

**ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LA DIAPAUSE EMBRYONNAIRE
ET SUR LE TYPE DE DÉVELOPPEMENT D'*AESHNA MIXTA* LATREILLE
(ANISOPTERA: *AESHNIDAE*)**

F. SCHALLER

Laboratoire de Biologie Générale, Université de Strasbourg, 12, rue de l'Université,
F-67 Strasbourg, France

Reçu le 8 mai 1972

EFFECT OF TEMPERATURE ON EMBRYONIC DIAPAUSE AND DEVELOPMENT TYPE OF *AESHNA MIXTA* LATREILLE (ODONATA: *AESHNIDAE*). The life history of *Aeshna mixta* seems to be subject to thermal conditions acting during the embryonic stage. Three aspects should be considered. 1. — Completion of embryonic diapause. An exposure of the eggs at 10°C for 10 to 15 weeks before return to 20°C must be considered as the thermal optimum for performing the diapause development. 2. — Synchronization of hatching. The minimal period of exposure to low temperatures is 15 weeks. After that time 94% of eggs hatch within 5 days. 3. — Number of larval instars. The post-embryonic development may involve 9, 10 or 11 larval instars, each of these development types being determined *ab ovo*. A relatively short embryogenesis (100 days) induces hatching of larvae which develop within a rather short time (2/3 of type 9, 1/3 of type 10), whereas an about two times longer embryogenesis causes the hatching of larvae which develop slowly with a higher number of instars (4/5 of type 10, 1/5 of type 11).

INTRODUCTION

Le cycle biologique d'un grand nombre d'espèces d'Odonates offre une certaine souplesse qui permet à ces Insectes de s'adapter à des conditions climatiques variées et explique leur vaste aire de répartition.

La diversité des cycles annuels découle, d'une part, de la présence ou de l'absence d'interruptions du développement ou diapauses qui interviennent à différents moments du cycle (CORBET, 1957; SCHALLER, 1960; AGUESSE, 1962), d'autre part, de la variabilité du nombre des stades larvaires, entraînant un développement post-embryonnaire plus ou moins rapide (SCHALLER, 1962;

DEGRANGE & SEASSAU, 1964; SCHALLER & MOUZE, 1970).

La diapause, affectant soit l'embryon, soit la larve, revêt un caractère obligatoire ou facultatif et permet de classer les Odonates de nos régions en espèces vernaies et en espèces estivales (CORBET & CORBET, 1958). Les représentants du genre *Anax*, par exemple, caractérisés par une diapause larvaire du dernier stade, entrent dans la première catégorie, alors que les espèces du genre *Aeshna*, dont la diapause, au reste facultative, affecte en général des stades larvaires plus jeunes, font partie de la deuxième catégorie.

La diapause embryonnaire, par contre, est obligatoire dans le genre *Aeshna*, alors qu'elle n'existe pas chez les *Anax* dont les oeufs ne subissent aucune interruption de l'embryogenèse.

Ainsi que l'ont montré les travaux de divers auteurs, les conditions thermiques jouent un rôle essentiel dans le déroulement de la diapause embryonnaire des Odonates (CORBET, 1956; AGUESSE, 1961; SCHALLER, 1968). Un abaissement de la température, suivi d'un réchauffement, a pour effet, non seulement de hâter les éclosions, mais encore d'en assurer la synchronisation.

Des observations ayant porté sur un grand nombre de larves d'*Aeshna cyanea* dont le développement post-embryonnaire peut comporter de 10 à 13 stades, ont montré que plus l'éclosion des oeufs est tardive, plus la proportion de larves à développement lent augmente (SCHALLER, 1960). Une étude plus récente sur une espèce voisine, *Aeshna mixta* (SCHALLER & MOUZE, 1970), menée dans des conditions strictes de température, a permis de confirmer expérimentalement cette observation.

Etant donné que le type de développement, c'est-à-dire le nombre total de stades parcourus par une larve, est déterminé dès l'éclosion, et que, par ailleurs, les conditions thermiques régnant durant l'embryogenèse sont responsables du déroulement de la diapause embryonnaire et du rythme des éclosions, il était tentant de voir dans la température le seul facteur déterminant le nombre des stades larvaires. Sans vouloir nier une influence maternelle agissant durant l'ovogenèse, qu'elle soit génétique ou simplement physiologique, les modalités de l'embryogenèse semblent conditionner dans une large mesure le développement ultérieur.

