STÉNOTHERMIE ET EURYTHERMIE LES INVERTÉBRÉS D'EAU DOUCE ET LA VARIATION JOURNALIÈRE DE TEMPÉRATURE

par E. PATTEE.

SOMMAIRE

INTRODUCTION — POSITION DU PROBLÈME	285
A. — DONNÉES ANTÉRIEURES	285
a. — Théories de SCHLIEPER [1950 et 1952]	285
b. — Discussion de ces théories à la lumière des autres données de la littérature	287
B. — PLAN DE LA PRÉSENTE ÉTUDE	295
CHAPITRE I. — LES ANIMAUX ET LEURS MILIEUX D'ORIGINE ..	296
A. — LA VARIATION JOURNALIÈRE SELON QUELQUES TRAVAUX ANTÉRIEURS	296
B. — LE CHOIX DES ANIMAUX	299
C. — MESURE DE LA VARIATION THERMIQUE JOURNALIÈRE	301
D. — LES BIOTOPES DES PLANAIRES	302
a. — <i>Crenobia alpina</i>	302
b. — <i>Planaria gonocephala</i>	303
c. — Conclusions et vérifications	304
d. — L'opinion des principaux auteurs	306
E. — LES BIOTOPES DES CRUSTACÉS	312
a. — <i>Gammarus pulex</i>	312
b. — <i>Asellus cavaticus</i>	313
c. — <i>Asellus aquaticus</i>	313
d. — Conclusion	314
F. — LES BIOTOPES DES LARVES D'ÉPHÉMÈRES	315
a. — <i>Baetis rhodani</i>	315
b. — <i>Cloëon dipterum</i>	315
c. — <i>Ecdyonurus venosus</i>	316
d. — Conclusion et discussion	316

G. — LES BIOTOPES DES MOLLUSQUES	317
a. — <i>Ancylus fluviatilis</i>	317
b. — <i>Acroloxus lacustris</i>	318
c. — Discussion et conclusion	320
H. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES	320
 CHAPITRE II. — CONDUITE DES EXPÉRIENCES ET MESURES PRÉLIMINAIRES	 323
A. — PLAN D'UNE SÉRIE DE MESURES	323
B. — MESURE DE LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE	324
a. — Méthode chimique de WINKLER [1888]. Milieu stagnant confiné	325
b. — Méthode manométrique de SCHOLANDER et EDWARDS [1942]. Milieu agité	325
C. — NATURE DES RÉSULTATS FOURNIS PAR LES DEUX MÉTHODES CHIMIQUE ET MANOMÉTRIQUE	327
D. — PRÉCISION DES MESURES	328
E. — ÉTUDE DES CONDITIONS OÙ SE TROUVENT LES ANIMAUX PEN- DANT LES MESURES	328
a. — Le nombre des animaux dans chaque expérience ..	328
b. — La lumière	329
c. — Le substrat	330
d. — L'agitation de l'eau	331
e. — La teneur de l'eau en gaz dissous	332
f. — La durée du séjour dans l'appareil. Influence du transvasement	333
g. — L'influence du temps. Les rythmes	335
h. — Conséquence : nécessité d'une correction	337
 CHAPITRE III. — EXPRESSION ET ANALYSE DES RÉSULTATS ..	338
A. — ÉTABLISSEMENT DES COURBES MOYENNES. LEUR SIGNIFICA- TION	338
B. — ÉCHELLE DES COURBES. NÉCESSITÉ D'UNE TRANSFORMATION LOGARITHMIQUE	339
C. — LA RÉPONSE FOURNIE PAR LES TESTS STATISTIQUES	343
D. — ÉTUDE STATISTIQUE DE LA FORME DE LA COURBE BRUTE DE RÉCHAUFFEMENT	343
a. — Effet global du traitement	343
b. — Analyse de la forme de la courbe	344
c. — Résumé : analyse complète d'une courbe moyenne.	346
d. — Homogénéité de l'erreur commune	347

(3)	STÉNOTHERMIE ET EURYTHERMIE	283
E. —	ÉTUDE DES COURBES-TÉMOINS ET DES COURBES CORRIGÉES ..	348
E. —	ÉTUDE DES COURBES-TÉMOINS ET DES COURBES CORRIGÉES ..	348
G. —	ÉTUDE COMPARATIVE DE L'IMPORTANCE DE LA RÉACTION AU RÉCHAUFFEMENT	349
CHAPITRE IV. —	IMPORTANCE DE L'ÉCART MÉTABOLIQUE CAUSÉ PAR LE RÉCHAUFFEMENT. ÉTUDE COMPARATIVE DE CET ÉCART ET DU Q_{10} .	350
A. —	LE RÉCHAUFFEMENT DE 5°, ÉTUDIÉ PAR LES DEUX MÉTHODES CHIMIQUE ET MANOMÉTRIQUE	350
a. —	La variabilité du Q_{10} d'après les travaux antérieurs. Ses conséquences	350
b. —	Valeurs de l'écart métabolique et du Q_{10}	352
c. —	Interprétation	355
B. —	LES RÉCHAUFFEMENTS DE 5 ET DE 10°, ÉTUDIÉS PAR LA MÉTHODE MANOMÉTRIQUE	357
a. —	Les Planaires	357
b. —	Les larves d'Éphémères	358
C. —	CONCLUSION	360
CHAPITRE V. —	FORME DE LA COURBE : VARIATION DE LA RÉPONSE PENDANT LE TEMPS QUI SUIT LE RÉCHAUFFEMENT	361
A. —	LES PLANAIRES	361
a. —	<i>Crenobia alpina</i>	361
b. —	<i>Planaria gonocephala</i>	367
c. —	Conclusion : le comportement des Planaires	369
B. —	LES CRUSTACÉS	371
a. —	<i>Gammarus pulex</i>	371
b. —	<i>Asellus cavaticus</i>	373
c. —	<i>Asellus aquaticus</i>	375
d. —	Conclusion : le comportement des Crustacés	376
C. —	LES LARVES D'ÉPHÉMÈRES	377
a. —	Larves de <i>Baetis rhodani</i>	377
b. —	Larves de <i>Cloëon dipterum</i>	379
c. —	Interprétation et conclusion : le comportement des Éphémères	380
D. —	LES MOLLUSQUES	383
a. —	<i>Ancylus fluviatilis</i>	383
b. —	<i>Acroloxus lacustris</i>	384

