomphus*), *Gomphini* Rambur, 1842 (*Arigomphus*, *Asiagomphus*, *Dromogomphus*, *Gastrogomphus*, *Gomphus*, *Melligomphus*, *Scalmogomphus*, *Shaogomphus*, *Stylurus*, *Phanogomphus*) et *Neurogomphini* Carle, 1986 (*Neurogomphus*).
- *Octogomphinae* Carle & Cook, 1984 : avec les tribus des *Hemigomphini* Carle, 1986 (*Armagomphus*, *Eogomphus*, *Hemigomphus*, *Neogomphus*, *Odontogomphus*, *Praeviogomphus*, *Sinogomphus*), *Anomalophlebiini* Belle, 1996 (*Anomalophlebia*), *Octogomphini* Carle & Cook, 1994 (*Davidius*, *Dubitogomphus*, *Lanthus*, *Octogomphus*) et *Trigomphini* Carle, 1986 (*Fukienogomphus*, *Stylogomphus*, *Trigomphus*).

(b) Petalurida Bechly, 1996 > Petaluroidea Bechly, 1996 [Clades]

Avec l'unique superfamille des *Petaluroidea*.

Petaluroidea Needham, 1903 [Superfamille]

Comprends l'unique famille des *Petaluridae*.

Petaluridae Needham, 1903

Avec les genres *Petalura*, *Phenes*, *Tachopteryx*, *Tanypteryx* et *Uropetala*.

(c) Cavilabiata Bechly, 1996 [Clade]

La superfamille des *Cordulegastroidea* et la clade des *Brachystigmata* seront placées ici.

Cordulegastroidea Hagen, 1875 [Superfamille]

Comprends les familles des *Cordulegastridae* et des *Neopetaliidae*.

Cordulegastridae Hagen, 1875

Anisoptères de grande taille aux yeux séparés et ne se touchant qu'en un point. Ils ont une coloration jeune et noire style « guêpe ». L'ovopositeur des femelles a la forme d'une tarière. Les larves ont un masque en cuillère, bordé de fortes dents. Ce sont des espèces qui patrouillent au-dessus des eaux, le plus souvent courantes et se perchent appendus à leur support. Cette famille est divisée en sous-familles dont l'intérêt phylogénétique semble discutable et que nous ne reprenons pas ici. On y range les genres : *Anotogaster*, *Cordulegaster*, *Neallogaster*. D'autres genres ici des précédents sont parfois proposés.

Neopetaliidae Tillyard & Fraser, 1940

Avec l'unique genre *Neopetalia*.

Brachystigmata Bechly, 1996 > Paucipostnodalia Bechly & Ueda, 2002 > Eubrachystigmata Bechly, 2003 [Clades]

On y rangera les clades des *Chlorogomphida* et des *Paneurypalpidomorpha*.

Chlorogomphida Bechly, 1996 [Clade] > Chlorogomphoidea Needham, 1903 [Superfamille]

Avec l'unique famille des *Chlorogomphidae*.

Chlorogomphidae Needham, 1903

Comprends les genres : *Chlorogomphus*, *Chloropetalia*, *Watanebeopetalia*.

Paneurypalpidomorpha Bechly, 2003 > Libelluloidea Rambur, 1842 > Eurypalpidomorpha Bechly, 2003 > Eurypalpidiformia Bechly, 2003 > Paneurypalpida Bechly, 1996 > Eurypalpida Bechly, 1996 [Clades]

Deux clades renseignent sur cet ensemble aux nœuds complexes : (*) *Gomphomacromiida* et (**) *Libellulida*.

(*) Gomphomacromiida Lohmann, 1996 [Clade] > Gomphomacromoidea Tillyard & Fraser, 1940 [Superfamille]

Ne comprenant que des familles, cet ensemble peut être regardé comme une superfamille. On y trouvera des regroupements pouvant être considérés comme des sous-clades – non nommées – : *Idionychidae* + ((*Gomphomacromiidae* + *Synthemistidae*) + (*Pseudocorduliidae* + *Cordulephyidae*) + « *Austrocorduliidae* » s.l.)

Idionychidae Tillyard & Fraser, 1940

Comprenant les genres *Idionyx* et *Macromidia*.

Gomphomacromiidae Tillyard & Fraser, 1940

Avec les genres *Gomphomacromia* et *Archaeophya*.

Synthemistidae Tillyard, 1910

Comprends les genres : *Apocordulia*, *Austrosynthemis*, *Choristhemis*, *Eusynthemis*, *Idomacromia*, *Navicordulia*, *Nesocordulia*, *Paleosynthemis*, *Synthemiosis*, *Synthemis*, *Tonyosynthemis*. Nous avons déplacé le genre *Libellulosoma* dans les *Corduliidae*. Enfin nous ne savons placer (*inc. sedis*) le genre *Neocordulia*.

