

**ETUDE ELECTROPHYSIOLOGIQUE DE LA CROISSANCE DE L'OEIL  
COMPOSE DE *ENALLAGMA CYATHIGERUM* (CHARPENTIER) ET  
*E. CLAUSUM* MORSE  
(ZYGOPTERA: COENAGRIONIDAE)**

J. LAVOIE-DORNIK<sup>1</sup>, J.-G. PILON<sup>2</sup>, M. GOGALA<sup>3</sup> & M.A. ALI<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Département des Sciences biologiques, Université Laval, Québec,  
Québec, G1K 7P4, CANADA

<sup>2</sup>Département des Sciences biologiques, Université de Montréal,  
C.P. 6128, Montréal, Québec, H3C 3J7, Canada

<sup>3</sup>Institut de Biologie, Université de Ljubljana, Aškerčeva c. 12,  
p.p. 141, YU-61001 Ljubljana, Slovénie, Yougoslavie

*Reçu le 12 février 1988 | Accepté le 24 mai 1988*

**ELECTROPHYSIOLOGICAL STUDY OF COMPOUND EYE GROWTH IN  
*ENALLAGMA CYATHIGERUM* (CHARPENTIER) AND *E. CLAUSUM*  
MORSE (ZYGOPTERA: COENAGRIONIDAE)** — The electroretinogram re-  
sulting from the stimulation of the eye of larva and adult *Enallagma* is a slow  
potential characterised by a negative, monophasic wave form (peak followed by a  
plateau). The peak represents photoreceptor response while the plateau reflects the  
optic lobe responses. Recordings during the life-cycle of *Enallagma* demonstrate a  
progressive development from the optic lobe to the ommatidia. Intensity-response  
functions of the larva and the adult reflect their mode of life and represent physical  
modifications of the rhabdom during the life-cycle. About the time of emergence the  
intensity-response function of the dorsal and ventral regions of the eye shows desyn-  
chronisation. The ventral has characteristics of the adult while the dorsal has charac-  
teristics found at a specific maturation period. Sensitivity curves of the larva and the  
adult are clearly distinguishable. In the former, the principal peak is around 525-540  
nm while in the latter it is around 366 nm. In addition, the adult possesses a second  
minor peak around 466-490 nm or 490-540 nm, depending on the species. Light and  
dark adaptations of larvae and adults are similar i.e. they are intensity dependent.  
Complete adaptation is achieved within 40 seconds; however, while the larva shows  
a gain of 1.0-1.5 log units, the adult shows only a gain of 0.1 log unit. Nevertheless,  
adults show an "off" response when the light stimulus is terminated. This response,  
which probably is neural in origin, maintains a constant level of sensitivity. — This  
study shows that organisation of the compound eye in odonates is based on a  
"primitive" model as opposed to the "evolved" system found in Corduliidae. There

are also other physiological differences. The primary role of vision, which in these insects is the capture of prey, necessitates a system well adapted for survival in water and air. *Enallagma* not only has a specialised compound eye but also one whose full potential can be realised rapidly.

## INTRODUCTION

La période couvrant les années 1960-1970 marqua le début d'un intérêt croissant pour la vision des odonates. De nombreux articles portant sur l'anatomie, l'embryologie, l'optique, le comportement visuel et l'électrophysiologie commencent à paraître (LAVOIE et al., 1981; LAVOIE-DORNIK et al., 1981). Mais la somme de ces travaux représente bien peu si on les compare à ceux réalisés chez les autres groupes d'insectes (Diptera, Hymenoptera, Orthoptera). Pourtant on ne peut nier que l'étude de la vision chez ce groupe ouvre une multitude de voies de recherche ainsi que la possibilité d'associer structure, fonction et mode de vie. En effet, les larves et les adultes vivent dans deux milieux différents où ils sont des prédateurs actifs. Considérant l'importance de l'oeil composé ainsi que le rôle de la vision dans la capture des proies constaté par PRITCHARD (1966) et CAILLIERE (1968), l'étude de l'appareil visuel des odonates constitue un excellent sujet pour étudier l'influence qu'exerce le passage du milieu aquatique au milieu aérien sur une structure dont la fonction demeure semblable. En effet, ces mêmes travaux éthologiques ont révélé que le rôle de la vision n'a pas la même importance chez les deux sous-ordres: le système visuel des anisoptères semble plus performant que celui des zygoptères, tant au niveau larvaire qu'adulte.

La majorité des travaux réalisés jusqu'à nos jours en électrophysiologie chez les odonates, concerne principalement les anisoptères et confirme cette importance de l'appareil visuel chez ce groupe (AUTRUM & KOLB, 1968, 1972; EGUCHI, 1971; HORRIDGE, 1969; LAUGHLIN, 1973, 1975, 1976a, 1976b; SNYDER, 1973). La rareté des recherches existant chez les zygoptères en ce domaine justifie donc l'étude de la croissance de l'oeil composé chez ce groupe.

Au cours d'une recherche antérieure (LAVOIE, 1977; LAVOIE et al., 1975, 1978a, 1978b), l'étude histologique et morphométrique de développement de l'oeil composé a été réalisée chez le zygoptère *Enallagma boreale*. Il avait été observé chez la larve et l'adulte que les ommatidies de la région dorsale étaient morphométriquement et anatomiquement semblables à celles de la région ventrale. Il n'existait donc pas chez cette espèce une régionalisation de l'oeil composé comme c'est la situation chez quelques anisoptères (HORRIDGE, 1969; LAUGHLIN & MCGINNESS, 1978; OGUMA, 1917; PRITCHARD, 1966). De plus, cette étude révéla la présence d'une organisation structurale caractérisant un oeil composé larvaire et adulte. Les différences touchaient particulièrement les qualités dimensionnelles, l'appareil optique et la zone distale de la rétine et pouvaient être associées au passage du milieu aquatique au

milieu aérien.

Le présent article vise à donner une étude électrophysiologique de la croissance de l'oeil composé chez le genre *Enallagma*. Les données recueillies donneront particulièrement des informations sur la forme de l'électrorétinogramme (ERG), sur les courbes de sensibilité spectrale et d'intensité, sur la capacité d'adaptation et sur leur fréquence critique de fusionnement visuel (FCF).

#### MATERIEL ET METHODES

Deux zygoptères, *E. cyathigerum* et *E. clausum* ont été choisis pour étudier la réponse de l'oeil composé à différents types de stimuli lumineux. Les larves et les adultes de la première espèce proviennent d'un élevage débuté au Canada (Parc du Mont-Tremblant, Québec), mais poursuivi en Yougoslavie (Ljubljana), alors que ceux de la deuxième espèce ont été capturés à l'Arboretum de Volčji Potok (Yougoslavie). Les conditions d'élevage et d'échantillonnage ont déjà été décrites (LAVOIE-DORNIK, 1983).

Ces deux zygoptères appartiennent au même genre, se situant ainsi au même niveau évolutif, vivent selon nos propres observations dans un même type de milieu et présentent les mêmes périodes d'activités journalières et saisonnières. Ces deux espèces forment un matériel biologique que l'on peut considérer comme uniforme.

#### Préparation des insectes

Les insectes étaient enchassés dans un moule de mastic situé sur un porte-objet de façon à ce que la région de l'oeil étudiée fasse surface à ce moule. Les larves étaient maintenues à ce moule par un pont de cire au niveau de la partie dorsale du thorax afin de permettre aux lamelles caudales d'être entourées d'un morceau de coton ouaté et d'être aspergées régulièrement d'eau. Les ailes des adultes étaient maintenues au porte-objet par du ruban gommé, ce qui assurait une adhésion suffisante pour la réalisation des expériences. On a également pris soin à ce que l'arrivée aux stigmates thoraciques ne soit pas entravée. Il faut mentionner qu'aucune pièce buccale ni aucune région de l'oeil composé n'ont été sectionnés.

Durant les expériences, la température variait de 24° C à 32° C. Ces conditions ne semblaient pas affecter les larves mais les adultes ne survivaient que trois heures environ. Au début de chaque type d'expérience, les insectes ont été adaptés à la noirceur durant une période minimale de vingt minutes.

