

**VARIATION INTRA-STADE ET CROISSANCE
POSTEMBRYONNAIRE CHEZ *ARGIA MOESTA* (HAGEN)
(ODONATA : ZYGOPTERA : COENAGRIONIDAE)**

M. LEGRIS, J. G. PILON et M. J. MASSEAU

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

INTRA-STAGE VARIATION AND POST-EMBRYONIC GROWTH OF *ARGIA MOESTA* (HAGEN) (ZYGOPTERA : COENAGRIONIDAE). — Larval growth patterns of *Argia moesta* (Hagen) were studied under controlled environmental conditions in the laboratory. Variation in size and shape of the head capsule, the prementum, the metathoracic femur, the metathoracic wing-pads and the median caudal lamella were analyzed. Four types of development were observed (12, 13, 14, 15 instars) and the longer the development time, the larger was the size attained by final instar larvae.

INTRODUCTION

La récente mise au point d'élevages efficaces pour les larves d'Odonates a permis de réaliser des études morphologiques et biométriques sur plusieurs espèces de Zygoptères (PELLERIN & PILON, 1975, 1977, 1978 ; LEBEUF & PILON, 1977 ; RIVARD & PILON, 1977, 1978 ; FONTAINE & PILON, 1979 ; FRANCHINI *et al.*, 1984 ; MASSEAU & PILON, 1982).

Le présent travail porte sur l'étude de la croissance post-embryonnaire chez *Argia moesta* (Hagen). Nous analysons plus précisément le taux de croissance de plusieurs structures, la durée de l'intermue, la mortalité et la variation intrastade.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel de cette étude provient d'un élevage qui s'est effectué à la Station de Biologie de l'Université de Montréal (46°N, 74°O). Les larves furent élevées séparément dans des vases de Pétri et gardées dans des incubateurs réglés à 25°C (température de l'eau) avec 16 heures d'éclairage quotidien (PELLERIN & PILON, 1975).

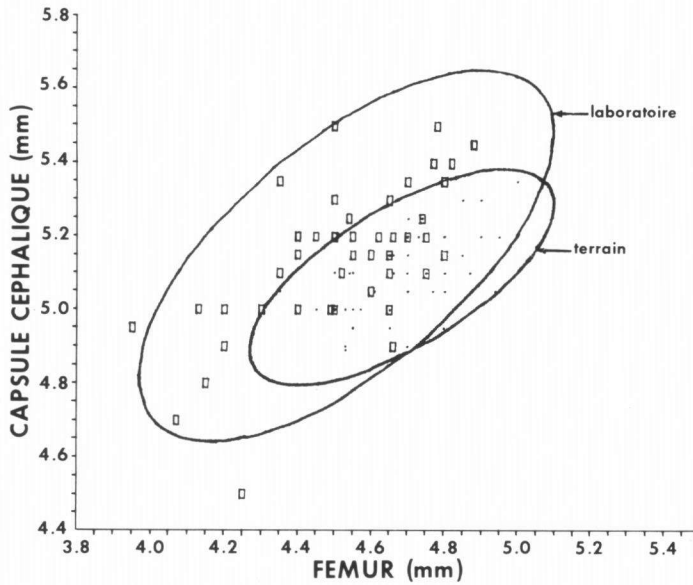


Fig. 1. Diagramme de dispersion bidimensionnel comparant les imagos d'*Argia moesta* (Hagen) capturés sur le terrain (N = 53) et les imagos élevés en laboratoire (N = 49). Les ellipses représentent l'intervalle de confiance des données individuelles au seuil de probabilité de 0.01.

