

ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *LIBELLULA JULIA* UHLER (ANISOPTERA: LIBELLULIDAE)

J. DESFORGES et J.-G. PILON

Département des Sciences Biologiques, Université de Montréal,
C.P. 6128, Montréal, Québec, H3C 3J7, Canada

Reçu le 20 août 1985 / Accepté le 16 septembre 1985

THE EFFECT OF TEMPERATURE ON EMBRYONIC DEVELOPMENT IN *LIBELLULA JULIA* UHLER (ANISOPTERA: LIBELLULIDAE) — Eggs of *L. julia* were submitted to different constant-temperature regimes (10-35° C) under a constant photoperiod of 16 hr of light. The hatching threshold is 12.5° C, and the lower threshold of development according to R.T. TROTTIER's formula (1971, *Can. Ent.* 103: 1671-1683) is 11.76° C. Temperature range of development is between 20° and 30° C, with an optimum at 25° C (mean hatching time of 7.76 days). Different mathematical formulations of the velocity curve are compared. J. DAVIDSON's sigmoid curve (1944, *J. Anim. Ecol.* 13: 26-38) corresponds closely with the observed development.

INTRODUCTION

Libellula julia est un anisoptère de taille moyenne, ayant une longueur totale entre 35 et 45 mm, et une envergure variant de 40 à 45 mm. L'adulte est de couleur brune, les tergum thoraciques et les premiers tergum abdominaux devenant blanchâtres lorsque matures. Les ailes sont hyalines, avec des taches foncées à la base.

Au Canada, cette espèce a une distribution transcontinentale, se retrouvant du Nouveau-Brunswick à la Colombie Britannique, tout le long de la frontière canado-américaine (WALKER, 1975). Au Québec, on peut la retrouver dans le sud de la province, mais c'est surtout dans les Laurentides qu'on la rencontre en grand nombre. Les marécages, étangs, lacs eutrophes et rivières à courant lent sont les milieux qui conviennent le mieux à cette espèce (ROBERT, 1963). Dans les Laurentides, *L. julia* émerge vers la mi-juin, et sa période de vol se poursuit jusqu'à la fin juillet. L'adulte, après l'émergence, passe quelques jours dans les milieux ouverts, souvent posé sur une roche, buche, ou directement sur le sol. Il revient ensuite au lieu d'émergence pour l'accouplement.

L'effet de la température, contrairement à d'autres aspects de l'écologie des poïkilothermes, a reçu plus d'attention que tout autre aspect de l'environnement.

CHAPMAN (1931) indique: "It probably affects animals more evidently and in more ways than any other factor". Cet intérêt n'est pas récent. Déjà Réaumur en 1734 (BELEHRADEK, 1935) reconnaissait qu'il y avait une relation quantitative entre la température et l'activité des organismes.

Depuis l'équation du Q_{10} de VANT HOFF (1884), et la loi d'ARRHENIUS (1889) qui en découla, nombre de chercheurs proposèrent différentes équations mathématiques exprimant la relation existant entre la température et le développement embryonnaire des insectes.

Chez les anisoptères, de nombreux travaux portèrent sur le développement embryonnaire. Toutefois dans la majorité des cas les conditions prévalant durant l'expérience n'étaient pas spécifiées (CORBET, 1955, 1957; GARDNER, 1950a), ou les embryons subissaient des variations de température durant leur développement (SCHALLER & MOUZE, 1970). Il en va de même pour diverses espèces de la famille des Libellulidae. BEGUM et al. (1982) chez *Brachythemis contaminata* (Fabr.), GARDNER (1950b) chez *Sympetrum s. striolatum* (Charp.), GARDNER (1950c) chez *S. sanguineum* (Müll.), GARDNER (1951a) chez *S. fonscolombei* (Sel.) GARDNER (1951b) chez *S. danae* (Sulz.), GARDNER (1953), chez *Libellula depressa* L., ne donnent que des informations fragmentaires à ce sujet. Seul quelques travaux, comme celui de BOEHMS (1971) sur *Sympetrum vicinum* (Hag.), font une étude exhaustive.

Un programme d'étude de l'effet de la température sur le développement embryonnaire des zygoptères en milieu contrôlé fut amorcé par RIVARD et al. (1975). Notre présent travail est donc une nouvelle étape de ce programme, en étudiant cette fois un anisoptère.