c. --- Interprétation et conclusion : le comportement des Mollusques	384
E. — CONCLUSIONS	386
CHAPITRE VI. — ESSAI D'EXPLICATION DES COURBES MÉTABO- LIQUES DES PLANAIREs	
A. --- MÉTHODE DE MESURE DE L'ACTIVITÉ	389
B. --- INFLUENCE DU RÉCHAUFFEMENT	389
a. --- Conduite des expériences	389
b. --- Traitement statistique des données	390
c. --- Résultats	390
C. --- INFLUENCE DE LA STAGNATION DE L'EAU	393
D. --- COMPARAISON DE L'ACTIVITÉ ET DU MÉTABOLISME CHEZ CRENOBIA	395
PRINCIPAUX RÉSULTATS ET CONCLUSIONS	397
A. --- RÔLE ÉCOLOGIQUE DES VARIATIONS THERMIQUES JOURNALIÈ- RES EN EAU DOUCE	397
a. --- Habitat et réaction au réchauffement chez les diverses espèces	397
b. --- Les variations thermiques brusques et la respira- tion des Invertébrés étudiés	401
c. --- Conclusion : les variations thermiques journalières et la répartition de la faune	402
B. --- RÉSULTATS ACCESSOIRES	404
a. --- La variation quotidienne de température dans les eaux douces	404
b. --- La mesure du métabolisme respiratoire	405
c. --- Les résultats physiologiques	406
RÉSUMÉ	409
SUMMARY	410
ZUSAMMENFASSUNG	411
ANNEXES	413
TRAVAUX CITÉS	425

INTRODUCTION : POSITION DU PROBLÈME

« ...*Temperature is a most important factor determining where a species may live and where it may not live in the stream* ». Ainsi s'exprime IDE [1935] dans la conclusion de son étude sur l'écologie des larves d'Éphémères dans le système de la rivière Nottawasaga, au Canada. SPRULES [1947] confirme ces vues, et les deux auteurs placent la sélection opérée par la température avant même celle que réalisent la vitesse du courant et la nature du fond. C'est dire l'importance que peut prendre ce facteur.

Pour traduire son influence sur les animaux, on a créé les termes de sténothermie et d'eurythermie, qui impliquent, à vrai dire, dans leur utilisation habituelle, deux notions différentes : d'une part le niveau de température de l'eau, d'autre part l'amplitude et la rapidité de ses variations thermiques. Dans nos pays, les sténothermes sont des sténothermes d'eau froide, qui habitent des eaux de température à la fois basse et constante. Les eurythermes, au contraire, habitent des eaux soumises par moments à des températures plus élevées et variant davantage.

HARNISCH [1951] met l'accent sur l'importance possible de ces variations thermiques lorsqu'il termine son chapitre sur la « Signification de la température quant à la répartition des animaux aquatiques » par ces mots : « *Sei es noch gesagt, dass es auch denkbar ist, dass Tiere Lebensräume mit gleichmässiger Temperatur, also stenotherme Gebiete, ungeachtet der absoluten Höhe der Temperatur bevorzugen* ».

Le présent travail concerne le réchauffement rapide au sein des eaux douces, et la faculté d'adaptation des invertébrés aquatiques à ce réchauffement. Son but est de déterminer dans quelle mesure la constance ou la variabilité de la température contribuent à répartir les animaux dans les différents milieux.

A. — DONNÉES ANTÉRIEURES.

a. — Théories de SCHLIEPER [1950 et 1952].

Il est logique de penser que les sténothermes se séparent nettement des eurythermes par leur réaction d'intolérance vis-à-vis des variations thermiques.

SCHLIEPER donne, en 1950, deux graphiques relatifs, l'un à un type sténotherme, *Trutta iridea*, l'autre à un type eurytherme,

FIG. 1. — Consommation d'oxygène dans le temps qui suit un réchauffement de 10°, chez *Trutta* et chez *Astacus*. Dessiné d'après SCHLIEPER [1950].

Astacus fluviatilis (fig. 1). Les courbes sont fort différentes, et l'on conçoit aisément l'importance d'un tel phénomène pour les deux animaux : *Trutta* voit son métabolisme s'exagérer et se dérégler lorsqu'elle est soumise à un réchauffement. *Astacus*, au contraire, commence par résister au même réchauffement; son métabolisme à 15° demeurant à l'ancien niveau, celui de 5°, pendant plus de 24 heures, il échappe totalement à l'influence des variations journalières. Passé ce délai, la courbe remonte graduellement et sans à-coups pour rejoindre le niveau métabolique normal à 15°.

