

**DIFFERENCIATION DES TYPES DE DEVELOPPEMENT
ET VARIATION INTRA-STADE AU COURS
DU DEVELOPPEMENT LARVAIRE
D'*ISCHNURA VERTICALIS* (SAY)
(ZYGOPTERA : COENAGRIONIDAE)**

J. FRANCHINI, J.G. PILON & M.J. MASSEAU

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

Larval growth of *Ischnura verticalis* (Say) has been studied in the laboratory at 25°C and a 16 h light: 8 h dark photoperiod. Four growth patterns (with 9, 10, 11 or 12 larval instars) were observed, and the relation between the duration of embryonic development and these growth patterns has been studied. In addition, variation in size and shape of 5 structures (head capsule, prementum, metathoracic femora, metathoracic wing buds, and caudal lamellae) has been analysed by principal components analysis.

L'élevage de larves d'*Ischnura verticalis* (Say) a permis l'étude de la croissance larvaire de cette espèce. Ayant obtenu quatre types de développement (à 9, 10, 11 et 12 stades larvaires), à 25°C et 16 heures d'éclairage sans diapause postembryonnaire, la relation entre la durée du développement embryonnaire et le type de développement de même que la différenciation des types de développement ont fait l'objet de la première partie de cette recherche. Nous avons aussi fait l'analyse de la variation intra-stade à l'aide de méthodes statistiques multidimensionnelles. Cinq structures morphologiques (capsule céphalique, prémentum, fémurs métathoraciques, étuis alaires métathoraciques et lamelles caudales) ont permis d'évaluer la variation de taille et de forme par la méthode des composantes principales.

INTRODUCTION

L'élaboration d'une méthode d'élevage efficace (PELLERIN & PILON, 1975) a grandement facilité l'étude des stades larvaires d'Odonates. Il est ainsi

possible de décrire la morphologie des différents stades larvaires (LEBEUF & PILON, 1977; PELLERIN & PILON, 1978; PILON & RIVARD, 1979; PILON & FONTAINE, 1980; PILON & MASSEAU, 1983), d'étudier la croissance de l'oeil composé chez *Enallagma boreale* Sélys (LAVOIE, PILON & ALI, 1975, 1978a, 1978b), de même que la croissance postembryonnaire (PELLERIN & PILON, 1977; RIVARD & PILON, 1977, 1978; FONTAINE & PILON, 1979; MASSEAU & PILON, 1982) à l'aide de méthodes statistiques simples (moyenne, écart-type et histogramme de fréquence) et d'autres plus complexes (T^2 de Hotelling et allométries).

Ce travail porte sur l'étude de la croissance postembryonnaire d'*Ischnura verticalis* (Say). En premier lieu, nous examinons le déterminisme des mues larvaires ainsi que la comparaison entre les tailles des adultes des différents types de développement (à 9, 10, 11 et 12 stades larvaires) et nous complétons cette recherche par une analyse de l'allométrie de stade à l'aide de méthodes statistiques multidimensionnelles.

MATERIEL ET METHODES

Des larves de *I. verticalis* furent élevées à la Station de Biologie de l'Université de Montréal située à St-Hippolyte (46° latitude Nord, 74° longitude Ouest), Québec. La méthode d'élevage de PELLERIN & PILON (1975) fut utilisée: la température des incubateurs était constamment maintenue à 25°C et des tubes fluorescents donnaient une illumination de 16 heures (PILON & FRANCHINI, 1984). Les larves proviennent de la ponte de femelles capturées dans leur environnement.

A partir des 605 individus ayant complété leur développement, environ 30 séries d'exuvies furent échantillonnées pour chaque type de développement. A l'aide d'un micromètre Wild-Censor (graduation fine: 0.01 mm) monté sur un stéréoscope Wild M-5, nous avons mesuré sur chaque exuvie la largeur de la capsule céphalique (CC), la longueur du fémur (F_3), du bourgeon alaire (EA_3) métathoracique, du prémentum (M) et d'une lamelle caudale (LC). Ces cinq caractéristiques furent utilisées par la suite dans l'analyse statistique par les composantes principales et dans certaines méthodes complémentaires pour mettre en lumière quelques aspects particuliers de la croissance larvaire d'*I. verticalis*.

RESULTATS

L'éclosion des oeufs d'*I. verticalis* s'est produite après une période de 9 à 14 jours (FRANCHINI & PILON, 1983). Afin de savoir si le temps d'incubation pouvait avoir une certaine influence sur le développement postembryonnaire, nous avons étudié les relations possibles entre le type de développement et la

durée du développement embryonnaire; dans le Tableau I, une analyse des classes 9-10 et 11-12 du temps d'incubation fait ressortir que la majorité des individus (75.5%) appartiennent aux types¹ 9 et 10 et très peu aux types 11 et 12, alors que dans la classe 13-14, il existe presque autant d'individus dans les types 11 et 12 que dans les types 9 et 10.

Tableau I

Données relatives aux types de développement en rapport avec la durée du développement embryonnaire. Premier chiffre: pourcentage d'individus de chaque type de développement pour chaque temps d'incubation donné - Deuxième chiffre: nombre d'individus - Troisième chiffre: pourcentage d'individus de chaque temps d'incubation pour un type de développement donné.