L'électrode indifférente a été placée soit dans l'abdomen au niveau des pleures intersegmentaires soit dans le thorax, près du cervix. La microélectrode de verre se situait dans la région ventrale ou dorsale de l'oeil composé suivant une illumination latérale ou frontale. Bien que l'oeil composé ait des facettes de dimension égale et qu'il a été déterminé, chez *E. boreale* (LAVOIE et al., 1978a, 1978b), qu'il n'y avait pas statistiquement de différence entre les régions dorsale et ventrale, on a effectué des enregistrements dans ces deux régions.

#### Procédures expérimentales

**Intensité relative.** — L'oeil composé est exposé à un rayon lumineux dont le logarithme de l'intensité (Log I) varie de -7.33 à 0, puis de 0 à -7.33. Au début, au milieu et à la fin de chaque série de mesures, l'oeil composé est illuminé par une intensité dite de contrôle (stimulus-test: Log I = -2,76).

**Sensibilité spectrale.** — Pour ce type d'expérience, les photorécepteurs ont été illuminés aux longueurs d'onde suivantes: 336, 366, 384, 403, 431, 490, 525, 540, 582, 617 et 658 nm. Pour chacune de ces longueurs d'onde, une paire de mesures ont été prises i.e. que les différentes stimulations vont de 336 nm à 658 nm puis inversement. Avant 336 nm, après 658 nm et entre les filtres d'interférence

384-403 nm et 490-525 nm, on a soumis l'œil composé au stimulus-test. De telles séries de mesures sont effectuées à des intensités telles que 0, -0.92 et quelquefois -1.62 unités logarithmiques (UL).

Adaptation. — L'œil composé est illuminé durant une période de dix secondes à une intensité de -2.76 UL, -0.92 UL et 0 UL. Immédiatement après la cessation du stimulus lumineux, l'œil composé est de nouveau illuminé par une série de dix à quatorze stimulus-tests. Par la suite, l'insecte est replacé dans l'obscurité complète et est éclairé régulièrement par le stimulus-test jusqu'à ce que l'amplitude de l'ERG reprenne sa valeur initiale.

Fréquence critique de fusionnement visuel. — A une intensité déterminée ( $\text{Log } I = -0.92$  ou 0), la région de l'œil composé étudiée a été exposée à un rayon lumineux dont les oscillations étaient obtenues grâce à un stroboscope relié à une source de courant variable. On offrait d'abord à l'insecte une oscillation de 20 cycles par seconde puis celle-ci était augmentée jusqu'à ce que la réponse de l'œil composé ne présente aucune modification.

Courbes. — Pour l'estimation de la courbe de sensibilité spectrale, on a supposé que la relation entre l'intensité du stimulus et l'amplitude de la réponse électrique de l'appareil visuel (ERG) soit semblable lors d'une stimulation à la lumière blanche et à différentes longueurs d'onde. Cette supposition peut être utilisée puisque toutes les courbes d'intensité pour chaque longueur d'onde sont parallèles. L'inverse du logarithme d'intensité relative donne la valeur de la sensibilité spectrale.

## RESULTATS

### ELECTRORÉTINOGRAMME

Chez les deux espèces d'*Enallagma*, l'ERG adulte et larvaire, quelle que soit la région de l'œil composé stimulée, est une onde monophasique négative. Elle

prend la forme d'une dépoliarisation dont l'amplitude augmente et la forme change avec l'augmentation de l'intensité du stimulus lumineux. A faibles intensités ( $\text{Log } I = -7$  à  $-3$  UL) on ne distingue qu'une simple déflexion négative (Fig. 1Aa, Ba); à plus fortes intensités apparaissent les composantes 1, 2, le potentiel consécutif (Fig. 1Ab, Bb) puis la composante 3 et l'accident "a" (Fig. 2).

La forme de l'ERG change également au cours du cycle vital. Chez l'adulte mature, il sera formé d'un pic (composante 1) suivi d'un plateau (Fig. 2D).

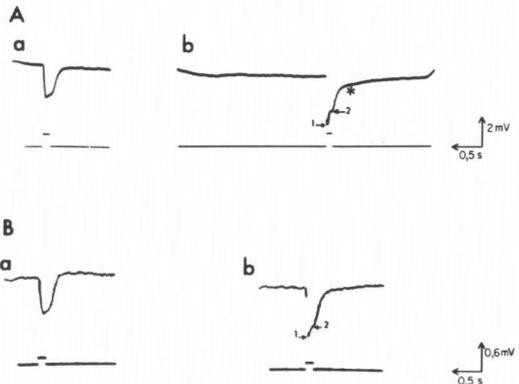


Fig. 1. Electrorétinogramme enregistré dans la région dorsale de l'œil composé lors d'expériences d'adaptation chez la larve d'*E. cyathigerum*: (A) Illumination latérale (a:  $\text{Log } I = -2.76$ ; b:  $\text{Log } I = -0.92$ ); — (B) Illumination frontale (a:  $\text{Log } I = -2.76$ ; b:  $\text{Log } I = -0.92$ ); — [Potentiel consécutif: \*; — Composantes de l'ERG: 1 et 2].

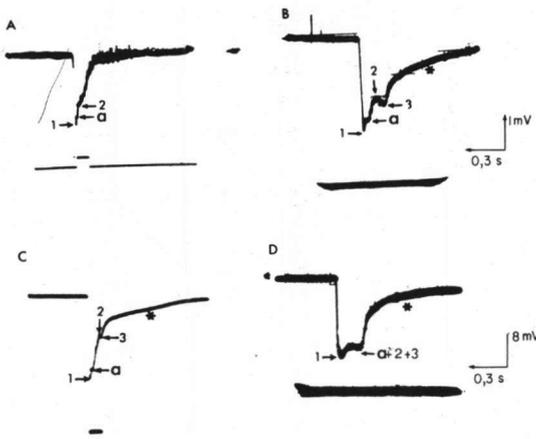


Fig. 2. Electrorétinogramme de l'oeil composé (LAVOIE-DORNIK & PILON, 1985; l'intensité du stimulus est maximale et l'oeil composé est illuminé latéralement): (A) Larve d'*E. cyathigerum*, 10ième stade; — (B) Larve d'*E. clausum*, stade pré-émergence; — (C) Adulte d'*E. cyathigerum*, juste après l'émergence; — (D) Adulte d'*E. clausum*, adulte mature. — [Potentiel consécutif: \*; — Composantes de l'ERG: 1, 2, 3 et a].

Mais, à d'autres moments du cycle vital, ce pic pourra se doubler de l'accident "a" (Fig. 2A, B, C) et à la place du plateau, on pourra voir les composantes 2 (Fig. 2A, B, C) et 3 (Fig. 2B, C). Les composantes 2, 3 et l'accident "a" se fusionnent chez l'adulte mature pour former le plateau.

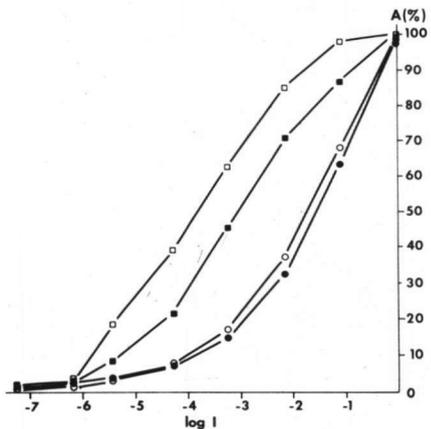
A la cessation du stimulus umineux, sauf chez la jeune arve, on observe la présence l'un potentiel consécutif dont l'amplitude dépend aussi de l'intensité du faisceau lumineux. La durée de ce dernier peut atteindre 2 secondes chez l'adulte mature (Fig. 2B, C, D).

#### COURBES D'INTENSITÉ

La forme générale de la courbe d'intensité de l'oeil composé larvaire est sigmoïdale. On distingue trois régions: une phase seuil entre  $-4.5$  et  $-7$  UL, une phase dynamique entre  $-4.5$  et  $-2.5$  UL et une phase "plateau" à plus fortes intensités (Fig. 3). Toutefois, dans la région dorsale de la larve d'*E. clausum* (larve de pré-émergence), la courbe d'intensité, par rapport aux autres courbes larvaires, est décalée vers la droite plaçant ainsi la phase dynamique entre  $-4$  et  $-2$  UL (Fig. 4).

