

**ÉTUDE DE LA VARIATION INTRASTADE AU COURS DU
DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE DE
ENALLAGMA HAGENI (WALSH)
(ZYGOPTERA : COENAGRIONIDAE) : FACTEURS AGISSANT
SUR LA DIFFÉRENCIATION DES TYPES DE DÉVELOPPEMENT**

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

INTRA-STAGE VARIATION DURING POST-EMBRYONIC DEVELOPMENT OF *ENALLAGMA HAGENI* (WALSH) (ZYGOPTERA : COENAGRIONIDAE) : FACTORS INFLUENCING DIFFERENTIATION OF GROWTH PATTERNS – Data were obtained from a laboratory rearing of larvae, from hatching to emergence, of *Enallagma hageni* in a controlled environment (25 C : 16 hours of light). These were used to analyse variation occurring in larval growth. Five different growth patterns were observed, each characterized by a particular number of instars (i.e. 9, 10, 11, 12 and 13 instars). Five variables were considered for this study : head width, length of prementum, length of metathoracic femora, length of dorsal gill and length of mesothoracic wingpads. By means of principal component analysis, size variation is compared to shape variation. The relative importance of size and shape variation during development is analysed for each growth pattern observed. Comparisons are made with what was observed in the case of *E. ebrium* and *E. vernale* along with the possible adaptive value.

INTRODUCTION

En consultant les recherches réalisées chez les arthropodes, notamment chez les insectes, à propos de la croissance, on s'aperçoit que la nature a résolu les problèmes inhérents aux processus biologiques d'une façon très variée. Il est étonnant de constater que plusieurs espèces d'Odonates élevées en laboratoire "ab ovo" complètent leur cycle vital avec des types de développement différents. Le Tableau I souligne l'existence de quatre types d'adultes dont le cycle comportait

10, 11, 12 ou 13 stades larvaires chez une même espèce: *Aeshna cyanea* Mull. (Anisoptères) (SCHALLER, 1960). Les Zygoptères présentent le même phénomène. Le nombre de types de croissance diffère autant d'une famille à l'autre: Agriidae (MARTIN, 1939), Lestidae (PELLERIN & PILON, 1977), Coenagrionidae (FONTAINE & PILON, 1979; INGRAM & JENNER, 1976; LEBEUF & PILON, 1977; RIVARD & PILON, 1977). Dans un même genre: *Enallagma*, deux espèces voisines présentent des types variables (Tableau I): *E. boreale* Selys: 2 types, *E. ebrium* (Hagen): 3 types, *E. vernale* Gloyd: 3 types, *E. hageni* (Walsh): 5 types.

Tableau I

Comparaison entre les types de développement de quelques espèces élevées en laboratoire

Espèces	Auteurs	Types de Développement	Températures (°C)	Effectif (N)
<i>Aeshna cyanea</i> Mull.	SCHALLER, F. (1960)	10-11-12-13	12-18	215
<i>Lestes eurinus</i> Say	PELLERIN, P. (1975)	13-14 14-16	17 (1) 22 (1)	4 17
<i>Enallagma vernale</i> Gloyd	RIVARD, D. (1975)	12-13-14	22 (1)	191
<i>Enallagma boreale</i> Selys	LEBEUF, L. (1977)	10-11	22 (1)	7
<i>Enallagma ebrium</i> (Hagen)	FONTAINE, R. (1979)	10-11-12	22 (1)	180
<i>Enallagma hageni</i> (Walsh)	MASSEAU, M.J. (1980)	9-10-11-12-13	25	650

(1) La température d'élevage (25°C) mentionnée dans les travaux de nos collègues est celle des incubateurs. Hors, à cause de certains phénomènes physiques, l'évaporation par exemple, nous avons noté que la température de l'eau dans les vases de Pétri contenant les larves présentait un écart de 3-4°C par rapport à celle maintenue dans l'incubateur.

Les travaux précités analysent plusieurs points reliés aux modes de croissance ainsi qu'aux facteurs les influençant. Notre propos est d'étudier les modalités de développement postembryonnaire d'*Enallagma hageni* (Walsh). Nous présentons deux volets: d'une part, quelques aspects de la croissance absolue portant sur un caractère à la fois, et d'autre part, les résultats concernant la croissance relative (allométrie) de plusieurs caractères simultanément. En analysant les données de tous les individus d'un stade particulier, nous traitons d'allométrie de stade par la méthode des composantes principales. Nous comparons

nos valeurs à celles d'*E. ebrium* (FONTAINE & PILON, 1979) et d'*E. vernale* (RIVARD & PILON, 1977). Notre discussion se poursuit à propos des facteurs externes (température d'incubation) et internes (génétiques et physiologiques) exerçant leur action sur les processus de croissance larvaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Cette étude utilise des spécimens qui ont fait l'objet d'une description morphologique (MASSEAU 1980) à la suite d'un élevage en laboratoire préconisant un protocole décrit par PELLERIN & PILON (1975), et effectué à la Station de Biologie de l'Université de Montréal (46° N, 74°W) dans les Basses Laurentides. Chaque individu s'est développé, à partir de l'éclosion de l'oeuf, à une température constante de $25^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{C}$, avec une photopériode de 16 heures, sans subir de diapause. Les élevages ont permis à 650 individus de compléter leur développement jusqu'au stade adulte.

Tableau II

Répartition des types de développement des imagos dont les exuviations ont fourni les mesures utilisées pour l'étude morphométrique d'*E. hageni* (Walsh)

	Types de développement					Total
	IX	X	XI	XII	XIII	
Femelles (N)	2	15	15	15	2	49
Mâles (N)	1	15	15	15	2	48
Total	3	30	30	30	4	97
Effectif de chaque type	3	161	373	109	4	650

Le Tableau II indique le nombre d'imagos par type de développement qui ont été retenus pour l'étude morphométrique basée sur les structures larvaires suivantes: largeur de la capsule céphalique (CC), longueur du fémur métathoracique (F3), longueur du mentum (M), longueur des lamelles caudales (LC), longueur des étuis alaires métathoraciques (EA3). Les mesures originales exprimées en mm ont été effectuées sur les exuvies des stades successifs tel qu'indiqué dans MASSEAU (1980). Nous considérons la prolarve comme le stade 0, la première larve libre étant du stade 1 (WALKER 1953).

Nous avons monté ces exuvies sur lames microscopiques dans une

solution de polyvinyl lactophénol (BEIRNE 1955) additionnée de rose de lignine, un colorant cuticulaire. Notons immédiatement que les lamelles caudales sont assez fragiles, se brisant et se régénérant rapidement. L'extrapolation de la largeur de la capsule céphalique a souvent été nécessaire à cause de la ligne de déhiscence débutant sur les yeux, ce qui déformait la tête sous la lamelle microscopique. En ce qui concerne les étuis alaires, nous n'avons pas considéré les valeurs des quatre premiers stades à cause de la difficulté de délimiter la forme réelle de ces caractères, qui ne sont que des replis de la cuticule devenant progressivement triangulaires au cinquième stade.

Ces mesures ont été prises au moyen d'un micromètre Wild-Censor (graduation fine: 0.01 mm) fixé sur un stéréoscope Wild M-5. Toutes ces données sont conservées sur bande magnétique. Une calculatrice programmable Hewlett-Packard 9830 A a permis de réaliser notre analyse statistique.

Nous avons fait subir une transformation logarithmique (base 10) à nos données originales, procédé rendant nos résultats indépendants de l'ordre de grandeur des variables et aussi rendant les distributions asymétriques assez proche de la symétrie.