Temps d'incubation (jours)	Types de Développement			
	9 stades	10 stades	11 stades	12 stades
9-10	25.3%	57.0%	16.7%	1.0%
	(76)	(171)	(50)	(3)
11-12	35.5%	59.0%	52.6%	50.0%
	53.4%	39.8%	6.8%	0%
13-14	(126)	(94)	(16)	(0)
	58.9%	32.4%	16.8%	0%
	17.4%	36.2%	42.0%	4.4%
	(12)	(25)	(29)	(3)
	5.6%	8.6%	30.6%	50.0%

Le Tableau II révèle d'autre part les informations suivantes: 1) dans les types de développement où les stades larvaires sont plus nombreux, la durée moyenne des stades intermédiaires (6-7-8) augmente de façon marquée entraînant ainsi une forte augmentation du temps de développement moyen; 2) la durée des deux derniers stades larvaires est relativement constante (environ 6 et 9 jours) quelque soit le type de développement.

Dans la Fig. 1, les histogrammes de fréquence des mesures du prémentum de chaque stade larvaire sont illustrés pour tous les types de développement. Dans le cas des types 9, 10 et 11, les différents stades larvaires sont facilement identifiables. Par contre, il est plus difficile de les distinguer clairement chez le type 12, probablement à cause qu'il y a seulement six individus. L'histogramme regroupant tous les types présente plusieurs modes dont seuls les deux premiers et le dernier sont clairement définis et correspondent aux stades équivalents. Dans tous les cas, les fréquences de mesures du premier stade se distinguent nettement des autres. Quelque soit le type de développement, les fréquences de mesures se confondent dans l'intervalle allant du cinquième à l'avant dernier stade.

1. Pour simplifier l'expression, convenons que le type particulier d'un développement à 10 stades larvaires s'appelle le type 10, celui à 11 stades le type 11, etc.

Tableau II

Durée en jours des différents stades larvaires de chaque type de développement chez *I. verticalis*.

Stade	9 Stades	10 Stades	11 Stades	12 Stades
	(31)	(32)	(33)	(6)
	$\bar{x} \pm s$	$\bar{x} \pm s$	$\bar{x} \pm s$	$\bar{x} \pm s$
1	4.19 ± 0.48	4.69 ± 0.69	4.64 ± 0.74	4.50 ± 0.55
2	3.48 ± 0.77	4.56 ± 0.91	4.03 ± 1.05	6.00 ± 2.10
3	3.71 ± 0.94	4.50 ± 0.72	4.70 ± 1.19	4.50 ± 0.55
4	4.23 ± 0.99	4.50 ± 0.80	4.97 ± 0.92	5.17 ± 1.47
5	3.97 ± 0.75	3.84 ± 0.92	5.64 ± 0.86	5.67 ± 1.86
6	4.84 ± 2.02	3.95 ± 0.88	6.85 ± 2.17	7.33 ± 1.63
7	7.48 ± 2.69	4.13 ± 1.48	7.24 ± 3.36	9.00 ± 3.29
8	6.26 ± 1.03	4.47 ± 0.84	4.58 ± 2.49	9.17 ± 5.08
9	9.48 ± 0.77	5.66 ± 1.00	4.42 ± 1.64	6.50 ± 4.81
10		9.09 ± 1.15	6.06 ± 1.06	5.33 ± 1.37
11			8.79 ± 0.70	6.00 ± 1.10
12				9.33 ± 0.52
ΣX	47.64	49.19	61.92	78.50

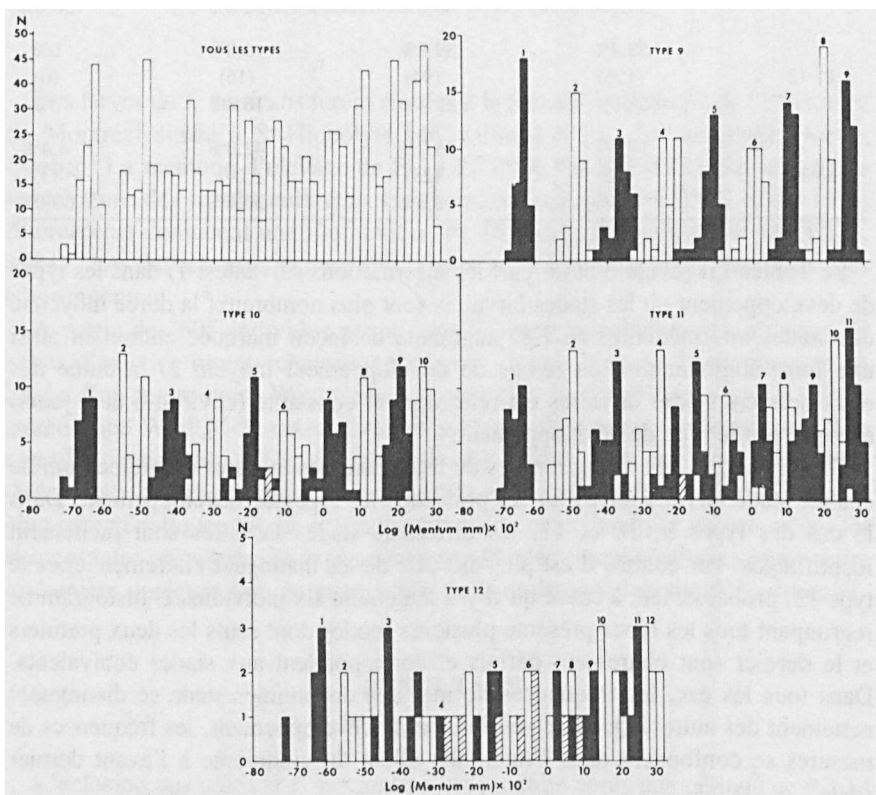


Fig. 1. Histogrammes de fréquences des mesures relatives au prémentum pour les quatre types de développement observés. En abscisse, longueur du prémentum (échelle logarithmique), en ordonnée, nombre d'individus (N). Colonnes hachurées: Au moins deux stades possèdent cette fréquence.