Pseudocorduliidae Lohmann, 1996

Avec l'unique genre *Pseudocordulia*.

Cordulephyidae Tillyard, 1917

- *Neophyinae* Tillyard & Fraser, 1940 : *Neophya*.
- *Cordulephyinae* Tillyard, 1917 : *Cordulephyia*.

« Austrocorduliidae » s.l.

Comprenant les familles des *Syncorduliidae*, *Austrocorduliidae* s.str., *Oxygastridae*.

Syncorduliidae [proposition hic, 2014]

Genotypus : *Syncordulia* Selys, 1882 – Avec l'unique genre *Syncordulia*.

Austrocorduliidae Bechly, 1996 s.str.

Comprenant les genres : *Austrophya*, *Austrocordulia*, *Lathrocordulia*.

Oxygastridae Bechly, 1996

Avec les genres *Hesperocordulia*, *Micromidia* et *Oxygastra*.

() Libellulida Bechly, 1996 [Clade]**

Cette clade inclus les familles des *Macromiidae* et des *Corduliidae* ainsi que la clade des *Eulibellulida*.

Macromiidae Needham, 1903

Comprends les genres : *Didymops*, *Epophthalmia*, *Macromia* et *Phyllo-macromia*.

Corduliidae Selys, 1850

Avec les genres suivants : *Aeschnosoma*, *Antipodochlora*, *Cordulia*, *Corduliochlora*, *Cordulisantosia*, *Dorocordulia*, *Epithecica*, *Guadalca*, *Helocordulia*, *Hemicordulia*, *Heteronaias*, *Libellulosoma*, *Metaphya*, *Neurocordulia*, *Paracordulia*, *Pentathemis*, *Procordulia*, *Rialla*, *Somatochlora*, *Williamsonia*.

Eulibellulida Bechly, 1996 [Clade] > Libelluloidea Rambur, 1842 [Superfamille]

Les principales sous-familles des *Libellulidae* traditionnels sont montées au rang de famille ; il convient d'en ajouter quelques unes et quelques genres ne savent encore être placés : *Brachydiplactidae* + *Acisomidae* + *Erythrodiplacidae* + *Leucorrhiniidae* + *Erythemistidae* + *Libellulidae* s.str. + *Sympetridae* + *Trithemistidae* + *Palpopleuridae* + *Pantaliidae* + *Trameidae* + *Rhyothemistidae* + *Onychothemistidae* + *Zygonychiidae*.

Nous n'avons pas su placer les genres suivants (*inc.sedis*) : *Akrothemis*, *Atratothemis*, *Orionothemis*, *Potamarcha*.

Brachydiplactidae Tillyard, 1917

Avec les genres suivants : *Anatya*, *Anectothemis*, *Argyrothemis*, *Brachydiplax*, *Brachygonia*, *Chalcostephia*, *Chalybeothemis*, *Congothemis*, *Edonis*, *Eleuthemis*, *Elga*, *Fylgia*, *Hemistigma*, *Micrathyria*, *Nannophya*, *Nannophyopsis*, *Nannothemis*, *Nephepeltia*, *Oligoclada*, *Porpacithemis*, *Porpax*, *Thermochoria*, *Tyriobapta*, *Uracis*.

Acisomidae [proposition hic, 2014]

Comprenant les genres *Acisoma* et *Rhodothemis*.

Erythrodiplactidae [proposition hic, 2014, corrigée]

- *Urothemistinae* Lieftinck, 1954 : Ce taxon est élevé au rang de famille par certains auteurs comme Theischinger & Hawking (2006) ou Silsby (2001). On y rangera les genres suivants : *Aethriamanta*, *Macrodiplax*, *Urothemis*.
- *Diplacodinae* [proposition hic, 2014] : *Diplacodes*.
- *Crocothemistinae* [proposition hic, 2014, corrigée] : *Crocothemis*, *Pseudoleon*.
- *Erythrodiplactinae* [proposition hic, 2014, corrigée] : *Erythrodiplax*, *Neurothemis*.

Leucorrhiniidae Tillyard & Fraser, 1940

Avec les genres suivants : *Austrothemis*, *Brachymesia*, *Celithemis*, *Leucorrhinia*, *Planiplax*.