La courbe d'intensité de l'oeil

Fig. 3. Courbes d'intensité calculées à partir d'ERG et obtenues dans la région ventrale de l'oeil composé, sous une illumination frontale: □ Larve d'*E. cyathigerum* (N=12); — ■ Larve d'*E. clausum* (N=3); — ○ Adulte d'*E. cyathigerum* (N=5); — ● Adulte d'*E. clausum* (N=6). — [A: amplitude de la réponse; — I: intensité relative du stimulus lumineux].



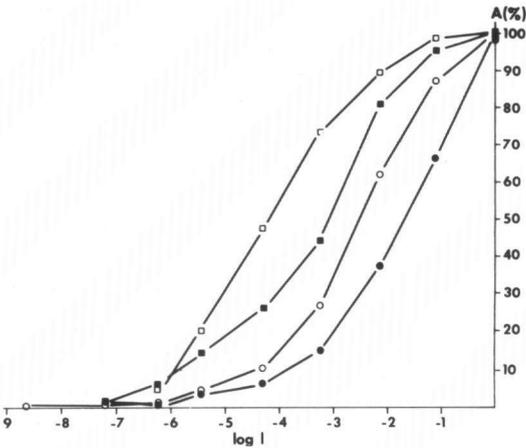


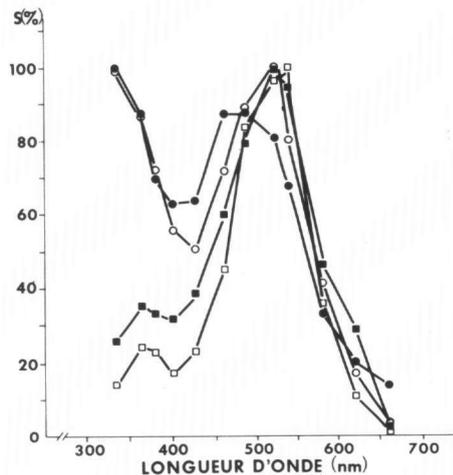
Fig. 4. Courbes d'intensité calculées à partir d'ERG et obtenues dans la région dorsale de l'oeil composé, sous une illumination frontale: □ Larve d'*E. cyathigerum* (N=7); —■ Larve d'*E. clausum* (N=2); —○ Adulte d'*E. cyathigerum* (N=4); —● Adulte d'*E. clausum* (N=3). — [A: amplitude de la réponse; — I: intensité du stimulus lumineux].

faible sensibilité dans l'UV (336–403 nm), tandis que celles des adultes le sont par 2 pics de sensibilité, l'un dans l'UV et l'autre dans le bleu chez *E. clausum* (466 et 490 nm) ou le vert chez *E. cyathigerum* (490–540 nm) (Fig. 5). Les courbes de la région dorsale ne diffèrent que chez l'adulte fraîchement émergé où la sensibilité à l'UV est encore faible (Fig. 6).

#### ADAPTATION AU NIVEAU DE L'OEIL COMPOSÉ LARVAIRE

La réponse de l'oeil composé larvaire à une illumination soutenue est traduite par une déflexion négative. Mais très vite, en l'espace de 0.8 à 2-3 secondes, celle-ci va

Fig. 5. Courbes de sensibilité spectrale calculées à partir d'ERG et obtenues dans la région ventrale de l'oeil composé, sous une illumination frontale (l'intensité du stimulus est maximale): □ Larve d'*E. cyathigerum* (N=8); —■ Larve d'*E. clausum* (N=4); —○ Adulte d'*E. cyathigerum* (N=5); —● Adulte d'*E. clausum* (N=3). — [S: amplitude de la réponse; — nm: nanomètre].



composé adulte se caractérise par deux phases: le seuil qui s'étend de -8.6 à -4.5 UL et la phase dynamique qui se situe entre -3.5 et 0 UL. L'absence de plateau indique que les photorécepteurs adultes n'atteignent pas le niveau de saturation (Figs 3, 4).

#### SENSIBILITÉ SPECTRALE

Une analyse de l'ensemble des courbes de sensibilité spectrale permet de distinguer une courbe caractérisant la larve et l'adulte (Fig. 5). Celles des larves sont définies par un pic principal entre 525–540 nm et une très

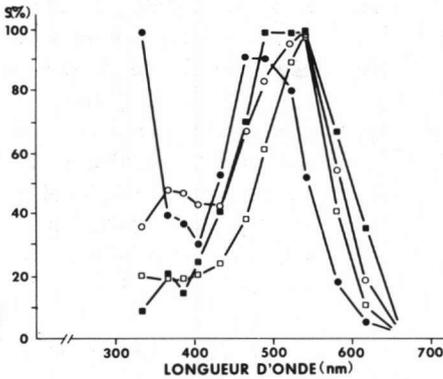


Fig. 6. Courbes de sensibilité spectrale calculées à partir d'ERG et obtenues dans la région dorsale de l'oeil composé, sous une illumination frontale (l'intensité du stimulus est maximale): □ Larve d'*E. cyathigerum* (N=7); — ■ Larve d'*E. clausum* (N=2); — ○ Adulte d'*E. cyathigerum* (N=4); — ● Adulte d'*E. clausum* (N=2). — [S: amplitude de la réponse; — nm: nanomètre].

atteindre une valeur qui se rapproche de celle de la ligne de base et qui sera maintenue durant le reste de l'illumination (Fig. 7A, B). Ce niveau constant est fonction de l'intensité du stimulus car plus celle-ci est forte, plus le potentiel soutenu sera éloigné de la ligne de base. A la cessation de l'illumination, le potentiel revient au niveau de cette ligne de base suivant l'intensité du stimulus. Par exemple, lorsque l'oeil composé est stimulé à -2.76 UL, il revient à la ligne de base en 0.2 seconde, à -0.92 UL en 0.4 seconde et à pleine intensité en 1 seconde (Fig. 7). Il n'existe pas de différence entre le processus d'adaptation à la lumière dans les régions ventrale et dorsale de l'oeil composé (Fig. 7).

#### ADAPTATION AU NIVEAU DE L'OEIL COMPOSÉ ADULTE

Durant la période de réadaptation à la noirceur, l'augmentation de la sensibilité est aussi fonction de l'intensité du signal lumineux. Un oeil composé va augmenter sa sensibilité de 1 à 1.2 UL s'il est stimulé à pleine intensité, de 0.6 s'il est stimulé à -1.62 UL, de 0.4 s'il est stimulé à -0.92 UL et de 0.2 s'il est stimulé à -2.76 UL (Fig. 9A, B). Ce gain est acquis en 30 à 40 secondes après la fin de la stimulation.

En général, l'oeil composé adulte répondra à une stimulation soutenue de la même façon que le ferait celui de la larve. Toutefois, apparaît à la cessation du stimulus une autre rapide déflexion (0.2 s) qui sera désignée par l'"effet OFF". Le potentiel retourne, par la suite, à la ligne de base en une période dépendante de l'intensité du rayon lumineux (Fig. 8).

Lors de la réadaptation à la noirceur de l'oeil composé adulte, l'augmentation de la sensibilité est complétée

Tableau I  
Fréquence critique de fusionnement visuel (FCF) chez les larves et les adultes de deux espèces d'*Enallagma*

Espèce	FCF (C/S)
<i>E. cyathigerum</i>	
Larve	55
Adulte	150
<i>E. clausum</i>	
Larve	60
Adulte	120

C/S: cycles par seconde

après 40 à 45 secondes. Cette augmentation dépendra, comme dans les cas précédents, de l'intensité du faisceau lumineux. Si ce dernier est réduit de -2.76 UL, il y aura accroissement de la sensibilité de 0.3 UL et s'il ne l'est pas, de 0.4 UL (Fig. 9C, D).

#### FRÉQUENCE CRITIQUE DE FUSIONNEMENT VISUEL

Quant à la FCF, les valeurs obtenues sont semblables entre les deux espèces, mais différent à l'intérieur d'une espèce donnée suivant qu'il s'agisse de la larve ou de l'adulte. Le Tableau I donne les valeurs de la FCF recueillies lors de nos expériences.