Les méthodes d'analyse statistique multidimensionnelle utilisées dans la présente étude ont été appliquées par JOLICOEUR (1959, 1963a, 1963b, 1975), FONTAINE & PILON (1979), et RIVARD & PILON (1977). Ces auteurs étudient la croissance relative (allométrie) de plusieurs caractères simultanément afin de mieux cerner leurs modalités de croissance différentielle d'une part, et de mesurer la tendance centrale de cette croissance d'autre part. Ces méthodes permettent d'établir des intervalles de confiance concernant des valeurs individuelles ou des moyennes. MORRISON (1967) décrit ces méthodes d'analyse : distribution de T^2 de Hotelling et ellipses équiprobables, fonction discriminatoire (de Fisher), etc.

RÉSULTATS

Un coup d'oeil sur la Figure 1 nous fait constater que les spécimens ont atteint leur maturité par cinq types de développement différentes: ce qui représente un type de plus que nos prédécesseurs (Tableau I). Est-ce un effet du nombre? L'effectif de nos adultes dépasse la somme des effectifs de tous ces auteurs. L'histogramme de la Figure 1 suggère une distribution s'apparentant à une distribution normale, avec un mode principal représentant le type de

développement à 11 stades larvaires. Nous considérons plausible que plusieurs espèces comporteraient au moins 5 types de croissance, à condition que l'effectif soit suffisamment grand.

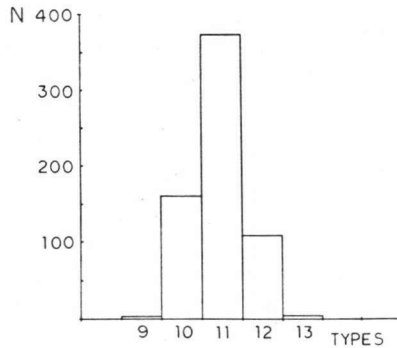


Figure 1: Histogramme de fréquence des types de développement chez *Enallagma hageni* (Walsh). En abscisse, nombres de stades larvaires pour produire un imago; en ordonnée, nombre d'individus (N).

TAUX DE CROISSANCE ABSOLUE

La Figure 2 montre le taux de croissance absolue établi par le rapport de la taille du stade suivant (T2) sur la taille du stade précédent (T1): $(T2/T1)$ pour les cinq caractères à l'étude selon les cinq types de développement d'*Enallagma hageni*. Ces illustrations mettent en évidence les différences dans la vitesse de croissance des structures morphologiques durant toute la vie larvaire. Alors que le taux d'accroissement de la capsule céphalique diminue presque continuellement jusqu'à l'émergence, celui des étuis alaires augmente à peu près de façon constante, développement fortement accentué dans les derniers stades préparant l'insecte à sa vie adulte. Les lamelles caudales signalent une diminution graduelle du taux de croissance jusqu'au milieu de la vie postembryonnaire, puis une augmentation s'amorce et se poursuit jusqu'au stade final. L'allure des courbes du mentum se rapproche de celle des lamelles caudales avec un léger retard cependant. Les taux de développement du fémur métathoracique s'accroissent durant les 4 premiers stades pour s'atténuer progressivement jusqu'à la fin de la vie larvaire.

Il est à remarquer que les courbes du type 11 (N.B. pour simplifier l'expression, convenons que le type de développement à 10 stades larvaires s'appelle le type 10, celui à 11 stades, le type 11, etc.) occupent une position intermédiaire alors que celles des types 9 et 10

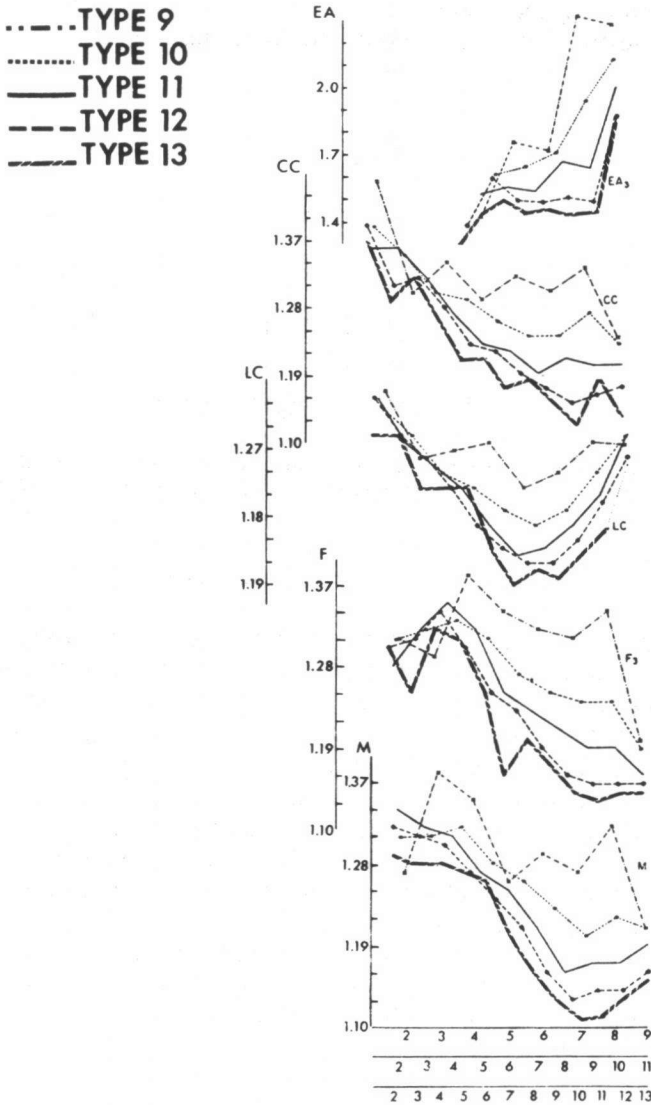


Figure 2: Variation du taux d'accroissement à la mue (en ordonnée) au cours du développement larvaire pour les caractères suivants: mentum (M), fémur métathoracique (F3), capsule céphalique (CC), lamelle caudale (LC), étuis alaires métathoraciques (EA3) chez *E. hageni* (Walsh).

manifestent une vitesse de croissance supérieure. De prime abord, nous aurions pu le soupçonner puisque ces individus (types 9-10) doivent atteindre une taille sensiblement homogène par des étapes de croissance moins nombreuses. Le phénomène inverse s'observe pour les types 12 et 13 dont la vitesse de développement est moindre. Notons que les courbes des types 9 et 13 accusent des écarts plus considérables à cause d'un effectif restreint: respectivement 3 et 4 larves.

Le parallélisme approximatif des diverses courbes suppose des mécanismes intrinsèques de contrôle (génétiques, hormonaux, physiologiques) assurant un développement harmonieux des parties morphologiques adaptées au mode de vie et à une efficacité indispensable à la survie de l'espèce.

Il est possible que ce taux d'accroissement absolu soit influencé par des facteurs externes comme la nourriture (MAYRAT, 1964). Aussi les variations assez marquées entre les taux de croissance des divers stades et des cinq caractères pris séparément demeurent difficiles d'interprétation. Aussi, nous préférons nous tourner vers l'étude de la croissance relative, considérant simultanément plusieurs structures, pour établir des équations d'allométrie.

ALLOMÉTRIE DE STADE

Ce point de vue allométrique offre l'avantage d'élargir l'horizon et de révéler des influences ou mécanismes intrinsèques. Pour ce faire, nous avons recours à l'application des composantes principales que les biomathématiciens (JOLICOEUR, 1959, 1963a, 1963b, 1975; JOLICOEUR & MOSIMANN, 1960; RIVARD & PILON, 1977) utilisent afin d'extraire le plus d'informations possibles des résultats quantitatifs issus des caractères morphologiques.

Cette analyse multidimensionnelle a l'avantage de départager la variation globale de ces structures en variation de taille et en variation de forme. Avec les cinq caractères déjà mentionnés, nous avons constitué les vecteurs suivants:

$$X = x_1x_2x_3x_4x_5 = F3 \text{ CC M LC EA3}$$

$$\text{puis } y_i = \log_{10}x_i \text{ implique } Y = y_1y_2y_3y_4y_5$$

$$\text{et ce vecteur moyen } \bar{Y} = \bar{y}_1\bar{y}_2\bar{y}_3\bar{y}_4\bar{y}_5$$

L'établissement des matrices et des équations d'allométrie a été expliqué en détail par FONTAINE & PILON (1979) et RIVARD & PILON (1977).

