

ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *ENALLAGMA HAGENI* (WALSH) (ODONATA: COENAGRIONIDAE)

M.J. MASSEAU et J.-G. PILON

Département de Sciences biologiques, Faculté des Arts et des Sciences, C.P. 6128,
Université de Montréal, Montréal, Québec H3C 3J7, Canada

TEMPERATURE INFLUENCES ON EMBRYONIC DEVELOPMENT OF *ENALLAGMA HAGENI* (WALSH) (ODONATA : COENAGRIONIDAE) – Eggs of *E. hageni* were submitted to different constant-temperature regimes (10-35° C) under a constant photoperiod (16 h light). The lower threshold of development was estimated to be at 9.19° C according to Trottier's formula (1971, Can. Ent. 103: 1671-1683), and the hatching threshold at 12.5° C. At temperatures of 35° C and higher no hatching was observed. The optimal temperature was 30° C with a mean hatching time of 9.2 days. The most favourable temperatures were estimated to be from 17.5-30.0° C. The results were compared with observations in nature.

INTRODUCTION

Parmi les Insectes, les Odonates constituent un groupe très imposant au Canada. Chez les Zygoptères, une petite demoiselle bleue et noire, *E. hageni* (Walsh), envahit des milieux très variés: étangs dystrophes, lacs eutrophes (WALKER, 1953), rives inondées (PILON & LEBUIS, 1976), bords de ruisseaux et rivières (ROBERT, 1963), marécages, champs fleuris, prairies herbeuses, lisières de bois, étangs artificiels et étangs de sablière (HUTCHINSON, 1978).

En Amérique du Nord, le territoire de distribution d'*E. hageni* s'étend du Golfe Saint-Laurent à la Colombie-Britannique et de la Caroline du Nord à la Baie James (MASSEAU, 1980). LEBUIS & PILON (1976) mentionnent que l'émergence s'est étalée du 12 juin au 24 juillet 1970. La période de vol au Québec se prolonge du 6 juin au 27 septembre selon HUTCHINSON & LAROCHELLE (1977).

En ce qui concerne les Odonates, plusieurs auteurs ont porté leur attention sur l'effet des diverses températures sur le développement postembryonnaire et l'émergence: CORBET (1956a, 1957, 1958, 1962), CORBET *et al.* (1960), ELLER (1963), INGRAM (1971), JENNER (1959), KRULL (1929), LUTZ (1968, 1974a, 1974b), LUTZ & JENNER (1964), MONTGOMERY (1963), MONTGOMERY & MACKLIN (1962, 1966), PELLERIN & PILON (1977), RUPPRECHT (1975), SCHALLER (1960, 1962, 1965), SHEPARD & LUTZ (1976), TROTTIER (1971) et WAY & HOPKINS (1950). L'action de la température sur l'incubation des oeufs et sur l'embryogenèse des Odonates est analysée par BOEHMS (1971), CORBET (1956b, 1962), GOWER & KORMONDY (1963), LUTZ & PITTMAN (1970), SAWCHYN & CHURCH (1973), SCHALLER (1960, 1968, 1972), SCHALLER & MOUZE (1970) et TENNESSEN & MURRAY (1978). Quelques publications sur le genre *Enallagma* indiquent les effets de la température sur la croissance larvaire, la diapause et l'émergence: INGRAM (1971, 1976) et INGRAM & JENNER (1976) chez *E. aspersum* et *E. hageni*, JANSSEN & CROES (1972) chez *E. cyathigerum*, PROCTER (1973) et RIVARD *et al.* (1975) chez *E. boreale*, ainsi que ZEHRING *et al.* (1962) chez *E. civile*.

Sans décrire l'éclosion comme l'a présentée DEGRANGE (1974) pour *Calopteryx virgo* (L.), nous consacrons nos efforts à la détermination des températures constituant des seuils de développement et d'éclosion d'*E. hageni*. Nous signalons également la température optimale assurant une croissance embryonnaire rapide et nous déterminons la température létale.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Notre travail a été entrepris à la Station de Biologie de l'Université de Montréal, durant l'été 1975. Le 24 juin nous a fourni les premières pontes qui se sont poursuivies jusqu'au 10 juillet. Des couples d'*E. hageni*, volant en tandem, ont été capturés près d'un étang dystrophe du lot No. 12 (2e Rang: Wexford, cadastre de 1967) à Saint Hippolyte de Kilkeny (46° N, 74° W) à 80 km au Nord de Montréal, Canada. Ces femelles ont pondu dans des tiges immergées de *Nuphar variegatum* Engelm., *Nuphar rubrodiscum* Morong et *Eriocaulon septangulare* With. déposées dans des plats d'incubation (500 ml d'eau du Lac Croche) que nous avons placés dans les incubateurs réglés à des températures constantes s'échelonnant de 10° à 37,5° C avec des écarts de 2,5° C. La photopériode de 16 heures d'éclairement a été