Par une étude en milieu contrôlé, nous déterminons expérimentalement le seuil thermique de développement, le seuil d'éclosion, la température optimale de développement et la température létale. De plus, différents modèles mathématiques sont comparés dans le but de déterminer celui qui correspond le mieux au développement observé chez *L. julia*.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Notre travail fut entrepris dans les Basses Laurentides, plus précisément à la Station de Biologie de l'Université de Montréal à Saint-Hippolyte (46°N, 74°W). La récolte des oeufs eut lieu au lac Triton, du 11 au 27 juin 1984.

Les femelles en activité de ponte furent capturées, et forcées à pondre dans des fioles emplies d'eau du lac. Après la ponte, les oeufs étaient rapidement transférés par groupe d'environ 50 dans des vases de pétri, et placés dans les incubateurs (Precision Scientific, modèle 815; Hotpack, modèle 352700) réglés à des températures constantes s'échelonnant de 10° à 35° C. La photopériode était constante à 16 heures d'éclairement, et assurée par des lampes fluorescentes Sylvania F15T12-CW. L'eau des vases était changée quotidiennement afin d'assurer aux embryons un apport d'oxygène suffisant. Quatre observations quotidiennes (7, 12, 18 et 23 heures) à l'aide d'un stéréoscope Wild M-5 ont permis d'accumuler les présents résultats.

RÉSULTATS

Parmi les femelles de *L. julia* capturées, 6 donnèrent les oeufs nécessaires pour cette expérience. Elles ont produit 2625 oeufs, dont 1400 se développèrent jusqu'à l'éclosion. La prolarve, suite à l'éclosion, se transforme en larve libre après quelques minutes seulement.

Le Tableau I rassemble les résultats obtenus aux diverses températures. Aucun développement embryonnaire n'a été observé à 10° C, ainsi qu'aux températures moindres. Les températures supérieures à 35° C semblent létales. Des taux de mortalité de 60,2% et 40,3% sont observés à 12,5° et 15° C respectivement. Entre 20° et 30° C nous observons un taux de mortalité inférieur à 16%, avec une durée moyenne de développement variant de 5,77 à 14,48 jours.

Tableau I
Durée moyenne et taux de mortalité des oeufs de *Libellula julia* à différentes températures constantes

T° C	Nb d'oeufs	Durée moyenne	Ecart-type	Mortalité (%)
10.0	304	—	—	100
12.5	299	41.13	4.39	60.2
15.0	305	38.57	3.30	40.3
20.0	341	14.48	2.48	15.2
25.0	512	7.76	0.56	10.0
30.0	406	5.77	0.63	14.0
35.0	458	—	—	100

Selon nos résultats, le seuil d'éclosion, défini par JOHNSON (1940) comme la température constante la plus basse permettant le développement à partir de la ponte jusqu'à l'éclosion, se situe près de 12° C. La température optimale de développement est de 25° C, avec un taux de mortalité de 10% et une durée moyenne de 7,76 jours.

Il est possible de visualiser l'effet de la température sur le développement embryonnaire avec un graphique mettant en relation la durée de développement, ou période d'incubation, et la température. Toutefois plusieurs auteurs, dont DAVIDSON (1944) et PRADHAN (1946) soulignent l'intérêt d'utiliser plutôt l'indice de développement, qui s'exprime par $Y=100/y$.

La Figure 1 montre cette relation. La durée moyenne de développement observée aux températures étudiées est représentée par un carré noir, la ligne verticale représentant l'écart-type. A l'aide de ces résultats, 4 équations furent utilisées, soit celle de DAVIDSON (1944), PRADHAN (1946), l'équation quadratique et celle de TROTTIER (1971). Pour chacune de ces équations, Y est le nombre de jours nécessaire au développement des oeufs, T est la température