En examinant les tableaux des cosinus directeurs (Tableaux III, IV, V) (valeurs logarithmiques), nous observons des valeurs négatives indiquant une allométrie négative des structures correspondantes par rap-

Tableau III

Matrice des cosinus directeurs (U) et matrice diagonale (D) pour chacun des stades larvaires (type de développement à 10 stades) d'*E. hageni* (Walsh)

STADES	D = 10 ⁻⁴				U					AXES
					F3	CC	M	LC	EA3	
1	5.1217	0	0	0	0.24517	0.82880	0.19695	0.46290		1er
	0	2.5334	0	0	-0.09984	-0.49373	0.38630	0.77268		2e
	0	0	1.5922	0	0.95103	-0.23366	0.13918	-0.10878		3e
	0	0	0	0.9549	-0.15959	0.07034	0.89029	-0.42065		4e
2	8.3764	0	0	0	0.42068	0.58121	0.47311	0.31126		1er
	0	2.1429	0	0	-0.08186	-0.70464	0.65225	0.26647		2e
	0	0	1.7999	0	-0.43047	0.36202	0.57749	-0.59173		3e
	0	0	0	0.5738	0.79416	-0.18606	0.13129	-0.56344		4e
3	22.3500	0	0	0	0.30250	0.40392	0.27110	0.81900		1er
	0	5.2784	0	0	0.56236	0.33928	0.50028	-0.35172		2e
	0	0	2.0748	0	-0.31746	0.83715	-0.41700	-0.15656		3e
	0	0	0	0.9085	-0.70103	0.08360	0.70799	-0.01828		4e
4	36.7624	0	0	0	0.38369	0.35855	0.29249	0.79917		1er
	0	5.5458	0	0	0.41700	0.53903	0.42330	-0.35967		2e
	0	0	1.7098	0	0.24481	-0.72504	0.64314	-0.02763		3e
	0	0	0	0.5571	0.78674	-0.23496	-0.56713	-0.06474		4e
5	43.4229	0	0	0	0.37678	0.36832	0.38568	0.48091	0.58511	1er
	0	15.8563	0	0	0.22452	0.03048	0.14860	0.59867	-0.75377	2e
	0	0	5.9914	0	0.45441	0.34007	0.44138	-0.63963	-0.27189	3e
	0	0	0	1.0747	-0.05009	0.79663	-0.59566	0.01437	-0.08856	4e
6	80.9606	0	0	0	0.77371	-0.33636	-0.52872	-0.03132	0.08776	5e
	0	8.6157	0	0	0.32897	0.30642	0.26669	0.29752	0.79890	1er
	0	0	3.1496	0	0.28394	0.13689	0.22474	0.75701	-0.52637	2e
	0	0	0	1.9184	0.46184	0.49417	0.36435	-0.57139	-0.28855	3e
7	98.6553	0	0	0	-0.20824	0.74987	-0.61858	0.10276	-0.03364	4e
	0	4.3038	0	0	-0.74464	0.28436	0.60248	0.03697	-0.01732	5e
	0	0	2.9136	0	0.36437	0.32364	0.24922	0.31402	0.77574	1er
	0	0	0	0.7703	0.33283	0.28774	0.21109	0.63338	-0.60059	2e
8	136.774	0	0	0	0.52265	0.43564	0.13309	-0.69558	-0.18843	3e
	0	0	0	0.9982	-0.41397	0.75534	-0.50256	0.05960	0.0158	4e
	0	6.7280	0	0	-0.55702	0.22832	0.78934	-0.11330	-0.04135	5e
	0	0	2.6106	0	0.27825	0.22057	0.22049	0.25303	0.67251	1er
9	44.4982	0	0	0	0.29354	0.32011	0.27244	0.72833	-0.45461	2e
	0	0	0	0.9982	0.33922	0.56611	0.37680	0.62892	-0.16413	3e
	0	9.3952	0	0	0.74281	-0.64907	0.10914	-0.09955	-0.07151	4e
	0	0	3.0304	0	-0.41180	-0.32726	0.65045	-0.00750	0.00134	5e
10	18.3949	0	0	0	0.24674	0.21558	0.24277	0.25785	0.87647	1er
	0	4.4379	0	0	0.41669	0.34409	0.35540	0.59671	-0.47497	2e
	0	0	2.9300	0	0.76461	-0.41862	-0.48936	0.01525	0.02052	3e
	0	0	0	2.8792	0.39021	0.57189	0.09548	-0.71213	-0.06657	4e
10	0	0	0	0.7372	0.17198	-0.57691	0.75244	-0.28475	-0.03665	5e
	0	0	0	0	0.42142	0.16862	0.28481	0.47065	0.70096	1er
	0	0	0	0	0.18904	0.84965	0.25973	-0.00813	-0.41812	2e
	0	0	0	0	0.35082	-0.48992	0.53229	0.30208	-0.31216	3e
10	0	0	0	0	-0.13372	0.07639	-0.53416	0.79192	-0.25263	4e
	0	0	0	0	0.80354	-0.06173	-0.53173	-0.24501	-0.08769	5e

port aux autres pour un axe déterminé. Ainsi, l'axe majeur (première ligne de chaque stade) offre une allométrie positive pour tous les stades, excepté le dernier du type à 10 stades et à 11 stades en ce qui concerne les lamelles caudales et la capsule céphalique (Tableau VII). Puisque cet axe rend compte d'une variation de taille selon l'interprétation de FONTAINE & PILON (1979), JOLICOEUR (1963b) et RIVARD & PILON (1977), le phénomène est donc normal, chaque caractère morphologique augmentant en longueur de façon proportionnelle durant tout le développement larvaire. L'allométrie négative des lamelles caudales laisse soupçonner le fait que ces appendices disparaîtront à l'émergence. Celle de la capsule céphalique surprend à

Tableau IV

Matrice des cosinus directeurs (U) et matrice diagonale (D) pour chacun des stades larvaires (type de développement à 11 stades) d'*E. hageni* (Walsh)

