

**ÉTUDE DE LA CROISSANCE POSTEMBRYONNAIRE
DE *LIBELLULA JULIA* UHLER
EN MILIEU CONTRÔLÉ
(ANISOPTERA : LIBELLULIDAE)**

J. DESFORGES et J.-G. PILON

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

A STUDY OF THE POST-EMBRYONIC DEVELOPMENT OF *LIBELLULA JULIA* UHLER UNDER CONTROLLED CONDITIONS (ANISOPTERA : LIBELLULIDAE). — Larval growth of *Libellula julia* Uhler was studied in the laboratory at 25°C and 16h light : 8h dark photoperiod. Four growth patterns (with 12, 13, 14 and 15 larval instars) were observed. Variation in size and shape of four structures (head capsule, prementum, metathoracic femora and metathoracic wing buds) has been analyzed by principal components analysis.

INTRODUCTION

Libellula julia Uhler est une espèce qui abonde près des lacs eutrophes, dystrophes et des rivières à courant lent du sud du Québec et des Basses Laurentides (ROBERT, 1963 ; WALKER & CORBET, 1975).

Plusieurs élevages «ab ovo» d'odonates ont démontré l'existence de différents types de développement au sein d'une même espèce. Cette variation du nombre de stades larvaires durant le cycle vital fut observée chez de nombreuses espèces de zygoptères (FONTAINE & PILON, 1979 ; FRANCHINI *et al.*, 1984 ; INGRAM & JENNER, 1976 ; LEBEUF & PILON, 1977 ; MARTIN, 1939 ; MASSEAU & PILON, 1982 ; PELLERIN & PILON, 1977 ; RIVARD & PILON, 1977) et d'anisoptères (DEGRANGE & SEASSAU, 1984 ; SCHALLER & MOUZE, 1970). Plusieurs espèces de Libellulidae montrent aussi cette variation : *Pantala flavescens* : 2 types (WARREN, 1915), *Nanothemis bella* : 2 types (CALVERT, 1929), *Libellula depressa* : 2 types (GARDNER, 1953).

Cependant, chez les anisoptères, il existe une lacune importante à ce sujet parce que les auteurs ayant entrepris des élevages «ab ovo» l'ont fait pour procéder à la description morphologique des stades larvaires et non pour obtenir des données sur la croissance.

Le présent travail porte sur les modalités du développement postembryonnaire chez *L. julia*. Cette étude porte, d'une part, sur quelques aspects de la croissance absolue et, d'autre part, sur une analyse concernant la croissance relative (allométrie) de plusieurs structures morphologiques afin d'observer les tendances au cours du développement larvaire. En effet, l'analyse simultanée de la croissance relative de plusieurs caractères morphologiques permet de mieux cerner leurs modalités de croissance différentielle et de mesurer la tendance centrale de cette croissance.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a été effectuée à la Station de Biologie de l'Université de Montréal, Saint-Hippolyte (46°N, 74°W), sise dans les Basses Laurentides.

Les femelles en activité de ponte furent capturées au Lac Triton. Les œufs étaient rapidement transportés dans des incubateurs en laboratoire. Les premières éclosions eurent lieu à la fin juin 1983, et le développement se poursuivit jusqu'en août 1984.

L'effectif initial de ces élevages se composait de 1427 larves. Elles furent élevées individuellement à une température de $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$, et à une photopériode constante de 16 heures d'éclairage par jour. Le protocole d'élevage utilisé est celui décrit par LEBEUF & PILON (1977) et PELLERIN & PILON (1975).

Deux modifications furent apportées à ce protocole pour l'ajuster aux besoins particuliers des larves d'anisoptères. Premièrement, une bande de moustiquaire en matière synthétique fut posée sur la paroi du récipient d'élevage afin de permettre à la larve de s'y agripper aisément, et de sortir de l'eau. Deuxièmement, le régime alimentaire fut modifiée, à partir du sixième stade larvaire, pour ne contenir que des *Tubifex rivulorum* comme le recommandent GARDNER & MACNEILL (1952), même si ces animaux ne constituent pas une nourriture optimale pour les odonates.

De cet élevage, 57 larves complétèrent leur développement postembryonnaire jusqu'au stade adulte. Notons que la prolarve forme le stade 0, la première forme larvaire libre constituant le premier stade. De ce nombre, seules les larves ayant complété leur développement en 13 et 14 stades furent retenues pour l'analyse de croissance, les deux autres types (12 et 15 stades) ne possédant pas un effectif suffisant pour permettre une analyse multidimensionnelle.

