

**CROISSANCE DES LARVES DE *LESTES EURINUS* SAY
ÉLEVÉES EN LABORATOIRE (ZYGOPTERA: *LESTIDAE*)**

P. PELLERIN et J.-G. PILON

Département des Sciences biologiques, Université de Montréal,
C.P. 6128, Montréal 101, Québec, Canada

Reçu le 8 novembre 1976 / Accepté le 15 novembre 1976

LARVAL GROWTH OF *LESTES EURINUS* SAY UNDER LABORATORY CONDITIONS (ZYGOPTERA: *LESTIDAE*) – Larval growth of *L. eurinus* is studied in detail on a laboratory culture. The occurrence of several growing types (13, 14, 15 and 17 instars) is discussed. The growth of the laboratory reared larvae is compared to that of larvae caught in the field; this gives an evaluation of the efficiency of our rearing technique. Finally, an allometric study underlines the existence of two distinct growth phases in the life-cycle of this species.

INTRODUCTION

Un grand nombre de tentatives d'élevages en laboratoire ont déjà été entreprises dans le passé par différents chercheurs. La plupart de ces études n'aboutissent qu'à des résultats partiels car souvent, on ne parvenait pas à obtenir le cycle larvaire complet. Cependant, ceux qui sont parvenus à obtenir des adultes à partir d'élevages ont remarqué l'existence de plusieurs types de développement différents; c'est-à-dire que le nombre total de stades effectués avant l'émergence variait plus ou moins. On attribuait généralement ces variations à des conditions d'élevage inadéquates (BALFOUR-BROWNE, 1909; GRIEVE, 1937; MARTIN, 1939).

Plus récemment, en 1957, SCHALLER entreprit l'étude du cycle vital d'*Aeshna cyanea* Müll. Ayant réussi à effectuer l'élevage d'un grand nombre de ces larves sous des conditions de température stables, il observa quatre types de développement: 10, 11, 12 et 13 stades. Ces résultats l'ont amené à émettre l'hypothèse d'une détermination "ab ovo" des différents types de développe-

ment; c'est-à-dire que les différences dans le nombre de mues ne seraient pas dues à des conditions externes mais seraient plutôt liées à un ou plusieurs facteurs internes. Une étude biométrique de la croissance de la ptérothèque antérieure droite permet de décrire une droite d'allométrie particulière pour chacun des quatre types de développement. Des données recueillies sur la durée des stades montrèrent que les durées d'intermue augmentent au fur et à mesure que les larves approchent de la métamorphose, et ce dans les quatre types de développement (SCHALLER, 1957).

Une expérience subséquente précisa l'influence de conditions de température particulières sur la rapidité de l'embryogénèse et, de là, sur le nombre et la durée des stades larvaires (SCHALLER & MOUZE, 1970). Ces auteurs étudièrent la croissance de larves d'*Aeshna mixta* Latr. provenant de deux groupes d'oeufs différents: l'un subissant un traitement thermique réactivant (embryogénèse courte) et l'autre subissant un traitement en chambre froide (5°C) pendant sept semaines (embryogénèse prolongée). L'embryogénèse accélérée entraîna un développement rapide (moins de stades), tandis que l'embryogénèse prolongée provoqua un développement plus lent (plus de stades). Ces expériences ont montré que les stades larvaires sont d'autant plus longs que le type de développement suivi par les larves est plus lent (plus de stades). Les larves étudiées ayant toutes été placées dès l'éclosion dans des conditions rigoureusement identiques, la différence entre les deux types de croissance ne peut donc pas être attribuée à des différences de conditions externes durant la vie post-embryonnaire.

De notre côté, nous examinerons tout d'abord les résultats obtenus à partir d'élevages effectués à deux températures expérimentales (20° et 25°C) et nous comparerons la croissance des larves de l'élevage avec celle de larves de la même espèce provenant du milieu naturel. Nous traiterons ensuite de la durée relative des stades en fonction du type de développement. Nous effectuerons finalement une étude de l'allométrie de croissance interstade, à partir de mesures de longueur du fémur métathoracique, du mentum et des ptérothèques mésothoraciques.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La méthode d'élevage utilisée a été décrite antérieurement (PELLERIN & PILON, 1975). Rappelons seulement que les oeufs sont séparés dès l'éclosion en deux groupes d'élevage soumis respectivement à 20°C et 25°C; la photopériode est gardée constante, de 14 heures d'illumination. Chaque larve étant élevée individuellement, la récolte des exuvies nous permet de constituer des séries de croissance pour chaque individu particulier. Les préparations microscopiques sont faciles à effectuer et on y distingue clairement toutes les structures morphologiques externes. Les mesures sont effectuées sur les exuvies, à l'aide d'un oculaire micrométrique adapté à un stéréoscope Wild M-5; nous mesurons la

largeur de la capsule céphalique, la longueur du mentum, du fémur métathoracique et des ptérothèques méso- et métathoraciques. Le traitement mathématique des données a été réalisé au laboratoire de biologie mathématique de l'Université de Montréal, à l'aide d'une calculatrice programmable Hewlett-Packard model 9830-A.