Les sténothermes sont immédiatement hypersensibles au réchauffement; les eurythermes le supportent car ils n'en subissent pas l'influence pendant le premier jour. On trouve là une théorie intéressante et fort logique, permettant, d'une part, d'expliquer la différence entre sténothermes et eurythermes et fournissant, d'autre part, un indice mesurable permettant de définir ces termes jusqu'alors subjectifs. On pourra cependant regretter le choix des deux animaux : *Astacus fluviatilis* habite autant les ruisseaux frais et rapides, ou les lacs, que les étangs et les fossés [SCHELLENBERG 1928]; la sténothermie de *Trutta iridea* est toute relative, cette espèce se classant, chez les Salmonidés, parmi les plus accommodantes et les plus robustes [SPILLMANN 1961].

En 1952, SCHLIEPER précise et limite sa pensée. A son avis, eurythermie et sténothermie sont des niveaux relatifs, avec toute une série d'intermédiaires possibles. L'eurythermie est souvent liée à la faiblesse relative du métabolisme. Elle peut se manifester de deux façons au moins :

- par un métabolisme dépendant peu de la température,
- par un métabolisme dépendant davantage de la température, mais qui, dans de nombreuses circonstances, est réduit sous l'influence d'une « régulation secondaire ». C'est signaler que, dans le cas où cette régulation n'est pas immédiate, la réponse de certains

eurythermes à un réchauffement brusque peut ressembler à celle de *Trutta*. SCHLIEPER met donc l'accent sur la pente définitive de la courbe métabolisme-température, pente forte pour les sténothermes, faible pour les eurythermes. Cet aspect du problème nous écarte de la réponse à un réchauffement brusque; il sera de nouveau abordé dans le quatrième chapitre de cette étude.

b. — Discussion de ces théories à la lumière des autres données de la littérature.

BULLOCK, analysant en 1955 le premier article de SCHLIEPER, conclut : « *These important findings, given as smooth curves, need to be checked and extended until we possess a truly representative knowledge...* » Il est donc intéressant d'examiner les résultats des différents auteurs en ce qui concerne l'influence d'un réchauffement expérimental dans le groupe des Poïkilothermes.

Les expériences peuvent se répartir en deux catégories : dans la première, des mesures comparatives sont effectuées sur des lots d'animaux différents, les uns acclimatés à la température haute, les autres acclimatés à une température plus basse et que l'on vient de porter à la température haute; dans la seconde, un animal ou un même lot d'animaux est suivi dans le temps, après le réchauffement brusque.

α. — Mesures intéressant des lots d'animaux différents.

Nous retrouvons le grand problème de l'adaptation à la température, dont les exemples ont été cités et discutés par de nombreux auteurs, tels PRECHT en 1949 et 1958, BULLOCK en 1955, PROSSER en 1955 et 1958, FRY en 1958, SEGAL en 1961.

Parmi les poïkilothermes mentionnés, les uns montrent une acclimatation à la température (adaptation du type III de PRECHT). Les individus qui vivent à la température *haute* depuis un certain temps (ils sont dits *acclimatés*) ont des réactions générales et notamment un métabolisme moins importants que les individus provenant de la température *basse* et que l'on vient de porter à la température haute. La courbe représentative du métabolisme de ces derniers pendant le temps qui suit leur réchauffement débiterait donc par un maximum pour redescendre graduellement vers un niveau d'équilibre, le niveau *acclimaté*. C'est une courbe du type *Trutta* d'après SCHLIEPER.

D'autres poïkilothermes ne montrent aucune acclimatation à la température (Adaptation du type IV de PRECHT). Les individus acclimatés et les individus non acclimatés ont le même métabolisme. Leur courbe dans le temps qui suit un réchauffement serait alors une droite, traduisant l'équilibre immédiat des réactions à

chaque nouvelle température. On peut considérer ce cas comme intermédiaire entre celui de *Trutta* qui dépasse le niveau d'équilibre et celui d'*Astacus* d'après SCHLIEPER, qui l'atteint avec un certain retard.

L'acclimatation à la température (type III) constitue de beaucoup le cas le plus général et s'applique aux poïkilothermes les plus variés; la non-acclimatation (type IV) existe aussi et se voit tout spécialement chez plusieurs Insectes terrestres [EDWARDS et NUTTING 1950, PATTEE 1959].

Certains auteurs mentionnent enfin une acclimatation inverse (type V de PRECHT), les individus acclimatés ayant un métabolisme plus élevé que les non-acclimatés. Lors du passage d'une température à l'autre, la respiration est d'abord faible, puis de plus en plus intense à mesure qu'intervient l'acclimatation. La courbe en fonction du temps montrerait donc un retard dans son ascension, retard analogue à celui d'*Astacus* d'après SCHLIEPER, mais en différant peut-être par la durée du temps d'adaptation. Il est ainsi possible d'assimiler les cas d'acclimatation inverse au cas d'eurythermie décrit par cet auteur en 1950.