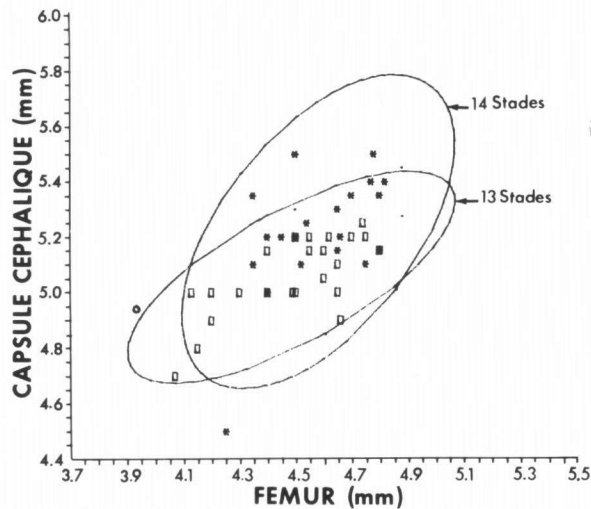


Fig. 2. Diagramme de dispersion bidimensionnel comparant les imagos d'*A. moesta* de tous les types de développement élevés en laboratoire. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance des données individuelles pour les types de développement en 13 et 14 stades au seuil de probabilité de 0.01 (* : 14 stades ; □ : 13 stades ; . : 15 stades ; o : 12 stades).

Pour cette étude, nous avons mesuré plusieurs structures morphologiques tel que préconisé par RIVARD & PILON (1977) : la capsule céphalique, le mentum, le fémur métathoracique, les étuis alaires métathoraciques et les lamelles caudales. Ces mesures ont été réalisées avec un micromètre Wild-Censor (graduation fine : 0.1 mm) monté sur un stéréoscope Wild M-5. Une calculatrice programmable Hewlett-Packard modèle 9830-A a été utilisée pour l'analyse statistique.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Nous avons obtenu des imagos ayant complété leur cycle en 12 (un seul individu), 13, 14 et 15 stades. La plupart complètent leur cycle en 14 stades.

Les conditions d'élevage ont donné des adultes d'*Argia moesta* quelque peu différents au point de vue de la taille des adultes récoltés dans le milieu naturel (Fig. 1). En effet, les adultes élevés en laboratoire ont généralement une tête plus grosse et un fémur plus petit que les adultes récoltés sur le terrain. Il existe une différence significative ($P < 0.01$) entre les deux groupes et ceci est confirmé par le T^2 de Hotelling ($T^2(2, 100) = 49.58$: valeur de $F(2, 90)$ correspondante = 24.54).

Les adultes des quatre types de développement que nous avons obtenus sont différents les uns des autres (Fig. 2). La figure 3 illustre les valeurs de

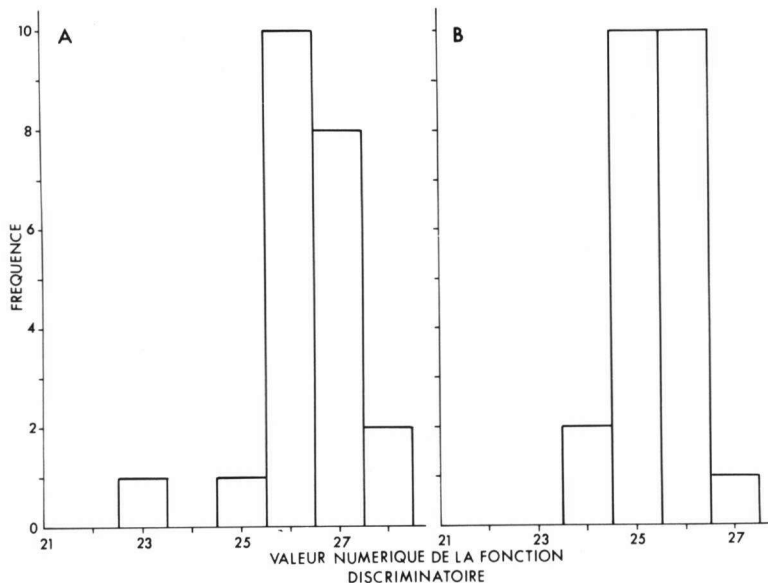


Fig. 3. Histogramme de fréquence des valeurs numériques de la fonction discriminatoire pour la capsule céphalique et le fémur. Les imagos (*A. moesta*) des types 13 et 14 sont représentés. (A : type 13 ; B : type 14).