maintenue à l'aide de lampes fluorescentes Sylvania F15T12-D réglées par des minuteries: model TSA-47 (Général Electricque du Canada). Trois observations quotidiennes (8, 14, 22 heures) ont permis d'accumuler les résultats qui seront analysés par la suite.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Sur les 3131 oeufs incubés, 1971 ont éclos, produisant une prolarve qui se transforme en larve libre après quelques minutes. Le tableau I rapporte l'effet des diverses températures sur la survie des embryons. Les températures de 10° C et moindres ne permettent aucune éclosion. Celles de 35° C et plus semblent être létales, puisqu'aucune larve n'a pu survivre. Entre 68 et 78 pour cent de mortalité se produit à 12,5°, 15° et 32,5° C. Par contre, 90 pour cent et plus d'éclosions sont possibles entre 17,5° et 30° C avec des durées moyennes d'incubation de 9,2 à 25,4 jours.

D'après nos résultats, le seuil d'éclosion des oeufs, défini selon JOHNSON (1940) comme la température constante la plus basse permettant le développement à partir de la ponte jusqu'à l'éclosion, se situerait aux environs de 12° C. La durée moyenne de l'incubation varie de 60 jours à 12,5° C jusqu'à 9,2 jours à 30° C, cette dernière étant apparemment la température optimale d'incubation avec laquelle le temps nécessaire à l'éclosion est minimum, avec le taux de mortalité le plus faible: 2,4 pour cent.

Le développement total, de la fécondation à l'émergence de

Tableau I

Éclosions et mortalité des oeufs d'*Enallagma hageni* (Walsh) incubés à différentes températures constantes

Température (°C)	Nombre d'oeufs	Durée moyenne (jours) de l'incubation	Ecart-type	Mortalité (%)
10,0	—	—	—	100,0
12,5	58	59,84	—	67,6
15,0	56	42,11	5,85	77,7
17,5	369	25,39	2,97	10,0
20,0	37	23,40	1,38	9,8
22,5	203	16,34	0,69	3,3
25,0	261	12,07	0,64	5,9
27,5	506	10,32	0,77	9,3
30,0	329	9,21	0,73	2,4
32,5	152	9,57	1,09	69,7
35,0	—	—	—	100,0

l'adulte, présente des valeurs sensiblement constantes pour chaque période chez une espèce donnée, malgré des variations individuelles. Ceci permet d'appliquer certaines formules mathématiques pour caractériser ces étapes de croissance et pour délimiter les conditions maximales et minimales de développement. L'utilisation de formules mathématiques semble justifiée par les facteurs de croissance comme le soulignent BLACKMANN (1919) pour les Plantes et PRADHAM (1946) pour les Insectes. La vitesse de croissance peut être influencée par une élévation de la température chez les poikilothermes compte tenu des activités biochimiques des cellules (WIGGLESWORTH, 1965) et de l'effet de la chaleur sur les réactions enzymatiques dont la vitesse semble doubler à chaque élévation de 10° C. La courbe illustrant l'indice de développement ($1/Y$) sur la figure 1 se rapproche beaucoup des courbes de l'activité enzymatique, jusqu'à une certaine limite: température qui provoquerait la dégradation des enzymes impliquées dans ce métabolisme. Ainsi, le fléchissement de la courbe et sa chute brusque s'expliquent par la tolérance thermique et la température létale. GARTEN & GENTRY (1976) et MARTIN, GARTEN & GENTRY (1976) mentionnent les conditions qui font varier la tolérance thermique des larves d'Odonates et définissent la température critique maximale (CTM) qui précède la température létale (LT). Ils signalent l'importance des températures d'acclimatation sur les réactions de tolérance subséquentes. Ce fait recoupe le "traitement thermique réactivant" (GUENNELON, 1966) imposé aux oeufs qui se répercute sur la vitesse de croissance embryonnaire et même sur la durée du développement larvaire. Ils soulignent l'influence de facteurs génétiques et l'adaptation à long terme d'une espèce à l'environnement. La température létale embryonnaire dans notre expérience se situerait à environ 35° C. Notons qu'à cette température, quelques prolarves sont mortes durant l'éclosion. Nous sommes tentés de définir la température critique maximale de l'embryon à 35° C, alors qu'elle serait inférieure chez la larve (entre $32,5^{\circ}$ et 35° C). Nous pensons que les tissus végétaux dans lesquelles sont insérés les oeufs serviraient de tampon thermique (atténuant l'effet des températures extrêmes) assurant la croissance embryonnaire. Pour clarifier ce point, il faudra extraire les oeufs des tiges et les incubé ainsi à des températures supérieures à 32° C.