STADES	D * 10 ⁻⁴				U					AXES
					F3	CC	M	LC	EA3	
1	9,8517	0	0	0	0,58365	0,60762	0,30748	0,18061		1er
	0	4,5807	0	0	-0,33432	-0,36698	0,86139	-0,10590		2e
	0	0	2,6054	0	0,55626	-0,67147	-0,00998	0,48949		3e
	0	0	0	0,8807	-0,48802	0,21272	0,00529	0,84650		4e
2	10,5815	0	0	0	0,53006	0,44796	0,51761	0,50045		1er
	0	4,8357	0	0	-0,28522	0,82355	0,05085	-0,48768		2e
	0	0	2,4534	0	-0,28950	0,32546	-0,61798	0,65449		3e
	0	0	0	0,9960	0,74423	0,12317	-0,58956	-0,28873		4e
3	21,7133	0	0	0	0,50012	0,50991	0,40699	0,56941		1er
	0	7,2083	0	0	-0,34972	-0,28120	-0,06851	0,78361		2e
	0	0	3,2854	0	-0,66907	0,60783	0,36723	-0,21914		3e
	0	0	0	1,1468	0,00540	-0,53987	0,83355	-0,11707		4e
4	25,9660	0	0	0	0,49294	0,43742	0,44730	0,60649		1er
	0	5,3741	0	0	0,32620	0,32986	0,39162	-0,79462		2e
	0	0	1,3219	0	-0,11586	0,78429	-0,60907	-0,02216		3e
	0	0	0	0,5987	-0,79824	0,29109	0,52479	0,05179		4e
5	52,4079	0	0	0	0,36635	0,38146	0,36341	0,35817	0,67817	1er
	0	7,6469	0	0	0,44276	0,21984	0,37529	0,30217	-0,72353	2e
	0	0	3,0719	0	-0,13083	-0,24147	-0,41284	0,86506	-0,01844	3e
	0	0	0	1,2540	-0,14709	0,84390	-0,30340	-0,03252	-0,10829	4e
	0	0	0	0,6365	0,79080	-0,18890	-0,35082	-0,17615	0,06726	5e
6	79,4083	0	0	0	0,31152	0,34303	0,32406	0,26245	0,78192	1er
	0	8,1185	0	0	0,29308	0,36962	0,33668	0,34864	-0,60260	2e
	0	0	3,2302	0	-0,34708	-0,59656	0,05405	0,70791	0,13999	3e
	0	0	0	1,3569	0,17540	-0,46405	0,79078	-0,35031	-0,07646	4e
0	0	0	0,6245	0,81598	-0,41772	-0,39164	0,07916	-0,00609	5e	
7	89,0928	0	0	0	0,31419	0,33200	0,23886	0,20532	0,83177	1er
	0	6,3475	0	0	0,39293	0,28539	0,34638	0,61644	-0,51396	2e
	0	0	2,1735	0	0,45189	-0,72931	0,47559	-0,19168	0,03114	3e
	0	0	0	1,0090	0,35730	0,51422	0,16731	-0,73274	-0,20738	4e
0	0	0	0,6039	-0,64421	0,10961	0,75418	-0,06472	-0,00101	5e	
8	97,7397	0	0	0	0,31942	0,32956	0,24381	0,18648	0,83330	1er
	0	5,1217	0	0	0,00813	0,62311	0,14370	0,63389	-0,43497	2e
	0	0	3,0215	0	0,74263	-0,51319	0,22640	0,29613	-0,21492	3e
	0	0	0	1,7087	-0,58367	-0,47780	0,30944	0,34370	0,19919	4e
0	0	0	0,5617	-0,07571	0,10709	0,87915	-0,42351	-0,17476	5e	
9	64,0973	0	0	0	0,28922	0,23306	0,22446	0,16295	0,88055	1er
	0	6,3529	0	0	0,19525	0,24841	0,18745	0,86441	-0,34326	2e
	0	0	1,0228	0	0,81037	-0,41853	0,30419	-0,20256	-0,18594	3e
	0	0	0	0,7640	0,10040	0,79937	0,35483	-0,42996	-0,26785	4e
0	0	0	0,6045	-0,45985	-0,30277	0,83429	0,01867	0,02192	5e	
10	16,9389	0	0	0	0,30979	0,20533	0,15736	-0,04223	0,91393	1er
	0	6,1308	0	0	0,23379	0,17846	0,20737	0,92622	-0,11230	2e
	0	0	1,8919	0	0,28257	0,77393	0,21121	-0,33118	-0,33862	3e
	0	0	0	1,0961	0,80524	-0,51225	0,15893	-0,16352	-0,19282	4e
0	0	0	0,4399	-0,34800	-0,25421	0,90004	-0,06262	0,01702	5e	
11	7,3418	0	0	0	0,08366	-0,26167	0,06189	-0,52053	0,80607	1er
	0	5,5811	0	0	0,38442	0,03881	0,32205	0,65589	0,35077	2e
	0	0	3,7216	0	0,37767	0,66350	0,39670	-0,48203	-0,16554	3e
	0	0	0	1,4862	0,64448	-0,57728	-0,13112	-0,25664	-0,40997	4e
0	0	0	0,5867	-0,30531	-0,39564	0,84728	-0,02531	-0,17815	5e	

première vue. Nous l'expliquons par la faiblesse de notre méthode. En effet, les mesures sont effectuées sur les exuvies montées entre lames et lamelles. Or, ce procédé provoque une légère déformation de la capsule céphalique à cause de l'ouverture de la ligne ecdysiale qui a permis la libération de l'individu hors de l'exuvie au moment de la mue. D'où la nécessité d'extrapoler la forme réelle de la tête. La marge d'erreur est plus forte alors.

A partir des matrices de covariance diagonale (D) des tableaux III, IV et V nous pouvons quantifier l'importance de cet accroissement de

Tableau V

Matrice des cosinus directeurs (U) et matrice diagonale (D) pour chacun des stades larvaires (Type de développement à 12 stades) d'*E. hageni* (Walsh)

STADES	U * 10 ⁻⁴					U					AXES
						F3	CC	M	LC	EA5	
1	8.1910	0	0	0	0	0.36801	0.71131	0.39743	0.44795		1er
	0	2.6352	0	0	0	-0.00040	-0.46560	-0.14947	0.87228		2e
	0	0	1.0549	0	0	0.92884	-0.30195	-0.11627	-0.18061		3e
	0	0	0	0.7644	0	-0.04268	-0.43145	0.89788	-0.07645		4e
	0	0	0	0	0						
2	6.4997	0	0	0	0	0.46011	0.63877	0.33025	0.52077		1er
	0	1.7711	0	0	0	0.28051	-0.58218	0.76294	-0.01756		2e
	0	0	1.3936	0	0	-0.03377	-0.47194	-0.32890	0.81729		3e
	0	0	0	1.0488	0	0.84171	-0.17410	-0.44798	-0.24603		4e
	0	0	0	0	0						
3	11.8031	0	0	0	0	0.52318	0.63064	0.42703	0.38240		1er
	0	5.2358	0	0	0	-0.01397	-0.41388	-0.17206	0.89381		2e
	0	0	1.2219	0	0	0.53499	-0.65610	0.49306	-0.20054		3e
	0	0	0	0.5416	0	-0.66323	-0.02305	0.73820	0.12106		4e
	0	0	0	0	0						
4	17.3424	0	0	0	0	0.58067	0.64644	0.35096	0.56752		1er
	0	7.5165	0	0	0	-0.34873	-0.22035	-0.42935	0.80343		2e
	0	0	1.5701	0	0	0.19879	0.81563	-0.52426	-0.14275		3e
	0	0	0	0.6101	0	-0.70830	0.26197	0.64625	0.10976		4e
	0	0	0	0	0						
5	28.7721	0	0	0	0	0.46882	0.32708	0.36713	0.37761	0.67042	1er
	0	6.9980	0	0	0	0.39781	0.28037	0.46542	0.13927	-0.72604	2e
	0	0	4.8514	0	0	-0.32841	-0.11555	-0.10763	0.92395	-0.11632	3e
	0	0	0	1.1971	0	-0.40474	-0.43846	0.79088	-0.09424	0.09783	4e
	0	0	0	0	0.8222	-0.60716	0.78026	0.10735	-0.10351	0.01739	5e
6	37.9109	0	0	0	0	0.36910	0.30357	0.31488	0.24184	0.78356	1er
	0	8.0174	0	0	0	0.42669	0.26133	0.31229	0.54496	-0.59593	2e
	0	0	2.7203	0	0	-0.44129	-0.45031	-0.03429	0.75832	0.16206	3e
	0	0	0	0.9319	0	-0.65609	0.74613	0.08009	0.07227	-0.03451	4e
	0	0	0	0	0.7798	-0.23773	-0.28294	0.89204	-0.23348	-0.05863	5e
7	61.2133	0	0	0	0	0.35250	0.34849	0.27421	0.23123	0.79097	1er
	0	6.8624	0	0	0	0.35834	0.26082	0.24009	0.66408	-0.55206	2e
	0	0	1.6268	0	0	0.66728	0.04289	0.27157	-0.65685	-0.21840	3e
	0	0	0	1.0422	0	-0.13125	0.89580	-0.11171	-0.23918	-0.14058	4e
	0	0	0	0	0.2107	-0.85145	-0.07894	0.88370	-0.08308	-0.04610	5e
8	65.0163	0	0	0	0	0.33370	0.30682	0.27746	0.26880	0.79668	1er
	0	4.9247	0	0	0	0.37207	0.09330	0.36024	0.64754	-0.55116	2e
	0	0	1.7960	0	0	-0.28072	0.93470	-0.06844	-0.09280	-0.18503	3e
	0	0	0	0.9773	0	0.66146	0.11715	0.25110	-0.67710	-0.16503	4e
	0	0	0	0	0.3830	-0.48361	-0.09884	0.85177	-0.17544	0.00737	5e
9	41.5375	0	0	0	0	0.33929	0.27109	0.29040	0.30629	0.79577	1er
	0	4.3085	0	0	0	0.46959	-0.09339	0.24049	0.66989	-0.51394	2e
	0	0	1.3781	0	0	0.53108	0.62072	-0.02007	-0.49566	-0.23561	3e
	0	0	0	0.8380	0	0.08561	-0.42168	0.79774	-0.42188	-0.02159	4e
	0	0	0	0	0.6547	-0.59443	0.59552	0.47057	0.18375	-0.19188	5e
10	37.4975	0	0	0	0	0.30027	0.29767	0.24414	0.26495	0.83151	1er
	0	5.2332	0	0	0	0.31921	0.12129	0.34933	0.57233	-0.51385	2e
	0	0	1.6970	0	0	0.37867	0.53801	0.18619	-0.71264	-0.15894	3e
	0	0	0	1.2829	0	-0.11422	0.66734	-0.67079	0.28824	-0.09254	4e
	0	0	0	0	0.3181	-0.69357	0.40235	0.57769	0.10630	-0.09634	5e
11	27.3372	0	0	0	0	0.28608	0.30223	0.25423	0.37953	0.78622	1er
	0	5.1678	0	0	0	0.38166	-0.10178	0.25676	0.70085	-0.52496	2e
	0	0	2.0268	0	0	0.25494	0.87812	0.02214	-0.25281	-0.31544	3e
	0	0	0	1.4513	0	0.51480	-0.31754	0.58997	-0.53486	0.00216	4e
	0	0	0	0	0.4090	-0.66519	0.16238	0.72173	0.05911	-0.08228	5e
12	16.5096	0	0	0	0	0.38124	0.13987	0.37639	0.56786	0.60906	1er
	0	4.2827	0	0	0	0.18440	0.63412	0.27472	0.24138	-0.65587	2e
	0	0	3.0961	0	0	0.06543	-0.66567	-0.05271	0.80087	-0.42320	3e
	0	0	0	1.7417	0	0.61610	-0.34426	0.48342	-0.48045	-0.14059	4e
	0	0	0	0	1.0663	-0.66091	-0.12922	0.73919	-0.00946	-0.00461	5e