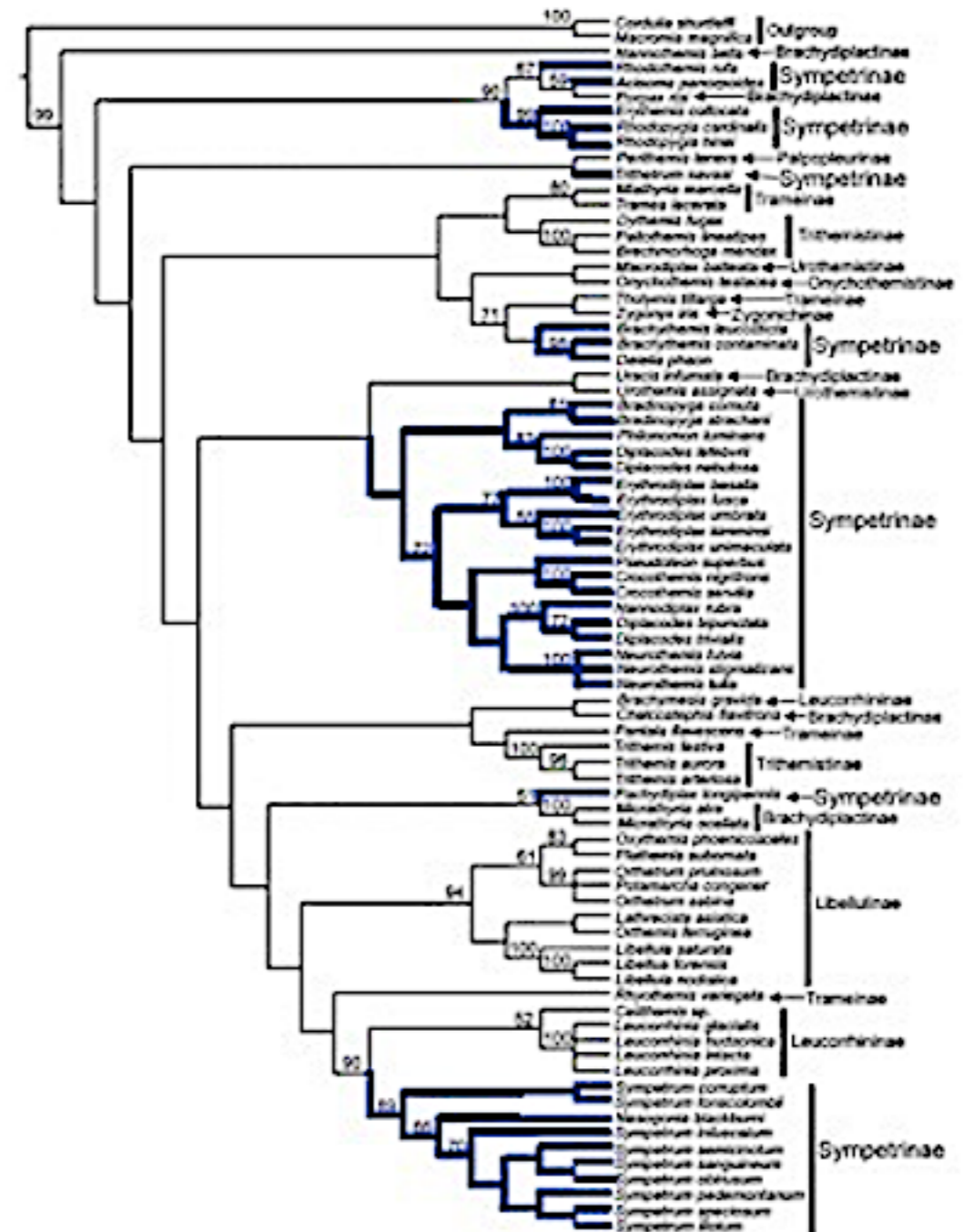
Erythemistidae [proposition hic, 2014]

Avec l'unique genre *Erythemis*.

Libellulidae Rambur, 1842 s.str.

Avec les genres suivants : *Aethiothemis*, *Agrionoptera*, *Amphithemis*, *Boninthemis*, *Cannaphila*, *Cratilla*, *Dasythemis*, *Diplacina*, *Epithemis*, *Hadrothemis*, *Lathrecista*, *Libellula* (splitage proposé : *Platetrum*, *Eurothemis*, *Lathemys* [proposition hic, 2014], *Ladona*, *Plathemis*, *Libellula*, *Eolibellula*, *Syntetrum*, *Belonia*), *Lokia*, *Lyriothemis*, *Misagrion*, *Nesciothemis*, *Nesoxenia*, *Notolibellula*, *Orchithemis*, *Orthetrum*, *Oxythemis*, *Phyllothemis*, *Pornothemis*, *Protorthemis*, *Thermothemis*.

Sympetridae Tillyard, 1917 s.str.