RÉSULTATS

Les moyennes et écarts-types ont été calculés pour chaque stade des deux groupes expérimentaux. Ces valeurs sont groupées dans les Tableaux I (25°C) et II (20°C). Un test de signification (t de Student) nous permet de comparer la moyenne d'un stade avec celle du stade suivant pour chacune des séries de mesures. Les résultats de ce test de signification sont indiqués au moyen de symboles, vis-à-vis chacune des paires de données. Les caractères * et ** indiquent respectivement une différence significative aux seuils de probabilité de 0.05 et 0.01; "0" indique l'égalité des moyennes des deux groupes de mesures considérés et "X" indique les cas où le test n'est pas valide par suite de la non-égalité des variances des deux groupes de mesures concernés.

ÉLEVAGE À 25°C

Dans la portion de l'élevage effectuée à 25°C, 16 larves ont atteint le stade adulte. Une d'entre elles effectua 17 mues larvaires, prolarve et mue imaginale comprises, toutes les autres ne nécessitant que 15 stades larvaires. Toutes les larves de ce groupe ont émergé au cours du mois de décembre, après environ cinq mois de croissance ininterrompue; les conditions d'élevage de ce groupe se rapprochaient des conditions optimum observées sur le terrain à l'époque de l'éclosion des oeufs. L'individu ayant complété deux stades supplémentaires montre un certain retard de croissance dès le troisième ou quatrième stade; ce retard s'accroît progressivement d'un stade à l'autre et cette larve atteint le quinzième stade avec une taille de beaucoup inférieure à la taille moyenne du groupe. Les deux stades additionnels lui permettent d'émerger avec une taille comparable à celle des autres larves. Cet individu ne se distingue des autres que par la date d'éclosion; il provient d'un groupe d'individus éclos le 30 juillet 1972, soit au moins dix jours avant les autres (éclosions du 11 au 16 août 1972). Ceci pourrait être considéré comme un exemple de la détermination "ab ovo" du type de développement larvaire (SCHALLER, 1960). Le type de développement pourrait en effet différer selon la date de ponte et dépendre de la femelle ayant produit les oeufs (facteurs génétiques). Cette interprétation doit cependant être considérée avec réserve, le phénomène n'ayant été observé que chez un seul individu.

Les moyennes calculées pour chaque stade sont toutes significativement

Tableau I
Élevage à 25 degrés; valeurs moyennes et écarts-types ($\bar{X} \pm S_x$)
des mesures effectuées (mm). N = 16

Stades	Capsule céphalique	Mentum	Fémur	Ptérothèque mésothoracique	Ptérothèque métathoracique
2	.32 ± .02	.33 ± .02	.61 ± .04		
3	.51 ± .02**	.48 ± .02**	.85 ± .03**		
4	.70 ± .04**	.63 ± .03**	1.07 ± .06**		
5	.90 ± .06**	.82 ± .05**	1.36 ± .08**		
6	1.17 ± .08**	1.07 ± .06**	1.72 ± .08**		
7	1.47 ± .06**	1.31 ± .07**	2.14 ± .08**	.22 ± .04	.23 ± .04
8	1.78 ± .09**	1.65 ± .06**	2.61 ± .15**	.30 ± .04**	.30 ± .02 ^x
9	2.11 ± .09**	1.98 ± .08**	3.04 ± .10**	.45 ± .07**	.44 ± .06**
10	2.40 ± .10**	2.36 ± .10**	3.50 ± .14**	.65 ± .07**	.66 ± .07**
11	2.75 ± .10**	2.74 ± .10**	3.95 ± .17**	.96 ± .13**	.93 ± .12**
12	3.12 ± .16**	3.16 ± .14**	4.46 ± .16**	1.38 ± .16**	1.30 ± .12**
13	3.54 ± .09**	3.66 ± .14**	5.06 ± .10**	2.02 ± .11**	1.94 ± .12**
14	4.03 ± .06**	4.28 ± .12**	5.49 ± .12**	3.49 ± .16**	3.29 ± .16**
15	4.62 ± .15**	4.63 ± .15**	5.77 ± .19**	6.82 ± .26**	6.35 ± .29 ^x
St. F (milieu naturel)	4.61 ± .11 ^o	6.17 ± .21**	6.59 ± .24**	7.22 ± .32**	6.78 ± .29**

** Moyennes significativement différentes au seuil de 0.01; $P < .01 < .05$

* Moyennes significativement différentes au seuil de 0.05; $.01 < P < .05$

^o Pas de différence significative aux seuils de .05 et .01; $.01 < .05 < P$

^x Test de signification non valide

différentes entre elles et ce pour les cinq types de mesures considérés ($P < .01 < .05$) (Tab. I). L'hypothèse sous-jacente au test de signification (égalité des variances) est confirmée partout sauf dans deux cas. Ceci est provoqué par des variations non aléatoires de l'échantillonnage dues au nombre restreint de mesures, ou encore par l'effet d'une augmentation soudaine du taux de croissance qui entraîne une augmentation de la variance.