Selon la formule de PRADHAM (1946) (Fig. 1), nous obtenons une température optimale de développement de $33,52^{\circ}$ C et un indice de développement correspondant de 11,15. La période minimum d'incubation peut être estimée de cette façon à 8,97 jours ($Y=100/11,15$). La littérature fait appel à plusieurs méthodes différentes pour calculer

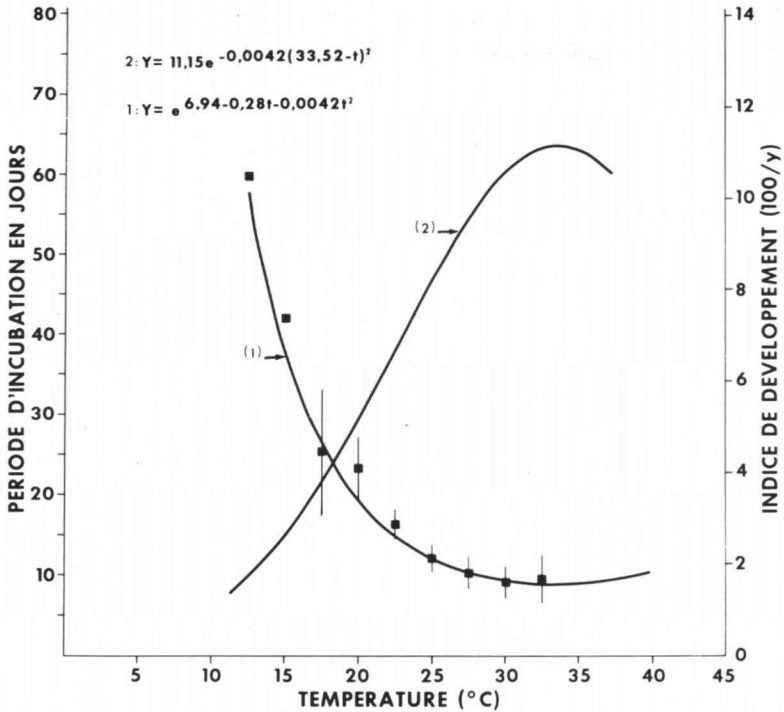


Figure 1. La durée du développement embryonnaire (de la ponte à l'éclosion) des oeufs d'*Enallagma hageni* à diverses températures constantes et les réciproques de ces valeurs (indice de développement) relativement à la température (en abscisse). Les points carrés représentent la durée moyenne de l'incubation correspondant à chaque température expérimentale tandis que les lignes verticales qui les traversent présentent les intervalles de confiance des données ($P < 0,005$).

les seuils de développement et d'éclosion afin de cerner la zone température qui peut être acceptable.

Le seuil thermique de développement, soit la température permettant un début de développement (SHELFORD, 1929) peut être extrapolé à 3° C sur la figure 1, bien qu'il n'y ait pas eu d'éclosion aux températures inférieures à 12° C (seuil d'éclosion). Cette façon pêche par une grande imprécision. Aussi, TROTTIER (1971) élabore une méthode de calcul du seuil thermique de développement larvaire par la résolution de l'équation hyperbolique:

$$\hat{t}_i = \hat{a} (T_i - \hat{b})^{-1}$$

où \hat{a} = température minimale accumulée (au-dessus de \hat{b}) requise pour le développement et \hat{b} = seuil de température de développement. En

appliquant cette formule à la croissance de l'embryon, nous obtenons:

$$\hat{t}_i = 213,04 (T_i - 9,19)^{-1}$$

Le seuil thermique de développement embryonnaire selon nos données est donc 9,19° C. La température minimale accumulée (au-dessus de 9,19° C) requise pour le développement s'exprime en degrés-jours: 213,04. Le tableau II compare le nombre de jours observés (OBS) en moyenne et le nombre de jours calculés (CALC) avec l'équation de Trottier assurant l'incubation à chaque température expérimentale.