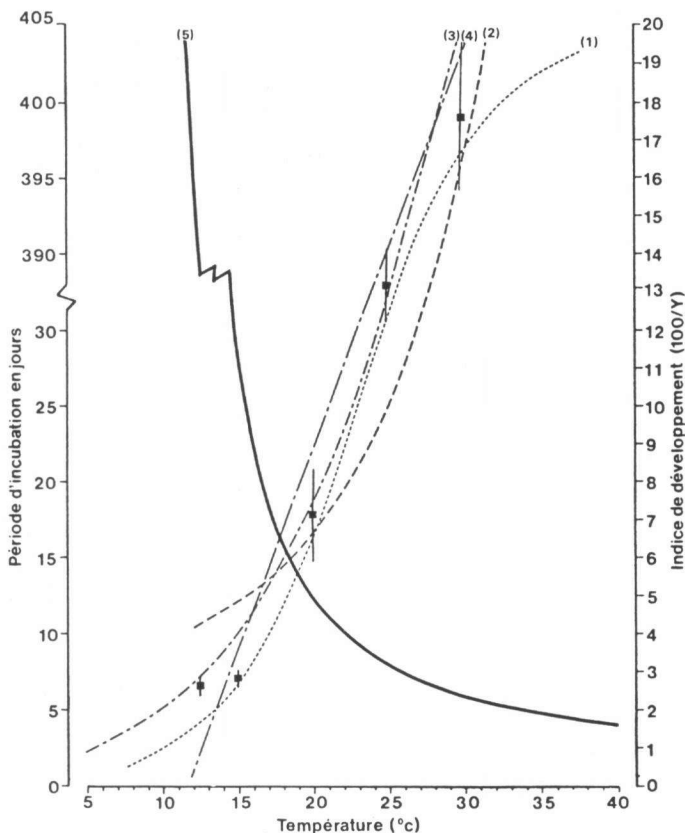


Fig. 1. Graphique du développement embryonnaire de *Libellula julia* selon les différents modèles. Courbe 1: DAVIDSON (1944); — courbe 2: PRADHAN (1946); — courbe 3: TROTTIER (1971), avec l'échelle 100/y; — courbe 4: quadratique; — courbe 5: TROTTIER (1971), avec l'échelle y.

constante d'incubation en degrés Celsius, e est une constante valant 2,7182, et B_i est une constante.

Les valeurs des constantes B_i , ou paramètres, pour chacune de ces équations sont données au Tableau II. De plus, la modélisation par ordinateur nous a permis de calculer la somme des carrés des écarts entre les valeurs prédites par les équations et les valeurs obtenues expérimentalement (Tab. II). Nos résultats montrent que l'équation de DAVIDSON (1944), avec une somme des carrés des écarts de $3,396 \times 10^2$, est celle qui exprime le mieux cette relation.

L'équation de TROTTIER (1971), qui s'exprime par $Y = B_1 (T - B_2)^{-1}$, fournit 2 indications, soit B_1 la température minimale accumulée en degré-jour, et B_2 le seuil thermique de développement. En appliquant cette formule à la croissance de

Tableau II

Équations et paramètres des modèles utilisés pour décrire le développement embryonnaire de *Libellula julia*. — y : temps de développement; — T : température constante d'incubation; — e : constante 2,7182; — B_i : un paramètre

Modèle	Équation	Paramètres	Somme des carrés des écarts
Davidson	$y = \frac{B_1}{1 + e^{(B_2 - B_3 T)}}$	$B_1 = 19.41$ $B_2 = 5.51$ $B_3 = 0.24$	3.396×10^2
Pradhan	$y = \frac{B_1}{e^{(B_2 T^2)/2}}$	$B_1 = 3.04$ $B_2 = -3.72 \times 10^{-3}$	9.317×10^2
Quadratique	$y = e^{(B_1 + B_2 T + B_3 T^2)}$	$B_1 = 5.84$ $B_2 = -0.20$ $B_3 = 2.27 \times 10^{-3}$	6.890×10^3
Trottier	$y = B_1 (T - B_2)^{-1}$	$B_1 = 96.54$ $B_2 = 11.76$	7.337×10^3

l'embryon de *L. julia*, nous obtenons un seuil thermique de développement de 11,76° C, et une température minimale accumulée (au-dessus de 11,76° C) de 96,54° jours.

La valeur du seuil de développement évalué algébriquement à partir de la formule de TROTTIER (1971) peut être évaluée graphiquement. L'extrapolation des courbes 4 et 5 (Fig. 1) sur l'échelle de température nous donne, dans les 2 cas, une valeur approximative de 11,7° C.

DISCUSSION

Le développement embryonnaire de *L. julia* a une durée sensiblement constante aux différentes températures étudiées, et ce malgré les variations individuelles. Nos résultats montrent qu'il existe une relation inverse entre la durée du développement et la température. En effet, c'est aux températures les plus basses qu'on observe le temps de développement le plus long.

Il est donc possible d'utiliser une formule mathématique qui peut exprimer cette relation. La littérature nous en fournit plusieurs. Toutefois nous en avons retenu 4, soit celle de DAVIDSON (1944), PRADHAN (1946), TROTTIER (1971) et l'équation quadratique, obtenue par régression multiple (Tab. II). Ce choix fut fait dans le but de comparer les formules utilisées précédemment par FRANCHINI & PILON (1983), MASSEAU & PILON (1982), PILON & MASSEAU (1984), et RIVARD & PILON (1977). Les courbes résultant de ces équations (courbe 1, 2, 3 et 4) sont représentées à la Figure 1. Elles ont été modifiées pour utiliser l'indice de développement.