Situation (en bleu) des *Sympetridae* extrait de la fig.2 de Pilgrim & Von Dohlen (2008) – Nous voyons clairement sur ce graphique que les *Sympetridae* ou *Sympetrinae* au sens classique, ne sont pas monophylétiques. Nous proposons en conséquence quelques corrections utiles (hic 2014, 2018). Au sens strict nous retenons les genres suivants : *Bradino-*

pyga, Carajathemis, Cyanothemis, Deielia, Indothemis, Nannodiplax, Nesogonia, Nothodiplax, Pachydiplax, ~~Pseudoleon~~, Rhodopygia, Sympetrum, Viridithemis, Ypirangathemis. Nous déplaçons le genre *Pseudoleon* proche des *Crocothemis* au niveau des *Erythrodiplactidae* (voir plus haut)(hic 2018).

Trithemistidae Tillyard & Fraser, 1940

Avec les genres suivants : *Atoconeura*, *Brechmorhoga*, *Dythemis*, *Elastothemis*, *Gynothemis*, *Huonia*, *Lanthanusa*, *Macrothemis*, *Paltothemis*, *Pseudagrionoptera*, *Pseudothemis*, *Scapanea*, *Thalassothemis*, *Trithemis*.

Palpopleuridae Tillyard, 1917

Avec les genres suivants : *Diastatops*, *Palpopleura*, *Perithemis*, *Trithetrum*, *Zenithoptera*.

Pantalidae Jacobson & Bianchi, 1905

Les *Trameinae* présentent en définitive deux branches phylogénétiques, l'une avec *Pantala* (*Pantalidae* véritables) et l'autre avec *Tramea* (*Trameidae* véritables). Nous réutilisons les noms (considérés jusqu'alors synonymes) pour distinguer deux familles : les Pantalidés et les Traméidés. On y rangera les genres suivants : *Antidythemis*, *Camacinia*, *Garrisonia*, *Hydrobasileus*, *Idiataphe*, *Miathyria*, *Pantala*, *Parazyxomma*, *Pseudotrimea*, *Tauriphila*, *Tholymis*, *Zyxomma*.

Trameidae Tillyard & Fraser, 1940

Avec les genres suivants : *Archaeophlebia*, *Bironides*, *Brachythemis*, *Calophlebia*, *Celebophlebia*, *Hylaeothemis*, *Hypothemis*, *Malgassophlebia*, *Micromacromia*, *Microtrigonia*, *Nannophlebia*, *Neodythemis*, *Notiothemis*, *Pacificothemis*, *Palaeothemis*, *Risiophlebia*, *Selysiothemis*, *Sleuthemis*, *Tapeinothemis*, *Tetrathemis*, *Tramea*, *Raphismia*.

Rhyothemistidae [proposition hic, 2014] (inc.sedis)

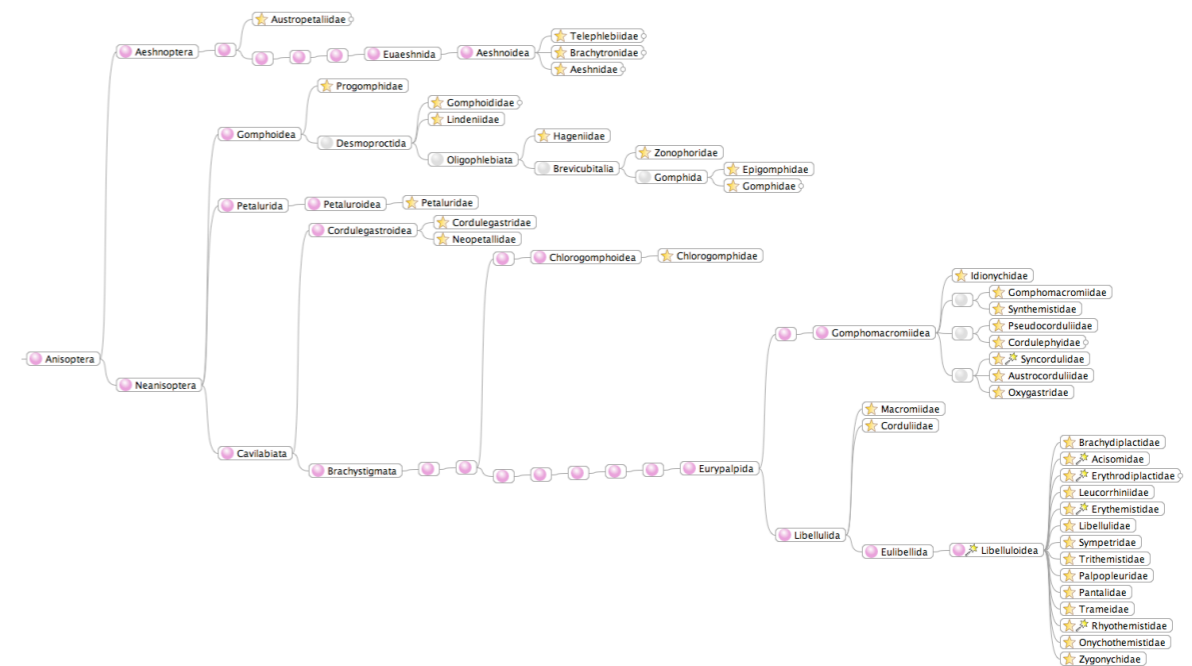
Avec l'unique genre *Rhyothemis*.