Le seuil calculé ici se rapproche beaucoup du 10° C, la température d'activation des oeufs en diapause expérimentée par CORBET (1956b) sur *Lestes sponsa*, SCHALLER (1965) sur *Aeshna cyanea*, SCHALLER (1968) et SCHALLER & MOUZE (1970) sur *Aeshna mixta*: procédé qui abrège la durée de l'embryogenèse après l'élévation de la température d'incubation et qui assure la synchronisation des éclosions.

Tableau II

Comparaison entre les durées moyennes (en jours) de l'incubation des oeufs d'*E. hageni*
Obs: durée observée, Calc: durée calculée selon la formule de Trottier (1976)

Température (°C)	Obs.	Calc.	Obs.-Calc.
10,1	—	26,3	—
12,5	59,8	64,4	-4,6
15,0	42,1	36,7	+ 5,4
17,5	25,4	25,6	-0,2
20,0	23,4	19,7	+ 3,7
22,5	16,3	16,0	+ 0,3
25,0	12,1	13,5	-1,4
27,5	10,3	11,6	-1,3
30,0	9,2	10,2	-1,0
32,5	9,6	9,1	+ 0,5
35,0	—	8,3	—
\hat{b} (°C)		9,19	
\hat{a} (degrés-jours)		213,04	

Il y a lieu de faire une différence entre la température constituant le seuil de développement embryonnaire et celle correspondant au seuil d'éclosion. La première exige l'observation de préparations histologiques pour confirmer les calculs mathématiques qui sont de nature à guider la mise en marche d'études en laboratoire. Rappelons que le

seuil d'éclosion de notre espèce est 12,5° C alors qu'il était de 17° C chez *E. boreale* (RIVARD, PILON & THIPHRAKESONE, 1975).

Le seuil de développement de cette dernière a été extrapolé à 10° C par ces mêmes auteurs alors que nous l'avons calculé à 9,19° C pour *E. hageni* avec la formule proposée par TROTTIER (1971). Ce seuil peut être plus bas en réalité même si nos résultats ne le confirment pas. En effet BRENY (1957) mentionne le cas de *Neodiprion sertifer* dont le seuil thermique de l'activité embryonnaire se situe à 2° C, quoique sous la dépendance du facteur hydrique du végétal hôte qui provoque une diapause ou hibernation. Nous avons conservé des oeufs à 10° C durant 12 semaines puis nous avons élevé progressivement la température (2,5° C à tous les 5 jours). Aucune éclosion ne s'est manifestée après une période de 7 semaines à 27° C. Nous n'osons pas conclure qu'il n'y a pas eu de développement embryonnaire car nos conditions expérimentales ont pu provoquer la mortalité aux basses températures par accumulation de toxines occasionnées par la décomposition des tiges végétales, par le développement de champignons et d'algues, comme LAPLANTE (1975) l'évoque dans son étude des Lestidae.

RIVARD *et al.* (1975) observent les températures favorisant le développement des oeufs qui s'étendent de 22,5° à 30° C pour *E. boreale*. Cette espèce a une période d'accouplement s'étendant du 10 juin au 14 juillet (PILON & LEBUIS, 1976). Quant à *E. hageni*, qui semble une espèce plus versatile ayant une période d'accouplement assez longue, entre le 15 juin et le 28 juillet (en 1975), les températures les plus propices se distribuent entre 17,5° et 30° C. Le taux de mortalité dépasse 67 pour cent en deça et au delà de ces températures.

Dans la nature, la température varie continuellement au cours de la saison estivale. Les températures en laboratoire, bien que différentes des fluctuations thermiques naturelles, sont une approximation valable des exigences spécifiques. Ainsi, nous avons remarqué que les femelles d'*E. hageni* disposaient leurs oeufs le long des tiges des plantes à des hauteurs diverses sous la surface de l'eau (Lac La Poche) dont la profondeur change de 0,6 à 1,2 mètre. Il existe donc un certain gradient vertical de température. PILON & LEBUIS (1976) notent que les températures oscillent de 16° C en mai à 23,5° C en juillet 1970 près de la surface. D'après nos observations personnelles, les températures ont atteint jusqu'à 33° C durant l'été 1975 (fin juillet et début d'août).