### DISCUSSION

#### FORME DE L'ÉLECTRORÉTINOGRAMME

Un ERG monophasique négatif est assez courant dans le monde des arthropodes. *Periplaneta* (WALTHER, 1958), *Anopheles maculipennis*, *Aphantopus hyperanthus*, *Broscus cephalotes* (MAZOKHIN - PORSHNYAKOV, 1969), *Phalangium opilio* (LOVISOLO et al., 1978), *Photuris versicolor*

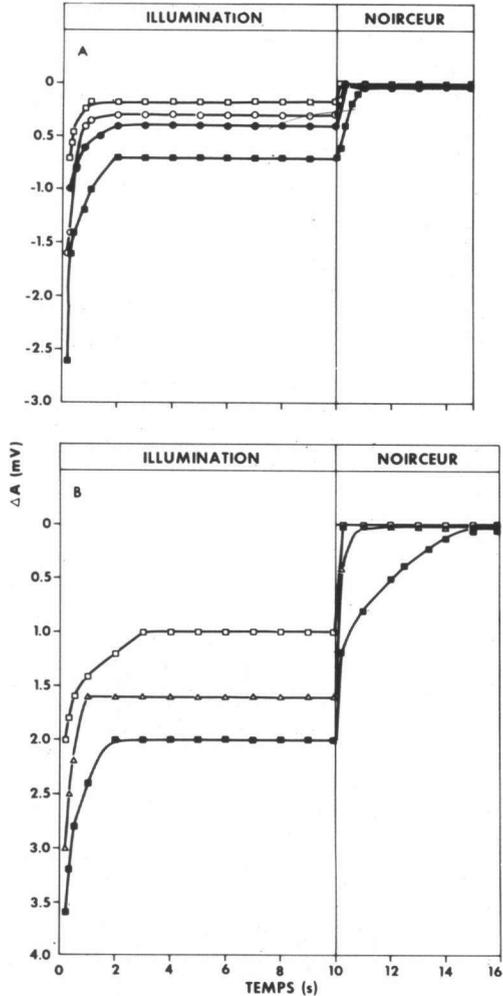


Fig. 7. Profils de l'ERG obtenus lors d'expériences d'adaptation à la lumière et à la noirceur chez les larves de: (A) *E. cyathigerum* et (B) *E. clausum*: ■ L'intensité du stimulus est maximale, D-V; —○ L'intensité du stimulus est réduite de 0.92 UL, D; —● L'intensité du stimulus est réduite de 0.92 UL, V; —△ L'intensité du stimulus est réduite de 1.62 UL, V; —□ L'intensité du stimulus est réduite de 2.76 UL, D-V. — [ΔA: variation de l'amplitude de l'ERG par rapport à la ligne de base qui est ici représentée par le niveau 0; — D: région dorsale; — V: région ventrale; — mv: millivolts].

(LALL, 1981). Mais chez les odonates, au profit des intracellulaires, très peu de chercheurs ont travaillé sur des ERG. En fait, la littérature odonatologique permet seulement d'avancer que les larves d'anisoptères (*Libellula luctuosa*: RUCK, 1965) et les adultes de zygoptères (*Agriocnemis*: NAKA, 1961) auraient un ERG monophasique négatif alors que les adultes d'anisoptères auraient un ERG biphasique (*L. luctuosa* et *Sympetrum rubicundulum*: RUCK, 1965; *Aeshna*: MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, 1969). Donc nos résultats se rapprochent de ceux récoltés chez les odonates jusqu'à nos jours.

A la Figure 2 sont présentés des ERG obtenus, à pleine intensité, sous une illumination latérale, chez une larve de dixième stade, du stade de pré-émergence, chez un adulte fraîchement émergé et un adulte mature. Ainsi présentés, ceux-ci donnent un aperçu de leur évolution au cours du cycle vital et de la mise en place des différentes composantes. A première vue, l'ERG larvaire diffère de l'ERG adulte (Fig. 2A, D) ainsi que de l'ERG intermédiaire de la larve de pré-émergence et de

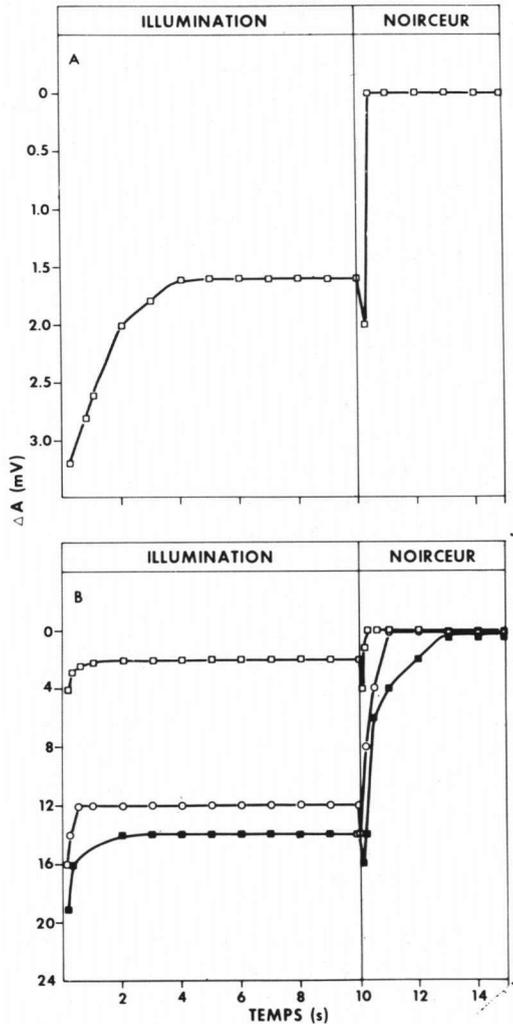


Fig. 8. Profils de l'ERG obtenus lors d'expériences d'adaptation à la lumière et à la noirceur chez les adultes de: (A) *E. cyathigerum* et (B) *E. clausum*: ■ L'intensité du stimulus est maximale, D; — ○ L'intensité du stimulus est réduite de 0.92 UL, V; — □ L'intensité du stimulus est réduite de 2.76 UL, V. — [ $\Delta A$ : variation de l'amplitude de l'ERG par rapport à la ligne de base qui est représentée par le niveau 0; — D: région dorsale; — V: région ventrale; — mV: millivolts].

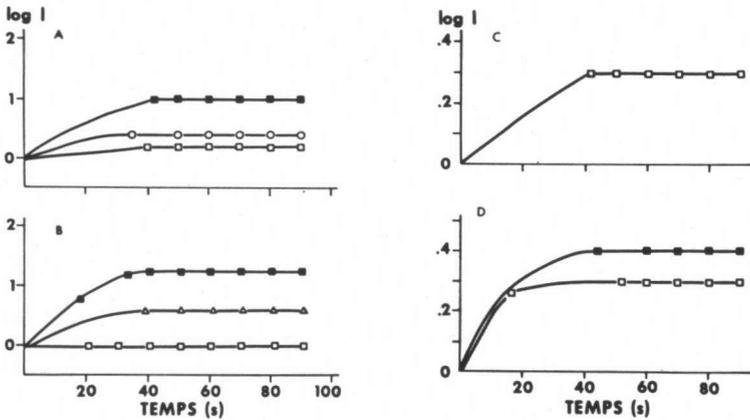


Fig. 9. Augmentation de la sensibilité visuelle, mesurée suite à une stimulation de très longue durée (10s) et à partir du stimulus-test (contrôle): (A) Larve d'*E. cyathigerum*; — (B) Larve d'*E. clausum*; — (C) Adulte d'*E. cyathigerum*; — (D) Adulte d'*E. clausum*. — ■ L'intensité est maximale; — ○ L'intensité est réduite de 0.92 UL; — △ L'intensité est réduite de 1.62 UL; — □ L'intensité est réduite de 2.76 UL. — [I: intensité].

l'adulte fraîchement émergé (Fig. 2B, C). Le pic et l'accident "a", présents tout au cours du développement post-embryonnaire et toujours reliés de la même façon, ont une amplitude qui croît proportionnellement avec l'augmentation du stimulus lumineux. Au moment de l'émergence, ils connaissent un accroissement important expliqué par l'établissement par l'ensemble des néo-ommatidies, au niveau de la lame ganglionnaire, de contacts synaptiques. Ce comportement laisse supposer l'existence de structures qui subiraient peu de modifications au cours de la croissance larvaire. Le pic serait alors la réponse des photorécepteurs puisqu'il est le premier événement électrique de l'ERG. L'accident "a" originerait de la zone-post-rétinienne (ZPR), structure constamment accolée sous la couche des ommatidies, au cours de la croissance larvaire chez le genre *Enallagma* (LAVOIE, 1977; LAVOIE et al., 1978a). Il serait la réponse d'un type de cellule de la ZPR (LAVOIE-DORNIK, 1983) ou proviendrait d'une dépolarisation laminaire (LAUGHLIN, 1974).