Une étude sur l'amplitude des valeurs obtenues pour les mesures du prémentum pour chacun des stades démontre qu'au premier stade, les individus du type 9 se situent dans la région supérieure aux mesures des autres types de développement. Dès le deuxième stade, il est facile d'observer un certain décalage entre les valeurs du prémentum du type 9 et les autres types. Ce décalage va dans le sens d'un glissement vers des valeurs moindres chez ces derniers. Par contre, il faut attendre le sixième stade pour noter un décalage identique entre les types 10, 11 et 12.

Lorsqu'il y a décalage, les types à plus grand nombre de stades ont généralement, pour un stade donné, des valeurs inférieures aux types à nombre moindre de stades. Pour un type donné, l'accroissement de taille amenant la formation d'un adulte, plus gros que ceux possédant un stade de moins, ne se produit qu'au dernier stade larvaire.

Comparaison entre imagos

Chacun des diagrammes de dispersion bidimensionnel (Fig. 2) du fémur et de la capsule céphalique compare les adultes capturés au moment de la ponte (juin) dans le milieu naturel aux adultes d'un type de développement particulier obtenues en laboratoire. Plus le nombre de stades des individus de laboratoire est élevé, plus les mesures des adultes se rapprochent de celles obtenues sur les adultes du milieu naturel. La Fig. 3 montre les histogrammes de fréquence des valeurs numériques de la fonction discriminatoire de tous les adultes se rapportant aux trois caractéristiques suivantes: fémur métathoracique, capsule céphalique et aile antérieure. En comparant les valeurs des types de développement 9 à 12 et celles des imagos du milieu, nous remarquons un déplacement graduel vers les valeurs supérieures.

Une comparaison deux à deux de tous les groupes d'adultes à l'aide du test de T^2 de Hotelling à un seuil de 0.01 pour les trois mêmes caractéristiques que précédemment a révélé une différence significative entre les valeurs moyennes des paires de types suivants: labo 9 avec labo 10, 11, 12 et terrain; labo 10 avec terrain; labo 11 avec terrain. Les autres couples: labo 10 avec 11 et 12, labo 11 avec 12, labo 12 et terrain ne présentent pas de différences significatives.

Allométrie de stade

La dernière partie de cette recherche porte sur la variation intra-stade. Dans l'analyse de l'allométrie de stade, nous utilisons la même méthode statistique multidimensionnelle que JOLICOEUR (1963), MAYRAT (1964), MORRISON (1967), RIVARD & PILON (1977), FONTAINE & PILON (1979) et MASSEAU & PILON (1982), c'est-à-dire la méthode d'analyse des composantes principales qui "permet de subdiviser la variation totale d'une série de caractères biométriques en ses composantes, suivant la variation de taille et la variation de forme" (RIVARD & PILON, 1977). Pour distinguer entre l'accroissement de taille et de forme, il convient d'utiliser la matrice de covariance diagonale (FRANCHINI, 1979): le pourcentage de variation de taille se calcule en divisant l'axe majeur par

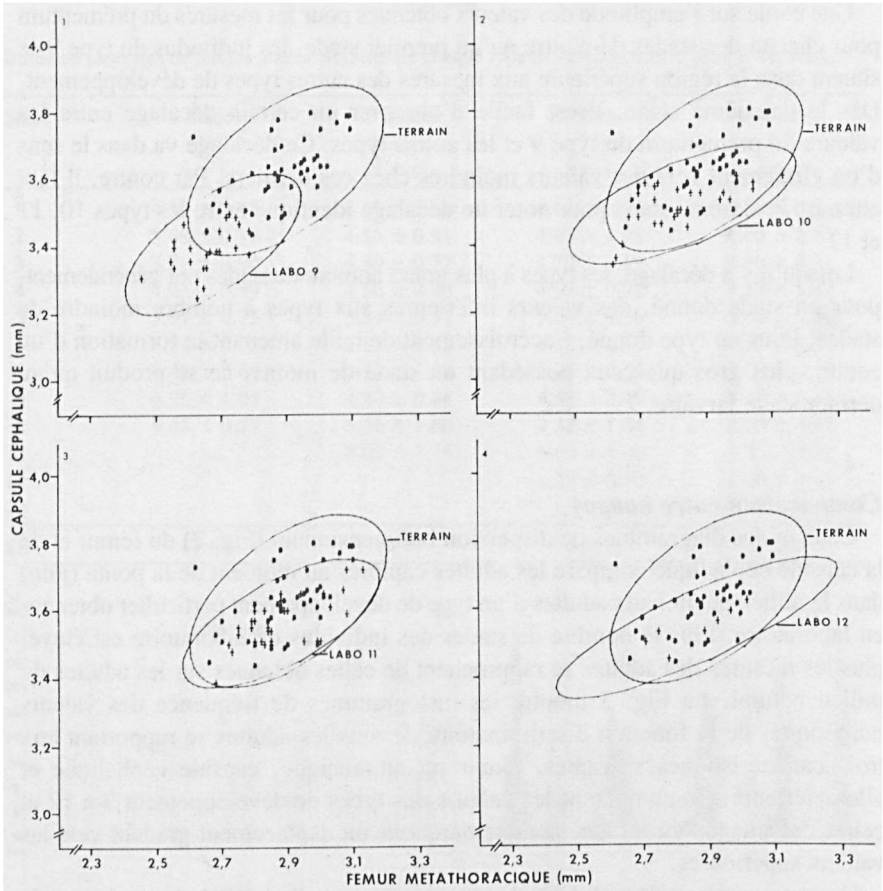


Fig. 2. Diagrammes de dispersion bidimensionnels comparant les imagos capturés sur le terrain et ceux élevés en laboratoire, pour types 9, 10, 11 et 12. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance des données individuelles à un seuil de probabilité de 0.05.

la trace de la matrice de covariance diagonale (représentant la variation totale). Le pourcentage de la variation de forme s'obtient par la différence entre la variation totale et la variation de taille, comme par exemple pour le premier stade de type 9 nous avons $100 - 40 = 60\%$.