Nous constatons que nos résultats expérimentaux sont compa-

rables aux conditions existant dans la nature et exerçant leur influence sur le développement embryonnaire et larvaire comme l'ont souligné SCHALLER & MOUZE (1970), PRADHAM (1946) et WIGGLESWORTH (1965).

CONCLUSION

L'observation directe des Odonates sur le terrain n'est pas toujours facile. C'est pourquoi nous créons des conditions particulières en laboratoire afin de connaître certains aspects de ces êtres; par exemple, l'effet de la température sur les oeufs. Notre appareillage a permis de saisir l'étendue des degrés de température favorable au développement de l'embryon: 12,5° C se sont révélés le seuil d'éclosion alors que la température létale avoisine 35° C. La température optimale de croissance obtenue expérimentalement a été 30° C qui a permis des éclosions en 9,2 jours, en moyenne. Avec l'équation de PRADHAM (1946), nous avons calculé cette température optimale à 33,52° C avec une estimation de la durée d'incubation à 8,97 jours pour notre espèce.

Avec nos données expérimentales, nous avons utilisé quelques formules mathématiques pour tracer un indice de développement illustré par la Figure 1 et pour calculer le seuil thermique de développement embryonnaire à 9,19°C par la formule de TROTTIER (1971). Ces valeurs ne sont pas en désaccord avec les écarts de température du milieu de vie d'*E. hageni*.

A l'exemple de quelques chercheurs qui ont traité de l'influence de la température sur les cycles vitaux, nous avons discuté des différences significatives entre les types de développement des individus issus des oeufs soumis à des températures répartis entre 22° et 30° C (MASSEAU, 1980), ce qui concorde avec les études de SCHALLER & MOUZE (1970) en ce qui concerne *Aeshna mixta*. Par ailleurs, INGRAM & JENNER (1976), MONTGOMERY (1963), MONTGOMERY & MACKLIN (1966) et TROTTIER (1971) ont observé l'apparition de mues supplémentaires chez les larves soumises à diverses températures. Il serait assez éclairant d'élaborer une recherche plus importante, à la manière de BOEHMS (1971), pour inventorier l'action physiologique des températures sur l'embryogenèse d'*E. hageni*.

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.