La présente note a pour objet de montrer que dans le genre *Aeshna* le schéma du développement est établi dès l'éclosion de l'oeuf, mais que l'intervention facultative d'une diapause larvaire peut, à titre correctif, réaliser un ajustement du cycle biologique aux conditions climatiques.

Les trois points étudiés sur *Aeshna mixta* sont: 1. la levée de la diapause embryonnaire; 2. la synchronisation des éclosions; 3. le nombre des stades larvaires.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'expérimentation a porté sur la ponte d'une femelle d'*Aeshna mixta* Latr. comptant 750 oeufs environ, pondus au laboratoire et soumis à différentes conditions de température durant des périodes variables qui seront précisées dans l'exposé des résultats. Un lot d'oeufs a été placé à l'extérieur du laboratoire dans des conditions aussi voisines que possible des conditions naturelles.

Après l'éclosion des oeufs qui avaient été, au préalable, répartis dans des récipients remplis d'eau de source, les larves, une fois isolées, ont été nourries de nauplius d'*Artemia* et, à partir de la cinquième mue, de larves de Chironome. La transparence du chorion permet de suivre facilement les étapes du développement embryonnaire qui sont soigneusement notées, ainsi que les dates des éclosions et des mues larvaires successives. L'étude de la croissance larvaire a été effectuée sur les exuvies par mesure de la longueur du masque à l'aide d'un micromètre oculaire ou d'un pied à coulisse (SCHALLER, 1957, 1960).

RÉSULTATS

Levée de la diapause embryonnaire

Les conditions thermiques auxquelles ont été soumis les oeufs dès la ponte sont soit un séjour à 10°C, considéré comme un choc thermique réactivant, durant une période de 5, 10 ou 15 semaines avant le retour à 20°C (groupes 1 à 3), soit un séjour à 20°C uniquement, depuis la ponte jusqu'à l'éclosion (groupe 4).

On peut considérer que la diapause embryonnaire est levée lorsque la blastocinèse est achevée et que la tête de l'embryon est tournée vers l'extrémité pointue de l'oeuf (SCHALLER, 1968).

Ainsi que le montrent le Tableau I et la Figure 1, le nombre de réponses positives au choc thermique réactivant augmente avec la durée de l'exposition au froid.

Tableau I
Levée de la diapause embryonnaire et durée de la période d'éclosion en fonction des conditions thermiques (est considérée comme positive la réponse provoquée par l'abaissement de la température) chez *Aeshna mixta*

Conditions thermiques	Nombre d'oeufs éclos	Réponses positives			Réponses négatives		
		N	%	Durée de la période d'éclosion (jours)	N	%	Durée de la période d'éclosion (jours)
1. 10°C	58	6	10	10	52	90	42
2. pendant { 5 semaines } 20°C		35	60	13	23	40	21
3. une durée de { 10 semaines } jusqu'à l'éclosion		53	50	94	5	3	6
4. 20°C jusqu'à l'éclosion	40	Durée totale de la période d'éclosion: 44 jours					

Malgré la proportion très importante de réponses négatives pour une exposition des oeufs à 10°C pendant 5 semaines, la présence dans le groupe 1 de quelques embryons dont la diapause a été levée dans ces conditions, indique que la durée minimum de séjour au froid nécessaire à la reprise du développement embryonnaire est de 5 semaines.

Un séjour de 10 semaines doit être considéré comme une sorte de durée critique, un point de virage pour la levée de la diapause, car dans ces conditions un peu plus de la moitié des embryons a répondu positivement au choc thermique réactivant. La distinction dans le groupe 2 entre embryons ayant répondu les uns positivement, les autres négativement à l'abaissement de la température, peut, à première vue, paraître artificielle. Toutefois, l'examen de la courbe cumulative no. 2 (Fig. 1) montre deux modes distincts de groupement des valeurs qui traduisent bien l'existence de deux types de réponses. Le changement de pente de la droite reliant les points successifs et dont la validité est statistiquement fondée (SCHALLER, 1968), matérialise le point de virage déjà cité. L'allure de la portion supérieure de cette droite, groupant les réponses négatives, est très voisine, à la fois de celle de la courbe no. 1 (90% de réponses négatives) et de celle de la courbe no. 4, qui toutes traduisent le même rythme de développement embryonnaire.