Les exuvies des stades successifs, récoltées durant l'élevage, furent conservées dans une solution de Maltai, dont la composition est donnée par LEBEUF & PILON (1977). Le montage sur lames microscopiques se fit dans une solution de montant «Aquamont», les exuvies ayant été préalablement colorées au rose de lignine, colorant cuticulaire.

Les structures morphologiques retenues pour l'analyse morphométrique sont : la capsule céphalique (CC), le mentum (M), le fémur métathoracique (F3) et les étuis alaires métathoraciques (EA3). Le choix de ces structures morphologiques repose sur deux critères : — 1, ces structures sont rigides, ne comprenant pas de parties membraneuses, et sont faciles à isoler. — 2, ce sont les mêmes structures que celles utilisées lors d'études antérieures ; ce qui devrait faciliter une étude comparative ultérieure de la croissance entre les différentes espèces et familles.

Ces structures ont été mesurées à l'aide d'un dispositif numérique de mesure de longueur Wild MMS-235, relié à un stéréoscope Wild M-5. L'analyse statistique se fit sur l'ordinateur CYBER du Centre de Calcul de l'Université de Montréal. Les logiciels SPSS (Statistical Package for Social Sciences) et Progiciel R (M. Vaudor, Département de Sciences biologiques de l'Université de Montréal) furent utilisés. Les méthodes d'analyse statistique multidimensionnelle utilisées sont celles décrites par LEGENDRE & LEGENDRE (1984a, 1984b).

RÉSULTATS

TYPE DE DÉVELOPPEMENT ET DURÉE LARVAIRE

Dans la région où a été effectuée cette étude, *L. julia* se rencontre principalement à proximité des lacs relativement profonds (série oligotrophe-eutrophe) et des lacs dystrophes. Elle se rencontre aussi, à un degré moindre, près des étangs et des ruisseaux (PILON & LEBUIS, 1976). Sa période s'étend du 3 juin au 14 juillet (LEBUIS & PILON, 1976).

Les élevages faits à partir des œufs ont mis en évidence que l'espèce a un développement postembryonnaire variable puisque se composant de quatre types de développement, chacun étant caractérisé par un nombre de stades larvaires différents (12, 13, 14 et 15) (Tab. I). Chaque ponte journalière n'est pas non plus uniforme quant au type de développement larvaire car les larves qui en sont issues peuvent présenter plus d'un type de développement (Tab. I). Les données de ce tableau pourraient aussi suggérer que les pontes tardives sont moins favorables au développement larvaire que les plus précoces hâtives. La durée de chaque type de développement postembryonnaire identifié (Tab. II) varie autour d'une moyenne de $179 + 4.4$ jours. Ceci implique que la durée moyenne des stades diminue lorsqu'il y a un plus grand nombre de stades d'une part et que, d'autre part, aucun type de développement ne serait, de prime abord, désavantagé dans le milieu naturel par suite d'une durée excessive du développement.

Tableau I

Répartition des individus
de *Libellula julia*
selon les différents types de développement
(à 12, 13, 14 ou 15 stades) et la date de ponte

| Date de ponte | Type de développement | | | | Total |
|---------------|-----------------------|----|----|----|-------|
| | 12 | 13 | 14 | 15 | |
| 20 juin | 2 | 5 | 11 | 4 | 22 |
| 21 juin | 1 | 14 | 14 | - | 29 |
| 22 juin | 1 | 2 | 2 | - | 5 |
| 27 juin | - | 1 | - | - | 1 |
| Total | 4 | 22 | 27 | 4 | 57 |

La présence, dans le milieu naturel, des différents types de développement, couplée à une variation intra-stade, pourrait alors expliquer le chevauchement observé dans les mesures des stades surtout intermédiaires dans les échantillonnages de populations naturelles et de l'impossibilité de les différencier comme il a été démontré dans plusieurs études (PAULSON & JENNER, 1971 ; PRITCHARD & PELCHAT, 1977). Une analyse de variance, basée sur les données du Tableau I, n'a pu

démontrer que la date de ponte et le type de développement pouvaient jouer un rôle dans la vie postembryonnaire de *L. julia*. Le faible nombre des effectifs, l'égle importance relative des types de développement 13 et 14 (représentant 38 et 47% des effectifs respectivement) et la faible proportion des deux autres types (14% des effectifs conjointement) peuvent expliquer ceci. RIVARD & PILON (1978), dans le cas d'*Enallagma vernale*, avaient pu démontrer que la répartition des différents types de développement était influencée par les dates de ponte. Les élevages ont, de plus, démontré que *L. julia* subit deux diapauses, la première ayant lieu vers le sixième