Nous présentons au bas du tableau les moyennes de mesures effectuées sur des exuvies de stade final prélevées sur le terrain. Sauf pour la capsule céphalique, les moyennes des mesures des différentes structures sont significativement plus élevées chez les larves provenant du milieu naturel. Ces dernières donneront donc des adultes d'une taille légèrement supérieure à celle des adultes obtenus en laboratoire. Une comparaison des mesures effectuées d'une part sur des imagos prélevés en milieu naturel et d'autre part sur les imagos obtenus à partir de l'élevage constitue le test définitif permettant de juger du rendement et de l'efficacité de la méthode d'élevage employée. On a effectué les mesures suivantes sur les 16 imagos obtenus de l'élevage à 25°C: distance de l'arcus au nodus dans l'aile antérieure; largeur de la capsule céphalique; longueur du fémur

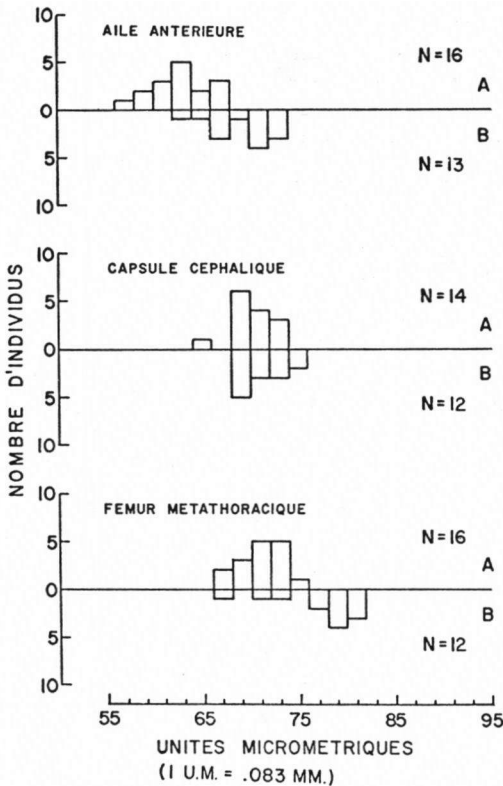


Fig. 1. Histogrammes de fréquence des différentes mesures de longueur des imagos provenant de l'élevage (A) et du milieu naturel (B).

ÉLEVAGE À 20°C

La portion de l'élevage conservée à 20°C a montré une croissance fortement retardée. La durée de chaque intermue est prolongée de façon générale et elle est très variable d'un individu à l'autre, surtout pour les stades avancés. De plus, la taille des larves à un stade donné est inférieure à la taille du stade correspondant chez les larves élevées à 25°C. L'émergence des imagos est retardée de façon appréciable à cette température. La croissance subit un ralentissement notable (Fig. 2) et la mortalité est très importante. Ce n'est qu'après avoir remonté la température à 25°C que nous avons pu obtenir quelques émergences (quatre en tout). On distingue deux types de développement dans ce groupe: 13 et 14 stades. Des neuf larves parvenues à la fin de leur cycle, six appartenaient au premier groupe, dont trois sont émergées et trois appartenaient au deuxième

métathoracique. Ces mesures sont comparées à une série de mesures similaires effectuées sur un échantillon de 12 adultes matures, capturés dans le milieu naturel à l'époque de la ponte. Les histogrammes de fréquence de ces mesures apparaissent à la Figure 1 et le Tableau III regroupe les valeurs moyennes de chacun des groupes de mesures. Ici encore, les mesures de largeur de la capsule céphalique ne rendent compte d'aucune différence significative entre les deux échantillons; par contre, les deux autres groupes de mesures font ressortir une différence significative. Ces résultats corroborent ce que nous avons déjà conclu au sujet des larves de stade final.