taille. Le pourcentage de variation de taille se calcule par l'axe majeur qu'on divise par la trace de la matrice de covariance diagonale correspondante ($d_1 + d_2 + d_3 + d_4 (+ d_5)$) représentant la variation totale:

$$\frac{\text{Variation de l'axe majeur} \times 100}{\text{Variation totale}} = \frac{d_1 \times 100}{d_1 + d_2 + d_3 + d_4 (+ d_5)}$$

(trace de D)

Voici le résultat pour le premier stade du type à 10 stades larvaires:

$$\frac{5,12 \times 100}{5,12 + 2,53 + 1,59 + 0,95} = 50,25\%$$

Tableau VI

Pourcentage de la variation de taille et de forme pour chacun des stades larvaires d'*E. hageni*

Stade	Type 10 (N=30)		Type 11 (N=30)		Type 12 (N=30)	
	Taille (%)	Forme (%)	Taille (%)	Forme (%)	Taille (%)	Forme (%)
1	50,25	49,75	54,97	45,03	64,79	35,21
2	65,01	34,99	56,07	43,93	66,88	33,12
3	73,02	27,98	65,08	34,92	62,77	37,23
4	77,26	22,74	78,08	21,92	64,13	35,87
5	64,90	35,10	80,61	19,39	67,47	32,53
6	85,19	14,81	85,63	14,37	75,28	24,72
7	90,51	9,49	89,79	10,21	86,27	13,73
8	92,62	7,38	90,37	9,63	88,95	11,05
9	72,26	27,74	88,01	11,99	85,61	14,39
10	64,16	35,84	63,93	36,07	81,47	18,53
11	—	—	40,18	59,82	75,11	24,89
12	—	—	—	—	61,86	38,24

Le Tableau VI collige les pourcentages comparatifs de variations de taille et de forme (N.B. Le pourcentage de la variation de forme correspond à la différence entre la variation totale et la variation de taille; exemple pour le premier stade du type à 10 stades larvaires: $100 - 50,25 = 49,75$): Les quatre premiers stades comprennent uniquement les données des fémurs, capsules céphaliques, mentums, lamelles caudales; nous ajoutons les étuis alaires métathoraciques à partir du cinquième stade.

Soulignons que le pourcentage de croissance en taille augmente au début du développement, puis diminue dans les derniers stades. Pour le type 10, l'augmentation de taille se fait rapidement avec un certain ajustement au moment où nous introduisons les mesures relatives aux étuis alaires: la marge d'erreur est plus forte puisque ces organes sont assez difficiles à délimiter au début de leur formation. Les larves investissent beaucoup d'énergie pour la croissance en taille du troisième au neuvième stade. Dans le type 12, ce n'est qu'au stade 6 que le pourcentage atteindra plus de 70%, l'effort d'accroissement étant réparti sur un plus grand nombre d'étapes. Des mécanismes physiologiques agiraient au commencement et surtout à la fin de la croissance larvaire pour régulariser la taille et produire des adultes caractéristiques de l'espèce.

variation totale selon le stade (Tableau VI).

Suivant l'équation du deuxième axe intermédiaire, exprimant entre 1,7% et 17,9% de la variation totale par stade, l'allométrie négative d'un ou deux caractères, principalement les étuis alaires et les lamelles caudales est soulignée dans tous les stades. Les fémurs et mentums ont une allométrie positive plus marquée.

Nous trouvons de 0,7% à 8,1% de la variation totale manifestée par le troisième axe intermédiaire; dans tous les stades, deux à quatre structures morphologiques ont une allométrie négative selon cet axe. L'allométrie positive se distribue aux parties suivantes: mentum, capsule céphalique, fémur par ordre d'importance. Les étuis alaires conservent la préséance en fait d'allométrie négative sur les lamelles caudales. Cette tendance de variation de forme est minime et semble très bien contrôlée.

Enfin, la plus faible tendance de variation (entre 0,5 et 9%) se manifeste par l'axe mineur avec des allométries négatives pour deux à quatre variables en même temps. Cet axe met l'accent sur l'allométrie positive du mentum comme le faisait l'axe précédent.

Plus loin, nous faisons une étude comparative de ces résultats en tenant compte des recherches réalisées sur *E. ebrium* et *E. vernale*.

DISCUSSION

Une comparaison entre les travaux analogues portant sur *E. ebrium*, *E. hageni* et *E. vernale* souligne les particularités de chaque *Enallagma*, malgré une certaine ressemblance résultant de leur réaction à certains facteurs: température d'incubation et d'élevage, photopériodes, dates de pontes, patrimoine héréditaire dû aux couples-parents.