En fin d'illumination, la forme de l'ERG varie beaucoup. Chez la jeune larve (10ième stade), il faut remarquer une repolarisation (composante 2) avant la fin du stimulus lumineux (Fig. 2A). A ce même niveau naît chez la larve de pré-émergence et chez l'adulte nouvellement émergé, une seconde dépolarisation, la composante 3 (Fig. 2B, C). Finalement, on observe chez l'adulte mature un plateau qui demeure jusqu'à la fin de la stimulation (Fig. 2D). Cette variation de l'ERG suggère l'existence de structures qui se modifieraient pendant le cycle vital. Les composantes 2 et 3 seraient ainsi la réponse du lobe optique puisque celui des

larves de zygoptères est caractérisé par son éloignement de la couche ommatidienne et qu'au cours du cycle vital, ce dernier se rapproche de la couche ommatidienne et de la ZPR. (LAVOIE et al., 1978a).

L'appareil visuel larvaire est aussi caractérisé par l'allongement des fibres-post-rétiniennes (FPR). La conséquence de cet allongement est l'existence d'une distance considérable entre la couche des photorécepteurs et le lobe optique. Puisque la conduction des axones rétiniens vers les axones terminaux se fait électrotoniquement (IOANNIDES & WALCOTT, 1971; JARVILEHTO & ZETTLER, 1970; LAUGHLIN, 1973) et que ce processus occasionne une diminution de potentiel avec l'éloignement de la source de stimulation (SCHMIDT, 1978), on a donc au niveau de l'ERG la présence de la composante 2, dépolarisation prenant la forme d'une épaulement. L'ERG larvaire représenterait ainsi la réponse des photorécepteurs seulement, celle du lobe optique n'étant pas perçue. Le mouvement des ganglions optiques (I, II et III) vers la couche ommatidienne réduirait cet espace extracellulaire et la longueur des FPR et permettrait l'enregistrement de cette seconde dépolarisation négative, la composante 3, avant la cessation du stimulus. L'accolement du lobe optique à la couche ommatidienne occasionnerait l'union des composantes 2 et 3 avec l'accident "a" pour donner le plateau qu'il est observé chez l'adulte mature (Fig. 2D). L'augmentation de la composante 3 serait due à l'accroissement des contacts synaptiques à chacun de leur niveaux. Ceux-ci seraient subséquents à l'augmentation de la réponse ommatidienne.

Les résultats sur la forme de l'ERG, décrits dans ce texte, se rapprochent de ceux d'AUTRUM & GALLWITZ (1951) obtenus sur des larves et des adultes d'anisoptères. Ils avaient remarqué, lors de leurs expériences, que chez l'adulte l'oeil composé avait un ERG biphasique négatif et, chez la larve, un ERG monophasique négatif. Or, à mesure que les larves se rapprochaient de l'émergence, un effet ON-OFF se développait. Ils expliquaient également ceci par le mouvement progressif de la couche synaptique du lobe optique vers la couche ommatidienne.

#### INTENSITÉ

Les courbes d'intensité, calculées à partir de l'amplitude du pic, témoignent de la réponse ommatidienne. La position de la phase dynamique définit principalement une courbe larvaire et adulte (Figs 3, 4). Ces positions reflètent les conditions d'illumination du milieu dans lequel évoluent la larve et l'adulte et sont aussi la conséquence de changements dans les propriétés physiques du rhabdome au cours du cycle vital. On retrouve des courbes d'intensité semblables à celles recueillies pour le genre *Enallagma* chez des insectes vivant à des intensités moindres, principalement un insecte nocturne (*P. versicolor*: LALL, 1981) et quelques crustacés (GOLDSMITH & FERNANDEZ, 1968).

Au cours de la période entourant l'émergence, la réponse ommatidienne de la région ventrale diffère de celle de la région dorsale de l'oeil composé. En effet, dans la région ventrale les courbes larvaires, groupées entre elles, sont isolées des courbes adultes aussi réunies (Fig. 3) Mais dans la région dorsale, celles de la larve de pré-émergence et du jeune adulte tendent à se grouper de façon à ce que leur phase dynamique occupe une position intermédiaire entre celles de l'adulte et de la larve de dixième stade (Fig. 4). Cette situation est plus marquée lorsque l'oeil composé est illuminé latéralement (LAVOIE-DORNIK & PILON, 1985). Ceci traduit donc un comportement différent au cours de la croissance oculaire entre les ommatidies dorsales et ventrales. Suite à l'énorme poussée cellulaire lors de l'émergence., la région aura déjà acquis ses caractéristiques adultes alors que la région dorsale sera encore en période de maturation, terminée seulement chez l'adulte mature (Figs 3, 4).

#### COURBES DE SENSIBILITÉ SPECTRALE

Les pics de sensibilité spectrale sont fréquemment rencontrés chez les arthropodes (BROWN & CAMERON, 1977; GOLDSMITH & FERNANDEZ, 1968; KIRSCHFELD & LUTZ, 1977; LALL, 1981; LANGER et al., 1979; RUCK, 1965; YNEKUBO et al., 1971). En somme, pour des organismes vivant dans le milieu aquatique, comme des larves d'odonates et les crustacés, le pic autour de 500-550 nm accompagné d'un léger pic secondaire entre 380-425 nm est fréquent (GOLDSMITH & FERNANDEZ, 1968; RUCK, 1965; YONEKUBO et al., 1971). Toutefois chez les organismes terrestres, on observe plutôt ces derniers vers les 350 nm et 470-480 nm (GOLDSMITH & FERNANDEZ, 1968). Entre ces deux modes de vie, ce déplacement vers la droite du spectre visible, i.e. vers les longueurs d'onde plus longues, pour les organismes aquatiques est dû à la présence de particules dissoutes dans l'eau qui affecteraient la transmission maximum de la lumière (GOLDSMITH & FERNANDEZ, 1968).

Chez les anisoptères, les travaux effectués sur la sensibilité spectrale révèlent la présence de plusieurs pigments visuels tant chez les larves (AUTRUM & KOLB, 1968; HORRIDGE, 1969; RUCK, 1965) que chez les adultes (AUTRUM & KOLB, 1968; EGUCHI, 1971; HORRIDGE, 1969; LAUGHLIN, 1975, 1976b; MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, 1959; MEINERTZHAGEN et al., 1983; RUCK, 1965). La présente étude indique que les larves d'*Enallagma* ont une vision monochrome dans le vert entre 525-540 nm tandis que les adultes ont deux pigments visuels dans les régions ventrale et dorsale de l'oeil composé: l'un dans l'UV et l'autre dans le bleu ou le vert suivant l'espèce concernée.

L'inhabituel dans ces résultats est cette sensibilité à l'UV dans la partie ventrale de l'oeil composé adulte. On attribue généralement aux récepteurs UV un rôle dans la perception de la lumière polarisée et dans la navigation (STARK, 1981).

Leur localisation dans la région ventrale de l'oeil composé adulte a un rôle éthologique. Deux explications s'imposent. D'abord, il y a une certaine réflexion des rayons UV au niveau de la surface de l'eau, réflexion qui pourrait servir de signal lumineux aux couples lors de la période de reproduction. On sait que les femelles viennent pondre leurs oeufs dans l'eau. Ensuite, cette sensibilité à l'UV peut avoir un rôle dans la reconnaissance interspécifique. Dans le genre *Enallagma*, toutes les femelles présentent au niveau de l'abdomen un agencement de bandes noires et bleues. Il peut donc exister sur les mâles et femelles, en plus de la spécificité des appendices anaux et des lames mésostigmatiques, un patron UV servant à reconnaître les organismes de même espèce. BROWN & CAMERON (1977) ont déjà constaté chez des femelles de lépidoptères une réflexion de l'UV.