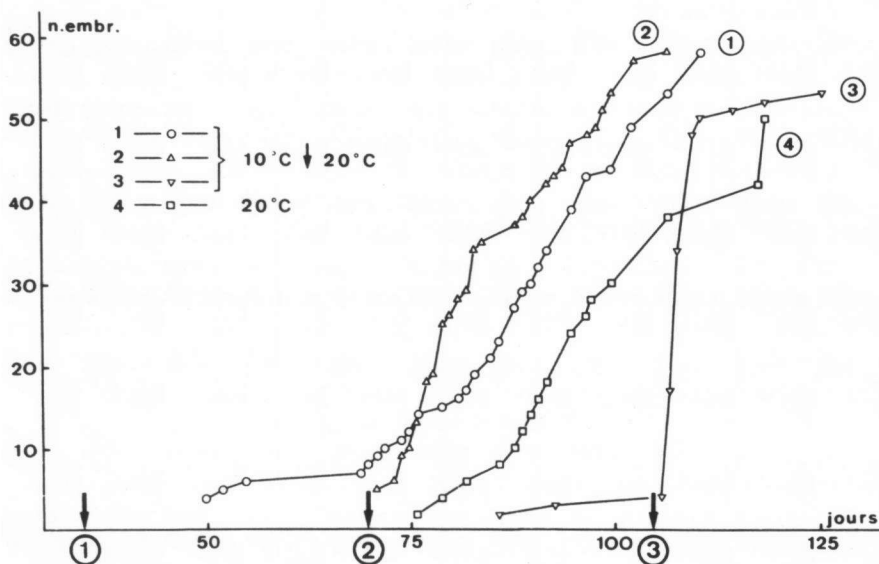


Fig. 1. *Aeshna mixta*. Durée de la diapause embryonnaire en fonction des conditions de température (la flèche indique le moment du transfert des oeufs de 10°C à 20°C dans les groupes 1, 2 et 3). A b s c i s s e : temps en jours depuis la ponte. O r d o n n é e : nombre d'embryons dont la diapause est levée (valeurs cumulatives) (d'après SCHALLER, 1968).

Enfin, une exposition de 15 semaines à 10°C excède nettement cette durée critique, ce qu'indique l'existence de quelques embryons (3 sur 53) dont la diapause est rompue avant le retour à 20°C.

Synchronisation des éclosions

Si l'on compare les trois groupes expérimentaux maintenus à 10°C à celui soumis à une température constante de 20°C (groupe 4), on constate une notable avance des deux premiers groupes (Fig. 1). Par contre, dans le troisième groupe la levée de la diapause ne commence à se manifester (à l'exception des 3 embryons déjà signalés) que lorsque celle-ci est pratiquement achevée dans la totalité du groupe soumis à 20°C seulement (SCHALLER, 1968).

L'action des températures basses qui a pour effet de hâter l'élimination de la diapause dans les deux premiers groupes, semble, au contraire, retarder ce phénomène dans le troisième groupe.

Ce qui compte, en fait, c'est la réaction globale d'un groupe expérimental à des conditions données, plutôt que l'apparition des premiers embryons ayant réagi, en raison de leur sensibilité thermique particulière, à l'abaissement de la température. En outre, une analyse des résultats dans les différentes conditions expérimentales doit permettre d'expliquer le phénomène naturel bien connu de la synchronisation des éclosions.

L'examen des courbes cumulatives (Fig. 1) montre que le froid ne constitue pas seulement un choc thermique réactivant, mais qu'il a encore pour effet de restreindre dans le temps la durée de la période de rupture de la diapause et cela d'une manière d'autant plus intense que le séjour au froid a été plus long.

La réponse positive plus ou moins rapide des embryons, dès leur retour à 20°C se répercute directement sur le rythme des éclosions (Tabl. I). En effet, la durée de la période d'éclosion des oeufs ayant répondu positivement au choc thermique est de 5 jours lorsque l'action du froid s'est prolongé durant 15 semaines, alors qu'elle s'étale sur 10 et 13 jours respectivement pour un séjour de 5 ou 10 semaines au froid. Dans le groupe 3 cette période est non seulement réduite de moitié, mais, de plus, elle englobe la presque totalité des embryons.