TAUX DE CROISSANCE ABSOLUE

L'examen des courbes des taux d'accroissement absolue des trois *Enallagma*: *E. ebrium* (FONTAINE & PILON, 1979), *E. hageni* (Fig. 2), *E. vernale* (RIVARD & PILON, 1978), dénote une similitude marquée pour les lamelles caudales; la vitesse de développement décroît jusqu'aux 5^e, 6^e, 7^e, 8^e stades suivie d'une croissance dans la deuxième moitié du développement larvaire. Les étuis alaires mésothoraciques d'*E. vernale* présentent un taux de croissance très accentué alors que celui des étuis alaires métathoraciques d'*E. hageni* et d'*E. ebrium* se réalise plus lentement sauf au dernier stade. *E. vernale* manifeste une chute de la vitesse de croissance du fémur à partir du 3^e stade tandis que celle de la même structure d'*E. hageni* et *ebrium* augmente dans les premiers stades pour diminuer du 5^e stade jusqu'à l'émergence. Une autre particularité d'*E. vernale* est l'augmentation du taux de croissance de la capsule céphalique à partir

des 6^e, 7^e stades alors qu'elle baisse graduellement chez les deux espèces.

C'est la vitesse de développement du mentum qui est particulier pour chaque *Enallagma*; chez *E. ebrium*, elle s'abaisse du début à la fin de la croissance; chez *E. hageni*, elle grandit dans les 3 derniers stades après une descente amorcée dès le début; *E. vernale* révèle un déclin rapide du taux d'accroissement des six premières larves suivi d'une remontée jusqu'au 10^e stade avec une retombée brusque au dernier.

Cette confrontation suppose des mécanismes physiologiques spécifiques tout en maintenant certaines ressemblances propres au genre. D'une façon générale, le développement des étuis alaires doit se réaliser assez rapidement pour produire un imago adapté au vol alors que toutes les autres structures morphologiques se développent à une vitesse appropriée au genre de vie de la larve. L'augmentation du taux de croissance des lamelles caudales peut-être associée au besoin en oxygène d'une larve dont le rendement respiratoire augmente proportionnellement à la surface mais non proportionnellement au volume.

Par ailleurs, nos résultats confirment la remarque faite par FONTAINE & PILON (1979), RIVARD & PILON (1978), SCHALLER (1960) et SCHALLER & MOUZE (1970): dans chaque espèce, le type de développement comportant un nombre de stades moins élevé (types 9-10-11 chez *E. hageni*, types 10-11 chez *E. ebrium*, type 12 d'*E. vernale*) accusent un taux de croissance absolue plus important que les types ayant le plus grand nombre de stades.

A l'exemple des auteurs précités, nos résultats sont en désaccord avec la règle de Dyar: les Odonates affichent un taux de croissance variable contrairement à d'autres Arthropodes. Nos travaux contredisent également la règle de Przibram qui veut une croissance de la taille selon une progression géométrique de raison 1,26. En effet, l'observation de nos courbes du mentum et du fémur débute au-dessus de cette valeur pour se terminer entre 1,14 et 1,21. La capsule céphalique a un taux d'accroissement aux environs de 1,37 qui chute à des valeurs variant de 1,13 à 1,24. De 1,33 approximativement, les courbes des lamelles caudales déclinent jusqu'au 8^e stade à 1,08 - 1,21, puis remontent jusqu'au voisinage de 1,26. Les étuis alaires affichent une croissance très spectaculaire: un taux de 1,3 - 1,6 aux 6^e - 7^e stades pour se terminer entre 1,8 et 2,3.

Si nous cumulons les taux de croissance de toutes ces parties morphologiques, nous obtenons des chiffres de 1,34 pour le début du développement et de 1,21 aux étapes finales en excluant les étuis alaires (1,35 étuis alaires métathoraciques compris). Nous n'aurons pas l'audace de formuler une loi découlant de ces constatations. Elles nous confirment l'accent que les régulateurs de croissance mettent à produire des individus adaptés à leur genre de vie, fruit d'une longue évolution intégrée, où le polymorphisme est gage de survie de l'espèce qui éventuellement sera sujet à la radiation adaptative. La très grande similitude

entre les larves d'*E. ebrium* et *E. hageni* comme nous le soulignons plus loin serait de nature à évoquer l'existence d'un ancêtre commun (MASSEAU, 1980).

VARIATION DE TAILLE ET DE FORME

Si nous comparons maintenant les trois *Enallagma*: *ebrium*, *hageni* et *vernale*, au point de vue des variations de taille et de forme, l'axe majeur (Tableau VII) rend compte des fluctuations de la taille telle que nous le mentionnions précédemment. Dans le cas d'*E. vernale*, RIVARD & PILON (1977) notent une tendance à l'augmentation de la taille à partir des 3^e - 5^e stades suivie d'une diminution vers les derniers. Cependant, les pourcentages de variation de forme surpassent celles de la taille aux premiers stades. FONTAINE & PILON (1979) observent un phénomène similaire pour *E. ebrium*. *E. hageni* conserve toujours une augmentation de taille légèrement supérieure à celle de la forme dès le premier stade; seules, les dernières larves du type 11 auront un pourcentage de variation de forme qui surpasse celui de la taille. La progression de cette tendance à une variation de taille peut être confrontée à l'apparition des segments (1 à 3) des tarsi, des segments antennaires (3 à 6), des bourgeons des gonapophyses et des étuis alaires qui se concrétisent durant les cinq premiers stades. Ces observations illustrent sans doute des contrôles génétiques et hormonaux s'actualisant ici comme dans les autres Insectes où la vie larvaire se caractérise par une explosion de la croissance en longueur.

En examinant les valeurs du premier axe intermédiaire, *E. ebrium* et *E. vernale* présentent une allométrie positive semblable à *E. hageni* à partir des 3^e - 4^e stades. Cependant, l'allométrie négative de deux à trois variables revient dans le dernier stade des types 10 et 11 d'*E. ebrium* ainsi que dans les deux derniers des types 12 et 13 d'*E. ebrium* et *E. vernale*. Il faut dire que les lamelles caudales et le mentum sont appelés à disparaître au moment de l'émergence. Les auteurs qui ont élevé ces espèces rapportent l'allométrie positive des étuis alaires qui assurent la croissance des ailes, indispensables à l'adulte. Les stades 7 du type 10 chez *E. ebrium* et du type 13 chez *E. vernale* offrent une forte allométrie négative. Ce fait est probablement relié à la proximité du changement de phase de la croissance nécessitant d'éventuelles mises au point, et au développement possible d'organes internes qui ne sont pas visibles à l'observation extérieure. Ici également les mentums et fémurs ont une forte allométrie positive à l'instar d'*E. hageni*.

En ce qui concerne le deuxième axe intermédiaire, *E. vernale* ressemble passablement à *E. hageni* avec une allométrie négative plus importante pour les lamelles caudales plutôt que pour les étuis alaires. C'est le mentum qui possède une allométrie plus positive que le fémur. *E. ebrium* se rapproche davantage d'*E. hageni* avec une allométrie plus

négative pour les étuis alaires métathoraciques et plus positive pour le fémur. Les stades 3, 6, 7 et 8 du type 11 d'*E. ebrium* manifestent une allométrie positive pour la grande majorité des variables. Ces aspects mettent en relief des différences spécifiques que nous sommes en droit de retrouver chez ces vivants.

En regard du troisième axe intermédiaire, les trois *Enallagma* présentent les mêmes fréquences d'allométrie négative, soit 2 - 4 variables simultanément, avec les étuis alaires en tête de file. Par ailleurs, *E. ebrium* établit la priorité de son allométrie positive pour la capsule céphalique, puis pour le fémur, et pour le mentum en troisième lieu. *E. hageni* la présente dans l'ordre suivant: mentum, capsule céphalique et fémur. Quant à *E. vernale*, c'est le mentum, suivi du fémur puis de la capsule céphalique qui monopolisent l'allométrie positive bien que les différences ne soient pas très marquées.

Pour les trois espèces, l'axe mineur de tous les stades fait voir des allométries aussi négatives que l'axe précédent avec une insistance tantôt sur les étuis alaires, tantôt sur les lamelles caudales. Alors que le mentum d'*E. hageni* avait une plus grande allométrie positive, c'est le fémur qui l'emporte chez *E. ebrium* et *E. vernale*. Remarquons que le dernier axe a une importance négligeable rendant compte d'un faible pourcentage de variation.