Onychothemistidae Tillyard & Fraser, 1920

Avec l'unique genre *Onychothemis*.

Zygonychidae Fraser, 1957

Avec les genres suivants : *Celebothemis*, *Olpogastra*, *Zygonoides*, *Zygonychidium*, *Zygonyx*.



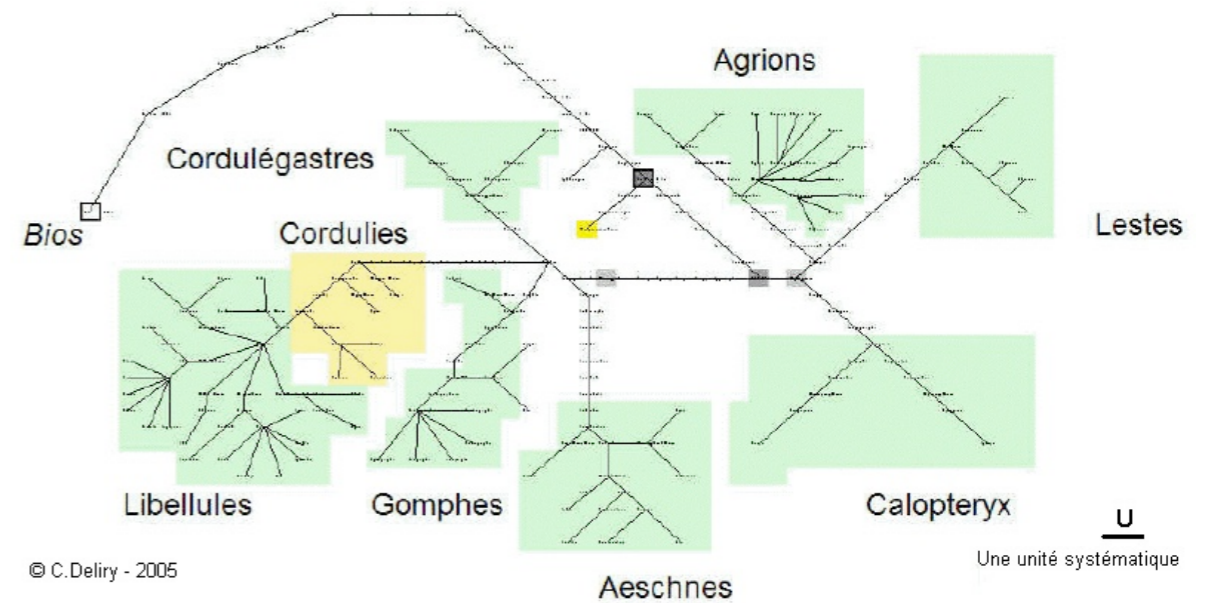
Synthèse pour les Anisoptères jusqu'au niveau de famille (hic 2018)