Nombre des stades larvaires

Afin de vérifier si la durée de l'embryogenèse se répercute sur celle du développement post-embryonnaire, c'est-à-dire sur le nombre des stades larvaires, il s'agissait, d'une part, de raccourcir au maximum la durée de la diapause embryonnaire par mise en oeuvre du choc thermique réactivant, d'autre part, de l'allonger au maximum par action prolongée du froid.

Tableau II
Durée moyenne de l'embryogenèse et proportion des types de développement larvaire en
fonction des conditions thermiques auxquelles ont été soumis les oeufs
jusqu'à l'éclosion chez *Aeshna mixta*

Conditions thermiques	Durée moyenne de l'embryogenèse (en jours)	Pourcentage de larves à développement en		
		9 stades	10 stades	11 stades
10°C (10 semaines) avant retour à 20°C	102	67	33	—
conditions naturelles (20 semaines) suivies de 7 semaines à 5°C	193	—	81	19

Deux groupes d'oeufs (Tabl. II) ont été placés dans des conditions thermiques telles que dans le premier d'entre eux (séjour de 10 semaines à 10°C avant retour à 20°C) la durée de l'embryogenèse a été de 102 jours en moyenne, alors que dans le deuxième groupe, soumis d'abord aux conditions naturelles et placé ensuite en chambre froide (5°C), elle a atteint 193 jours en moyenne (SCHALLER & MOUZE, 1970).

L'élevage des larves (plus de 300 éclosions au départ) jusqu'à la métamorphose ou au moins jusqu'à un stade assez avancé par rapport à celle-ci (71 larves au total), permet de déterminer le nombre de stades larvaires parcourus ou à parcourir jusqu'au stade imaginal.

Il apparaît que dans le premier groupe le développement s'est effectué en 9 ou 10 stades larvaires, alors que dans le deuxième groupe le développement larvaire a comporté 10 ou 11 stades. Il faut toutefois remarquer que la mortalité larvaire a été très élevée dans le deuxième groupe, en raison de la prolongation forcée de la vie embryonnaire, ce qui n'exclut donc pas la possibilité d'un certain nombre de développements en 9 stades.

L'étude biométrique des larves appartenant à ces trois types de développement a confirmé chez *Aeshna mixta*, les observations antérieures faites sur *Aeshna cyanea* (SCHALLER, 1960), à savoir, 1^o: le type de développement suivi par une larve est déterminé dès l'éclosion de l'oeuf. 2^o: chaque type de développement est caractérisé par un taux de croissance particulier; plus le nombre de stades parcourus est élevé, plus le taux de croissance est faible (Fig. 2a). Les valeurs calculées dans les types 9, 10 et 11 sont de 1,40; 1,35 et 1,32 respectivement.

La durée des stades varie selon le type de développement suivi par la larve: elle est d'autant plus longue que celui-ci comporte plus de stades (Fig. 2b). Les courbes cumulatives représentant la durée des intermues jusqu'au stade 8 dans les trois types de développement sont nettement distinctes les unes des autres. La convergence des courbes dans les types en 9 et 10 stades s'explique par le fait que plus la larve se rapproche de la métamorphose, plus la durée des intermues s'allonge; en effet, le stade 8 représente l'avant-dernier ou l'antépénultième stade