Les mesures relatives aux étuis alaires métathoraciques ne sont disponibles qu'à partir du quatrième stade pour le type 9 et du cinquième pour les autres types. Les matrices des cosinus directeurs et de covariance diagonale nous fournissent, pour chaque stade, les équations d'allométrie, c'est-à-dire l'équation de l'axe majeur, les équations des axes intermédiaires et celle de l'axe mineur ainsi que leurs pourcentages de variations correspondant, comme proposé par RIVARD & PILON (1977). En procédant de cette façon, en prenant le sixième stade larvaire (Type 10) comme exemple, il est possible de constater que le pourcentage de variation de taille correspondant à l'axe majeur est égal à 76% (Tableau III). Le premier axe intermédiaire s'avère être le second axe en impor-

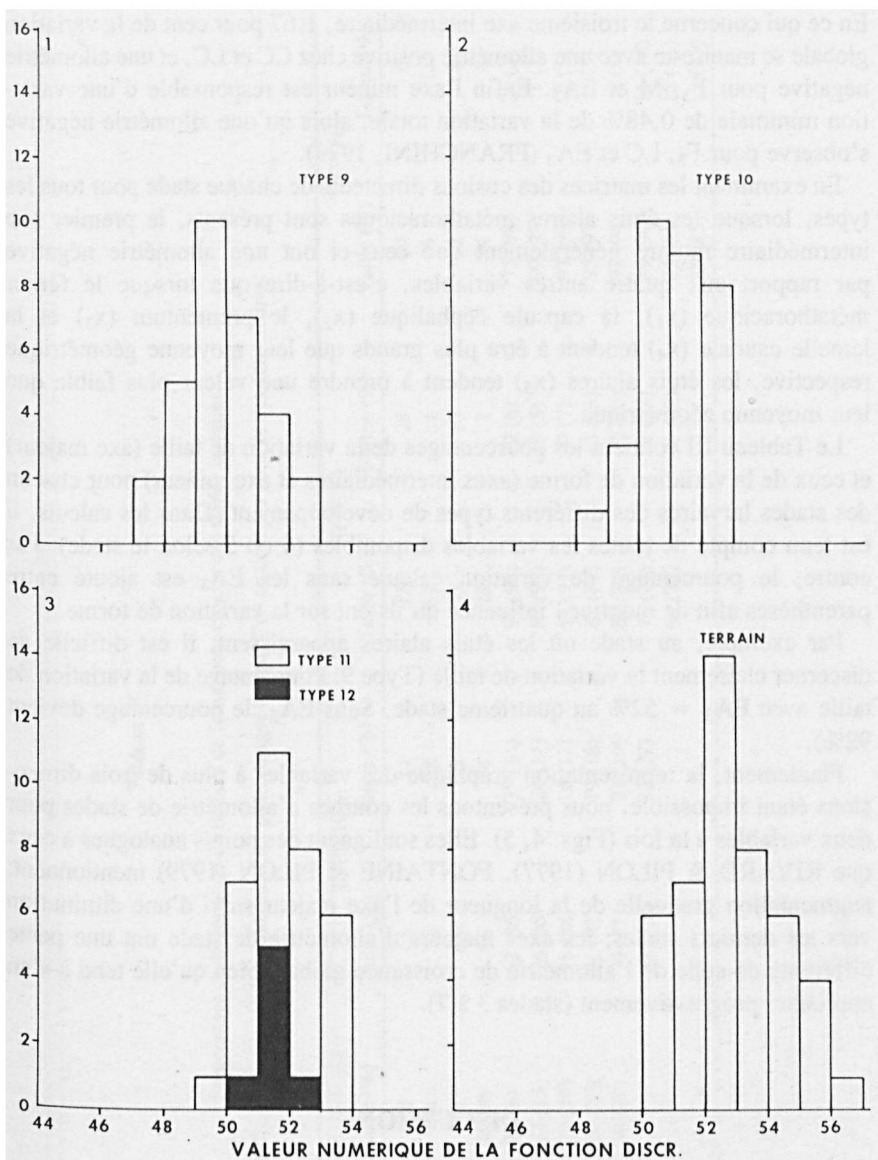


Fig. 3. Histogrammes de fréquences présentant les valeurs numériques de la fonction discriminatoire relatives aux trois caractéristiques suivantes: fémur métathoracique, capsule céphalique et aile antérieure.

tance au point de vue de la variation puisqu'il est responsable de 16.07% de la variation totale (FRANCHINI, 1979). Les étuis alaires métathoraciques (EA_3) présentent une allométrie négative par rapport aux autres caractéristiques. Le deuxième axe intermédiaire représente 6.11 pour cent de la variation totale alors qu'il est possible d'observer une allométrie négative pour F_3 , CC et M.