Les exemples probants d'acclimatation inverse sont rares [PATTEE 1959]. A celui d'*Ancylus* [BERG 1953] et des muscles de *Carassius* [SUHRMAN 1955], s'ajoutent les quelques cas de variation saisonnière où les animaux montrent, à température fixe, un métabolisme plus élevé en été qu'en hiver : *Gammarus* de KROG [1954], *Ancylus* de BERG, LUMBYE et OCKELMANN [1958], Crabes *Hemigrapsus* de DEHNEL [1960], certains Crabes *Uca* de WEBB et BROWN [1961], Isopodes *Porcellio* de WIESER [1963], peut-être enfin *Asellus* de la région lyonnaise décrits par GIRAUD en 1955. Mais il est toujours difficile de déterminer dans quelle mesure un rythme saisonnier est bien une conséquence directe ou indirecte de la température, plutôt que de la lumière, de l'oxygène dissous, ou d'un cycle reproducteur endogène.

En conclusion, les cas d'acclimatation normale, assimilables à celui de *Trutta* décrit par SCHLIEPER sont de loin les plus courants, les cas d'acclimatation inverse, assimilables à celui d'*Astacus* décrit par SCHLIEPER représentent une faible minorité. Il existe enfin un cas intermédiaire, dit de « non-acclimatation », dont la fréquence est aussi intermédiaire entre celles des deux précédents.

β. — Mesures intéressant un même lot d'animaux suivis dans le temps.

Plusieurs auteurs, tel BLAZKA [1955] font une distinction entre l'acclimatation à brève échéance (par exemple celle qui se rapporte aux variations journalières) et l'acclimatation à longue échéance (par exemple celle qui se rapporte aux variations saisonnières ou

TABLEAU I. — Le comportement de divers poikilothermes à la suite d'un réchauffement. Trois réponses sont possibles : l'équilibre immédiat, le dépassement initial, ou le retard. La durée approximative du phénomène de dépassement ou de retard figure, lorsqu'elle est connue, dans la colonne correspondante.
T° : —2 ou 3 valeurs : températures successives que subit l'animal avant la mesure.
—1 seul chiffre : écart entre la température basse initiale et la température haute finale.

ESÈCE	HABITAT D'ORIGINE	FONCTION MESURÉE	T°	RÉPONSE			RÉFÉRENCE
				Immédiat	Dépassement	Retard	
<i>Testudo graeca</i>	?	Consom. O ₂	5-17		2 j ? ⁽¹⁾		DONTCHEFF et KAYSER 1936
<i>Fundulus parvipinnis</i>							
<i>Gillychthys mirabilis</i>	Pacifique (Californie)	Mouvements respiratoires	11-18 environ		+		SUMNER et WELLS 1935
<i>Gillychthys mirabilis</i>	Pacifique (Californie)	Consom. O ₂	10-20		3 h		WELLS 1935
<i>Gillychthys mirabilis</i>	Pacifique (Californie)	Métabolisme (survie dans KCN)	10-20		2 j		SUMNER et DOUDOROFF 1938
<i>Hippocampus brevisrostris</i>	Prairie à Posidonies — 10 m (Naples)	Consom. O ₂	22-32		5 h ⁽¹⁾		MONTUORI 1913
<i>Pleuronectes fesus</i>	Baltique (Kiel)	Activité	13-28		2 h ⁽²⁾		WAEDE 1954
<i>Trutta iridea</i>	Elevage						
<i>Trutta iridea</i>		Consom. O ₂	5-10	+			FLÖRKE, KEIZ et WANGORSCH 1954
<i>Trutta forio</i>		—	5-15		3 h ⁽¹⁾		—
<i>Salmo fontinalis</i>		—	5-10	+			—
<i>Phoxinus phoxinus</i>		—	5-10	+			—
<i>Phoxinus laevis</i>	Rivière Lahn	—	5-15		3 h		—
	Ruisseau Albaum Bach						
<i>Squalius cephalus</i>	Rivière Lahn	—	5-15	+	3 h ⁽¹⁾		—
<i>Leuciscus rutilus</i>	Lac Edersee	—	+5		1 h		—
<i>Gobio fluviatilis</i>	Rivière Lahn	—	5-15	+			—
<i>Carassius auratus</i>	?	Consom. O ₂	5-15		3 h ⁽¹⁾		BAUDIN 1932