De ces 4 équations, celle de DAVIDSON (1944) est celle qui correspond le mieux aux résultats obtenus. DAVIDSON (1944) note que cette équation donne une bonne représentation du taux de développement à une température constante sur une grande partie de l'échelle de température viable, mais que les valeurs des constantes B_i prévalent pour une combinaison particulière de conditions environnementales.

C'est aux températures limites que l'équation de DAVIDSON (1944) perd de sa précision. En effet, aux températures supérieures, l'équation tend vers un plateau, ce qui ne représente évidemment pas la réalité.

Le seuil d'éclosion, aussi appelé "développement zéro" par LIN et al. (1954) et défini comme la température la plus basse à laquelle un processus physiologique, ou le développement d'un stade particulier, peut être mené à terme, est lui aussi mal estimé par l'équation de DAVIDSON (1944). Le prolongement de la courbe jusqu'à l'axe de température sousstime grandement ce seuil, et le prolongement de la zone linéaire de la courbe jusqu'à l'axe de température, proposé par VARLEY et al. (1973), surestime cette valeur du seuil. Effectivement, nous obtenons dans le premier cas une valeur approximative de 5° C, et dans le second une valeur d'environ 14,5° C. Notons que le seuil d'éclosion déterminé expérimentalement est légèrement inférieur à 12,5° C. LIN et al. (1954) soulignent le fait qu'il y a de grands avantages à déterminer expérimentalement le point de développement zéro, et ce dans des conditions rigoureusement contrôlées.

Le seuil thermique de développement, soit la température permettant un début de développement (SHELFORD, 1929), doit se situer entre 10° C, où aucun développement n'a été observé, et le seuil d'éclosion. L'équation de TROTTIER (1971) nous donne un seuil thermique de développement de 11,76° C, ce qui correspond bien à nos observations expérimentales. Cette méthode semble supérieure à celles proposées par VARLEY et al. (1973) et PILON & MASSEAU (1984).

La courbe 5 (Fig. 1), qui montre la relation entre la période d'incubation et la température selon l'équation de TROTTIER (1971), peut donner directement le seuil thermique de développement. Il suffit de lire sur l'échelle de température la température vers laquelle tend la courbe lorsque la durée d'incubation tend vers l'infini. Toutefois, en utilisant l'indice de développement, la courbe ainsi transformée donne une droite qui coupe l'axe de température à la valeur du seuil thermique de développement (courbe 4). Cette transformation permet une lecture plus rapide et précise.

CONCLUSION

L'étude en milieu contrôlé du développement embryonnaire de *L. julia* nous a permis de déterminer l'étendue des degrés de température favorable au développement de l'embryon. Le seuil d'éclosion est d'environ 12,5° C, alors que la

température létale avoisine 35° C. La température optimale est 25° C, avec une durée moyenne de développement de 7,76 jours.

Par la méthode de la somme des carrés des écarts, la courbe de DAVIDSON (1944) s'est révélée être celle qui décrit le mieux le développement observé. L'équation de TROTTIER (1971), quant à elle, fournit une estimation juste du seuil thermique de développement qui, chez *L. julia*, est de 11,76° C. De plus, seulement 96,54 degrés-jours (au-dessus de 11,76° C) sont nécessaire pour l'accomplissement de l'embryogénèse. Cette faible valeur permet à l'embryon un développement rapide durant la saison estivale. Nous observons effectivement un développement direct chez cette espèce.

REMERCIEMENTS

Dans le cadre des projets de recherche sur les Odonates du Québec, ce travail a été subventionné par le Conseil National de Recherche du Canada et le Ministère de l'Éducation du Québec.