#### ADAPTATION À LA LUMIÈRE

Lorsqu'on parle d'adaptation, on sous-entend principalement l'adaptation à la lumière et à la noirceur. LAUGHLIN (1975, 1976a) et LAUGHLIN & HARDIE (1978) proposent, en se basant sur leurs résultats et sur les travaux de ZETTLER & WEILER (1976) sur la mouche, quelques mécanismes d'adaptation au niveau de l'appareil visuel des anisoptères. Ils suggèrent que durant l'adaptation à la lumière, les changements de sensibilité résulteraient d'une série de rétroactions négatives agissant à différents niveaux dans la chaîne verticale récepteurs-interneurones. Il y en aurait deux au niveau des cellules visuelles qui seraient associées à leur capacité d'absorption et/ou à leur potentiel qui se rapprocheraient de ceux observés chez les zygoptères.

Le premier mécanisme agirait rapidement et se traduirait par un pic de 100 millisecondes. Il serait le résultat d'un effet local membranaire dépendant des ions calcium (BADER et al., 1976; BAUMAN, 1975). Au niveau de l'oeil composé des larves et des adultes d'*Enallagma*, lors d'une illumination prolongée (10 s), apparaît une rapide dépolarisation négative d'une durée de 200 millisecondes (Figs 7, 8).

Le second mécanisme, selon LAUGHLIN & HARDIE (1978), serait une inhibition lente causant une diminution graduelle sur le potentiel des récepteurs. Pour ces auteurs, la cause de ce dernier mécanisme est plus ou moins certaine mais elle sous-entend l'action de plusieurs éléments. Ils proposent d'abord une origine photochimique dont l'effet serait similaire au mécanisme de pupille longitudinale déjà décrite par FRANCESCHINI (1972). Il y aurait alors une atténuation de la quantité de lumière au niveau du rhabdome des récepteurs résultant du mouvement pigmentaire. Ensuite, ces auteurs suggèrent l'effet d'un blanchiment possible du pigment, déjà mis en évidence par AUTRUM & KOLB (1972), l'action d'effets photomécaniques notés par HORRIDGE (1969) ou finalement la réduction de la sensibilité angulaire observée chez la coquerelle et le

criquet (BUTLER & HORRIDGE, 1973; TUNSTALL & HORRIDGE, 1967; SNYDER & HORRIDGE, 1972). Cette diminution de la sensibilité serait causée par le changement de l'indice de réfraction dans l'environnement immédiat du rhabdome au niveau de l'extrémité du cône cristallin. Ceci amènerait alors une altération des propriétés de guidage de la lumière. Au niveau de l'oeil composé larvaire et adulte d'*Enallagma*, il a été remarqué, suite à la dépolarisation rapide, un niveau lent de dépolarisation qui demeurerait stable tout au cours de l'illumination (Figs 7, 8). L'amplitude de ce deuxième mécanisme dépendra de l'intensité de la stimulation.

Certes les explications de LAUGHLIN & HARDIE (1978) restent valides en un certain point pour nos expériences qui représentent non pas la réponse d'une cellule visuelle mais celle de milliers de photorécepteurs et du lobe optique. Il faut garder en mémoire qu'au niveau de nos expériences, le potentiel enregistré représente et la réponse de la couche ommatidienne, et la réponse du lobe optique, lesquelles n'apparaissent pas séparées dans le temps mais superposées ou fondues l'une dans l'autre au niveau de l'ERG.

#### ADAPTATION A LA NOIRCEUR

Les larves et les adultes d'*Enallagma* ne se réadaptent pas à la noirceur de la même façon. Mais les adultes présentent, à la cessation du stimulus, un effet OFF, c'est-à-dire une autre dépolarisation négative dont l'amplitude dépend, de nouveau, de l'intensité du stimulus employée lors de l'illumination. Par la suite, le potentiel, tout comme chez la larve, revient à sa ligne de base plus au moins rapidement selon l'amplitude de cet effet OFF (Fig. 8).

Cet effet OFF, n'est pas l'équivalent de la seconde dépolarisation négative (composante 3) de l'ERG de la larve de pré-émergence et de l'adulte fraîchement émergé puisque: (1) cette dernière a été identifiée comme étant un élément de la réponse durant l'illumination et qu'elle est absente chez l'adulte d'*E. clausum*; (2) que la composante OFF observée durant les expériences d'adaptation a une amplitude plus importante que la composante 3 de l'ERG et qu'elle s'accroît chez l'adulte d'*E. clausum*; (3) finalement, durant le stimulus-test appliqué après l'illumination continue cet effet OFF est absent de l'ERG des adultes d'*E. clausum* et d'*E. cyathigerum*. Des faits nous permettent de croire que cet effet traduit l'existence d'un mécanisme d'adaptation chez les zygoptères et que son origine se situerait dans le lobe optique. Premièrement, on considère son absence chez les larves où le lobe optique est éloigné de la couche ommatidienne. Deuxièmement, LAUGHLIN & HARDIE (1978) et SHAW (1968) ont observé que les dépolarisations laminaires ont une amplitude qui peut se rapprocher de celle des photorécepteurs quand une large partie de la rétine est illuminée, situation rencontrée lors de nos expériences. Troisièmement, LAUGHLIN & HARDIE (1978) ont aussi mentionné que les processus d'adaptation à la lumière facilitaient

la réponse OFF au niveau des larges cellules monopolaires (LCM).

Suite à une illumination prolongée dont le Log I varie de -2.76 à 0 UL, l'oeil composé adulte se réadapte à la noirceur en l'espace de quarante secondes. L'augmentation de la sensibilité entre ces deux intensités n'est que de 0.1 UL (Fig. 9C, D). C'est un très petit gain si on le compare à celui des larves (Fig. 9A, B). Les adultes d'anisoptères (LAUGHLIN & HARDIE, 1978) prennent plus d'une minute pour se réadapter (20 minutes au total). Quant au faible gain de sensibilité chez les adultes d'*Enallagma*, il laisse supposer que, peu importe l'intensité lumineuse dans lequel ils vivent, il y aura peu de perte de sensibilité l'oeil composé. Il y aurait donc chez ces adultes un mécanisme neural, responsable de cet effet OFF, qui maintiendrait à peu pres constant le niveau de sensibilité de l'oeil composé. Ce phénomène n'a pas encore été décrit chez les autres groupes d'insectes. En effet, MAZOKHIN-PORSHNYAKOV (1969) a noté une augmentation de la sensibilité de 1 à 1.5 UL chez *Calopteryx virgo* (zygoptère) après huit à dix minutes d'adaptation ainsi que chez les papillons diurnes *Aphantopus hyperanthus*, *Argynnis*, *Erebia* (BERNHARD & OTTOSON, 1960). Chez l'abeille, GOLDSMITH (1963) nota un gain de 2 UL après dix à quinze minutes d'adaptation.

#### FRÉQUENCE CRITIQUE DE FUSIONNEMENT VISUEL

Chez le genre *Enallagma*, la FCF est de 55-60 cycles par seconde (c/s) chez les larves et de 120-150 c/s chez les adultes (Tab. I). Ces résultats rejoignent les travaux de CAMPAN et al. (1965) sur 2 points. Le premier est la corrélation positive entre la FCF et le nombre d'ommatidies. Plus ce nombre est élevé, plus la valeur de la FCF l'est. L'étude morphologique de l'appareil visuel chez *E. boreale* a démontré que ce nombre augmente au cours du développement post-embryonnaire (LAVOIE, 1977; LAVOIE et al., 1978a, b). Le deuxième est la relation entre la FCF et le rythme nyctéméral de l'activité. Les nocturnes auraient une FCF de 34 à 44 c/s, les crépusculaires de 65 à 83 c/s et les diurnes de 39 à 170 c/s. Les larves d'*Enallagma* évoluent dans un milieu où l'intensité lumineuse est réduite tandis que les adultes volent pour chasser leurs proies lorsque le soleil est à son zénith.