Références

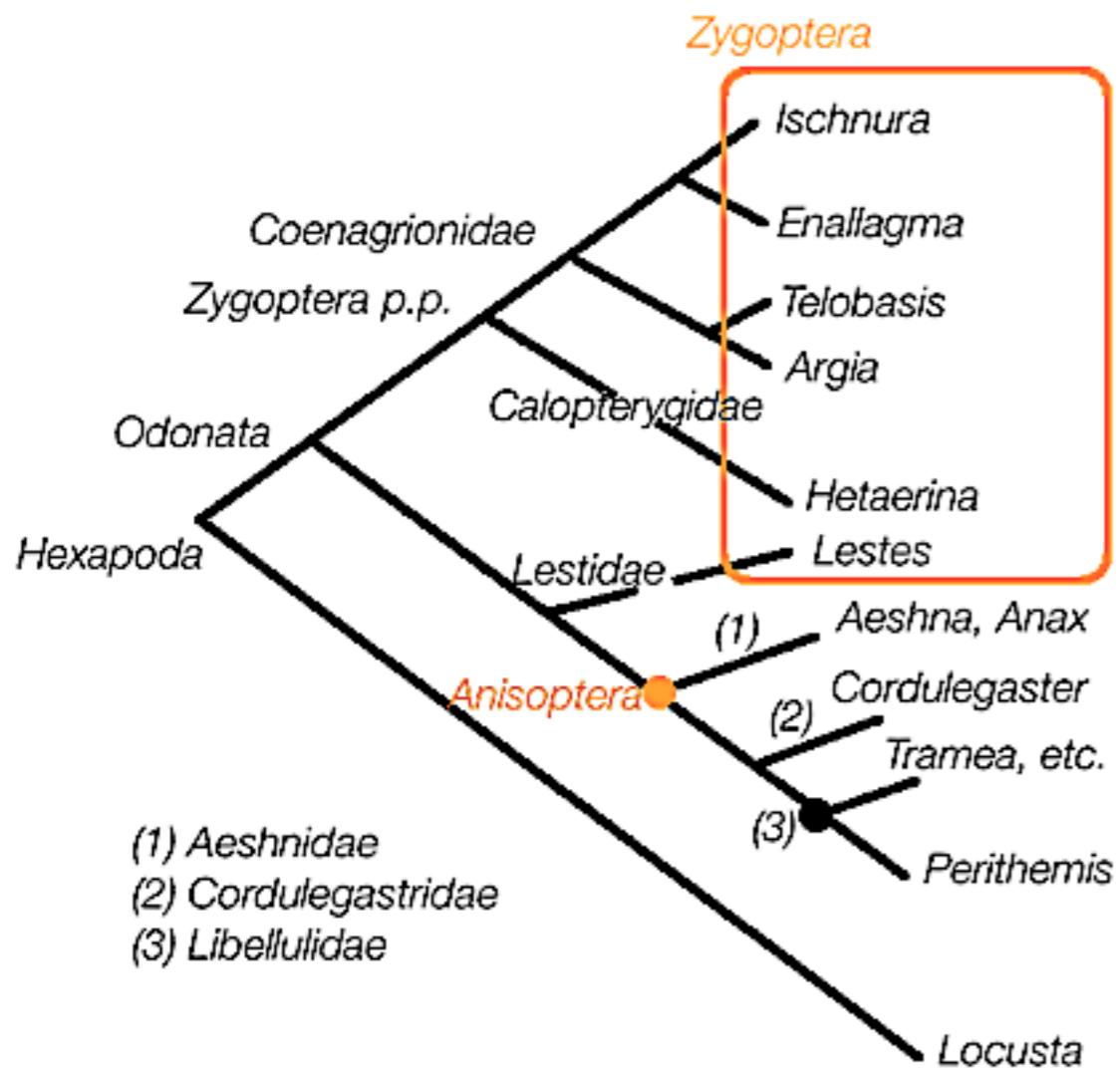
- **Bechly G. 1999** – Epallagidae versus Euphaeidae revisited. – *Int. J. of Odonat.*, 2 (2) : 137-139.
- **Bechly G. 2004-2009** – *Phylogenetic Systematics of Odonata*. – Ressource Internet.
- **Bechly G. 2009** – *Family group relationships of fossil and recent odonates*. – Ressource Internet.
- **Bedjanič M. & al. 2016** – Taxonomy and molecular phylogeny of the Platystictidae of Sri Lanka (Insecta: Odonata). – *Zootaxa*, 4182 : 1-80.
- **de Selys-Longchamps E. 1854** – *Monographie des Caloptérygi-nes*. – Murquardt, Brussels & Leipzig : 291 pp.
- **Deliry C. 2014** – Classification phylogénétique des Libellules. – *Histoires Naturelles*, 34.
- **Dijkstra K.D.B. & Kalkman V.J. 2012** – Phylogeny, classification and taxonomy of European dragonflies and damselflies (Odonata) : a review. – *Org. Divers. & Evol.*
- **Dijkstra K.D.B. & al. 2013** – The classification and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). *In* : Zhang Z.Q. (Ed.) – Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013). – *Zootaxa*, 3703 : 1–82.
- **Dijkstra K.D.B. & al. 2014** – Redefining the damselfly families : a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). – *Systematic Entomology* (2014).
- **Fabricius J.C. 1793** – *Entomologia systematica emendata et aucta*. Tome II. – Hafniae.
- **Fet V. & Bechly G. 2000** – Ischnurinae Fraser (Insecta, Odonata) : proposed conservation as the correct spelling Ischnurinae to remove homonymy with Ischnuridae Simon, 1879 (Arachnida, Scopiones). – *Bull. of Zool. Nomencl.*, 57 (1) : 26-28.
- **Misof B. & al. 2007** – Towards an 18S phylogeny of hexapods: Accounting for group-specific character covariance in optimized mixed nucleotide/doublet models. – *Zoology*, 110 : 409-429.
- **Pilgrim E.M. & von Dohlen C. 2008** – Phylogeny of the Sympettrinae (Odonata: Libellulidae) : further evidence of the homoplasious nature of wing venation. – *Syst. Entomol.*, 33 : 159-174.
- **Sanchez Herrera M. & al. 2018** – A molecular systematic analysis of the Neotropical banner winged damselflies (Polythoridae: Odonata). – *Syst. Entomol.*, 43 : 56-67.
- **Saux C., Simon C. & Spicer G. S. 2003** – Phylogeny of the dragonfly and damselfly order Odonata as inferred by mitochondrial 12S ribosomal RNA sequences. – 96 : 693–699.
- **Theischinger G. & Hawking J. 2006** – *The complete field guide to Dragonflies of Australia*. – Csiro, Collingwood, Australia.
- **van Tol J. & Bedjanič M. 2018** – A new *Drepanosticta* species from Seram, Moluccas (Odonata: Platystictidae). – *Zootaxa*, 4461 (1) : 127-133.