En ce qui concerne le troisième axe intermédiaire, 1.67 pour cent de la variation globale se manifeste avec une allométrie positive chez CC et LC, et une allométrie négative pour F₃, M et EA₃. Enfin l'axe mineur est responsable d'une variation minimale de 0,48% de la variation totale, alors qu'une allométrie négative s'observe pour F₃, LC et EA₃ (FRANCHINI, 1979).

En examinant les matrices des cosinus directeurs de chaque stade pour tous les types, lorsque les étuis alaires métathoraciques sont présents, le premier axe intermédiaire montre généralement que ceux-ci ont une allométrie négative par rapport aux quatre autres variables, c'est-à-dire que lorsque le fémur métathoracique (x_1), la capsule céphalique (x_2), le prementum (x_3) et la lamelle caudale (x_4) tendent à être plus grands que leur moyenne géométrique respective, les étuis alaires (x_5) tendent à prendre une valeur plus faible que leur moyenne géométrique.

Le Tableau III contient les pourcentages de la variation de taille (axe majeur) et ceux de la variation de forme (axes intermédiaires et axe mineur) pour chacun des stades larvaires des différents types de développement. Dans les calculs, il est tenu compte de toutes les variables disponibles (4 ou 5 selon le stade). Par contre, le pourcentage de variation calculé sans les EA₃ est ajouté entre parenthèses afin de montrer l'influence qu'ils ont sur la variation de forme.

Par exemple, au stade où les étuis alaires apparaissent, il est difficile de discerner clairement la variation de taille (Type 9: Pourcentage de la variation de taille avec EA₃ = 52% au quatrième stade. Sans EA₃, le pourcentage devient 92%).

Finalement, la représentation graphique des variables à plus de trois dimensions étant impossible, nous présentons les courbes d'allométrie de stades pour deux variables à la fois (Figs. 4, 5). Elles soulignent des points analogues à ceux que RIVARD & PILON (1977), FONTAINE & PILON (1979) mentionnent: augmentation graduelle de la longueur de l'axe majeur suivi d'une diminution vers les derniers stades; les axes majeurs d'allométrie de stade ont une pente différente de celle de l'allométrie de croissance globale bien qu'elle tend à s'en rapprocher progressivement (stades 3 à 7).

DISCUSSION

L'examen de ces résultats nous fait soupçonner l'existence de divers processus physiologiques agissant de façon synchronisée de la fécondation jusqu'à l'émergence pour assurer l'adaptation de cette espèce à sa niche écologique.

Nous avons pu remarquer une certaine relation entre la rapidité de l'embryogenèse et le nombre de stades larvaires. Les résultats illustrés dans le tableau I, semblent confirmer les énoncés de SCHALLER & MOUZE (1970) qui disent qu'un développement embryonnaire rapide amène un nombre de stades inférieur à un développement embryonnaire lent. Le nombre relativement important d'individus possédant un développement embryonnaire de 9 à 10 jours tend à cacher cette

Tableau III

Pourcentage de la variation de taille et de forme pour chacun des stades larvaires.

Les chiffres entre parenthèses indiquent les pourcentages lorsque l'on ne tient pas compte des étuis alaires.

Stade	TYPE 9			TYPE 10			TYPE 11			TYPE 12		
	Taille (%)	Forme (%)	Taille (%)	Forme (%)	Taille (%)	Forme (%)	Taille (%)	Forme (%)	Taille (%)	Forme (%)	Taille (%)	Forme (%)
1	40	60	66	34	72	28	94	6				
2	66	34	72	28	69	31	89	11				
3	88	12	85	15	90	10	92	8				
4	52 (92)	48 (8)	86	14	93	7	94	6				
5	75 (92)	25 (8)	63 (86)	37 (14)	98 (94)	22 (6)	75 (98)	25 (2)				
6	86 (85)	14 (15)	76 (86)	24 (14)	87 (95)	13 (5)	99 (99)	1 (1)				
7	73 (81)	29 (19)	85 (88)	15 (12)	91 (93)	9 (7)	97 (99)	3 (1)				
8	80 (80)	20 (20)	81 (82)	19 (18)	87 (87)	13 (13)	95 (97)	5 (3)				
9	70 (73)	30 (27)	79 (81)	21 (19)	80 (80)	20 (20)	92 (94)	8 (6)				
10			68 (73)	32 (27)	72 (77)	28 (23)	89 (90)	11 (10)				
11					69 (78)	31 (22)	85 (84)	15 (16)				
12							85 (85)	15 (15)				