Tableau II

Durée moyenne, en jours,
de chaque stade larvaire
de *Libellula julia* selon le type
de développement (à 12, 13, 14 ou 15 stades)

| Stade | Type de développement | | | |
|----------------------|-----------------------|-------|-------|-------|
| | 12 | 13 | 14 | 15 |
| 1 | 7,0 | 6,9 | 7,4 | 5,0 |
| 2 | 11,3 | 10,7 | 10,9 | 5,8 |
| 3 | 8,3 | 8,2 | 8,1 | 8,8 |
| 4 | 9,0 | 7,2 | 6,6 | 8,1 |
| 5 | 12,3 | 8,1 | 6,7 | 4,8 |
| 6 | 13,3 | 10,1 | 10,4 | 6,3 |
| 7 | 14,8 | 12,3 | 14,7 | 13,5 |
| 8 | 17,8 | 14,4 | 11,6 | 10,8 |
| 9 | 13,8 | 18,7 | 16,6 | 10,0 |
| 10 | 22,0 | 17,0 | 15,4 | 13,3 |
| 11 | 56,0 | 29,9 | 18,0 | 16,3 |
| 12 | * | 34,8 | 21,2 | 17,0 |
| 13 | - | * | 32,0 | 22,0 |
| 14 | - | - | * | 33,3 |
| 15 | - | - | - | * |
| Durée moyenne totale | 185,6 | 178,3 | 179,6 | 175,0 |

* : dernier stade larvaire en diapause.

stade, et la seconde au dernier stade larvaire. Le développement larvaire en milieu naturel s'étale sur deux années. Malgré une photopériode de 16 heures d'éclaircissement, seule la première diapause n'eut pas lieu. Ceci laisse à penser que la deuxième diapause puisse être obligatoire.

TAUX DE CROISSANCE ABSOLUE

Le taux de croissance absolue s'évalue par le rapport de la taille d'un stade (T2) sur la taille du stade précédent (T1), soit $T2/T1$. La Figure 1 présente la valeur des

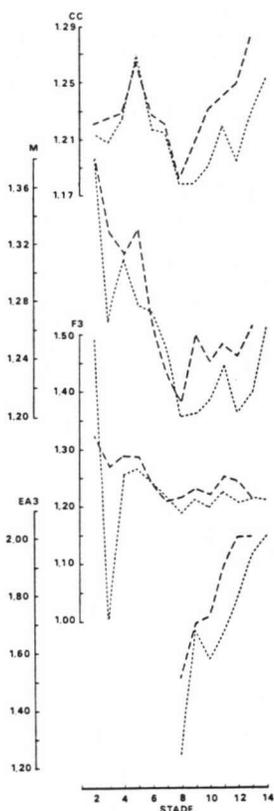


Fig. 1. Variation du taux de croissance absolue (en ordonnée) au cours du développement larvaire, à 13 et 14 stades, de *Libellula julia* pour les structures morphologiques suivantes : capsule céphalique (CC), mentum (M), fémur métathoracique (F3) et étuis alaires métathoraciques (EA3). --- Type 13 ; ... Type 14.

taux de croissance absolue pour les quatre structures morphologiques étudiées, et ce pour les types de croissance 13 et 14. Le taux de croissance de la capsule céphalique (CC) augmente jusqu'au cinquième stade, diminue ensuite jusqu'au huitième pour augmenter à nouveau jusqu'au dernier stade. Les taux de croissance absolue du mentum (M) et du fémur métathoracique (F3) présentent en gros des variations similaires, soit une augmentation des taux dans les premiers stades, une diminution pour les stades intermédiaires et une légère augmentation chez les derniers stades larvaires. Dans tous les cas, il est possible de noter un faible pic des taux vers le cinquième et le sixième stade. Par contre, la très brusque diminution du taux de croissance absolue du fémur métathoracique au cours du troisième stade larvaire, chez le type de croissance à 14 stades larvaires, est difficile à interpréter. Enfin, les étuis alaires métathoraciques (EA3) ont un taux de croissance qui augmente rapidement à presque tous les stades. Ces derniers n'apparaissent qu'au septième stade et doivent donc compléter rapidement leur développement.