RÉFÉRENCES

- ARRHENIUS, S., 1889. Ueber die Dissociationswärme und den Einfluss der Temperatur auf den Dissociationsgrad der Elektrolyte. *Z. phys. Chem.* 4: 96-116. — [Cité de Chapman, 1931].
- BEGUM, A., M.A. BASHAR & B.R. BISWAS, 1982. Life-history and external egg and larval morphology of *Brachythemis contaminata* (Fabricius) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 11: 89-97.
- BELEHRADEK, J., 1935. *Temperature and living matter*. Borntraeger, Berlin.
- BOEHMS, C.N., 1971. *The influence of temperature upon embryonic diapause and seasonal regulation in Sympetrum vicinum* (Hagen). Ph.D. thesis, Univ. North Carolina, Chapel Hill.
- CHAPMAN, R.N., 1931. *Animal ecology*. MacGraw-Hill.
- CORBET, P.S., 1955. The immature stages of the Emperor dragonfly, *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *Ent. Gaz.* 6: 189-204.
- CORBET, P.S., 1957. The life-history of the Emperor Dragonfly, *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *J. Anim. Ecol.* 26: 1-69.
- DAVIDSON, J., 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperature. *J. Anim. Ecol.* 13: 26-38.
- FRANCHINI, J. & J.G. PILON, 1983. Action de la température sur le développement embryonnaire d'*Ischnura verticalis* (Say) (Odonata: Coenagrionidae). *Annls Soc. ent. Québec* 28: 13-18.
- GARDNER, A.E., 1950a. The life-history of *Aeshna mixta* Latreille (Odonata). *Ent. Gaz.* 1: 128-138.
- GARDNER, A.E., 1950b. The life-history of *Sympetrum striolatum striolatum* (Charpentier) (Odonata). *Ent. Gaz.* 1: 53-60.
- GARDNER, A.E., 1950c. The life-history of *Sympetrum sanguineum* Müller (Odonata). *Ent. Gaz.* 1: 21-26.
- GARDNER, A.E., 1951a. The life-history of *Sympetrum fonscolombii* Selys (Odonata: Libellulidae). *Ent. Gaz.* 2: 56-66.
- GARDNER, A.E., 1951b. The life-history of *Sympetrum danae* (Sulzer) (Odonata). *Ent. Gaz.* 2: 109-127.
- GARDNER, A.E., 1953. The life-history of *Libellula depressa* Linn. (Odonata). *Ent. Gaz.* 4: 175-201.

- JOHNSON, C.G., 1940. Development, hatching and mortality of the eggs of *Cimex lectularius* L. (Hemiptera) in relation to climate, with observations on the effects of preconditioning to temperature. *Parasitology* 32: 127-173.
- LIN, S., A.C. HODSON & A.G. RICHARDS, 1954. An analysis of threshold temperatures for the development of *Oncopeltus* and *Tribolium* eggs. *Physiol. Zool.* 27: 287-311.
- MASSEAU, M.J. & J.G. PILON, 1982. Action de la température sur le développement embryonnaire des oeufs de *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae). *Adv. Odonatol.* 1: 117-127.
- PILON, J.G. & M.J. MASSEAU, 1984. The effect of temperature on egg development in *Zygoptera*: A preliminary discussion. *Adv. Odonatol.* 2: 177-193.
- PRADHAN, S., 1946. Insect population studies. IV. Dynamics of temperature effect on insect development. *Proc. natn. Inst. Sci., India* 12: 385-404.
- RIVARD, D. & J.G. PILON, 1977. Étude de la variation intrastade au cours du développement larvaire de *Enallagma vernale* Gloyd (Zygoptera: Coenagrionidae): discussion sur le mécanisme de différenciation des types de développement. *Odonatologica* 6: 181-198.
- RIVARD, D., J.G. PILON & S. THIPHRAKESONE, 1975. Effect of constant temperature environment on egg development of *Enallagma boreale* Selys (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 4: 271-276.
- ROBERT, A., 1963. *Les libellules du Québec*. Ministère du tourisme, de la chasse et de la pêche, Province de Québec.
- SCHALLER, F. & M. MOUZE, 1970. Effets des conditions thermiques agissant durant l'embryogénèse sur le nombre et la durée des stades larvaires d'*Aeschna mixta* (Odonata: Aeschnidae). *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)* 6: 339-346.
- SHELFORD, V.E., 1929. *Laboratory and field ecology*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- TROTTIER, R.T., 1971. Effect of temperature on the life-cycle of *Anax junius* (Odonata: Aeschnidae) in Canada. *Can. Ent.* 103: 1671-1683.
- VANT'HOFF, J.H., 1884. *Études de dynamique chimique*. Müller, Amsterdam. — [Cité de Chapman, 1931].
- VARLEY, G.C., G.R. GRADWELL & M.C. HASSELL, 1973. *Insect population ecology*. Univ. California Press, Berkeley.
- WALKER, E.M., 1975. *The Odonata of Canada and Alaska, Vol 3, The Anisoptera: three families*. Toronto Univ. Press.