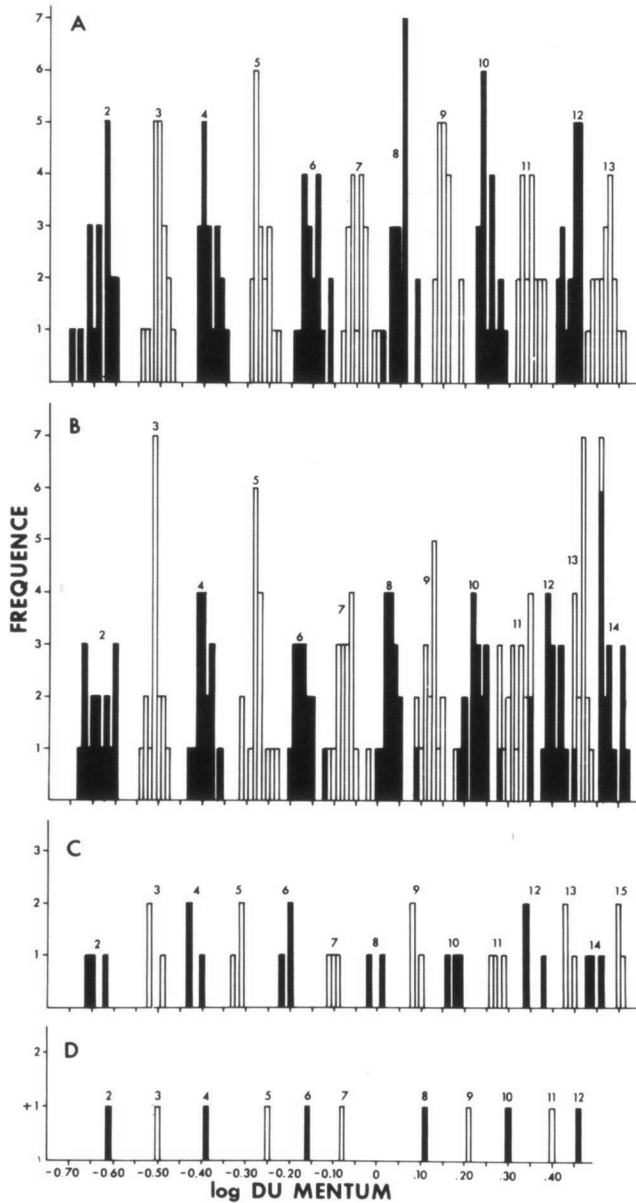


Fig. 4. Histogramme de fréquence des mesures relatives au mentum pour les types de développement observés : A : type 13 ; B : type 14 ; C : type 15 ; D : type 12. En abscisse, longueur du mentum (échelle logarithmique) ; en ordonnée, nombre d'individus (N) chez *A. moesta*.

la fonction discriminatoire pour les adultes des types 13 et 14 (imagos qui ont complété leur croissance en 13 et 14 stades larvaires). Il en ressort qu'il existe une différence significative ($0.01 < p < 0.05$) entre ces deux types de développement ($T^2(2,43) = 9.66$: valeur de $F(2,42)$ correspondante = 4.72). Les adultes à types de développement long (14 et 15 stades) ont une taille supérieure à ceux qui ont un type de développement court (12 et 13 stades).

La figure 4 représente les histogrammes de fréquence des mesures relatives au mentum pour les quatre types de développement pris séparément. Chaque stade est caractérisé par un mode principal et la distribution des stades est aisée à déterminer. Nous remarquons que les individus au dernier stade larvaire sont plus gros s'ils ont complété leur développement avec un stade supplémentaire. Ces histogrammes nous indiquent que le retard de croissance est perceptible vers le cinquième stade larvaire. Ce retard de croissance pour les deux types à développement long (14 et 15 stades) s'accroît tout au long du cycle larvaire. Pour compenser ce ralentissement de croissance, les larves auront un ou plusieurs stades supplémentaires. L'histogramme de fréquence de la figure 5 représente tous les types regroupés.