Il est à noter que les courbes représentant le type de développement à 14 stades larvaires affichent un taux de croissance absolue généralement inférieur à celui du type 13 (Fig. 1). Ceci peut s'expliquer par le fait que l'espèce, possédant divers types de croissance dans son patrimoine génétique, voit chacun d'eux présenter une vitesse de développement qui lui est propre puisque les individus doivent atteindre une taille sensiblement homogène par des étapes différentes, et ce, dans une période de temps à peu près semblable. Ainsi, la vitesse de développement serait plus rapide chez le type de développement à 12 stades larvaires que chez celui à 15 stades parce que celui-là doit atteindre une taille sensiblement similaire par des étapes de croissance moins nombreuses. De plus, le parallélisme approximatif des diverses courbes des types de développement laisse sous-entendre l'action de mécanismes intrinsèques de contrôle de nature génétique, hormonale, physiologique ou autre.

CROISSANCE RELATIVE

L'étude du taux de croissance absolue ne révèle toutefois qu'une partie de l'information sur le développement postembryonnaire de *L. julia*. Par contre, parce

qu'étant une analyse multidimensionnelle permettant de comparer simultanément l'ensemble des structures étudiées, l'étude de la croissance relative ou d'allométrie (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984a) offre l'avantage de moins être influencée par des facteurs extrinsèques comme les conditions du milieu extérieur, et permet ainsi de mieux mettre en évidence certaines influences intrinsèques qu'elles soient hormonales, génétiques, etc. L'analyse des composantes principales, parce qu'étant une méthode d'analyse multidimensionnelle, permet une subdivision de 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). La matrice de covariance diagonale (FRANCHINI *et al.*, 1984) permet par la suite de distinguer entre l'accroissement de taille et l'accroissement de forme ; le pourcentage de variation de taille s'obtenant par la division de l'axe majeur par la variation totale, le pourcentage de la variation de forme, par la différence entre la variation totale et la variation de taille.

Il est possible de distinguer plusieurs types de croissance relative comme, par exemple, l'allométrie de croissance pure ou l'allométrie phylétique. Dans les études portant sur la croissance des odonates (FONTAINE & PILON, 1979 ; FRANCHINI *et al.*, 1984 ; LEGRIS *et al.*, 1987 ; MASSEAU & PILON, 1982 ; PELLERIN & PILON, 1977 ; RIVARD & PILON, 1977) comme dans la présente étude, seules l'allométrie de stade et l'allométrie globale ont fait l'objet d'analyses.

ALLOMÉTRIE DE STADE

L'allométrie de stade étudie une population d'individus qui appartiennent tous à un même stade. L'application des composantes principales (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984b ; RIVARD & PILON, 1977) permet ces analyses allométriques. Les matrices de covariance (D) et les matrices des cosinus (U) issues de ces analyses sont données par DESFORGES (1986). De ces matrices, il est possible d'observer certaines valeurs négatives indiquant une allométrie négative de ces structures par rapport aux autres structures du même axe. Pour ce qui est des axes majeurs, pour les types 13 et 14, à tous les stades, les valeurs sont toutes positives. Ceci indique une croissance des structures morphologiques à tous les stades. De plus, ces axes majeurs décrivent 38,5 à 94% de la variation totale. Les deuxièmes axes ou premiers axes intermédiaires décrivent 4,5 à 29,6% de la variation totale et montrent des allométries négatives principalement dans le cas de la capsule céphalique et les étuis alaires métathoraciques. Les troisièmes axes (axes mineurs pour les sept premiers stades ; deuxièmes axes intermédiaires pour les stades suivants) décrivent 1,2 à 19% de la variation totale et accusent une allométrie négative pour la capsule céphalique à presque tous les stades. C'est à partir des matrices de covariance diagonale (D) qu'il est possible de quantifier l'importance des accroissements de taille et des variations de forme.

L'allométrie de stade a mis en évidence une croissance relative des caractères morphologiques plus uniforme et mieux contrôlée que celle démontrée avec l'analyse

de la croissance absolue. Pour les types de développement à 13 et 14 stades larvaires, la variation en taille prime sur la variation en forme, sauf pour les deux derniers stades du type 14 (Tab. III). Il est possible d'observer une augmentation du pourcentage de variation de taille jusqu'au sixième stade pour le type 13, jusqu'au cinquième, pour le type 14. Par la suite, les pourcentages de variation de taille décroissent, ceci étant plus prononcé dans le type 14. Le pourcentage de variété de forme suit un cheminement inverse. Plus grand aux premiers stades, il diminue vers le sixième stade pour augmenter à nouveau aux derniers stades. Il semble donc que les stades intermédiaires soient des stades de croissance tolérant peu de variation de forme. À partir du septième stade, l'apparition des étuis alaires métathoraciques augmente le pourcentage de variation de forme. De tout ceci, il résulte un contrôle qui réduit les écarts de forme pouvant nuire à la survie des individus et qui assure une plus grande homogénéité phénotypique.