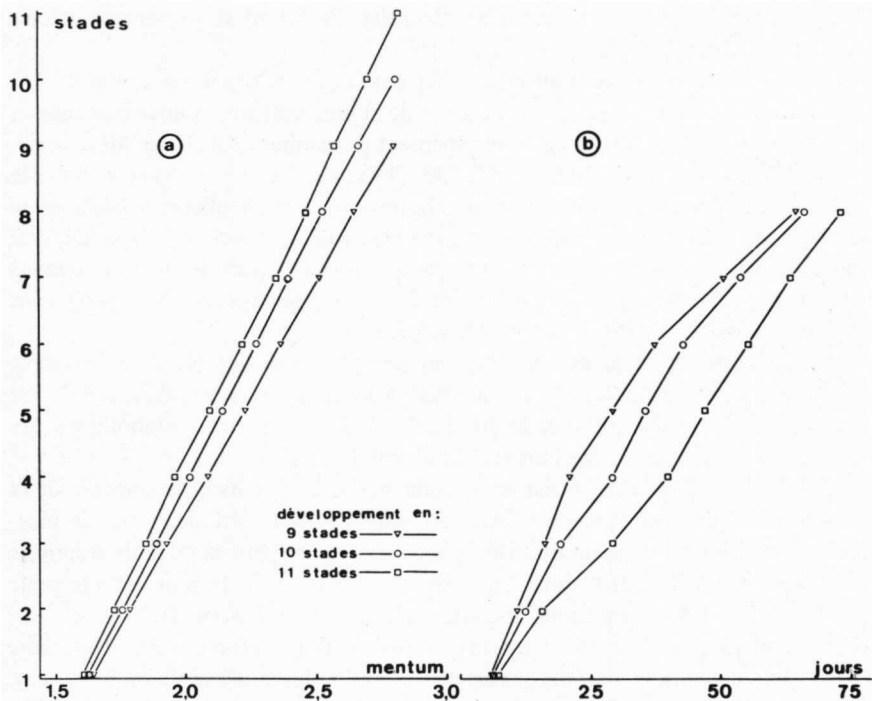


Fig. 2. *Aeshna mixta*. a: Croissance larvaire (valeurs logarithmiques de la longueur du mentum) en fonction du stade et du type de développement. b: durée des stades larvaires 1 à 8 dans les trois types de développement (valeurs cumulatives). (d'après SCHALLER & MOUZE, 1970).

dans les développements en 9 et 10 stades respectivement.

DISCUSSION

Les hypothèses formulées précédemment (SCHALLER, 1960, 1962) selon lesquelles les modalités du cycle biologique d'*Aeshna cyanea* et les variations que celui-ci peut subir sont déterminées au moment de l'éclosion de l'oeuf, semblent se vérifier à la lumière des deux études expérimentales réalisées sur *Aeshna mixta* (SCHALLER, 1968; SCHALLER & MOUZE, 1970) dont les résultats viennent d'être confrontés.

En ce qui concerne les conditions du déroulement de la diapause embryonnaire, les travaux de CORBET (1956) et d'AGUESSE (1961), montrant l'importance de l'abaissement de la température, sont confirmés. De plus, les conditions dans lesquelles intervient le choc thermique réactivant sont précisées et montrent que, si un séjour des oeufs de 5 semaines à 10°C permet de lever la diapause de

quelques embryons particulièrement réceptifs, l'effet n'est réellement atteint qu'à partir d'un séjour de 10 semaines à 10°C.

La comparaison du comportement des oeufs soumis constamment à 20°C à ceux qui ont subi un abaissement passager de la température, montre que celui-ci a eu pour effet de favoriser ce développement particulier qualifié de "développement de diapause" par ANDREWARTHA (1952) et LEES (1955) et de hâter le moment de l'éclosion. La diapause est éliminée dans les meilleurs délais lorsque la "valence thermique" propre à l'espèce (MÜLLER, 1965, 1970) se déplace momentanément en direction des températures basses, sans tomber en-dessous de 5°C qui constitue la limite inférieure du développement de diapause chez les Odonates (CORBET, 1956; SCHALLER, 1958).

Le phénomène de la synchronisation des éclosions observé dans certaines conditions expérimentales ainsi que dans les conditions naturelles, relève, en dernière analyse, du fait que le froid ralentit les processus métaboliques des Insectes et les fait entrer dans un état de vie ralentie.

Lorsque le séjour à 10°C est de 15 semaines, non seulement la diapause de la quasi-totalité des embryons est levée à l'issue de cette période, mais, de plus, ceux-ci sont entrés dans un état de quiescence qui persiste tant qu'ils resteront soumis au froid. Il suffit alors d'une simple élévation de la température pour provoquer une éclosion presque instantanée de la totalité des oeufs.

On s'est rapproché, en quelque sorte, des conditions naturelles. En effet, dans la nature la diapause des embryons est virtuellement levée dès la fin de l'automne à la suite d'une chute de la température. Ainsi que le font remarquer JOURD-HEUIL & MISSONNIER (1964) "à partir de novembre et en décembre, la température oscille entre des limites qui sont alors particulièrement favorables à l'élimination proprement dite de la diapause; mais elles ne le sont absolument plus à une éventuelle morphogenèse ou reprise d'activité". Une exposition prolongée des oeufs au froid durant l'hiver fait entrer ceux-ci en quiescence, assurant ainsi une synchronisation des éclosions dès le retour à des conditions de température favorables. Toutefois, il faut se garder de voir dans la synchronisation des éclosions le résultat d'un comportement identique de tous les embryons à des conditions thermiques déterminées. En effet, les différentes conditions expérimentales ont montré l'existence d'un seuil de sensibilité variable des embryons à l'action des températures basses.