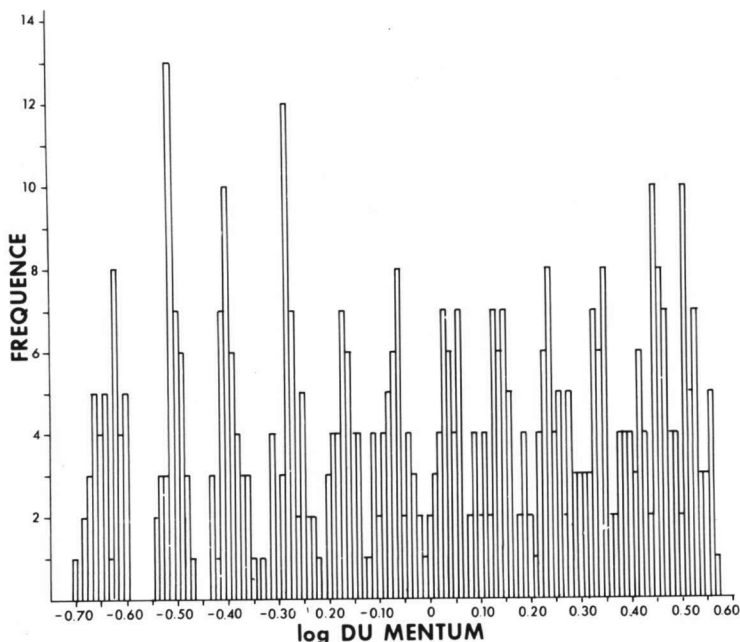


Fig. 5. Histogramme de fréquence des mesures relatives au mentum pour les quatre types de développement réunis d'*A. moesta*.

pés. La distinction des stades y est aisée pour les premiers stades alors que c'est impossible pour les derniers.

Les variations du taux d'accroissement à la mue pour le mentum (Fig. 6) nous montrent que le retard de croissance est perceptible dès les premiers stades larvaires. Cependant, cela est difficilement vérifiable avec les courbes relatives au fémur métathoracique et celles de la capsule céphalique. Il est difficile de se prononcer sur les courbes relatives aux lamelles caudales car celles-ci sont souvent endommagées au cours du cycle larvaire. Les courbes de la variation du taux d'accroissement à la mue pour les étuis alaires métathoraciques nous indiquent que le retard de croissance se perpétue tout au long du cycle.

En général, le taux d'accroissement à la mue diminue tout au long du cycle larvaire et ce pour les trois principaux types de développement (13, 14 et 15 stades). Seuls les lamelles caudales et les étuis alaires métathoraciques dérogent à ce principe. En effet, on note une croissance presque continue pour les étuis alaires alors que les lamelles caudales montrent une augmentation du taux d'accroissement pour les cinq premiers stades et une diminution progressive du taux par la suite. De plus, nous remarquons que le taux d'accroissement est en général plus faible à un stade donné pour les types de développement long. Tout comme RIVARD & PILON (1977 : 186) nous pouvons confirmer que «la variation du nombre de mues est liée à des différences apparaissant dès les petites tailles, que ces différences s'accroissent dans les tailles moyennes, et enfin que, suite à ce phénomène, une (ou des) mue(s) supplémentaire(s) apparaît (aissent) au cours du développement».