Tableau II
Élevage à 20 degrés; valeurs moyennes et écarts-types ($\bar{X} \pm S_x$)
des mesures effectuées (mm). N = 9

Stades	Capsule céphalique	Mentum	Fémur	Ptérothèque mésothoracique	Ptérothèque métathoracique
2	.34 ± .01	.35 ± .01	.65 ± .02		
3	.47 ± .03 ^x	.47 ± .01**	.86 ± .04**		
4	.66 ± .04**	.61 ± .02**	1.05 ± .05**		
5	.87 ± .12**	.80 ± .10 ^x	1.35 ± .15 ^x		
6	1.16 ± .17**	1.02 ± .15**	1.64 ± .23**		
7	1.38 ± .10**	1.24 ± .09**	2.00 ± .13**	.22 ± .05	.22 ± .06
8	1.74 ± .11**	1.59 ± .09**	2.46 ± .15**	.30 ± .04*	.30 ± .06**
9	2.11 ± .10**	1.99 ± .14**	2.94 ± .18**	.48 ± .09**	.49 ± .07**
10	2.52 ± .11**	2.50 ± .16**	3.47 ± .18**	.82 ± .14**	.82 ± .12**
11	2.97 ± .16**	3.12 ± .25**	4.16 ± .23**	1.46 ± .29**	1.43 ± .25**
12	3.44 ± .24**	3.69 ± .30**	4.58 ± .26**	2.25 ± .48**	2.24 ± .49**
13	4.02 ± .25**	4.24 ± .28**	4.97 ± .17**	5.10 ± 1.39**	4.88 ± 1.34**
14	4.16 ± .17 ^o	4.48 ± .35 ^o	5.17 ± .09 ^o	5.92 ± .26 ^o	5.64 ± .16 ^o

** Moyennes significativement différentes au seuil de 0.01; $P < .01 < .05$

* Moyennes significativement différentes au seuil de 0.05; $.01 < P < .05$

^o Pas de différence significative aux seuils de .05 et .01; $.01 < .05 < P$

^x Test de signification non valide

Tableau III
Valeurs moyennes et écarts-types ($\bar{X} \pm S_x$)
des mesures effectuées sur les imagos

Source du matériel	Aile antérieure	Capsule céphalique	Fémur métathoracique
<i>Milieu naturel</i>	5.76 ± 0.26 **	5.98 ± 0.19 ^o	6.42 ± 0.35 **
<i>Élevage (25°C)</i>	5.25 ± 0.26	5.87 ± 0.16	5.93 ± 0.18

** Moyennes significativement différentes au seuil de 0.01 ($P < .01 < 0.05$)

^o Pas de différence significative aux seuils de .05 et .01 ($.01 < .05 < P$)

groupe où l'on n'obtenait qu'une émergence. Les imagos obtenus à partir de cet élevage sont tous d'une taille très inférieure à la normale. Les larves appartenant au type de développement à 14 stades accusent un retard dans leur croissance à partir du dixième stade, lorsqu'on les compare au groupe qui montre un développement à 13 stades. Le stade supplémentaire réalisé par ces larves leur permet d'émerger avec une taille comparable aux autres. Rien ne nous permet d'expliquer de façon précise la différence de croissance observée entre le groupe élevé à 25°C et celui élevé à 20°C. Les conditions d'élevage inadéquates pour

cette espèce (20°C) jouent probablement un rôle, en provoquant chez ces larves une croissance désordonnée et finalement interrompue.

Les moyennes calculées pour chaque stade sont significativement différentes entre elles ($P < .01 < .05$) sauf dans le cas des deux derniers stades. A trois reprises, le test de signification n'est pas valide par suite de la non-égalité des variances. Les moyennes du quatorzième stade ne sont pas significativement différentes de celles du treizième stade ($.01 < .05 < P$) du fait qu'elles représentent les trois larves retardées au cours du cycle vital et ayant effectué un stade supplémentaire pour combler la différence de taille qui les sépareit des autres larves.

Ces résultats montrent que le type de développement, déterminé avant ou pendant l'embryogénèse, peut être fortement perturbé par des conditions extérieures demeurant défavorables après l'éclosion. De plus, la relation soulignée par Schaller entre la durée des stades larvaires et le type de développement ne se reproduit pas dans notre cas.

La Figure 2 donne la durée moyenne cumulée des stades larvaires (en jours), en fonction du rang du stade et du type de développement. La durée moyenne de chaque stade en particulier est indiquée pour les deux températures expérimentales dans le Tableau IV. Les larves élevées à 20°C sont représentées jusqu'au onzième stade; après ce stade, la température de cette portion de l'élevage a été remontée à 25°C. On remarquera que le retard accumulé par ces larves, par rapport aux larves élevées à 25°C, s'accroît graduellement jusqu'au onzième stade. Pour ce qui est de l'élevage à 25°C, l'individu ayant effectué deux stades supplémentaires arrive au quinzième stade après un nombre de jours cumulés comparable à celui des autres larves de son groupe; il ne diffère donc des autres,