BIBLIOGRAPHIE

- BLACKMAN, V.H., 1919. The compound interest law and plant growth.—*Ann. Bot.* 33: 353-360.
- BOEHMS, C.N., 1971. The influence of temperature upon embryonic diapause and seasonal regulation in *Sympetrum vicinum* (Hagen) (Odonata: Libellulinae). Unpublished Ph.D. dissertation, University of North Carolina, Chapel Hill. 143pp.
- BRENY, R., 1957. Contribution à l'étude de la diapause chez *Neodiprion sertifer* Geoff. dans la nature. *Mém. Acad. r. Belg. Cl. Sci.* 30: 1-86.
- CORBET, P.S., 1956a. Environmental factors influencing the induction and termination of diapause in the emperor dragonfly, *Anax imperator* Leach (Odonata : Aeschnidae).—*J. exp. Biol.* 33(1): 1-14.
- CORBET, P.S., 1956b. The influence of temperature on diapause development in the dragonfly, *Lestes sponsa* (Hansemann).—*Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 31: 45-48.
- CORBET, P.S., 1957. The life-histories of two summer species of dragonfly (Odonata : Coenagrionidae).—*Proc. zool. Soc. Lond.* 128: 403-418.
- CORBET, P.S., 1958. Temperature in relation to seasonal development of British dragonflies (Odonata).—*Proc. 10th int. congr. Ent.* 2: 755-757.
- CORBET, P.S., 1962. A biology of dragonflies. —Quadrangle Books, Inc., Chicago. 247pp.
- CORBET, P.S., C. LONGFIELD & N.W. MOORE, 1960. Dragonflies. —Collins, London, 260pp.
- DEGRANGE, C., 1974. L'oeuf et l'éclosion de *Calopteryx virgo* L. (Odonata, Zygoptera, Calopterygidae). Considérations générales sur l'éclosion des larves d'Odonates.—*Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble* 64-65: 269-286.
- ELLER, J.G., 1963. Seasonal regulation in *Pachydiplax longipennis* Burmeister (Odonata : Libellulinae). Unpublished Ph.D. dissertation, University of North Carolina, Chapel Hill, 184pp.
- GARTEN, C.T. & J.B. GENTRY, 1976. Thermal tolerance of dragonfly nymphs. II. Comparison of nymphs from control and thermally altered environments. —*Physiol. Zool.* 49(2): 206-213.
- GOWER, J.L. & E.J. KORMONDY, 1963. Life history of the damselfly *Lestes rectangularis* with special reference to seasonal regulation. —*Ecology* 44(2): 398-402.
- GUENNELON, G., 1966. Contribution à l'étude de la diapause embryonnaire chez *Archips rosana* L. (Lepidoptera: Tortricidae). —*Ann. Epiphyties* 17, numéro hors série 2, p. 1-135.
- HUTCHINSON, R., 1978. Récoltes d'Odonates au Québec et dans les états de New York, Vermont et New Hampshire de 1972 à 1978.—*Cordulia* 4(4): 129-137.
- HUTCHINSON, R. & A. LAROCHELLE, 1977. Catalogue des Libellules du Québec. —*Cordulia*, supplément 3: 45pp.
- INGRAM, B.R., 1971. The seasonal ecology of two species of damselflies (Odonata : Zygoptera) with special reference to the effects of photoperiod and temperature on nymphal development.— Unpublished Ph.D. dissertation, University of North Carolina, Chapel Hill. 232pp.
- INGRAM, B.R. & C.E. JENNER, 1976. Influence of photoperiod and temperature on developmental time and number of molts in nymphs of two species of Odonata. —*Can. J. Zool.* 54: 2033-2045.
- JANSSEN, M.A. & L.L.C.M. CROES, 1972. Studies on dragonfly larvae.—*Publ. No. 37 Lab. Zool., Univ. Nijmegen*, 20pp.
- JENNER, C.E., 1959. The effect of photoperiod on the duration of nymphal development in several species of Odonata. —*Q. Publ. Ass. S. Biol., Philadelphia* 6: 26.
- 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: 127-172.
- KRULL, W.H., 1929. The rearing of dragonflies from eggs.— Ann. ent. Soc. Am. 22: 651-658.
- LAPLANTE, J.P., 1975. Observations sur la ponte de quatre Odonates du genre *Lestes* (Zygoptera : Lestidae) au Québec.— Naturaliste can. 102: 279-292.
- LEBUISS, M.A. & J.G. PILON, 1976. Analyse comparative de la faune odonatologique de quatre milieux de la région de Saint-Hippolyte, Comté de Prévost, Québec.—Ann. Soc. ent. Québec 21: 3-25.
- LUTZ, P.E., 1968. Effects of temperature and photoperiod on larval development in *Lestes eurinus* (Odonata : Lestidae).—Ecology 49: 637-644.
- LUTZ, P.E., 1974a. Effects of temperature and photoperiod on larval development in *Tetragoneuria cynosura* (Odonata : Libellulidae). —Ecology 55: 370-377.
- LUTZ, P.E., 1974b. Environmental factors controlling duration of larval instars in *Tetragoneuria cynosura* (Odonata). —Ecology 55: 630-637.
- LUTZ, P.E. & C.E. JENNER, 1964. Life-history and photoperiodic responses of nymphs of *Tetragoneuria cynosura* (Say). —Biol. Bull. 127(2): 304-316.
- LUTZ, P.E. & A.R. PITTMAN, 1970. Some ecological factors influencing a community of adult Odonata.—Ecology 51: 279-284.
- MARTIN, W.J., C.T. GARTEN & J.B. GENTRY, 1976. Sources of variation in estimating critical thermal maximum. Thermal tolerances of dragonfly nymphs. —Physiol. Zool. 49: 200-205.
- MASSEAU, M.J., 1980. Etude du cycle biologique de *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae): Effet de la température sur les oeufs, morphologie et développement larvaire. —Mémoire de Maîtrise ès sciences, Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal.
- MONTGOMERY, B.E., 1963. Effects of photoperiod and temperature on rate of development in naiads of *Ischnura verticalis* (Say).— Proc. N.cent. Brch Am. Ass. econ. Ent. 18:140-141.
- MONTGOMERY, B.E. & J.M. MACKLIN, 1966. Photoperiod studies on the Odonata. Proc. N. cent Brch Am. Ass. econ. Ent. 21: 30-31.
- PELLERIN, P. & J.G. PILON, 1977. Croissance des larves de *Lestes eurinus* Say (Odonata: Lestidae), élevées en laboratoire.— Odonatologica 6(2): 83-96.
- PILON, J.G. & M.A. LEBUISS, 1976. Peuplement odonatologique (Insecta : Odonata) de différents milieux aquatiques de la région de Saint-Hippolyte, Cté Prévost, Québec, Canada. —Ann. Soc. ent. Québec 21: 126-135.
- PRADHAM, S., 1946. Insect population studies: IV, Dynamics of temperature effect on insect development. — Proc. natn. Inst. Sci. India 12(7): 385-404.
- PROCTER, D.L.C., 1973. The effect of temperature and photoperiod on larval development in Odonata. —Can. J. Zool. 51: 1165-1170.
- RIVARD, D., J.G. PILON & S. THIPHRAKESONE, 1975. Effect of constant temperature environments on egg development of *Enallagma boreale* Sélys (Zygoptera : Coenagrionidae). —Odonatologica 4(4): 271-276.
- ROBERT, A., 1963. Les libellules du Québec. —Service de la faune du Québec. Bull. no. 1. 223pp.
- RUPPRECHT, R., 1975. The dependence of emergency-period in insect larvae on water temperature. —Verh.int. Verein. Limnol. 19: 3057-3063.
- SAWCHYN, W.W. & N.S. CHURCH, 1973. The effects of temperature and photoperiod on diapause development in the eggs of four species of *Lestes* (Odonata : Zygoptera). —Can. J. Zool. 51: 1257-1265.
- SCHALLER, F., 1960. Etude du développement post-embryonnaire d'*Aeschna cyanea* Mull. —Annls Sc. nat. (Zool.) 2(12): 751-868.
- SCHALLER, F., 1962. Rôle de la diapause et de la vitesse de développement dans le cycle biologique d'*Aeschna cyanea* Mull. (Insecte, Odonate). —Bull. Soc. philomath. Alsace Lorraine 11: 128-137.
- SCHALLER, F., 1965. Action de la photopériode croissante sur les larves en diapause d'*Aeschna cyanea* Mull. (Insecte, Odonate) maintenues à basses températures. —C. r.