Tableau III
Pourcentage de la variation de taille et de forme
pour chacun des stades des types de développement à 13 et 14 stades

| Stade | Type 13 | | Type 14 | |
|-------|------------|-----------|------------|-----------|
| | Taille (%) | Forme (%) | Taille (%) | Forme (%) |
| 1 | 80,57 | 19,43 | 76,11 | 23,89 |
| 2 | 86,75 | 13,25 | 77,27 | 22,73 |
| 3 | 91,88 | 8,12 | 83,25 | 16,75 |
| 4 | 87,17 | 12,83 | 88,54 | 11,46 |
| 5 | 90,70 | 9,30 | 94,13 | 5,87 |
| 6 | 93,30 | 6,70 | 90,64 | 9,35 |
| 7 | 76,35 | 26,65 | 88,73 | 11,27 |
| 8 | 74,60 | 25,40 | 80,73 | 19,27 |
| 9 | 81,95 | 18,05 | 76,77 | 23,33 |
| 10 | 84,03 | 15,97 | 78,35 | 21,65 |
| 11 | 89,55 | 10,45 | 77,39 | 22,61 |
| 12 | 60,46 | 39,54 | 61,22 | 38,78 |
| 13 | 65,60 | 34,40 | 46,61 | 53,39 |
| 14 | - | - | 38,48 | 61,52 |

ALLOMÉTRIE GLOBALE

L'allométrie globale permet la mise en évidence des modalités de croissance des individus à tous les stades. Cette analyse multidimensionnelle s'évalue de la même façon que pour l'allométrie de stade, les équations des axes obtenues couvrant toutefois l'ensemble du développement postembryonnaire.

Les matrices des cosinus directeurs (U), de même que les matrices de covariance diagonale (D), nous indiquent une allométrie positive de l'axe principal chez les deux types de développement, expliquant dans les deux cas plus de 97% de la variation totale. Nous observons, de plus, que les caractères ayant une allométrie négative sont les mêmes pour les deux types. Toutefois, ces axes expliquant moins de trois pour cent de la variation totale, il apparaît que l'ensemble de la croissance soit bien harmonisée (Tab. IV).

Tableau IV

Allométrie globale : pourcentage de variation
des axes chez les types de développement à 13 et 14 stades

| Axe | Pourcentage de variation | |
|--|--------------------------|---------|
| | Type 13 | Type 14 |
| Premier axe (axe majeur) | 97,6 | 97,3 |
| Deuxième axe (1 ^{er} axe intermédiaire) | 2,2 | 2,4 |
| Troisième axe (2 ^e axe intermédiaire) | 0,1 | 0,2 |
| Quatrième axe (axe mineur) | 0,1 | 0,1 |

Il est possible de visualiser une fraction de cette relation multidimensionnelle à l'aide de courbes de croissance globale, mettant en relation deux structures morphologiques à la fois. Les Figures 2, 3 et 4 illustrent les relations entre le fémur métathoracique et la capsule céphalique, le mentum et les étuis alaires métathoraciques du type 13 alors que les figures 5, 6 et 7 font la même chose pour le développement de type 14. Nous observons que les quatre derniers stades peuvent être distingués de l'ensemble des points pour chaque relation des deux types. De plus, les relations sont linéaires avec les données arithmétiques dans le cas des Figures 2, 3, 5 et 6. En ce qui concerne les relations incluant les étuis alaires métathoraciques (Fig. 4 et 7), nous obtenons une courbe logarithmique.

Il est important de noter que nous n'observons pas de changement de phase se traduisant par une brisure ou un point anguleux sur la courbe de croissance globale (TEISSIER, 1948). Ces changements de phase furent observés par plusieurs auteurs dont FONTAINE & PILON (1979), FRANCHINI *et al.* (1984), PELLERIN & PILON (1977) et RIVARD & PILON (1977, 1978).

Si nous acceptons l'absence de changement de phase chez *L. julia* comme réelle, nos résultats diffèrent de ceux obtenus avec les zygoptères. Advenant que des études ultérieures confirment ce fait pour l'ensemble des anisoptères, il y aurait lieu de s'interroger sur la signification évolutive de ce phénomène.