L'influence des conditions thermiques auxquelles ont été soumis les embryons sur le nombre de stades larvaires et, par là même, sur la durée du développement post-embryonnaire, peut paraître plus problématique.

Pourtant, ainsi que l'ont montré les études biométriques sur *Aeshna cyanea* (SCHALLER, 1960, 1962) et sur *Aeshna mixta* (SCHALLER & MOUZE, 1970), le type de développement suivi par la larve est déterminé *ab ovo*. Non seulement, il a été possible de mettre en évidence dans chacune de ces espèces un certain nombre de types de développement différant par le nombre des stades, mais, de

plus, chacun de ces types est caractérisé par un taux de croissance particulier.

Ainsi, les larves néonates les plus grosses sont invariablement celles dont le développement post-embryonnaire comprend le plus petit nombre de stades, mais dont le taux de croissance est le plus élevé. Inversement, les larves les plus petites au départ subiront un nombre de mues plus important, mais seront affectés du taux de croissance plus faible.

Un tel parallélisme entre la taille des embryons à l'éclosion et le nombre des stades larvaires à parcourir a déjà été observé chez les Acridiens par HUNTER-JONES (1958) et par PAPILLON (1963), bien que le facteur déterminant semble être de nature différente.

Ainsi qu'il ressort des résultats des expériences réalisées sur *Aeshna mixta*, une embryogenèse raccourcie au maximum favorise l'apparition de développements larvaires s'effectuant en un nombre faible de stades (2/3 des individus du type en 9 stades pour 1/3 du type en 10 stades). Inversement, une embryogenèse longue, pratiquement doublée par rapport aux conditions précédentes, augmente considérablement la proportion de développements en 10 stades et fait apparaître celui en 11 stades.

Il faut en conclure que, plus la durée de l'embryogenèse est raccourcie, plus le nombre de larves néonates de grande taille est important. Ceci est en accord avec les observations de GUENNELON (1966) sur un Lépidoptère qui note que des conditions thermiques réactivantes convenablement choisies se traduisent par une activité mitotique intense de l'embryon, sans que celle-ci s'accompagne d'une embryogenèse notable. Dans ces conditions, l'augmentation de volume des ébauches embryonnaires expliquerait la formation de larves néonates de grande taille.

En ce qui concerne la durée de la croissance larvaire dans les différents types de développement, il va sans dire que plus le nombre de stades est élevé, plus cette durée augmente. A cet allongement du développement post-embryonnaire vient s'ajouter une augmentation de la durée des stades larvaires successifs qui est d'autant plus sensible que le nombre total de stades parcourus est plus élevé. Il a été montré chez *Aeshna mixta* (SCHALLER & MOUZE, 1970) que les intermues les plus courtes s'observent dans le type de développement en 9 stades, les plus longues dans le type en 11 stades. Il paraît difficile d'expliquer ces différences uniquement par le taux de croissance plus faible caractérisant le type de développement à nombre élevé de stades.

Ainsi que l'ont observé AGUESSE & TESTARD (1968), il faut également faire intervenir le régime alimentaire des larves et l'intensité de leur métabolisme, exprimé par l'augmentation pondérale des stades larvaires successifs, et enfin l'abondance plus ou moins grande de nourriture selon les saisons. Ces auteurs notent que parmi les larves d'*Aeshna cyanea* certaines sont caractérisées par une croissance rapide, alors que d'autres ont une croissance lente, entrecoupée d'une diapause larvaire, les premières présentant un rendement énergétique nettement

supérieur par rapport aux secondes. Le nombre total des stades traversés par les larves de chacune de ces deux catégories n'ayant pas été déterminé, il est difficile d'interpréter ces résultats à la lumière de nos expériences.

Il est néanmoins certain que les larves dont le taux de croissance est plus faible, ont davantage de chances de se trouver vers la fin de leur croissance dans des conditions où la quantité de nourriture mise à leur disposition diminue notablement. Comme il s'agit précisément des larves qui ont le plus de stades à parcourir, il est évident que ce seront avant tout elles qui entreront en diapause hivernale, alors que celles à développement court ont le plus de chances de se métamorphoser dans l'année même de l'éclosion.