ESPÈCE	HABITAT D'ORIGINE	FONCTION MESURÉE	T°	RÉPONSE			RÉFÉRENCE
				Immédiat	Déplacement	Retard	
<i>Cyprinus carpio</i>	Elevage	Mouvements respiratoires	32 - 36		48 h		MEUWIS et HEUTS 1957
<i>Anguilla vulgaris</i>	Lac (Schleswig-Holstein)	Consom. O ₂	15 - 25		2 h		PRECHT 1951
<i>Chrysomela</i>	Elevage sur feuillage	Consom. O ₂	15 - 25	-			LÜHMANN et DREES 1952
<i>Galeruca tanacetii</i> (periodo active)	—	—	—	+			—
<i>Phytodecla rufipes</i>	—	—	—		+		—
<i>Galeruca rufipes</i> repos d'été	—	—	—				—
<i>Phytodecla</i> et d'hiver	—	—	—				—
<i>Periplaneta americana</i>	Elevage	Consom. O ₂	20 - 25 25 - 30		1 j		DIRKEN 1922
Dytiscidés, Hydrophilidés	Mare (São Paulo)	Consom. O ₂	21 - 6 - 21 — — —	+			EDWARDS et GONZLES 1953
Aeschnidés (larves)	—	—	—	+			—
<i>Belostomatina</i> (Hémiptère)	—	—	—	+			—
<i>Aeschna umbrosa</i> (larves)	Ruisseau en forêt (Wisconsin)	Rejet CO ₂	+ 3		72 h		SAYLE 1928
<i>Libellula</i> (larves)	Abreuvoir (Bresse)	Consom. O ₂	4 - 13 16 - 26 diverses	+	2 h ⁽¹⁾		PATTEE 1955
<i>Perla abdominalis</i> (larves)	Ruisseau d'Azergues (près de Lyon)	—	—		+		—
<i>Perla bipunctata</i> (larves)	Rhône (à Lyon)	—	13 - 20		+		—
<i>Ecdyonurus venosus</i> (larves)	—	—	2,5 - 15		4 h		—
<i>Asiacus fluviatilis</i>	Poissonnerie, ruisseau	Consom. O ₂	5 - 15		3 h ⁽¹⁾	+ ⁽¹⁾	FLÖRKE, KEIZ et WANGORSCH 1954
<i>Asiacus fluviatilis</i>	Lac (Oslo)	Consom. O ₂	5 - 15	+			VALEN 1958

ESPÈCE	HABITAT D'ORIGINE	FONCTION MESURÉE	T°	RÉPONSE			RÉFÉRENCE
				Immédiat	Dépassement	Retard	
<i>Pachygrapsus</i> { alimenté <i>marmoratus</i> } à jeun	Méditerranée (Naples) parfois à sec	Consom. O ₂	22-32	+	2 h		MONTUORI 1913
<i>Homarus vulgaris</i>	Iles Orcades	Circulation de l'eau dans les branchies	+3	+ ⁽²⁾			THOMAS 1954
<i>Artemia salina</i>	?	Consom. O ₂	30-10-30		1/2 h		GRAINGER 1956
<i>Hemimysis lamornae</i>	?	Rejet CO ₂	30-10-30	+	1 h ⁽¹⁾		—
<i>Calanus finmarchicus</i>	?	Consom. O ₂	20-10-20				—
<i>Diaptomus gracilis</i>	Nouvelle Ecosse	Consom. O ₂	10-15		4 h ⁽¹⁾		HALCHOW 1963
<i>Helix pomatia</i>	?	Consom. O ₂	20-10-20		1/4 h ⁽¹⁾		GRAINGER 1958
<i>Limnaea</i> { juin <i>stagnalis</i> } automne	Près de Prague Marécage (Wilhelmshaven) Mares (Kiel)	Consom. O ₂	15-25		12 h		BLAZKA 1955
<i>Crassostrea virginica</i>	Long Island (U.S.A.)	O ₂ pulmonaire	15-21,5			— ⁽¹⁾⁽⁴⁾	PRECHT 1939
<i>Pectunculus</i> sp.	—	—	—		+ ⁽¹⁾		—
<i>Sipunculus nudus</i>	—	—	—				LOOSANOFF 1958
<i>Planaria alpina</i>	—	—	—				—
<i>Planaria gonocephala</i>	—	—	—				—
<i>Asterias rubens</i>	—	—	—				—
<i>Cassiopea</i> (Scyphoméduse)	—	—	—				—
	Baltique (Kiel)	Consom. O ₂	5-10		6 h	9 h	BLÄSING 1953
	?	Pulsations de l'ombrelle	29-36	+ ⁽²⁾	12 h		BISMARCK 1959 MAYER 1918

(1) L'auteur ne reproduit les résultats que d'une seule expérience.

(2) Remarque faite par l'auteur qui traitait une autre question; aucune mesure.

(3) Résultats variables selon les individus.

(4) Résultat incertain.

géographiques). Il se peut que les deux mécanismes soient fondamentalement différents, qu'un animal s'adapte d'une certaine façon pendant les premières heures, et achève son adaptation par d'autres voies ou dans un autre sens au cours des mois suivants.

L'acclimatation à brève échéance sera seule envisagée dans le présent mémoire. Des exemples en sont portés au tableau I, qui résume des expériences semblables à celles de SCHLIEPER, décrivant les réactions d'un même animal ou d'un même lot d'animaux pendant le temps qui suit immédiatement un réchauffement. Il s'agit d'une étude physiologiquement plus valable et plus précise que celle du paragraphe précédent. On en tire les mêmes conclusions :

1) Les réactions avec dépassement initial forment la majorité (32 cas) et concernent tout aussi bien des Poissons que des Arthropodes ou des Mollusques. *Anguilla vulgaris* et *Cyprinus carpio*, eurythermes s'il en est, ont une courbe de type *Trutta* d'après SCHLIEPER (cf. fig. 2). Mais on doit remarquer que SCHLIEPER

FIG. 2. — Évolution de la fréquence moyenne des mouvements respiratoires après réchauffement, chez une Carpe. Dessiné d'après MEUWIS et HEUTS [1957].

raisonnait sur un écart de 10° dans la zone des températures moyennes. Or PRECHT a réchauffé *Anguilla* de 15° et le graphique de MEUWIS et HEUTS se rapporte à une température de 36° tout à fait anormale pour des Carpes et proche de la température létale¹.