CONCLUSION

L'application de techniques biomathématiques nous a permis de mieux cerner les tendances générales de la croissance larvaire de *L. julia*. Le taux de croissance absolue montre des variations particulières aux structures morphologiques étudiées.

L'allométrie de stade, tout comme l'allométrie globale, nuance les variations observées avec le taux de croissance absolue. Elle indique un développement larvaire harmonieux, plus important en variation de taille qu'en variation de forme.

Le présent travail sur *L. julia* est probablement le premier à utiliser l'analyse morphométrique pour décrire le développement larvaire d'une espèce d'anisoptère. Ceci nous a amenés à soulever diverses questions sur l'évolution de ce sous-ordre, auxquelles il ne sera possible de répondre qu'en effectuant d'autres élevages d'espèces d'anisoptères.

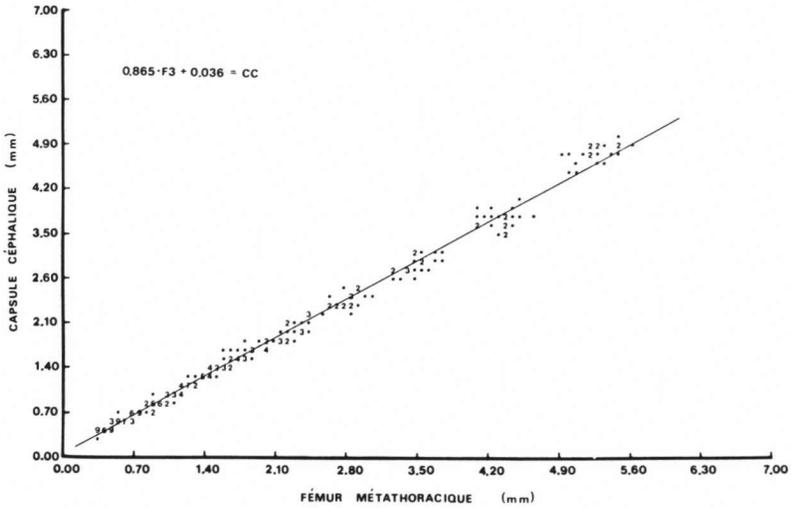


Fig. 2. Courbe de croissance globale du fémur métathoracique en fonction de la capsule céphalique pour les individus du type 13 (13 stades larvaires) de *Libellula julia*.

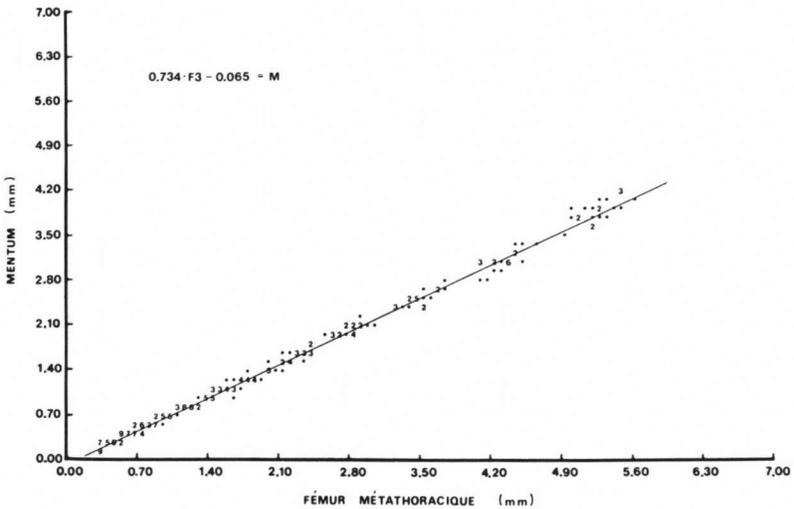


Fig. 3. Courbe de croissance globale du fémur métathoracique en fonction de mentum pour les individus du type 13 (13 stades larvaires) de *Libellula julia*.

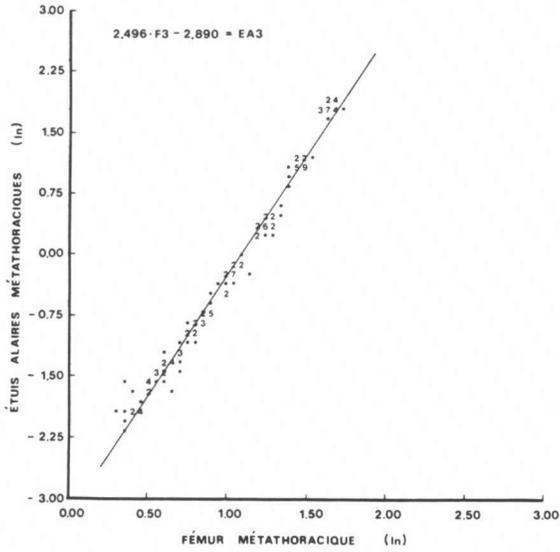


Fig. 4. Courbe de croissance globale du fémur métathoracique en fonction des étuis alaires métathoraciques pour les individus du type 13 (13 stades larvaires) de *Libellula julia*.