- Séanc. Soc. Biol. Lille 159: 846-849.
- SCHALLER, F., 1968. Action de la température sur la diapause et le développement de l'embryon d'*Aeshna mixta* (Odonata). —*J. Insect Physiol.* 14: 1477-1483.
- SCHALLER, F., 1972. Action de la température sur la diapause embryonnaire et sur le type de développement d'*Aeschna mixta* Latreille (Anisoptera : Aeshnidae). —*Odonatologica* 1(3): 143-153.
- 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; Aeshnidae). —*Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 6(2): 339-346.
- SHELFORD, V.E., 1929. Laboratory and field ecology. —Williams & Wilkins, Baltimore.
- SHEPARD, L.J. & P.E. LUTZ, 1976. Larval responses of *Plathemis lydia* Drury to experimental photoperiods and temperatures (Odonata : Anisoptera). —*Am. Midl. Nat.* 95: 120-130.
- TENNESSEN, K.J. & S.A. MURRAY, 1978. Diel periodicity in hatching of *Epitheca cynosura* (Say) eggs (Anisoptera : Corduliidae). —*Odonatologica* 7(1): 59-65.
- TROTTIER, R., 1971. Effect of temperature on the life-cycle of *Anax junius* (Odonata : Aeshnidae) in Canada. —*Can. Ent.* 103: 1671-1683.
- WALKER, E.M., 1953. The Odonata of Canada and Alaska. Vol. I. —Univ. of Toronto Press, Toronto. 292pp.
- WAY, M.J. & B.A. HOPKINS, 1950. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Diatraxia oleracea* (Lepidoptera). —*J. exp. Biol.* 27: 365-376.
- WIGGLESWORTH, V.B., 1965. The principles of insect physiology. —Methuen, London, 741pp.
- ZEHRING, C.S., A. ALEXANDER & B.E. MONTGOMERY, 1962. Studies of the eggs of Odonata. —*Proc. Int. Acad. Sci.* 72: 150-153.