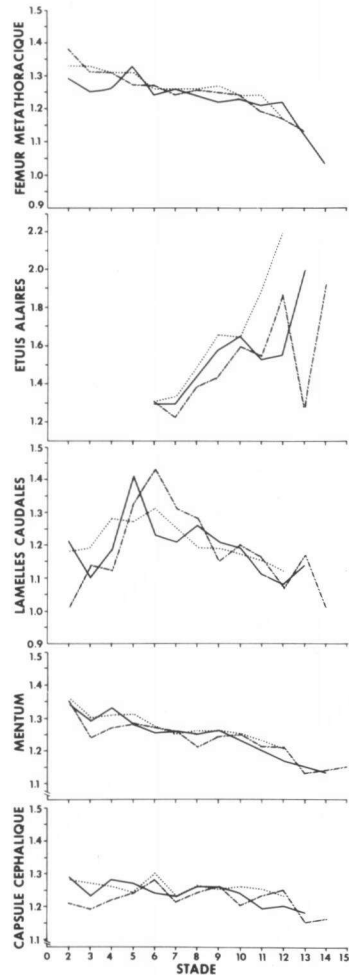


Fig. 6. Développement larvaire d'*A. moesta*: variation du taux d'accroissement à la mue des caractères étudiés (en ordonnée): -.-.-.- type 15; — type 14; type 13.

Les expériences de SCHALLER (1960) et SCHALLER & MOUZE (1970) ont démontré que le type de développement larvaire était fixé dès l'éclosion pour deux espèces du genre *Aeshna*. RIVARD & PILON (1977) ont de plus démontré que les conditions régnant tout au long du développement postembryonnaire influencent le type de développement larvaire. SCHALLER (1960) émet l'hypothèse que la durée du développement embryonnaire ait un effet sur la durée du développement postembryonnaire. Nos résultats (Tableau I) n'indiquent pas clairement ce fait mais tout au plus une tendance. En effet, dans le cas d'un développement embryonnaire court, 53% de l'échantillonnage complète sa vie larvaire avec un type de développement à 12 ou 13 stades ; dans le cas d'un développement embryonnaire long, 60% le fait avec un type de développement à 14 ou 15 stades. Cependant, nos expériences ont démontré qu'une ponte peut donner tous les types de développement larvaires, de même qu'une ponte dont les œufs éclosent le même jour, peut donner tous les types de développement larvaire (Tableau II). Cela confirme les hypothèses de RIVARD & PILON (1977).

Tableau I

Tableau représentant l'effet de la durée du développement embryonnaire sur le type de développement postembryonnaire

Temps d'incubation (jours)	Type de développement			
	12	13	14	15
7- 9	—	36	30	2
10-11	7	21	54	14
12-13	—	12	13	2
23-24	—	4	4	2

Tableau II

Répartition des différents types de développement postembryonnaire en regard des couples de ponte et de la température

Couple de ponte	Température d'incubation des œufs (C)	Type de développement			
		12	13	14	15
P-3	20	—	4	4	2
P-5	30	6	40	32	2
P-12	26	—	8	7	1
P-16	34	—	2	2	—
P-18	30	—	4	1	1
P-19	32	1	22	46	14
P-23	27	—	3	9	—

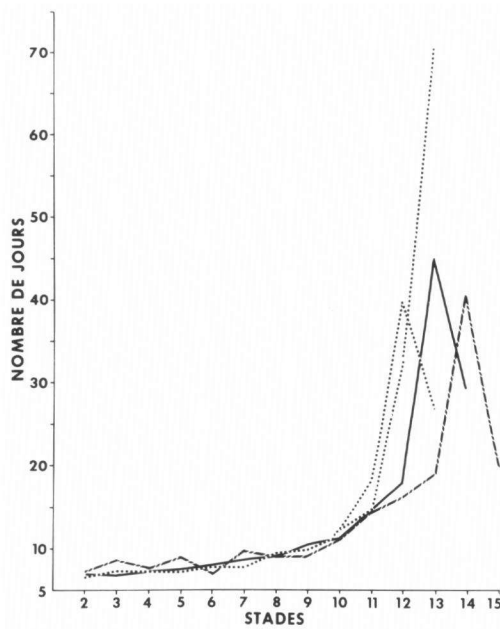


Fig. 7. Variation de la durée de l'intermue selon le type de développement d'*A. moesta* - - - - - type 15 ; — type 14 ; type 13.