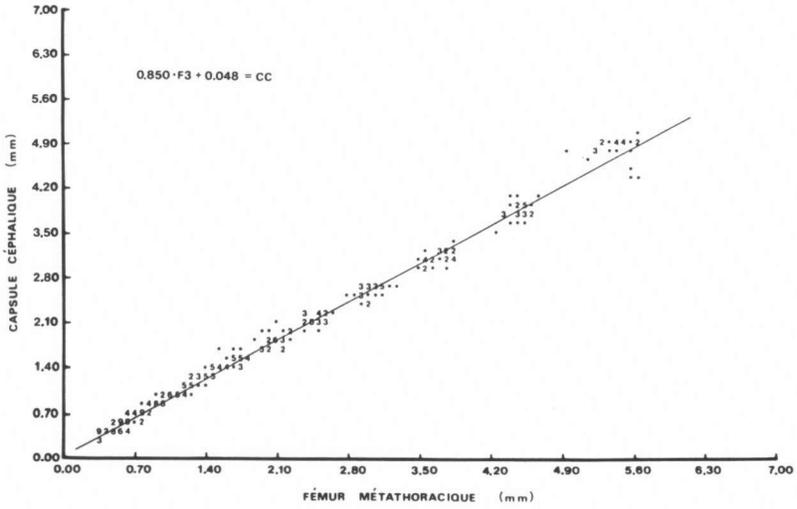


Fig. 5. Courbe de croissance globale du fémur métathoracique en fonction de la capsule céphalique pour les individus de type 14 (14 stades larvaires) de *Libellula julia*.

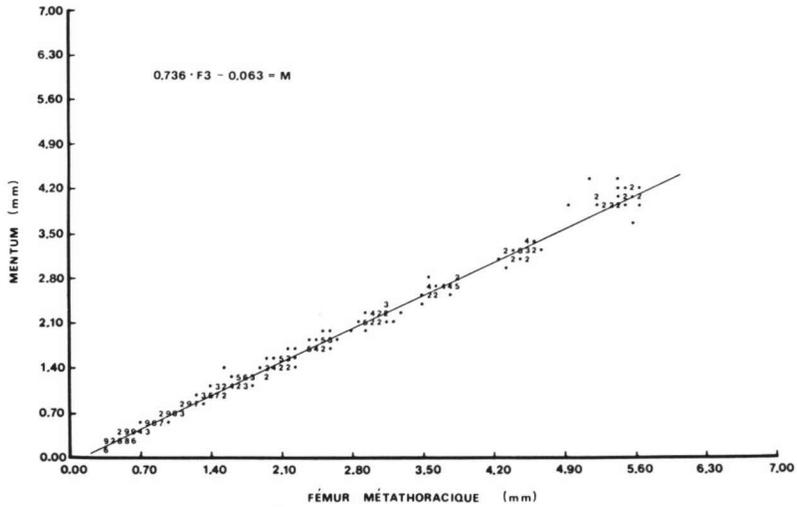


Fig. 6. Courbe de croissance globale du fémur métathoracique en fonction du mentum pour les individus du type 14 (14 stades larvaires) de *Libellula julia*.

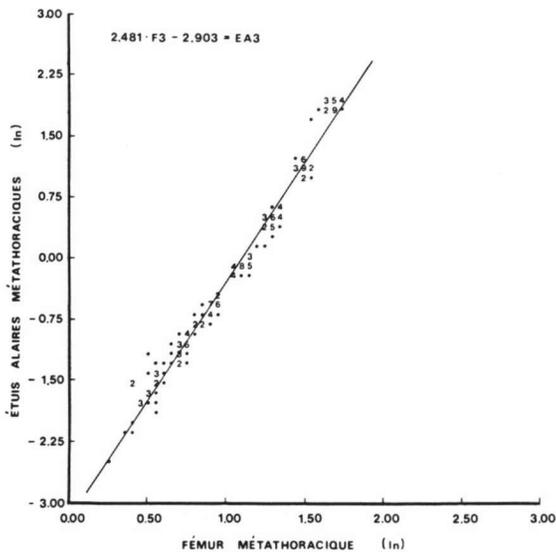


Fig. 7. Courbe de croissance globale du fémur métathoracique en fonction des étuis alaires métathoraciques pour les individus du type 14 (14 stades larvaires) de *Libellula julia*.