#### CONCLUSION

L'étude ultrastructurale (LAVOIE-DORNIK & PILON, 1984) et électrophysiologique (LAVOIE-DORNIK, 1983) de la croissance oculaire chez les zygoptères ainsi que celle de la vision chez l'ordre des odonates (LAVOIE et al., 1981; LAVOIE-DORNIK et al., 1981) permet de proposer des modèles d'organisation "primitif" et "évolué" de l'oeil composé. Ces modèles sont déterminés non par le type de développement de l'oeil composé qui s'effectue par l'adjonction et la

croissance, de stade en stade, de nouvelles ommatidies issues de la zone d'accroissement oculaire (ZAO) mais par le mode d'acquisition de ce dernier.

L'appareil visuel décrit chez le genre *Enallagma* représenterait, au sein des odonates, le modèle primitif. Chez ce groupe, le rôle secondaire de la vision dans la capture des proies, dans le milieu aquatique, permettrait une croissance lente de cet élément sensoriel (LAVOIE-DORNIK & PILON, 1985). Cette progression lente vers l'acquisition de l'oeil composé adulte est confirmée par la forme de l'ERG, stabilisée chez l'adulte mature seulement, et le comportement de la courbe d'intensité dans la région dorsale. Il en résulte que malgré la forme de l'oeil adulte sous la cornée et la cuticule céphalique de la larve de pré-émergence, ce dernier subit une poussée cellulaire considérable, au moment de l'émergence, amenant des changements physiques comme l'augmentation du chemin et de la surface d'absorption. Ceci confère des caractéristiques morphométriques et physiologiques propres à la larve et à l'adulte (LAVOIE et al., 1978a, 1978b). D'autre part, la constance de l'amplitude de l'ERG larvaire malgré l'adjonction de nouvelles ommatidies et son augmentation brusque après l'émergence (Fig. 2) confirme l'existence d'un oeil larvaire fonctionnel, localisé dans la région ventro-frontale de l'oeil composé (LAVOIE-DORNIK, 1983). Ce dernier serait assisté dans la capture des proies par un autre élément sensoriel chimique ou tactile. Cette complémentarité des organes sensoriels permettrait un développement graduel de l'oeil composé adulte. Dans ce modèle primitif, les régions dorsale et ventrale de l'oeil composé adulte ne deviennent pas fonctionnelles au même moment. De fait, la région ventrale l'est dès l'émergence alors que la région dorsale prend un certain temps de maturation avant de présenter ses caractéristiques adultes (Fig. 3). On peut avancer deux explications de cette situation. La première évoquerait la nécessité d'avoir, pour assurer la survie de l'insecte, une région de l'oeil fonctionnelle dès l'émergence. La deuxième voudrait que la région dorsale se développant après l'émergence présente un tissu potentiel où pourraient apparaître des adaptations plus spécifiques à la vie aérienne et à la capture des proies lors de la période de vol. Le mécanisme neural de vision mono- et dichromatique, décrit par LAVOIE-DORNIK & PILON (1985), serait l'une de ces adaptations.

Le modèle évolué de l'appareil visuel est présent chez les Corduliidae (LAVOIE-DORNIK, 1983). Le rôle primordial de la vision dans la capture des proies nécessite la possession d'un appareil visuel bien adapté aux exigences de la vie aquatique et aérienne. Ce modèle est donc orienté vers un mode d'acquisition rapide de l'oeil composé de sorte que le développement et l'extension finale de l'oeil se font au même moment, lors de l'émergence. L'appareil visuel larvaire n'est alors plus que résiduel (observations personnelles sur *Sympetrum*, *Leucorrhinia*; *Sympetrum*: RUCK, 1965). Il en ressort que, par rapport au modèle primitif, la maturation de la région ventrale est ici accélérée pour s'opérer au même rythme que celle de la région dorsale.

Malgré une très grande uniformité de structure de l'ommatidie au sein des odonates (ARMETT-KIBEL & MEINERTZHAGEN, 1983; EGUCHI, 1971; HORRIDGE, 1969; LAVOIE-DORNIK, 1984; MOUZE, 1979; NAKA, 1961; NINOMIYA et al., 1969) on observe également, chez ce modèle évolué, une régionalisation plus poussée de l'oeil composé. La région dorsale se distingue, en effet, par l'augmentation de la surface des facettes, par la disparition au niveau du rhabdome dorsal des cellules vertes et aussi par l'aspect étoilé de cette dernière structure (LAUGHLIN & MCGINNESS, 1978). Toutes ces modifications améliorent l'absorption lumineuse et par conséquent elles rendent cette région plus performante dans la capture des proies. De ces modifications, la disparition des cellules vertes chez le modèle évolué associée au mécanisme de vision mono- et dichromatique du modèle primitif peut présenter une ligne évolutive indiquant que cette régionalisation de la zone dorsale de l'oeil composé est le résultat d'une lente évolution par sélection naturelle en vue d'assurer une meilleure efficacité de la vision.

#### REMERCIEMENTS

Ce travail fait partie d'un projet de recherche sur les odonates du Québec, subventionné en partie par le Conseil de Recherche en Sciences naturelles et en Génie du Canada, le Ministère de l'Éducation du Québec. Nous tenons aussi à souligner l'apport de l'Institut de Biologie de l'Université de Ljubljana de Yougoslavie dans la réalisation de cette étude.

#### REFERENCES

- ARMETT-KIBEL, C. & I.A. MEINERTZHAGEN, 1983. Structural organization of the ommatidium in the ventral compound eye of the dragonfly *Sympetrum*. *J. comp. Physiol.* 151: 285-294.
- AUTRUM, H. & U. GALLWITZ, 1951. Zur Analyse der Belichtungspotentiale des Insektenauges. *Z. vgl. Physiol.* 33: 407-435.
- AUTRUM, H. & G. KOLB, 1968. Spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen der Aeshniden. *Z. vgl. Physiol.* 60: 450-477.
- AUTRUM, H. & G. KOLB, 1972. The dark adaptation in single visual cells in the compound eye of *Aeschna cyanea*. *J. comp. Physiol.* 79: 213-232.
- BADER, C.R., F. BAUMAN & D. BERTRAND, 1976. Role of intracellular calcium and sodium in light-adaptation in the retina of the honey bee drone (*Apis mellifera* L.). *J. gen. Physiol.* 67: 475-491.
- BAUMAN, F., 1975. Electrophysiological properties of the honey bee retina. In: G.A. Horridge [Ed.], *The Compound Eye and Vision of Insects*, pp. 53-74, Clarendon Press, Oxford.
- BERNHARD, C.G. & D. OTTOSON, 1960. Comparative studies on dark adaptation in the compound eyes of nocturnal and diurnal Lepidoptera. *J. gen. Physiol.* 44: 195-203.
- BROWN, E.A. & E.A. CAMERON, 1977. Studies of the compound eye of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) males, and behavioral implications. *Can. Ent.* 109: 255-260.
- BUTLER, R. & G.A. HORRIDGE, 1973. The electrophysiology of the retina of *Periplaneta americana* L. 1. Changes in receptor acuity upon light/dark adaptation. *J. comp. Physiol.* 83: 263-278.
- CAILLÈRE, L., 1968. Rôle des organes des sens dans le comportement de capture chez la larve d'*Agriion splendens* Harris 1782 (Insectes, Odonates, Zygoptères). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon* 37: 25-34.