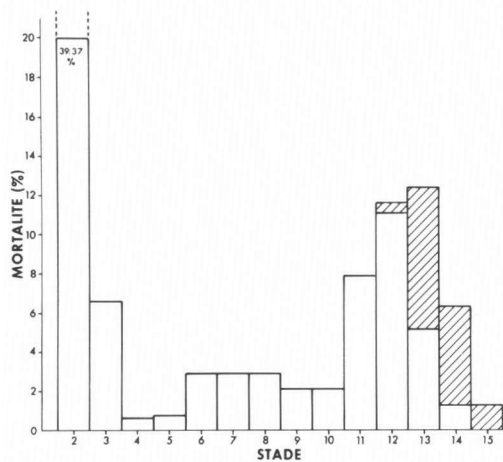


Fig. 8. Variation du taux de mortalité au cours de l'élevage d'*A. moesta*. La région hachurée indique le pourcentage d'individus morts au dernier stade larvaire.

La durée moyenne du cycle larvaire est de 112 jours pour le type 12, 177.1 jours pour le type 13, 182.7 jours pour le type 14 et de 188.7 jours pour le type 15. Les courbes de la durée de l'intermue sont semblables sauf pour les derniers stades larvaires (Fig. 7). A l'exception de l'individu du type 12 stades et de quelques autres, les larves ont toutes subi un allongement du temps de l'intermue vers la fin du cycle larvaire. Cet allongement s'installe à l'avant-dernier stade larvaire pour les types de développement 14, 15 et pour la moitié des individus du type 13 stades. L'allongement du temps de l'intermue pour l'autre moitié des individus du type 13 s'est fait au dernier stade larvaire (Fig. 7). Nous n'avons aucune hypothèse pouvant expliquer pourquoi la moitié des individus du type 13 a subi un allongement du temps de l'intermue à l'avant-dernier stade et l'autre moitié au dernier stade.

La figure 8 représente le taux de mortalité au cours de notre élevage. Nous remarquons un fort taux de mortalité au deuxième stade larvaire (39.37%). Ces observations contrastent avec les élevages de RIVARD & PILON (1978), FONTAINE & PILON (1979), et FRANCHINI *et al.* (1984) car pour eux la mortalité juvénile n'était pas aussi forte. Le deuxième pic de mortalité se situe vers la fin du cycle larvaire au moment de l'allongement du temps de l'intermue et au dernier stade larvaire. Nous avons noté que 11.6% de la mortalité après le dixième stade larvaire était dû à la difficulté de compléter la métamorphose. En effet, plusieurs larves sont mortes car elles ne pouvaient pas dégager leur labium de leur ancienne cuticule. Les larves pouvaient toutefois vivre ainsi en promenant leur exuvie une ou deux journées, et par la suite, succombaient.

Tableau III

Pourcentage de la variation de taille et de forme
pour chacun des stades larvaires des types 13 et 14

Stade	Type 13		Type 14	
	Taille (%)	Forme (%)	Taille (%)	Forme (%)
2	50.15	49.85	66.24	33.76
3	54.95	45.05	72.64	27.36
4	73.03	26.97	80.76	19.24
5	74.51	25.49	78.02	21.98
6	65.15	34.85	56.20	43.80
7	55.74	44.26	73.52	26.48
8	61.15	38.85	66.40	33.60
9	63.73	36.27	71.30	28.70
10	57.55	42.45	83.86	16.14
11	52.60	47.40	89.01	10.99
12	74.52	25.48	90.99	9.01
13	52.27	47.73	75.40	24.60
14	—	—	57.67	42.33

ALLOMÉTRIE DE STADE

La variation intrastade telle que définie par RIVARD & PILON (1977) nous donne une idée de ce qui se passe à chaque stade du développement larvaire. Pour l'étude de la variation intrastade, nous utilisons la méthode des composantes principales. (LETENDRE & LETENDRE, 1979), avec les cinq caractères suivants : fémur métathoracique, capsule céphalique, mentum, lamelle caudale, étuis alaires métathoraciques. L'axe majeur détermine la variation de taille et les autres axes (intermédiaire et mineur) la variation de forme (Fig. 9).