L'exemple de l'espèce *Aeshna mixta*, pour laquelle on s'accorde à reconnaître un développement court, est particulièrement instructif à cet égard. Dans la région méditerranéenne les conditions climatiques assurent une embryogenèse relativement brève, à laquelle fait suite une éclosion précoce et un développement larvaire avec un nombre peu élevé de stades. L'espèce se métamorphose et se reproduit donc dans la même année, alors que dans les contrées plus septentrionales, pour des raisons inverses, le pourcentage des individus à développement lent a tendance à augmenter, ce qui a pour effet l'introduction d'une diapause larvaire hivernale.

Cette plasticité du cycle biologique permet d'expliquer l'aire de répartition extrêmement vaste et l'extension vers le nord de cette espèce essentiellement méditerranéenne.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUESSE, P., 1961. Contribution à l'étude écologique des Zygoptères de Camargue. Thèse, Paris, sér. A, no 3660, 4512.
- AGUESSE, P., 1962. Existence de deux types de développement chez les Odonates. C.R. Acad. Sc. Paris 225: 368-370.
- AGUESSE, P. & P. TESTARD, 1968. Les variations du rendement de la nourriture chez les larves d'*Aeschnidae* en fonction de leur vitesse de croissance. Ann. Limnol. 4: 199-208.
- ANDREWARTHA, H.G., 1952. Diapause in relation to the ecology of insects. Biol. Rev. 27: 50-107.
- CORBET, P.S., 1956. The influence of temperature on diapause development in the dragonfly *Lestes sponsa* (Odonata: *Lestidae*). Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 31: 45-48.
- CORBET, P.S., 1957. The life-history of the emperor dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: *Aeshnidae*). J. anim. Ecol. 26: 1-69.
- CORBET, P.S. & S.A. CORBET, 1958. Emergence of a summer species of dragonfly. Nature 182: 194.
- DEGRANGE, C. & M.D. SEASSAU, 1964. Recherches sur la croissance de l'Odonate Anisoptère *Aeschna cyanea* Müll. Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble 56: 85-103.
- GUENNELON, G., 1966. Contribution à l'étude de la diapause embryonnaire chez *Archips rosana* L. (Lepidoptera: *Tortricidae*). Ann. Epiphyties 17: 1-135.
- HUNTER-JONES, P., 1958. Laboratory studies on the inheritance of phase characters in Locusts. Anti-locust Bull. 29: 1-32.

- JOURDHEUIL, P. & J. MISSONNIER, 1964. Remarques sur quelques phénomènes de régulation du cycle saisonnier des insectes. Rev. gén. Sc. 71: 25-37.
- LEES, A.D., 1955. The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge Univ. Press.
- MÜLLER, H.J., 1965. Probleme der Insektendiapause. Verh. dt. zool. Ges. 18: 192-222.
- MÜLLER, H.J., 1970. Formen der Dormanz bei Insekten. Nova Acta Leopold. 35: 7-27.
- PAPILLON, M., 1963. Influence de la température d'incubation sur le polymorphisme larvaire de *Schistocerca gregaria* F.C.R. Acad. Sc. Paris 256: 4098-4100.
- SCHALLER, F., 1957. Préliminaires de la métamorphose chez les Odonates. Observations sur les stades larvaires d'*Aeschna cyanea* Müll. (Odonata). Actes Soc. Lin. Bordeaux 97: 121-134.
- SCHALLER, F., 1960. Étude du développement post-embryonnaire d'*Aeschna cyanea* Müll. Ann. Sc. nat. (Zool.) 2 (12): 751-868.
- SCHALLER, F., 1962. Rôle de la diapause et de la vitesse du développement dans le cycle biologique d'*Aeschna cyanea* Müll. (Insecte Odonate). Bull. Ass. Philomath. Als.-Lorr. 11: 128-137.
- SCHALLER, F., 1968. Action de la température sur la diapause et le développement de l'embryon d'*Aeschna mixta* Latr. (Odonata). J. Insect Physiol. 14: 1477-1483.
- SCHALLER, F. & M. MOUZE, 1970. Effet des conditions thermiques agissant durant l'embryogenèse sur le nombre et la durée des stades larvaires d'*Aeschna mixta* (Odon. Aeschnidae). Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 6: 339-346.