REMERCIEMENTS

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

RÉFÉRENCES

- CALVERT, P. P., 1929. Different rates of growth among animals with special reference to the Odonata. *Proc. Am. philos. Soc.* 68 : 227-274.
- DEGRANGE, C. & M. D. SEASSAU, 1964. Recherches sur la croissance de l'Odonate Anisoptère *Aeschna cyanea* (Müller). *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble* 56 : 85-103.
- DESFORGES, J., 1986. *Étude du développement embryonnaire et postembryonnaire de Libellula julia Uhler (Anisoptera : Libellulidae) en milieu contrôlé.* Mém. Maîtrise, Fac. Étud. sup., Univ. Montréal.
- FONTAINE, R. & J. G. PILON, 1979. Étude de la croissance postembryonnaire chez *Enallagma ebrium* (Hagen) (Zygoptera : Coenagrionidae). *Annls Soc. ent. Qué.* 24 : 85-105.
- FRANCHINI, J., J. G. PILON & M. J. MASSEAU, 1984. Différenciation des types de développement et variation intra-stade au cours du développement larvaire d'*Ischnura verticalis* (Say) (Zygoptera : Coenagrionidae). *Adv. Odonatol.* 2 : 29-43.
- GARDNER, A. E., 1953. The life-history of *Libellula depressa* Linn. (Odonata). *Ent. Gaz.* 4 : 175-201.
- GARDNER, A. E. & N. MACNEILL, 1952. Breeding dragonflies and equipment for aquatic-stage fieldwork. *Ent. Gaz.* 3 : 86-99.
- INGRAM, B. R. & C. E. JENNER, 1976. Influence of photoperiod and temperature on developmental time and number of molts in nymphs of two species of Odonata. *Can. J. Zool.* 54 : 2033-2045.
- LEBEUF, M. L. & J. G. PILON, 1977. Cycle biologique d'*Enallagma boreale* Selys (Odonata : Coenagrionidae), en milieu conditionné. *Annls Soc. ent. Qué.* 22 : 78-118.
- LEBUISSON, M. A. & J. G. PILON, 1976. Analyse comparative de la faune odonatologique de quatre milieux de la région de Saint-Hippolyte, Comté de Prévost, Québec. *Annls Soc. ent. Qué.* 21 : 3-25.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1984a. *Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques.* Univ. Québec.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1984b. *Écologie numérique. 2. La structure des données écologiques.* Univ. Québec.
- MARTIN, R. D. C., 1939. Life-history of *Agrion aquabile* and *Agrion maculatum* (Agrionidae : Odonata). *Ann. ent. Soc. Am.* 32 : 601-619.
- MASSEAU, M. J. & J. G. PILON, 1982. 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. *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, élevées en laboratoire (Zygoptera : Lestidae). *Odonatologica* 6 : 83-96.
- PILON, J. G. & M. A. LEBUISSON, 1976. Peuplement odonatologique (Insecta : Odonata) de différents milieux aquatiques de la région de Saint-Hippolyte, comté de Prévost, Québec. *Annls Soc. ent. Qué.* 21 : 126-135.

- RIVARD, D. & J. G. PILON, 1977. Etude de la variation intrastade au cours du développement larvaire de *Enallagma vernale* Gloyd. Discussion sur le mécanisme de différenciation des types de développement (Zygoptera : Coenagrionidae). *Odonatologica* 6 : 181-198.
- ROBERT, A., 1963. Les libellules du Québec. *Bull. Service Faune Québ.* 1 : xiii + 223 pp.
- 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 : Aeschnidae). *Annls Soc. ent. Fr.* 6 : 339-346.
- TEISSIER, G., 1948. La relation d'allométrie : sa signification statistique et biologique. *Biometrics* 4 : 14-53.
- WALKER, E. M. & P. S. CORBERT, 1975. *The Odonata of Canada and Alaska. Vol. 3.* Univ. Toronto Press, Toronto.
- WARREN, A., 1915. A study of the food habits of the Hawaiian dragonflies of Pinau in reference to their economic relation to other insects. *Bull. Coll. Hawaii Pubs* 3 : 5-13.