- CAMPAN, R., GALLO, A. & Y. QUEINNEC, 1965. Détermination électrorétinographique de la fréquence critique de fusionnement visuel: étude comparative portant sur les yeux composés de 17 espèces d'insectes. *C.R. Séances Soc. Biol. Paris* 159: 2521-2526.
- EGUCHI, E., 1971. Fine structure and spectral sensitivities of reticular cells in the dorsal sector of compound eyes in the dragonfly *Aeschna*. *Z. vgl. Physiol.* 71: 201-218.
- FRANCESCHINI, N., 1972. Sampling of the visual environment by the compound eye of the fly: fundamentals and applications. In: A.W. Snyder & R. Menzel, [Eds], *Photoreceptor optics* pp. 98-125. Springer, New York.
- GOLDSMITH, T.H., 1963. The course of light and dark adaptation in the compound eye of honey bee. *Comp. Biochem. Physiol.* 10: 227-237.
- GOLDSMITH, T.H. & H.R. FERNANDEZ, 1968. Comparative study of crustacean spectral sensitivity. *Z. vgl. Physiol.* 60: 156-175.
- HORRIDGE, G.A., 1969. Unit studies on the retina of dragonflies. *Z. vgl. Physiol.* 62: 1-37.
- IOANNIDES, A.C. & B.WALCOTT, 1971. Graded illumination potentials from the retinula cell axons in the bug *Lethocerus*. *Z. vgl. Physiol.* 71: 315-325.
- JARVILEHTO, M. & F. ZETTLER, 1970. Micro-localization of lamina located visual cell activities of the blowfly *Calliphora*. *Z. vgl. Physiol.* 69: 134-138.
- KIRSCHFELD, K. & B. LUTZ, 1977. The spectral sensitivity of the ocelli of *Calliphora* (Diptera). *Z. Naturf.* 32c: 439-441.
- LALL, A.B., 1981. Electroretinogram and spectral sensitivity of the compound eyes in the firefly *Photuris versicolor* (Coleoptera: Lampyridae): a correspondence between green sensitivity and species bioluminescence emission. *J. Insect Physiol.* 27: 461-468.
- LANGER, H., B. HAMANN & C.D. MEINECKE, 1979. Tetrachromatic visual system in the moth *Spodoptera exempta* (Insecta: Noctuidae). *J. comp. Physiol.* 129: 235-239.
- LAUGHLIN, S.B., 1973. Neural integration in the first optic neuropile of dragonflies. I. Signal amplification in dark-adapted second-order neurons. *J. comp. Physiol.* 84: 335-355.
- LAUGHLIN, S.B., 1974. Neural integration in the first optic neuropile of dragonflies. II. Receptor signal interactions in the lamina. *J. comp. Physiol.* 92: 357-375.
- LAUGHLIN, S.B., 1975. Receptor function in the apposition eye: an electrophysiological approach. In: A.W. Snyder & R. Menzell [Eds], *Photoreceptor optics* pp. 479-498, Springer, New York.
- LAUGHLIN, S.B., 1976a. Adaptations of the dragonfly retina for contrast detection and the elucidation of neural principles in the peripheral visual system. In: F. Zettler & R. Weiler [Eds], *Neural principles in vision* pp. 175-193, Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- LAUGHLIN, S.B., 1976b. The sensitivities of dragonfly photoreceptors and the voltage gain of transduction. *J. comp. Physiol.* 111: 222-247.
- LAUGHLIN, S.B. & R.C. HARDIE, 1978. Common strategies for light adaptation in the peripheral visual systems of fly and dragonfly. *J. comp. Physiol.* 128: 319-340.
- LAUGHLIN, S.B. & S. MCGINNESS, 1978. The structure of dorsal and ventral regions of a dragonfly retina. *Cell Tissue Res.* 188: 427-447.
- LAVOIE, J., 1977. *Etude histologique et morphométrique de la croissance de l'oeil composé d'Enallagma boreale Selys (Odonata: Coenagrionidae)*. Mém. maîtrise, Univ. Montréal.
- LAVOIE, J., M.A. ALI & J.-G. PILON, 1981. Bibliographie analytique de la vision chez les odonates. *Odonatologica* 10: 5-28.
- LAVOIE, J., J.G. PILON & M.A. ALI, 1975. Etude préliminaire de la structure oculaire chez l'adulte d'*Enallagma boreale Selys* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 4: 95-99.
- LAVOIE, J., J.-G. PILON & M.A. ALI, 1978a. Étude histologique et morphométrique de la croissance de la partie optique de l'oeil composé d'*Enallagma boreale* (Odonata: Coenagrionidae). *Revue can. Biol.* 37: 157-179.
- LAVOIE, J., J.-G. PILON & M.A. ALI, 1978b. Étude histologique et morphométrique de la

- croissance de la partie photosensible de l'oeil composé d'*Enallagma boreale* Selys (Odonata: Coenagrionidae). *Biol. Vestn.* 26: 141-151.
- LAVOIE-DORNIK, J., 1983. *Electrophysiologie et ultrastructure de l'oeil composé chez deux espèces d'Enallagma (Odonata: Coenagrionidae)*. Thèse de doctorat, Univ. Montréal.
- LAVOIE-DORNIK, J. & J.-G. PILON, 1984. Ultrastructure de l'oeil composé larvaire et adulte chez un insecte appartenant au genre *Enallagma* (Zygotera: Coenagrionidae). *Adv. Odonatol.* 2: 71-94.
- LAVOIE-DORNIK, J. & J.-G. PILON, 1985. La prédation et les transformations de l'appareil visuel chez les Odonates. *Revue Ent. Québec.* 30: 35-43.
- LAVOIE-DORNIK, J., J.-G. PILON, M.A. ALI & M. MOUZE, 1981. Revue critique de la vision chez les odonates: électrophysiologie. *Revue can. Biol.* 40: 287-304.
- LOVISOLO, D., M. PRELATO & F. VEGLIA, 1978. The electrical response of the ocellus of *Phalangium opilio*. *Vision Res.* 18: 1423-1425.
- MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G.A., 1959. Colorimetric study of colour vision in the dragonfly. *Biofizika* 4:427-436.
- MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G.A., 1969. *Insect vision*. Plenum Press, New York.
- MEINERTZHAGEN, I.A., R. MENZEL & G. KAHLE, 1983. The identification of spectral receptor types in the retina and lamina of the dragonfly *Sympetrum rubicundulum*. *J. comp. Physiol.* 151: 295-310.
- MOUZE, M., 1979. Étude cytologique de la genèse ommatidienne chez la larve d'un odonate anisoptère. *Revue can. Biol.* 38: 227-248.
- NAKA, K.-I., 1961. Recording of retinal action potentials from single cells in the insect compound eye. *J. gen. Physiol.* 44: 571-584.
- NINOMIYA, N., Y. TOMINAGA & M. KUWABARA, 1969. The fine structure of the compound eye of a damselfly. *Z. Zellf. mikrosk. Anat.* 98: 17-32.
- OGUMA, K., 1917. A histological study in compound eye of dragonflies. *Entomol. Mag., Tokyo* 3: 101-121.
- PRITCHARD, G., 1966. On the morphology of the compound eyes of dragonflies (Odonata: Anisoptera), with special reference to their role in prey capture. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* 41: 1-8.
- RUCK, P., 1965. The components of the visual system of a dragonfly. *J. gen. Physiol.* 49: 289-307.
- SCHMIDT, R.F. [Ed.], 1978. *Fundamentals of neurophysiology*. Springer, New York.
- SHAW, S.R., 1968. Organization of the locust retina. *Symp. zool. Soc. Lond.* 23: 135-163.
- SNYDER, A.W., 1973. Polarization sensitivity of individual retinula cells. *J. comp. Physiol.* 83: 331-360.
- SNYDER, A.W. & G.A. HARRIDGE, 1972. The optical function of changes in the medium surrounding the cockroach rhabdom. *J. comp. Physiol.* 81: 1-8.
- STARK, W.S., 1981. Ultraviolet light: photosensitivity and other effects in the visual system. *C.R. Congr. Am. Soc. Photobiol., Williamsburg*, pp. 126-128.
- TUNSTALL, J. & G.A. HARRIDGE, 1967. Electrophysiological investigation of the optics of the locust retina. *Z. vgl. Physiol.* 55: 167-182.
- WALTER, J.B., 1958. Changes induced in spectral sensitivity and form of retinal action potential of the cockroach eye by selective adaptation. *J. Insect Physiol.* 2: 142-151.
- YONEKUBO, T., K. IYATOMI, T. TAMURA, T. SAITO & M. YAMADA, 1971. Electrophysiological observation on spectral sensitivities in the compound eyes of some insects. *Botyu Kagaku* 36: 51-58.
- ZETTLER, F. & R. WEILER, [Eds], 1976. Neuronal processing in the first optic neuropile of the compound eye of the fly. *In: Neural principles in vision* pp. 227-237, Springer, Berlin-Heidelberg-New York.