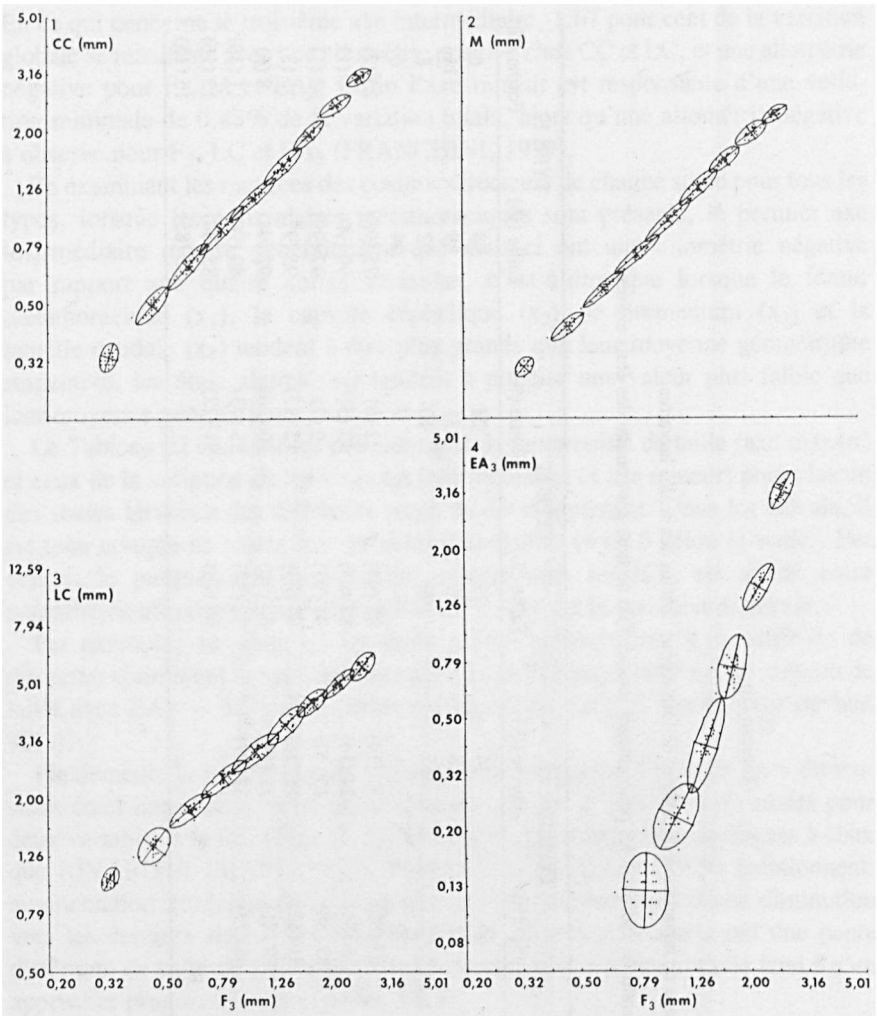


Fig. 4. Courbes d'allométrie de stade, type 9. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance des mesures individuelles à un seuil de probabilité égal à 0,05. Echelles logarithmiques, mais les coordonnées sont exprimées directement en valeurs arithmétiques. (Courbe 1: F_3 en fonction de CC; Courbe 2: F_3 en fonction de M; Courbe 3: F_3 en fonction de LC; Courbe 4: F_3 en fonction de EA_3).

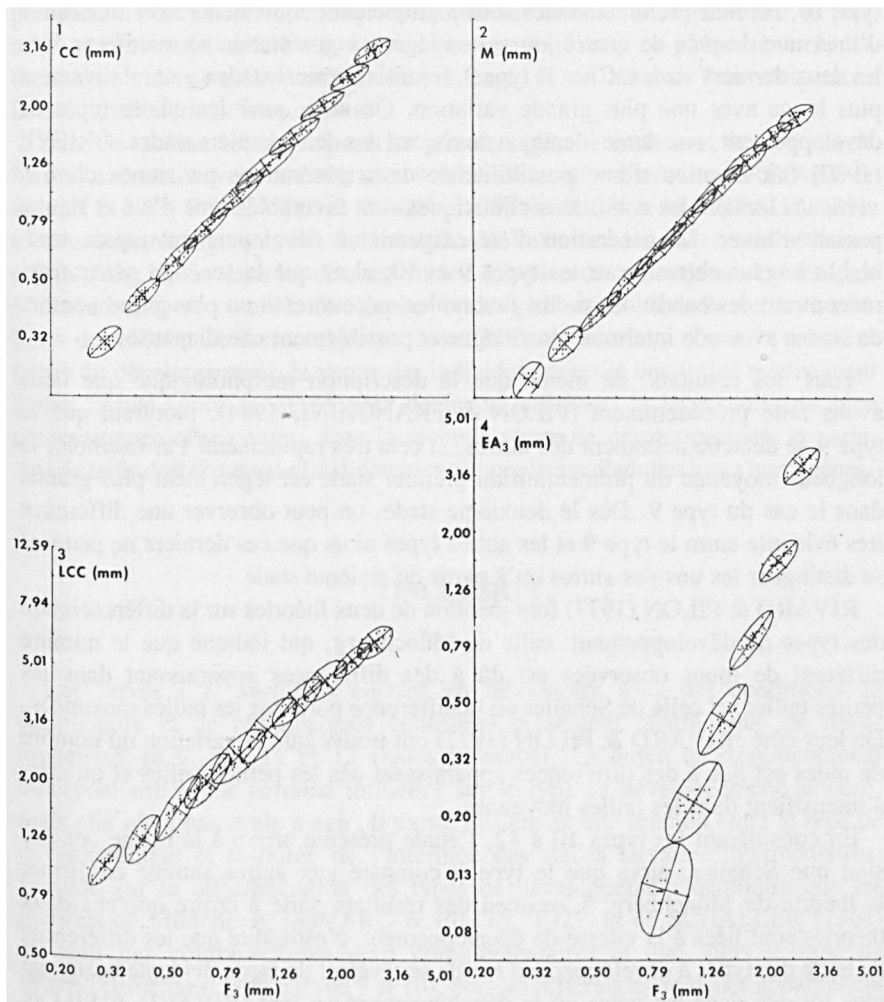


Fig. 5. Courbes d'allométrie de stade, type 10. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance des mesures individuelles à un seuil de probabilité égal à 0.05. Echelles logarithmiques, mais les coordonnées sont exprimées directement en valeurs arithmétiques. (Courbe 1: F_3 en fonction de CC; Courbe 2: F_3 en fonction de M; Courbe 3: F_3 en fonction de LC; Courbe 4: F_3 en fonction de EA_3).

relation. Il est également possible que d'autres facteurs comme la date de ponte ou des facteurs d'origine génétique puissent y contribuer.