Pour les deux types de développement analysés (13 et 14 stades), le pourcentage de variation de taille est supérieur au pourcentage de variation de forme à chaque stade larvaire (Tableau III). Les travaux antérieurs ont montré que la variation de taille tend à augmenter

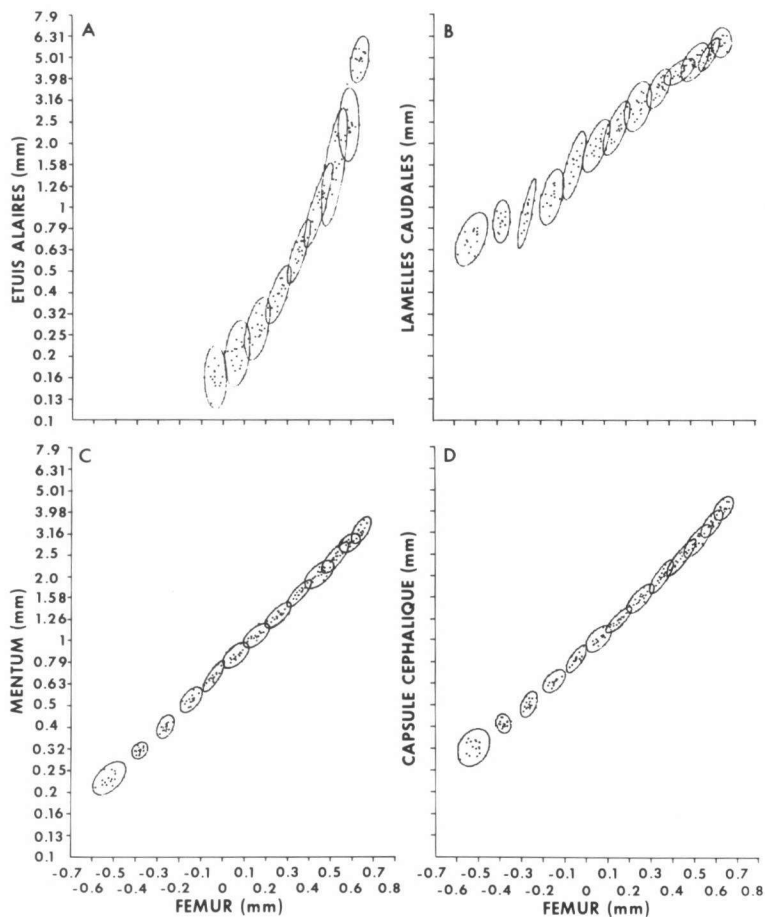


Fig. 9. Courbes d'allométrie de stade pour le type 14 d'*A. moesta*. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance des mesures individuelles, pour chacun des stades, au seuil de probabilité de 0.05. Échelles logarithmiques, mais les coordonnées sont exprimées en valeurs arithmétiques. (N = 14).

au début du cycle larvaire et à décroître vers la fin (RIVARD & PILON, 1977 ; FONTAINE & PILON, 1979 ; FRANCHINI *et al.*, 1984 ; MASSEAU & PILON, 1982). Cela est en partie vérifié par nos résultats car nous notons une diminution de la variation de taille au milieu du cycle larvaire. Cette diminution coïncide avec l'apparition des bourgeons alaires. Les erreurs de mesures et la difficulté de voir ces bourgeons peuvent causer ce changement (MASSEAU & PILON, 1982). La variation de taille augmente au début car les larves dirigent leur énergie pour ainsi dire vers l'augmentation de la taille. A la fin du cycle, cette tendance diminue pour donner des individus de taille plus ou moins semblable.

Le pourcentage de variation de taille est en général plus élevé pour le type de développement en 14 stades. Il semble que l'effort de croissance pour rattraper le retard soit surtout accentué dans les derniers stades car la différence entre les deux types de développement (13 et 14) est plus forte. Les variations manifestées chez *A. moesta* s'apparentent à celles déjà connues chez de nombreux autres Odonates. Elles s'inscrivent dans les mécanismes qui produisent un polymorphisme bénéfique à la survie de l'espèce.