2) Les exemples d'équilibre immédiat sont moins nombreux (17 cas). On y trouve des Poissons sténothermes (*Trutta*, *Salmo*) réchauffés seulement de 5° , et des Arthropodes, dont *Astacus fluviatilis* lui-même, selon deux sources différentes. VALEN [1958] (fig. 3) écrit la phrase suivante, à propos de la théorie de SCHLIEPER : « The recorded data which led to the conclusion that some

1. Par la phrase « Acclimation is generally shortest between 16° and 30° », ils semblent mentionner des phénomènes semblables à plus basse température.

FIG. 3. — Consommation d'oxygène dans le temps qui suit un réchauffement de 10° chez *Astacus* (1 tracé par individu). Dessiné d'après VALEN [1958].

animals are insensitive to temperature changes, are poorly reproducible and suggest that entraneous factors may have masked the normal response ». Les résultats de FLÖRKE, KEIZ et WANGORSCH [1954] montrent une plus grande hétérogénéité dans le comportement des différents individus. Chez tous ces auteurs, il doit pourtant s'agir de la même espèce, dénommée actuellement *Astacus astacus* (L.), qui colonise aussi bien le nord de l'Allemagne (SCHLIEPER, FLÖRKE) que le sud de la Norvège (VALEN), ainsi que le montre la carte dressée par KARAMAN [1962]. FLÖRKE et ses collaborateurs acclimatent les écrevisses pendant 1 à 5 semaines avant le début des expériences. VALEN ne dit rien du passé de ses animaux, si ce n'est qu'elle les conserve dans l'eau du robinet aérée.

3) On constate qu'une même espèce peut présenter deux réponses distinctes, suivant la saison (*Limnaea*) ou l'état des sujets : vie active ou vie ralentie (*Phytodecta* et *Galeruca*), individus alimentés ou à jeun (*Pachygrapsus*). Chez un même individu, on peut trouver l'une ou l'autre réponse suivant la fonction étudiée (*Artemia salina* : consommation d'oxygène et rejet de gaz carbonique). Il ne doit donc pas s'agir de mécanismes foncièrement différents.

Dans son étude sur les premières phases de la réponse des poïkilothermes à un changement de température, GRAINGER [1958] distingue effectivement deux réactions possibles : le dépassement initial (« overshoot ») et l'équilibre relativement immédiat, sans dépassement initial. Il ne trouve aucune fonction apparente à ce dépassement, et l'attribue, dans certains cas, à des processus antagonistes qui auraient des temps d'adaptation différents. Il s'agirait

donc d'un dérèglement inutile ou même nuisible à l'organisme, tout comme le voulait la conception de SCHLIEPER.

4) Cependant le tableau montre que d'autres auteurs mentionnent une troisième réaction possible au réchauffement : l'insensibilité temporaire, le retard dans la réponse. Ce cas est très rare, comme son homologue, l'acclimatation inverse. Sur les trois exemples relevés, l'un comprend une mesure considérée comme aberrante par l'auteur [PRECHT 1939] et le deuxième se rapporte à *Astacus* dont nous avons déjà remarqué la variabilité. Le troisième est celui de *Planaria gonocephala* [BLÄSING 1953].

Ce dernier exemple est d'autant plus intéressant qu'il fait partie d'une comparaison entre deux animaux d'eau courante, voisins par leur position systématique et nettement séparés par leur habitat : la Planaire alpine, animal montagnard, aimant le froid, et la Planaire gonocéphale dont l'habitat se situe régulièrement plus bas dans les mêmes ruisseaux, ou en plaine.

Après un temps de latence de 6 heures, la courbe de la première décrit une pointe remarquable, au cours de laquelle l'intensité du métabolisme augmente près de 6 fois. La seconde fait preuve d'insensibilité au réchauffement pendant 9 heures, après quoi sa consommation d'oxygène rejoint graduellement un nouveau palier d'équilibre, l'écart définitif dû au réchauffement restant plus faible que celui de la Planaire alpine (fig. 4). BLÄSING conclut : *P. gono-*

FIG. 4. — Consommation d'oxygène dans le temps qui suit un réchauffement de 5° chez *Planaria alpina* et *Planaria gonocephala* (cm³ par heure et par gramme de poids frais). Dessiné d'après BLÄSING [1953].

cephala est un eurytherme résistant, à métabolisme « thermostable » pendant plusieurs heures. *P. alpina* est beaucoup plus sensible, son métabolisme suit les moindres variations thermiques.

Les résultats des divers auteurs sont donc souvent contradictoires, mais assez peu d'entre eux ont trait à des animaux aquatiques sténothermes ou eurythermes. Le seul cas vraiment net, et où nous puissions être certains que la comparaison est valable parce que les mesures ont été effectuées avec la même technique expérimentale, est celui des Planaires, décrit par BLÄSING. Mais il est étonnant que *Planaria gonocephala* soit, à notre connaissance, pratiquement le seul animal qui réagisse régulièrement au réchauffement avec un retard de plusieurs heures.

B. — PLAN DE LA PRÉSENTE ÉTUDE.

Puisque les autres comparaisons du tableau I sont compliquées par la diversité des traitements et notamment des écarts thermiques imposés aux animaux, la première question à résoudre est la suivante : quelle est la meilleure technique pour simuler expérimentalement les conditions naturelles? Doit-on réchauffer brusquement les animaux de 5°, de 10°, ou de 15°? Quelles sont les variations thermiques réelles auxquelles ils peuvent être soumis dans leur milieu naturel et qui sont susceptibles de limiter leur distribution?