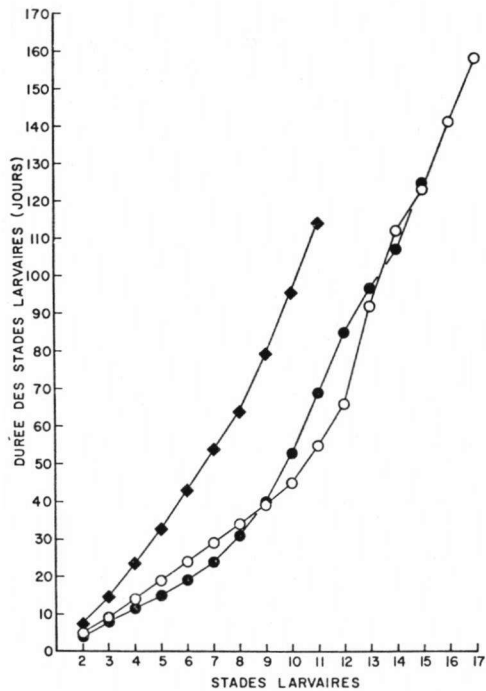


Fig. 2. Durée des stades larvaires en fonction du rang et du type de développement. ◆ = élevage à 20°C; - ● = élevage à 25°C (15 stades); - ○ = élevage à 25°C (17 stades).

Tableau IV
Valeurs moyennes et écarts-types ($\bar{X} \pm S_x$) de la durée des
intermues (en jours), en fonction du stade atteint

Stades	25 Degrés	20 Degrés
2	4.07 ± 0.75	7.77 ± 0.83
3	4.15 ± 2.11	7.11 ± 1.16
4	3.38 ± 0.50	8.66 ± 1.0
5	3.61 ± 0.50	9.88 ± 3.10
6	4.07 ± 0.64	10.11 ± 1.45
7	4.69 ± 1.25	10.44 ± 3.12
8	7.00 ± 1.87	10.88 ± 2.93
9	9.30 ± 1.93	14.66 ± 1.11
10	13.00 ± 4.84	16.11 ± 2.26
11	15.90 ± 2.05	18.71 ± 4.19
12	15.61 ± 2.98	
13	12.07 ± 2.36	
14	10.30 ± 1.97	
15	17.46 ± 1.66	

à ce moment, que par sa taille.

ÉTUDE BIOMÉTRIQUE DE LA CROISSANCE LARVAIRE

Les données dont nous disposons peuvent se prêter à une étude de l'allométrie de croissance; cette méthode a l'avantage de permettre une description détaillée de la croissance inter-stade. Les deux structures qui ont été étudiées de ce point de vue sont le mentum et la ptérothèque mésothoracique; ces structures sont caractéristiques des larves d'Odonates et se prêtent de plus à des mesures très précises. Nous n'avons considéré pour cette étude que les larves ayant complété 15 stades larvaires à 25°C.

Les mesures de longueur totale des exuvies étant toujours sujettes à d'assez grandes variations, le fémur métathoracique a été choisi comme caractère de référence. C'est un segment qui s'accroît surtout en longueur et dont la forme générale change peu; de plus, cette structure est particulièrement intéressante à cause de la facilité et de la précision des mesures auxquelles elle se prête. On a représenté respectivement les mesures de la longueur du mentum et les mesures de la longueur de la ptérothèque mésothoracique en fonction de la longueur du fémur. Les diagrammes de dispersion de ces mesures sont représentés à la Figure 3a-b; on obtient dans les deux cas un nuage de points hétéroscédastique et curviligne.