Notes

- **[1]** – Les Odonates est un ordre proche des Ephéméroptères avec lesquels ils forment les Paléoptères et dont ils ont divergé il y a près de 350 Ma. Les premiers fossiles datent du Namurien (environ 320 Ma). Si on les considère au sens des Odonatoptères (*Odonatoptera* Martynov, 1932), ils sont constitués de nombreux groupes majeurs et fossiles. Pour cette classification dite « phylogénétique » et opposée à la classification usuelle ou régulière dite « traditionnelle » nous nous basons sur une synthèse (Deliry 2014) que nous simplifions lorsque nécessaire et corrigeons parfois (hic 2018). Outre les sous-ordres actuels, on trouve dans les Odonates des ensembles fossiles : *Protolindenia* (genre), *Protanisoptera* (sous-ordre), *Archizygoptera* (sous-ordre), *Triadophlebiomorpha* (Sous-ordre) et *Tarsophlebioptera* (sous-ordre). Les Odonates actuels étant rangés dans le *Euodonata*. Ces derniers comprennent les *Zygoptera* et les *Epiproctophora* ainsi que la famille fossile des *Saxonagrionidae*.
- **[2]** – Nous avons dressé en 2005 cet arbre phylogénétique à partir d'un tableur (selon Bechly 2005 et Carle & Kjer 2002 – ci-dessous). Regardé globalement ceci permet de situer les grands ensembles phylogénétiques. A droite les Zygoptères qui se distinguent en Caloptéryx, Agrions et Lestes (Calopterygomorpha, Coenagrionomorpha, Lestomorpha). A gauche les Anisoptères souvent plus évolués qui montrent à la base les Aeschnes, les Cordulégastres et les Gomphes (Euaeshnodea, Cordulegastrida, Desmoproctida), cet ensemble étant relié par un groupe «étape» des Cordulies menant aux Libellules (branche des Trichopalpida).



- **[3]** – A l'époque nous avons dressé l'arbre ci-dessous qui plaçait les Lestes sur la branche de Anisoptères.