Le chapitre I, en présentant les espèces étudiées, insistera donc sur les changements quotidiens de température qui interviennent dans leurs milieux d'origine.

Le chapitre II décrira le traitement que subissent, en conséquence, les individus récoltés, ainsi que la façon dont sont imitées, dans la mesure du possible, les conditions naturelles et leurs variations.

Le système d'unités et les méthodes statistiques utilisés pour l'analyse des moyennes obtenues, font l'objet du chapitre III.

L'exposé des résultats, considérés sous l'angle du niveau relatif des courbes métaboliques, puis sous celui de la forme de ces courbes, occupera les deux chapitres suivants. Enfin, au moyen de quelques expériences complémentaires, on tentera d'interpréter certains traits particuliers.

Le rôle possible des variations journalières dans la répartition de la faune se dégagera alors des conclusions générales.

CHAPITRE I

LES ANIMAUX ET LEURS MILIEUX D'ORIGINE

La technique utilisée ici consiste à comparer, comme l'a fait BLÄSING [1953], des animaux de position systématique voisine, mais provenant de milieux nettement différents, les uns à température stable, les autres à température très variable.

Les variations les plus rapides étant naturellement celles qui se produisent au cours d'une journée, elles seront les seules envisagées, à l'exclusion des variations saisonnières par exemple.

La question qui se pose est alors la suivante : où doit-on rechercher les milieux caractérisés par la constance ou l'irrégularité de leur température journalière, et quel est, dans chaque milieu, l'ordre de grandeur de la variation la plus forte, celle qui est susceptible d'exercer une action limitante sur la faune?

A. — LA VARIATION JOURNALIÈRE, SELON QUELQUES TRAVAUX ANTÉRIEURS

La température de l'eau dépend, à chaque moment, des échanges qui se produisent avec le milieu environnant, le sol d'une part, l'air d'autre part. De plus, à la surface, le rayonnement du soleil et de l'atmosphère tend à élever la température, l'évaporation à l'abaisser [ECKEL et REUTER 1950]. L'époque des plus grandes variations semble se situer, d'après les enregistrements de MACAN [1958], vers le mois de mai, pendant la période de réchauffement de la température.

Le tableau II reproduit la valeur maximum de l'écart journalier relevée dans divers milieux aquatiques.

Les plus constants sont le fond, difficilement accessible, des grands lacs, le domaine souterrain et ses prolongements à l'air libre, les sources.

A distance convenable de ces dernières, le domaine épigé se montre plus variable. Avec l'exposition, la profondeur des eaux courantes semble être, de notre point de vue, leur caractère le plus important, car l'insolation et l'évaporation n'agissent que sur la surface : le ruisseau Mud Creek, le plus variable de la série, n'a pas plus de 30 cm d'eau en été [SPRULES 1947]. Des conditions extrêmes sont réalisées dans les suintements : le passage d'un nuage au-dessus d'un rocher suintant en plein soleil peut abaisser la température de 4, 5° en une minute [VAILLANT 1955].

TABLEAU II. — Quelques exemples de variation thermique dans les milieux naturels, d'après les chiffres ou les graphiques établis par différents auteurs.

NATURE DU MILIEU	VARIATION JOURNALIÈRE MAXIMUM	RÉFÉRENCE
Couches profondes des lacs Nappes phréatiques, cavernes	Pratiquement nulle Pratiquement nulle	HUTCHINSON [1957] PAGE [1955], GINET [1960]
Source (Ontario, Canada)	Nulle. (Température annuelle constante)	IDE [1935]
Bassin à la source de la rivière Thaya (Autriche)	Pratiquement nulle	ECKEL et REUTER [1950]
Source (Angleterre)	Pratiquement nulle (0,5° de variation annuelle)	MACAN [1958]
Étang à la source de la rivière Rase (Allemagne)	1°	SCHMITZ [1954]
Rivière Rase (Allemagne)	3,3°	SCHMITZ [1954]
Rivière Meurthe (Vosges)	6°	HUBAULT [1927]
Rivière (Louisiane)	6°	BAMFORTH [1962]
Rivière (Ontario)	6°	RICKER [1934]
Rivière (Ontario)	6°	IDE [1935]
Outgate Beck (Angleterre)	6,8°	MACAN [1958]
Rivière Thaya (Bohême, Autriche)	7°	ECKEL et REUTER [1950]
Rivière Kamp (Autriche)	8°	ECKEL et REUTER [1950]
Mud Creek (Ontario)	10°	SPRULES [1947]
Suintement, Alpes françaises	12,5°	VAILLANT [1955]