Dans l'ensemble, les étuis alaires accentuent leur croissance en longueur (axe majeur). Parties non fonctionnelles chez les larves, les étuis alaires affichent une forte allométrie négative de la forme, suivis par les lamelles caudales qui sont des organes délicats subissant parfois des dommages au moment de la mue ou durant la "lutte pour la vie", avec cependant une certaine capacité de régénération. Chez *E. ebrium*, le type 12 s'écarte des autres avec une allométrie positive des lamelles caudales dans les premiers et les derniers stades. Le premier axe intermédiaire marque une allométrie positive supérieure du mentum sur le fémur alors que ce dernier prendra la pas sur le mentum dans tous les autres axes. Ce sont deux structures sclérifiées essentielles à l'alimentation et au maintien de l'individu dans son habitat. C'est *E. hageni* qui présente une allométrie positive du mentum plus grande; chez *E. vernale*, et *E. ebrium*, l'allométrie est plus variable: dans le type 10, positive dès le stade 3; dans le type 11, positive à partir du 6^e stade; enfin très variable dans le type 12. La capsule céphalique offre une allométrie positive plus apparente dans les stades 3 à 8 du type 10 chez *E. hageni*, les autres types étant plus fluctuants. *E. vernale* rejoint sensiblement ces résultats pour ses 2 types alors que *E. ebrium* une plus grande allométrie positive pour les types 10 et 11, le type 12 manifeste ressemblant au type identique d'*E. hageni*.

Globalement, le pourcentage d'allométrie négative augmente chez les types 11, 12 et 13 d'une part, et il s'accroît dans les derniers stades de chaque type d'autre part. La forme des diverses structures morphologiques deviendrait plus constante chez ces larves à la fin de

leur croissance au profit d'une plus grande robustesse assurant une meilleure efficacité de leur comportement, se réservant des énergies pour l'émergence qui manifestera des modifications plutôt considérables: perte du masque labial remplacé par des pièces buccales complexes, élimination des lamelles caudales, déploiement des ailes et des genitalia.

INFLUENCES SUR LES TYPES DE DÉVELOPPEMENT

Nous pouvons nous interroger maintenant sur les mécanismes qui auraient une incidence sur le type de croissance de ces Zygoptères. Des influences exogènes: températures, photopériodes, dates de ponte, et endogènes: hormones, physiologie, génétique, semblent agir sur la détermination des divers types de développement d'*E. hageni*.

Tableau VIII

Répartition des différents types de développement relativement à la date de ponte chez *E. hageni* (Walsh)

Date de ponte	Type de développement					Total
	IX	X	XI	XII	XIII	
23-24-25 juin	3	133	321	74	1	532
3 juillet	—	13	23	26	3	65
8 juillet	—	15	29	9	—	53
Total	3	161	373	109	4	650

Le Tableau VIII mentionne les dates de ponte correspondant aux types de croissance. Avec le résultat du test de chi-carré pour un tableau à double entrée ($\chi^2_{(4)} = 27,41 : P < 0,005$), il est clair qu'un facteur interne exerce une action durant l'ovogénèse (SCHALLER, 1960) influençant les types de développement; ce qui confirme les observations de FONTAINE & PILON (1979) sur *E. ebrium* et RIVARD (1975) sur *E. vernale*. La tendance à obtenir des types 12, 13 en plus grand nombre parmi les pontes hâtives comme le notent FONTAINE & PILON (1979) pour *E. ebrium* ne se retrouve pas ici, cependant. Plus de la moitié des individus issus des pontes de juin et du 8 juillet sont de type 11, tandis que 40% de ceux du type 11 sont de type 12, pourcentage légèrement supérieur à ceux du type 11 pour la même date. En ce qui concerne le type 10, 25% appartiennent aux pontes de juin, 28% des pontes du 8 juillet. Pour obtenir une certaine polarisation dans un sens ou dans l'autre, nous devrions échelonner les pontes sur une plus grande période, autant que faire se peut. Nous serions sans doute en mesure alors de nous prononcer sur la tendance à re-

cueillir des types différents selon les dates de pontes.

Animaux poikilothermes, les insectes subissent l'effet de la température durant leur développement embryonnaire, pendant leur croissance larvaire comme dans leurs activités quotidiennes. Plusieurs auteurs ont déterminé l'action de la température durant l'incubation des oeufs, notamment sur la diapause: ANDREWARTHA (1943, 1944), BIRCH (1942), BOEHMS (1971), CORBET (1956), SCHALLER (1960, 1968), SCHALLER & MOUZE (1970). D'autres ont soumis les larves à différentes températures pour en saisir les conséquences: ralentissement de la croissance, diapause larvaire, (INGRAM, 1971; LUTZ, 1968, 1974a, 1974b; SHEPARD & LUTZ, 1976; WAY & HOPKINS, 1950). PELLERIN & PILON (1977) soulignent l'action des températures sur la détermination des types de développement chez *Lestes eurinus*; les spécimens élevés à 17° C ont produit des types 12 et 13, tandis que ceux placés à 22° C émergent après 14 à 16 stades larvaires. Ces derniers résultats contredisent SCHALLER (1960) qui ne croyait pas à l'influence de la température sur le nombre de mues chez une espèce. Cet auteur a nuancé son affirmation plus tard (SCHALLER & MOUZE, 1970).

Tableau IX

Répartition des types de développement d'*E. hageni* (Walsh) relativement à la température d'incubation des oeufs

Température	Type de développement					Total
	IX	X	XI	XII	XIII	
22°C	3	75	271	68	1	418
25°C	—	62	59	9	1	131
27°C	—	7	9	12	—	28
30°C	—	17	34	20	2	73
Total	3	161	373	109	4	650

Pour notre part, nous avons constaté l'action de ce facteur externe. A partir des oeufs placés à différentes températures constantes, de 10° C à 35° C (MASSEAU, 1980), nous avons recueilli les larves écloses pour les élever en laboratoire à 25° C. En plus de produire des périodes d'incubation variables, l'effet de la température se manifeste durant la croissance larvaire par un pourcentage plus élevé des types 9 et 10, correspondant aux températures d'incubation de 27° - 30° C, alors que les 22° - 25° C induisent des types de développement à 12 et 13 stades (Tableau IX). Le test de chi-carré ($\chi^2_{(6)} = 42,44$; $P < 0,001$) confirme l'hypothèse selon laquelle au moins un facteur agirait durant l'embryogenèse provoquant la variabilité des types de croissance.

PAPILLON (1963) note l'intervention de la température d'incubation chez les Acridiens (*Schistocerca gregaria*) alors que SCHALLER & MOUZE (1970) citent des résultats semblables avec *Aeshna mixta* Latr.

Ces auteurs sont amenés à concevoir également une influence d'origine maternelle, en relation avec son état physiologique ou simplement de nature génétique. Le Tableau X présentant les couples-parents est assez révélateur des déterminismes génétiques dans la spé-

Tableau X

Répartition des différents types de développement relativement aux couples-parents d'*E. hageni* (Walsh)

Couple de ponte	Type de développement					Total
	IX	X	XI	XII	XIII	
C-1	1	10	85	38	1	135
C-2	1	9	27	11	—	48
C-3	—	1	—	1	—	2
C-4	—	7	13	3	—	23
C-7	1	43	137	7	—	188
C-9	—	5	9	8	—	22
C-15	—	58	50	6	—	114
C-16	—	13	23	26	3	65
C-19	—	15	29	9	—	53
Total	3	161	373	109	4	650

cification des types de développement (test de $\chi^2_{(14)} = 135,35$; $P < 0,001$). Ainsi, parmi les individus issus du couple C-15, 51% sont du type à 10 stades alors que parmi ceux du C-16, 40% sont du type à 12 stades. La plupart des progénitures des autres couples présentent de 41 à 72% des imagos à 11 stades larvaires avec un pourcentage légèrement moins élevé de types tantôt à 10 stades, tantôt à 12 stades. Tout porte à croire que la génétique exerce une très forte action dans la fixation du type de développement d'*E. hageni*.