SCHALLER (1957) mentionne que la durée des intermues augmente au fur et à mesure que les larves approchent de la métamorphose. PELLERIN & PILON (1977), dans leur élevage à 22°C, obtiennent par ailleurs une durée d'intermue assez semblable pour les sept premiers stades, une augmentation de la durée pour les quatre stades subséquents, suivie d'une diminution jusqu'à l'avant dernier stade, le dernier ayant une durée supérieure. Le tableau II présente une situation similaire pour les types de développement à 11 et 12 stades. Dans le

type 10, les huit premiers stades sont pratiquement équivalents avec une durée d'intermue de près de quatre jours; une légère augmentation se manifeste dans les deux derniers stades. Chez le type 9, les trois derniers stades sont relativement plus longs avec une plus grande variation. On note, pour les quatre types de développement, une durée identique de chacun des deux derniers stades. GRIEVE (1937) fait mention d'une possibilité de deux générations par année chez *I. verticalis* lorsque les conditions climatiques sont favorables: une d'été et l'autre passant l'hiver. La génération d'été exigerait un développement rapide semblable à celui obtenu pour les types 9 et 10, alors que la seconde génération, rencontrant des conditions moins favorables, nécessiterait un plus grand nombre de stades avec une intermue plus longue et possiblement une diapause.

Tous nos résultats, de même que la description morphologique que nous avons faite précédemment (PILON & FRANCHINI, 1984), montrent que le type 9 se détache nettement des autres, et cela très rapidement. Par exemple, la longueur moyenne du prémentum du premier stade est légèrement plus grande dans le cas du type 9. Dès le deuxième stade, on peut observer une différence très évidente entre le type 9 et les autres types alors que ces derniers ne peuvent se distinguer les uns des autres qu'à partir du sixième stade.

RIVARD & PILON (1977) font mention de deux théories sur la différenciation des types de développement: celle de Münchberg, qui indique que le nombre différent de mues observées est dû à des différences apparaissant dans les petites tailles, et celle de Schaller où la différence porte sur les tailles moyennes. De leur côté, RIVARD & PILON (1977) ont trouvé que la variation du nombre de mues est liée à des différences apparaissant dès les petites tailles et qu'elles s'intensifient dans les tailles moyennes.

En considérant les types 10 à 12, l'étude présente arrive à la même conclusion que Schaller, alors que le type 9 comparé aux autres semble confirmer la théorie de Münchberg. L'examen des résultats porte à croire que ces deux théories sont liées à la vitesse de développement, c'est-à-dire que les différences de taille des types à développement rapide se révèlent de façon évidente beaucoup plus tôt que dans les types où le développement est lent. RIVARD & PILON (1977) ayant observé des types à développement lent, il est normal que les différences significatives se manifestent plus tard.

En ce qui a trait à la taille des adultes, nous remarquons l'existence d'une relation entre la taille et le type de développement, les types de développement plus lents ayant des adultes plus gros. RIVARD & PILON (1977), FONTAINE & PILON (1979) et MASSEAU & PILON (1982) ont obtenu des résultats similaires. Se basant sur cette relation et le fait que les adultes capturés sur le terrain sont nettement plus gros que ceux obtenus en laboratoire nous pouvons déduire que nos conditions d'élevage étaient plus favorables que les conditions naturelles et que les adultes prélevés sur le terrain avaient, fort probablement, complété leur développement en plus de 11 stades larvaires.

Dans l'allométrie de stade, l'axe majeur représente la variation de taille. L'allométrie positive de cet axe rend compte de la croissance en longueur de toutes les caractéristiques simultanément. Dans les cas où les étuis alaires sont

présents, ils occasionnent presque toujours une allométrie négative sur le premier axe intermédiaire. Deux aspects peuvent expliquer ce phénomène: 1) les étuis alaires n'ont aucune utilité chez la larve, 2) au début de leur croissance, ils sont difficilement mesurables.

Dans le tableau III qui expose les pourcentages de variations de taille et de forme, nous retrouvons une situation semblable à celle observée par RIVARD & PILON (1977), FONTAINE & PILON (1979) et PILON & MASSEAU (1982), c'est-à-dire une augmentation de la variation de taille dans les stades intermédiaires suivie d'une baisse dans les derniers stades. L'action des mécanismes (génétiques et hormonaux) de contrôle de l'espèce et de la sélection naturelle sur les variations de taille et de forme explique assez bien ces résultats. Dans la première partie du développement, la survie des individus nécessite une forme relativement stable. Ainsi, pour se développer de façon adéquate, la larve doit être bien proportionnée. Par contre, dans la seconde phase de développement, la variation de taille doit diminuer afin d'obtenir une population d'adultes assez homogènes.

CONCLUSION

Les larves d'*I. verticalis* élevées en laboratoire sous des conditions de température et de photopériode contrôlées présentent quatre types de développement (à 9, 10, 11 et 12 stades larvaires). La durée du développement embryonnaire a une certaine influence sur le type de développement larvaire, mais elle n'est pas seule à agir. Il existe également une relation entre le type de développement et la durée de l'intermue des stades larvaires intermédiaires. L'étude sur la différenciation des types de développement démontre que les théories de Münchberg (RIVARD & PILON, 1977) et de SCHALLER (1961) ne sont pas contradictoires mais complémentaires et que, plus le type de développement est rapide (type 9 et 10), plus les différences de tailles apparaissent rapidement.

Les variations de formes entraînant des disproportions néfastes à la survie de la larve sont assez bien contrôlées selon les résultats de l'allométrie de stade. Cette recherche laisse soupçonner également l'action des mécanismes de contrôle de l'espèce et de la sélection naturelle sur les variations de taille et de forme.