CONCLUSION

A. moesta peut compléter son développement larvaire en 12, 13, 14, 15 stades. Les adultes de ces types de développement sont différents entre eux. Les individus ayant complété leur développement en moins de stades sont généralement plus petits que ceux qui l'ont fait en plus de stades. Le retard de croissance des types à développement long est perceptible dès les premiers stades larvaires et s'accroît tout au long du cycle postembryonnaire.

La durée du développement embryonnaire pourrait en partie être responsable de ce retard de croissance. En effet, il semble exister une tendance entre la durée du développement embryonnaire et celle de la vie larvaire. Cependant, les individus d'une même ponte qui éclosent à un même moment, peuvent donner tous les types de développement larvaire.

L'analyse de la variation intrastade nous indique que la variation de la taille augmente au début, et qu'elle diminue vers la fin du cycle larvaire. De ce fait, cela indique que l'énergie lors des premiers stades est dirigée vers l'augmentation de la taille. Certains caractères sont plus importants au début du cycle (tête, fémur, lamelles caudales) alors que les étuis alaires ne sont importants qu'à la fin du développement larvaire. Le résultat final est l'émergence d'imago bien adaptés au milieu qu'ils habiteront.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été subventionné par le Conseil de recherche en Sciences naturelles et Génie du Canada et par le ministère de l'Éducation du Québec, dans le cadre des projets de recherche sur les Odonates du Québec.

BIBLIOGRAPHIE

- FONTAINE, R. & J. G. PILON, 1979. Étude de la croissance post-embryonnaire chez *Enallagma ebrium* (Hagen) (Zygoptera : Coenagrionidae). *Annls Soc. ent. Québ.* 24 : 85-105.
- FRANCHINI, J., J. G. PILON & M. J. MASSEAU, 1984. Différenciation des types de développement et variation intrastade au cours du développement larvaire d'*Ischnura verticalis* (Say) (Zygoptera Coenagrionidae). *Adv. Odonatol.* 2 : 29-43.
- LETENDRE, L. & P. LETENDRE, 1979. *Écologie numérique : Tome 1, Le traitement multiple des données écologiques*. Masson. Paris, 197 pp.
- LEBEUF, L. & J. G. PILON, 1977. Cycle biologique d'*Enallagma boreale* Selys (Odonata : Coenagrionidae), en milieu conditionné. *Annls Soc. ent. Québ.* 22 : 78-118.
- MASSEAU, M. J. & J. G. PILON, 1982. Étude de la variation intrastade au cours du développement postembryonnaire d'*Enallagma hageni* (Walsh) (Zygoptera : Coenagrionidae). Facteurs agissant sur la différenciation des types de développement. *Adv. Odonatol.* 1 : 129-150.
- 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. Étude morphologique des larves de *Lestes eurinus* Say (Odonata : Lestidae), élevées en laboratoire. *Can. J. Zool.* 56 : 2520-2529.
- PILON, J. G. & D. RIVARD, 1979. Étude morphologique des larves de *Enallagma vernale* Gloyd, élevées en laboratoire (Zygoptera : Coenagrionidae). *Odonatologica* 8 : 285-299.
- RIVARD, D. & J. G. PILON, 1977. Étude de la variation intrastade au cours du développement larvaire de *Enallagma vernale* Gloyd (Zygoptera : Coenagrionidae). Discussion sur le mécanisme de différenciation des types de développement. *Odonatologica* 6 : 181-198.
- RIVARD, D. & J. G. PILON, 1978. Étude de la croissance post-embryonnaire de *Enallagma vernale* Gloyd (Zygoptera : Coenagrionidae). Discussion sur les phases de croissance. *Odonatologica* 7 : 147-157.
- SCHALLER, F., 1960. Étude du développement post-embryonnaire d'*Aeschna cyanea*. Mull. *Ann. Sci. nat. (Zool.)* 2 : 751-868.
- SCHALLER, F. & M. MOUZE, 1970. Effet des conditions thermiques agissant durant l'embryogénèse sur le nombre et la durée des stades larvaires d'*Aeschna mixta* (Odonata : Aeshnidae). *Annls Soc. ent. Fr.* 6 : 339-346.