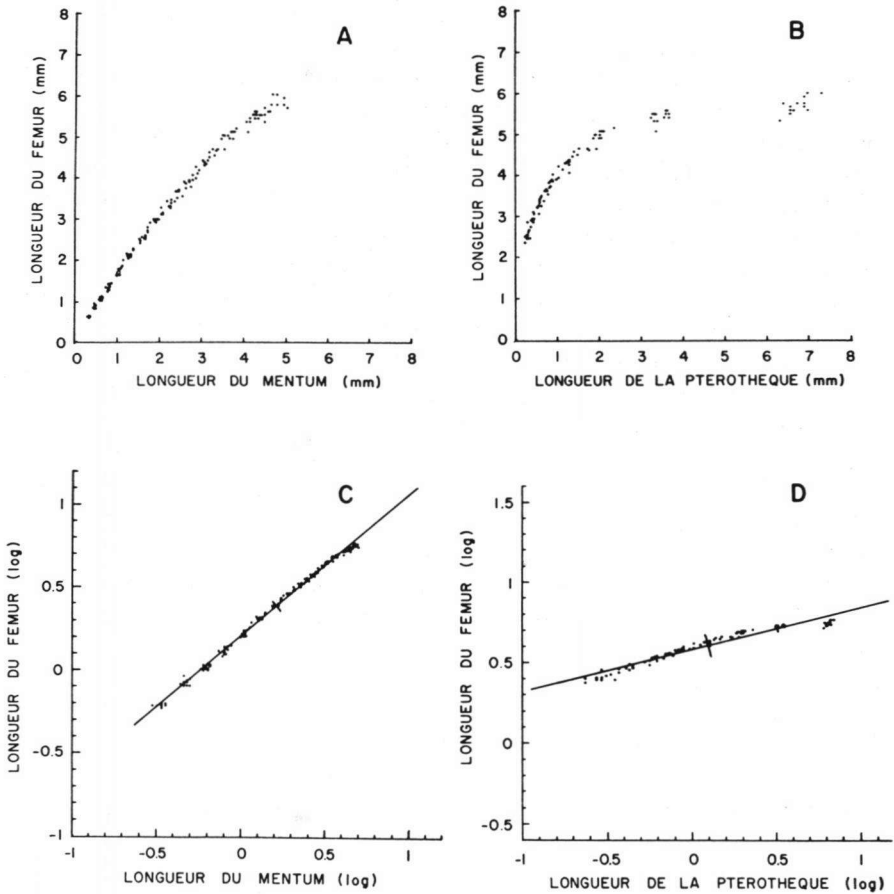


Fig. 3. (A) Diagramme de dispersion de la longueur du fémur métathoracique et de la longueur du mentum; – (B) Diagramme de dispersion de la longueur du fémur métathoracique et de la longueur de la ptérothèque mésothoracique; – (C) Diagramme de dispersion (valeurs logarithmiques) de la longueur du fémur métathoracique et de la longueur du mentum. Axes principaux de l'ellipse d'égal probabilité (95%); – (D) Diagramme de dispersion (valeurs logarithmiques) de la longueur du fémur métathoracique et de la longueur de la ptérothèque mésothoracique. Axes principaux de l'ellipse d'égal probabilité (95%).

Dans le diagramme de dispersion des mesures du mentum, le groupement des points nous permet de distinguer clairement les cinq ou six premiers stades larvaires. La dispersion des mesures va ensuite en s'accroissant jusqu'au quinzième stade. Dans le cas des mesures de la ptérothèque, les stades 7 à 13 sont impossible à distinguer l'un de l'autre; seuls les deux derniers stades se détachent

clairement du groupe, à cause de la brusque augmentation du taux de croissance de cette structure avant l'émergence.

Etant donné que nous avons affaire ici à des variables également aléatoires, la méthode de la régression orthogonale s'applique avec avantage. La régression orthogonale correspond à l'axe majeur des ellipses d'égal probabilité (calculées au seuil de 95%); l'axe majeur est défini par la condition que la somme des carrés des distances des points à la droite (mesurées perpendiculairement à cette droite) soit minimum. L'axe majeur minimise les écarts par rapport aux deux variables à la fois, et tient compte simultanément de la variation chez les deux variables.

Le calcul des coordonnées des axes principaux des ellipses équiprobables est détaillé dans le travail de JOLICOEUR & MOSIMANN (1968).

La transformation logarithmique ($x_i = \text{Log}_{10}X_i$, $x_j = \text{Log}_{10}X_j$) redresse avantageusement les courbes précédentes (Fig. 3c-d); l'analyse des données sera donc poursuivie de la même façon que si les valeurs $\text{Log}_{10}X_i$ et $\text{Log}_{10}X_j$ appartenaient à une population statistique normale bidimensionnelle. La description de ces distributions à l'aide de l'axe majeur permet de faire des déductions intéressantes au sujet du mode de croissance des structures étudiées.

Mentum:

Les coordonnées des axes principaux de la distribution sont tout d'abord calculées à partir des 170 paires de données transformées. Ces axes apparaissent sur la Figure 3c. L'équation de l'axe majeur est la suivante:

$$\frac{X_1 - 0.21550164}{0.758329307} = \frac{X_2 - 0.397990172}{0.651871661}$$

et la pente de la droite (κ) est: 0.8596. On s'aperçoit que la transformation logarithmique accentue la différenciation des premiers stades larvaires, tout en diminuant la dispersion des points représentant les derniers stades; cependant, elle ne réduit pas de façon appréciable l'hétéroscédasticité des deux nuages de points. L'extrémité de la courbe est toujours nettement incurvée en dessous de l'axe majeur: ces points représentent les deux derniers stades larvaires.

Tout porte à croire que nous sommes en présence du phénomène décrit par Tessier (1948) sous le nom de changement de phase (dans MAYRAT, 1964). Selon cet auteur, les cycles vitaux de plusieurs arthropodes marquent des étapes ou phases, qui sont séparées l'une de l'autre par des stades critiques de durée assez brève où, sans que le poids ou la taille augmentent sensiblement, les règles qui présidaient jusque là à la croissance changent brusquement (surtout pour certains organes particuliers). Ces stades critiques se marquent sur les diverses courbes de croissance relative par des points anguleux ou des discontinuités.