Somme toute, la confrontation des Tableaux VIII, IX et X dénote l'effet décisif d'un facteur externe, soit la température d'incubation des oeufs, et de deux internes: l'un physiologique, agissant durant l'ovogénèse, l'autre génétique, impliquant les couples-parents.

CONCLUSION

La vie fascine tout observateur attentif de la nature. La croissance des êtres vivants cache des mécanismes qui leur garantissent l'accès à une maturité suffisante pour leur survie et celle de l'espèce. La descrip-

tion de cette croissance n'est certes pas facile chez les Odonates à cause de la variabilité de la vie larvaire.

Le cycle biologique d'*E. hageni* comprend cinq types de développement produisant des imagos typiques de l'espèce. Nous venons d'analyser certaines modalités d'expression de la croissance postembryonnaire se déroulant par étapes successives.

L'application des techniques biomathématiques révèle un taux de croissance absolue variable pour quelques parties morphologiques: le mentum, le fémur et les lamelles caudales. Celui de la capsule céphalique diminue tandis que celui des étuis alaires croît constamment ou presque. L'axe majeur des composantes principales dénote une allométrie positive de ces structures selon les divers stades, ce qui met en jeu l'importance de l'accroissement de taille qui surpasse celle de la forme chez les larves.

En faisant appel aux travaux de nos collègues, nous avons pu signaler quelques aspects génériques du développement larvaire par les ressemblances entre nos trois *Enallagma*: *E. ebrium*, *E. hageni*, *E. vernale*: l'allométrie négative s'accroît chez les types 11, 12, 13, ainsi que dans les derniers stades de tous les types.

Nos conditions d'élevage nous ont fourni l'occasion d'examiner l'influence décisive de quelques facteurs sur l'ovogenèse et l'embryogenèse: température d'incubation, dates de ponte et couples-parents. Ces influences amènent la production d'individus se développant à des vitesses différentes et impliquant des mues supplémentaires chez ceux qui ont émergé après les 9^e, 10^e, 11^e, 12^e, 13^e stades.

Ces quelques aspects révèlent la grande variabilité d'*E. hageni* qui possède une longue période d'activité dans une foule de milieux répartis sur un territoire considérable (MASSEAU, 1980). Nous sommes conscients que des recherches systématiques sur ces points seraient nécessaires pour trancher la question de façon définitive. Nous souhaitons que d'autres études soient entreprises pour mettre en évidence les forces en action chez ces Odonates: facteurs intrinsèques tels que génétiques, hormonaux, physiologiques; facteurs externes; nourriture, température, photopériode.

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

- ANDREWARTHA, H.G., 1943. Diapause in the eggs of *Austroicetes cruciata* Sauss (Acrididae) with particular reference to the influence of temperature on the elimination of diapause.—*Bull.ent.Res.* 34: 1-17.
- ANDREWARTHA, H.G., 1944. The influence of temperature upon the elimination of dia-

- pause from eggs of the race of *Austroicetes cruciata* Sauss occurring in West Australia.—*Aust.J.exp.Biol.med.Sci.* 22: 17-20.
- BEIRNE, B.P., 1955. Collecting, preparing and preserving insects. —Canada Dep. Agric., Publ. No. 932, 188pp.
- BIRCH, L.C., 1942. The influence of temperature above the developmental zero on the development of eggs of *Austroicetes cruciata*.—*Aust. J.exp.Biol.med.Sci.* 20: 17-25.
- 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.
- 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.
- FONTAINE, R. & PILON, J.G., 1979. Etude de la croissance postembryonnaire chez *Enallagma ebrium* (Hagen) (Zygoptera : Coenagrionidae).—*Ann.Soc.ent.Québec* 24(2): 85-105.
- 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. & JENNER, C.E., 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.
- JOLICOEUR, P., 1959. Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus* L.—*Evolution* 13(3): 283-299.
- JOLICOEUR, P., 1963a. The degree of generality of robustness in *Martes americana*.—*Growth* 27:1-27.
- JOLICOEUR, P., 1963b. Bilateral symmetry and asymmetry in limb bones of *Martes americana* and man.—*Rev.Can.Biol.* 22(3-4): 409-432.
- JOLICOEUR, P., 1975. Sexual dimorphism and geographical distance as factors of skull variation in the wolf *Canis lupus* L. The wild canids.—Van Nostrand Reinhold Company, New York. 505pp.
- JOLICOEUR, P. & MOSIMANN, J.E., 1960. Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis.—*Growth* 24: 339-354.
- LEBEUF, L. & PILON, J.G., 1977. Cycle biologique d'*Enallagma boreale* Sélys (Odonata Coenagrionidae), en milieu conditionné. —*Ann.Soc.ent.Québec* 22(2): 78-118.
- 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.
- MARTIN, R.D.C., 1939. Life-histories of *Agrion aequabile* and *Agrion maculatum* (Agrionidae : Odonata). —*Ann.ent.Soc.Am.* 32: 601-619.
- 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.
- 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.
- MORRISSON, D.F., 1967. Multivariate statistical methods.—McGraw-Hill, New York.
- PAPILLON, M., 1963. Influence de la température d'incubation sur le polymorphisme larvaire de *Schistocerca gregaria* F.—*C.r.Acad.Sci. Paris* 256: 4098-4100.
- PELLERIN, P. & PILON, J.G., 1975. Cycle biologique le *Lestes eurinus* Say (Odonata : Lestidae). Méthode d'élevage en milieu conditionné.—*Naturaliste can.* 102: 643-652.
- PELLERIN, P. & PILON, J.G., 1977. Croissance des larves de *Lestes eurinus* Say (Odonata : Lestidae), élevées en laboratoire.—*Odonatologica* 6(2): 83-96.
- RIVARD, D., 1975. Cycle biologique de *Enallagma vernale* Gloyd (Odonata : Coenagrionidae).

- Etude de la variation intra- et inter-stade au cours du développement larvaire. Mémoire de Maîtrise, Université de Montréal. 85pp.
- RIVARD, D. & PILON, J.G., 1977. Etude de la variation intra-stade au cours du développement larvaire de *Enallagma vernale* Gloyd (Zygoptera : Coenagrionidae): Discussion sur le mécanisme de différenciation des types de développement.— *Odonatologica* 6(3): 181-198.
- RIVARD, D. & PILON, J.G., 1978. Etude de la croissance post-embryonnaire de *Enallagma vernale* Gloyd (Zygoptera : Coenagrionidae): Discussion sur les phases de croissance.— *Odonatologica* 7(2): 147-157.
- SCHALLER, F., 1960. Etude du développement post-embryonnaire d'*Aeschna cyanea* Mull.—*Ann. Sc. nat. (Zool.)* 2(12): 751-868.
- SCHALLER, F., 1968. Action de la température sur la diapause et le développement de l'embryon d'*Aeschna mixta* (Odonata). —*J. Insect Physiol.* 14: 1477-1483.
- SCHALLER, F. & MOUZE, M. 1970. Effet des conditions thermiques agissant durant l'embryogenèse sur le nombre et la durée des stades larvaires d'*Aeschna mixta* (Odonata : Aeshnidae).—*Annls Soc. ent. Fr.* 6(2): 339-346.
- SHEPARD, L.J. & LUTZ, P.E., 1976. Larval responses of *Plathemis lydia* Drury to experimental photoperiods and temperatures (Odonata : Anisoptera).—*Am. Midl. Nat.* 95: 120-130.
- WALKER, E.M., 1953. *The Odonata of Canada and Alaska*.—University of Toronto Press.
- WAY, M.J. & HOPKINS, B.A., 1950. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Diateraxia oleracea* (Lepidoptera). —*J. exp. Biol.* 27: 365-376.