Globalement, la vitesse de l'embryogénèse influe sur la durée des intermues et sur le nombre de stades larvaires. Ces phénomènes semblent liés à des facteurs génétiques et hormonaux. Des influences du milieu (température, photopériode, alimentation, mutilations,...) se combinent aux premiers pour expliquer le dimorphisme sexuel et l'apparition des différences de taille et de forme, des mues supplémentaires, ainsi que des vitesses de croissance plus ou moins rapides. Tous ces phénomènes pourraient permettre chez *I. verticalis* l'existence d'une génération d'été en plus de la génération d'hiver, mécanisme assurant alors la survie de l'espèce dans une niche écologique appropriée.

REMERCIEMENTS

Ce travail fait partie d'un projet de recherche sur les Odonates du Québec, subventionné conjointement par le Conseil de Recherches en Sciences naturelles et Génie du Canada et le ministère de l'Éducation du Québec.

BIBLIOGRAPHIE

- FONTAINE, R., & J.G. PILON. 1979. Etude de la croissance postembryonnaire chez *Enallagma ebrium* (Hagen) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Ann. Soc. ent. Québ.* 24:85-100.
- FRANCHINI, J. 1979. Recherches sur *Ischnura verticalis* (Say): morphologie et croissance. Mémoire de maîtrise, Université de Montréal.
- FRANCHINI, J., & J.G. PILON. 1983. Action de la température sur le développement embryonnaire d'*Ischnura verticalis* (Say) (Odonata: Coenagrionidae). *Ann. Soc. ent. Québ.* 28:13-18.
- GRIEVE, E.G. 1937. Studies on the biology of the damselfly *Ischnura verticalis* Say, with notes on certain parasites. *Entomologica am.* 17:121-152.
- JOLICOEUR, P. 1963. Bilateral symmetry and asymmetry in limb bones of *Martes americana* and man. *Rev. can. Biol.* 22:409-432.
- LAVOIE, J., J.G. PILON, & M.A. ALI. 1975. Etude préliminaire de la structure oculaire chez l'adulte d'*Enallagma boreale* (Sélys) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 4:95-99.
- LAVOIE, J., J.G. PILON, & M.A. ALI. 1978a. Etude histologique et morphométrique de la croissance de la partie optique de l'oeil composé d'*Enallagma boreale* Sélys (Odonata: Coenagrionidae). *Rev. can. Biol.* 37:157-179.
- LAVOIE, J., J.G. PILON, & M.A. ALI. 1978b. Etude histologique et morphométrique de la croissance de la partie photosensible de l'oeil composé d'*Enallagma boreale* Sélys (Odonata: Coenagrionidae). *Biol. Vest., (Ljubljana)* 26:141-151.
- LEBEUF, L., & J.G. PILON. 1977. Cycle biologique d'*Enallagma boreale* Sélys (Odonata: Coenagrionidae), en milieu conditionné. *Ann. Soc. ent. Québ.* 22:78-118.
- MASSEAU, M.J., & J.G. PILON. 1982. Etude de la variation intrastade au cours du développement postembryonnaire d'*Enallagma hageni* (Walsh): Facteurs agissant sur la différenciation des types de développement. *Adv. Odonatol.* 1:129-150.
- 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.
- MORRISON, D.F. 1967. Multivariate statistical methods. McGraw-Hill, New York.
- PELLERIN, P., & J.G. PILON. 1975. Cycle biologique de *Lestes eurinus* Say (Odonata: Lestidae), méthode d'élevage en milieu conditionné. *Naturaliste can.* 102:643-652.
- PELLERIN, P., & J.G. PILON. 1977. Croissance des larves de *Lestes eurinus* Say (Odonata: Lestidae), élevées en laboratoire. *Odonatologica* 6:83-96.
- PELLERIN, P., & J.G. PILON. 1978. Etude morphologique des larves de *Lestes eurinus* Say (Odonata: Lestidae), élevées en laboratoire. *Can. J. Zool.* 56:2520-2529.
- PILON, J.G., & D. RIVARD. 1979. Etude morphologique des larves de *Enallagma vernale* Gloyd, élevées en laboratoire (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 8:285-299.
- PILON, J.G., & R. FONTAINE. 1980. Etude morphologique des larves de *Enallagma ebrium* (Hagen) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 9:155-171.
- PILON, J.G., & J. FRANCHINI. 1984. Etude morphologique des larves de *Ischnura verticalis* (Say) (Odonata: Coenagrionidae), élevées en laboratoire. *Odonatologica* 13:551-564.
- PILON, J.G., & M.J. MASSEAU. 1983. Morphologie externe des larves de *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae). *Odonatologica* 12:125-140.

- RIVARD, D., & J.G. PILON. 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* 6:181-198.
- RIVARD, D., & J.G. PILON. 1978. Etude de la croissance post-embryonnaire de *Enallagma vernale* Gloyd (Zygoptera: Coenagrionidae): discussion sur les phases de croissance. *Odonatologica* 7:147-157.
- SCHALLER, F. 1957. Préliminaires de la métamorphose chez les Odonates. Observation sur les stades larvaires d'*Aeschna cyanea* Müll. *Bull. Soc. linn. Bordeaux* 97:121-134.
- SCHALLER, F. 1961. Etude du développement post-embryonnaire d'*Aeschna cyanea* Müll. Thèse de doctorat. Université de Strasbourg.
- 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). *Ann. Soc. ent. Fr.* 6:339-346.