Les coordonnées des axes principaux sont recalculées séparément pour les deux groupes de mesures, et sont représentées sur la Figure 4a. On voit que le nouvel axe majeur décrit la croissance des 13 premiers stades de façon sensible-

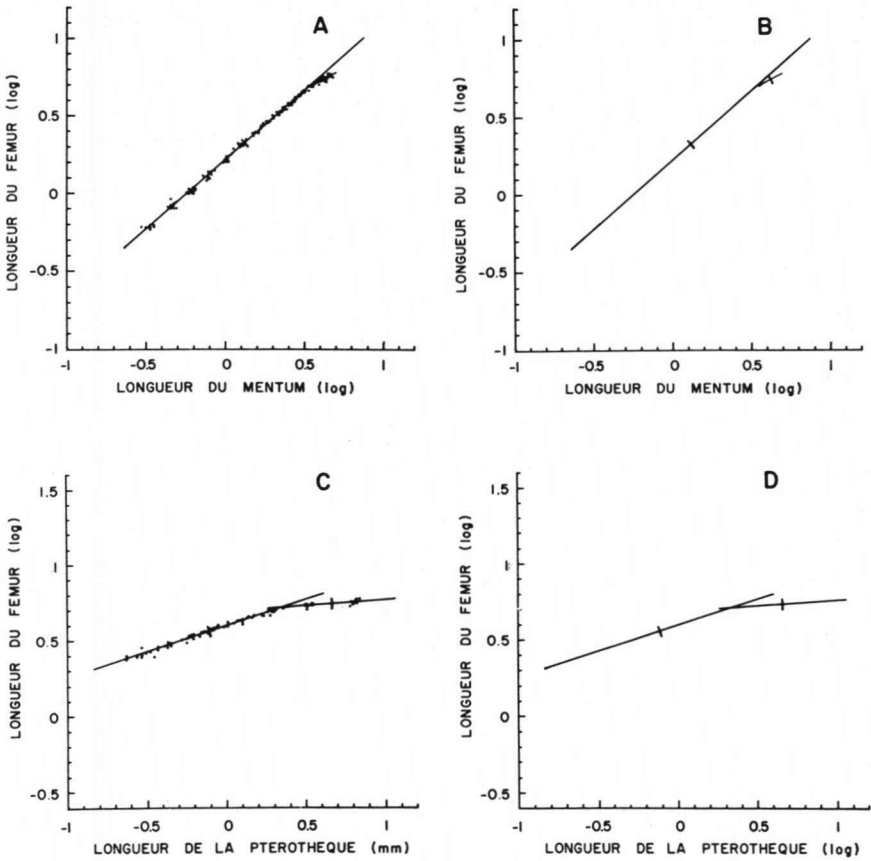


Fig. 4. (A) Diagramme de dispersion (valeurs logarithmiques) de la longueur du fémur métathoracique et de la longueur du mentum. Axes principaux calculés séparément pour les deux derniers stades; – (B) Axes principaux de la Figure 4A, représentés sans les points figuratifs; – (C) Diagramme de dispersion (valeurs logarithmiques) de la longueur du fémur métathoracique et de la longueur de la pterothèque mésothoracique. Axes principaux calculés séparément pour les deux derniers stades; – (D) Axes principaux de la Figure 4C, représentés sans les points figuratifs.

ment plus efficace

$$\frac{X_1 - 0.136877128}{0.750488864} = \frac{X_2 - 0.334420634}{0.660883095}$$

$$\kappa = 0.8806$$

tandis que l'axe majeur de la distribution des mesures des deux derniers stades suit une direction très différente.

$$\frac{X_1 - 0.650960474}{0.884248254} = \frac{X_2 - 0.750067610}{0.467017157}$$

$$\kappa = 0.5281$$

Pour plus de clarté, les mêmes axes principaux sont représentés sans les points individuels sur la Figure 4b.

Ptérothèque mésothoracique:

On procède de la même façon pour les 100 paires de données qui concernent les mesures des ptérothèques. La Figure 3d représente le diagramme de dispersion de ces données transformées, avec les axes principaux de l'ellipse d'égal probabilité au seuil de 95%. On s'aperçoit ici aussi que la droite de régression (axe majeur) ne suit pas tout à fait la distribution des points.

$$\frac{X_1 - 0.109271824}{0.967221301} = \frac{X_2 - 0.616104104}{0.253934942}$$

$$\kappa = 0.2625$$

On recalcule comme précédemment les coordonnées des axes en séparant les deux stades (Fig. 4c). La distribution des points des premiers stades ne semble pas différer d'une distribution normale bidimensionnelle

$$\frac{X_1 + 0.094414844}{0.947202379} = \frac{X_2 - 0.569035846}{0.320636325}$$

$$\kappa = 0.3385$$

et les deux derniers stades se distinguent très clairement du premier groupe.

$$\frac{X_1 - 0.688995415}{0.997238909} = \frac{X_2 - 0.750067610}{0.074260071}$$

$$\kappa = 0.0744$$

La Figure 4d représente les axes principaux, sans les points figuratifs.