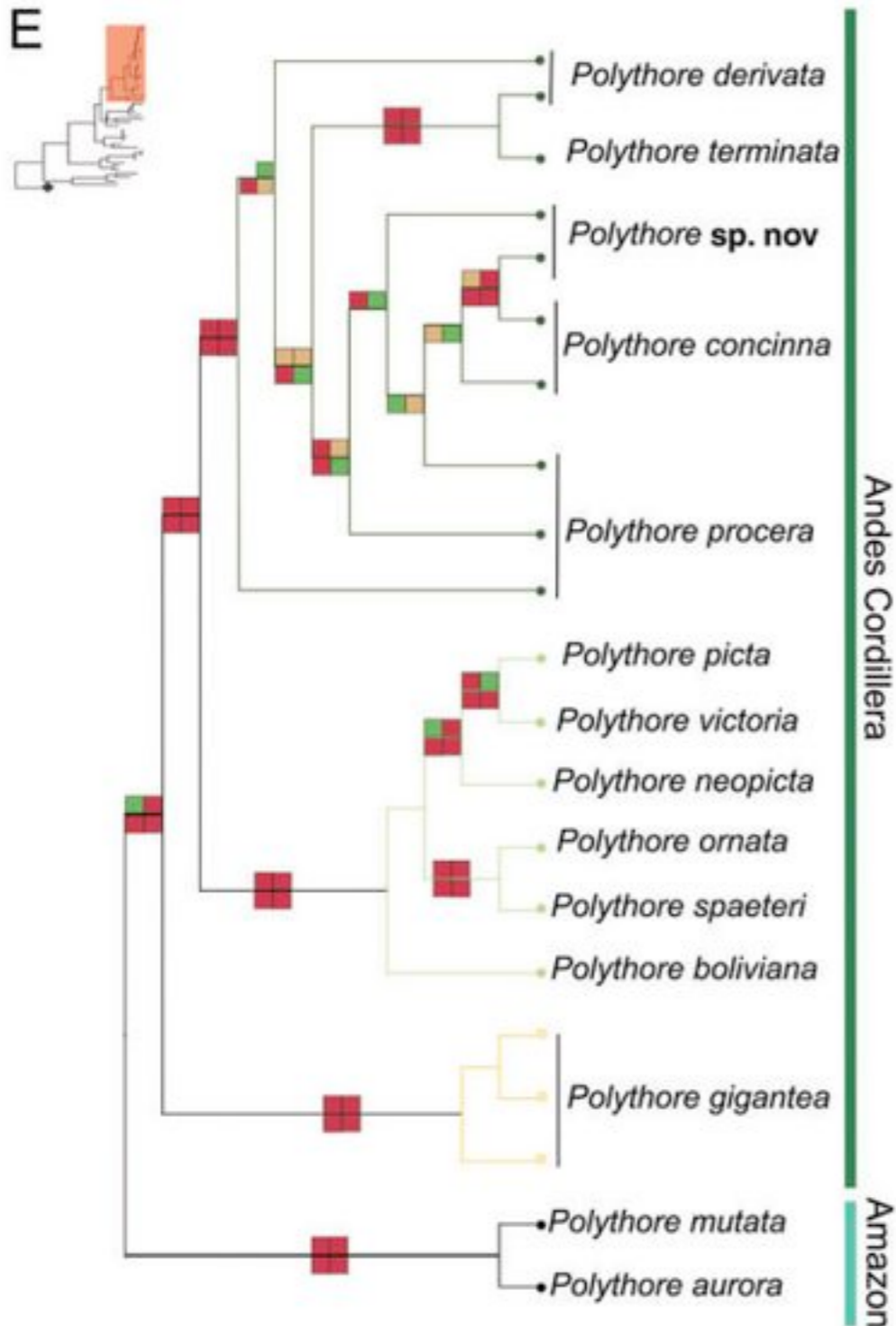


- [5] – Nous voyons avec Sanchez Herrera & al. (2018) que *Cora aurea* doit être transférée dans le genre *Miocora*. Quelques autres changements de genre sont proposés par ces auteurs (voir tab.1 p.62). Enfin une nouvelle espèce est en préparation. Le genre *Polythore* semble encore particulièrement diversifié et pourrait inclure quelques nouveaux petits genres (hic 2018). Comme le soulignent Sanchez Herrera & al. (2018) ce genre comprends ainsi deux clades distinctes caractérisées par leur répartition notamment : la clade amazonienne avec *Polythore mutata* et *Polythore aurea* et la clade andine pour les autres espèces étudiées par ces auteurs. De fait la clade andine reste hétérogène et comprends trois ensembles (hic 2018). *Polythore gigantea* pourrait quant à lui masquer plusieurs espèces de même que *Polythore procera* ou *Polythore concinna* (hic 2018). Enfin *Polythore derivata* devrait comprendre deux espèces dont l'une est proche de *Polythore terminata* (hic 2018). L'arbre ci-dessous issu de Sanchez Herera & al. (© 2018) rend compte de la situation.

- [4] – Isolée nous avons proposé (Deliry 2014) de ranger ainsi *Solosticta versicolor*. Une espèce de la branche des premiers *Drepanosticta*, appartenant à *Protosticta* mérite d'être enregistrée sous un nouveau genre *Sticta* auquel nous adjoignons les deux *Drepanosticta* concernés. On obtient dans l'ordre *Sticta clavata*, *Sticta mylitta* et *Sticta plicata*. Le quatrième ensemble est distingué de haut en bas avec des nouveaux genres sous *Parasticta grandis*, *Drepanosticta dentifera*, *Drepanosticta quadrata*, *Telosticta dultensis*, *Telosticta bidayuh*, *Telosticta dupophila*, *Finosticata lestoides*, *Finosticta actaeon* et *Finosticta rufostigma*. Nous avons opté pour la solution la plus complexe mais aussi la plus informative (hic 2018).

Histoires Naturelles © 2018

Les Histoires Naturelles rassemblent des informations et donnent un état des lieux aussi avancé que possible sur une question, un sujet, une liste d'espèces ou un catalogue... Elles ne traitent généralement que d'un seul sujet ou un seul thème à la fois



- [6] – Ce nouveau genre est proposé pour *Aeshna affinis* et *Aeshna mixta* qui ne sont pas de véritables *Aeshna*.
- [7] – Ce nouveau genre est proposé pour *Aeshna isoceles* qui n'est ni une véritable *Aeshna*, ni une véritable *Anaciaeschna*.