CONCLUSION

Les larves élevées à 25°C selon la méthode préconisée atteignent une taille finale légèrement inférieure à celle des larves qui se développent dans le milieu naturel. Cette différence de taille est attribuable en grande partie à la difficulté que nous avons éprouvée pour nourrir les larves des stades avancés. Une température de développement inadéquate constitue un autre facteur pouvant entrer en ligne de compte. La température maximale de développement peut en effet varier selon l'étape de développement atteinte, de la même façon qu'elle varie d'une espèce à une autre; il est donc possible que la température choisie n'ait pas été propice à certaines étapes du développement de notre espèce.

Notre analyse nous a permis de mettre en évidence les faits suivants: (1) l'existence de types de développement différents; (2) l'existence de phases de croissance distinctes au cours du développement larvaire.

Les facteurs déterminant le type de développement peuvent être classés en deux catégories: d'une part, ceux qui agissent avant l'éclosion (détermination "ab ovo"), comprenant les facteurs qui agissent durant l'ovogénèse, ceux qui agissent durant l'embryogénèse et les facteurs génétiques; et d'autre part, les facteurs qui agissent après l'éclosion, dans la portion post-embryonnaire du cycle vital. On a montré que des conditions défavorables agissant après l'éclosion peuvent avoir une influence extrêmement marquée sur la détermination du type de développement et sur la croissance en général. On a de plus montré qu'une différence dans le type de développement n'entraîne pas nécessairement une différence de la durée moyenne des intermues.

L'étude de l'allométrie de croissance du mentum et de la ptérothèque nous a finalement permis de définir deux phases de croissance distinctes; les droites de régression orthogonale permettent de déterminer clairement ces deux phases. Le changement de phase apparaît dans les deux structures étudiées et se produit entre le treizième et le quatorzième stade. Ce changement de phase est important dans le cas des ptérothèques; il permet à une structure n'ayant aucune utilité particulière pendant la vie aquatique d'atteindre la taille voulue en vue de l'émergence durant les toutes dernières étapes de la vie larvaire. La croissance plus rapide du mentum durant les deux derniers stades correspond à la période qui suit l'hibernation. A cette époque, les larves sont assez volumineuses et ne se nourrissent plus que de proies assez vigoureuses telles que les larves d'éphémères. Le mentum reste donc un organe très important jusqu'au dernier stade larvaire.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier MM. ROBERT BEAUSÉJOUR et ARTHUR CARRIÈRE, membres du personnel de la Station de biologie de l'Université de Montréal, dont l'aide matérielle nous a été d'un grand secours. Nous remercions également toutes les personnes

qui nous ont de près ou de loin apporté leur aide au cours de ce travail.

Ce projet a été subventionné en partie par le Conseil national de recherche du Canada et par le ministère de l'Éducation du Québec.

BIBLIOGRAPHIE

- BALFOUR-BROWNE, F., 1909. The life history of the agrionid dragonfly. *Proc. zool. Soc. Lond.* 1: 253-285.
- GRIEVE, E.G., 1937. Studies of the biology of the damselfly *Ischnura verticalis* (Say), with notes on certain parasites. *Entomologica am.* 17: 121-153.
- JOLICOEUR, P. & J.E. MOSIMANN, 1968. Intervalles de confiance pour la pente de l'axe majeur d'une distribution normale bidimensionnelle. *Biométrie-Praximétrie* 9 (2): 121-140.
- MARTIN, R.D.C., 1939. Life histories of *Agrion aequabile* and *Agrion maculatum*. *Ann. ent. Soc. Am.* 32: 601-619.
- MAYRAT, A., 1964. Croissance et développement chez les Crustacés, leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les insectes). *Mém. Inst. fr. Afr. noire* 77: 502-643.
- PELLERIN, P. & J.-G. PILON, 1975. Cycle biologique de *Lestes eurinus* Say (Odonata: Lestidae), méthode d'élevage en milieu conditionné. *Naturaliste can.* 102: 643-652.
- SCHALLER, F., 1957. Préliminaires de la métamorphose chez les Odonates. Observations sur les stades larvaires d'*Aeschna cyanea* Müll. (Odonata). *Actes Soc. linn. Bordeaux* 97: 121-134.
- SCHALLER, F., 1960. Etude du développement post-embryonnaire d'*Aeschna cyanea* Müll. *Annl. Sci. nat. Zool. Biol. Anim.* (XII) 2: 751-868.
- SCHALLER, F. & M. MOUZE, 1970. Effets des conditions thermiques agissant durant l'embryogenèse sur le nombre et la durée des stades larvaires d'*Aeschna mixta* (Odonata: Aeschnidae). *Ann. Soc. ent. Fr.* 6 (2): 339-346.