NATURE DU MILIEU	VARIATION JOURNALIÈRE MAXIMUM	RÉFÉRENCE
La Manche (au Havre)	0°	REGNARD [1891]
Douves d'un château (Ile de France)	1°	REGNARD [1891]
Rives du Lac Léman	4°, température plus constante au large	JUGET [1965]
Marécage à <i>Lemna</i> (Louisiane)	4°	BAMFORTH [1962]
Marécage (Allemagne)	5 à 6°, 10° dans des paquets de Sphaignes	HARNISCH [1929]
Fossé de drainage (Hollande)	7°	ZAAIJER et WOLWEKAMP [1958]
Fossé de drainage (Hollande)	9° au fond 17° à la surface	JONES [1961]
Mare ombragée (Louisiane)	9°	BAMFORTH [1962]
Fossé herbeux (Louisiane)	10°	BAMFORTH [1962]
Flaques de rochers abandonnées par la marée (Bretagne)	En 5 heures, 11°	RICHER [1885]
Flaques de rochers abandonnées par la marée (Pays de Galles)	12° et probablement plus	REES [1941]
Flaques de rochers abandonnées par la marée (Afrique du Sud)	13,4°	STEPHENSON, ZOOND et EYRE [1934]

Le milieu lénitique se présente de façon quelque peu différente : la lenteur et l'irrégularité du brassage de l'eau permettent la formation de cette stratification thermique bien connue, qui apparaît même à l'échelle d'un fossé de drainage, témoin les relevés de JONES [1961] :

- en surface, 13° au lever du soleil et 30° à 13 h 30;
- au fond, 14° au lever du soleil et 23° à 13 h 30.

Cette hétérogénéité de température n'est d'ailleurs pas le propre des eaux rigoureusement stagnantes : BERG [1943] relève, dans les méandres de la rivière danoise Susaa, des écarts de température atteignant 3,8° entre l'eau libre, coulant à environ 5 cm/s, et le bord envahi de roseaux parmi lesquels le courant est pratiquement nul. Il observe même, par endroits, un gradient vertical de 1 ou 2° par mètre.

L'existence permanente de très petites collections liquides est impossible sans un apport régulier d'eau nouvelle. Les flaques de rochers, abandonnées par la marée, sont ensuite remplies à intervalles fixes. L'étude de ces flaques sortirait du cadre de ce mémoire si elle ne présentait l'intérêt de nous renseigner sur la plus forte variation possible dans un milieu lénitique extrême, mais cependant habité en permanence. Il ne semble donc pas qu'il faille s'attendre à trouver, en pays tempéré, de valeurs beaucoup plus élevées que celles du tableau II : d'une part, la durée de l'insolation est limitée chaque jour et, d'autre part, l'évaporation, augmentant avec la température de l'eau, tend à compenser l'apport d'énergie solaire.

En conclusion, on doit rechercher les animaux de température constante (1 à 3° environ de variation) dans le milieu souterrain, les sources, les grandes collections d'eau profonde; on doit rechercher les animaux de température variable (plus de 10° de variation par exemple) dans les petits fossés ou les petits bassins ensoleillés, le long des rives des étangs ou des cours d'eau lents et peu profonds, en général dans tous les milieux à grande surface et faible épaisseur d'eau.

B. — LE CHOIX DES ANIMAUX

Les impératifs qui ont présidé au choix des animaux sont les suivants :

- 1) La nature supposée contraire des milieux d'origine, l'un à température stable, l'autre à température plus variable.
- 2) La parenté des deux termes de la comparaison. A défaut de deux espèces d'un même genre, la comparaison porte sur deux genres aussi voisins que possible.

TABLEAU III. — Les animaux et leur provenance.

ESPECE	MILIEU D'ORIGINE	LIEU	COTES (cartes I.G.N. 1/20 000 ^e et 1/50 000 ^e)
<i>Crenobia alpina</i> (Dana)	Suintement, petit ruisseau	Corcelles (Ain). Route du col de Pisseloup	Saint-Rambert 850,8 × 120,1 Alt. 900 m
<i>Planaria gonocephala</i> Dugès	Ruisseau des Vosges	Cailloux sur Fontaines (Rhône)	Lyon n° 3 796,85 × 97,8
<i>Gammarus pulex</i> (L.)	Ruisseau de la Mouche	Pierre Bénite (Rhône)	Givors n° 2-3 793,3 × 80,15
<i>Aeolus cavaticus</i> Schi.	Lac souterrain	La Balme (Isère)	Montluel n° 4 833,4 × 99
<i>Asellus aquaticus</i> (L.)	Berges de la rivière Yzeron (cours inférieur)	Les Aqueducs de Beaumont (Rhône)	Lyon n° 6-7 790,2 × 83,55
<i>Baetis rhodani</i> (Pict.)	Ruisseau de la Mouche	Pierre Bénite (Rhône)	Givors n° 2-3 793,3 × 80,15
<i>Cloëon dipterum</i> (L.)	Bassin à <i>Vallisneria</i>	Jardin Botanique. Parc de la Tête d'Or, Lyon	Lyon n° 6-7 795,85 × 89,6
<i>Ecdyonurus venosus</i> (Fabr.)	Rivière d'Yzeron (cours moyen)	Pont du Pinay (Rhône)	Tarare 781,75 × 83,2
<i>Ancylus fluviatilis</i> Müller	Fleuve Rhône	Devant la Faculté des Scien- ces, 16, quai Cl. Bernard, Lyon	Lyon n° 6-7 794,55 × 86,3
<i>Acrolorus lacustris</i> (L.)	Ruisseau issu des Grottes	La Balme (Isère)	Montluel n° 4 833,3 × 99,15
	Marais	Pont de Jons (Ain)	Montluel n° 1 814 × 94,35

3) Le nombre des individus disponibles dans chacun des milieux. Une comparaison nécessite le prélèvement d'une trentaine de lots de 2 à 20 sujets chacun suivant la taille des animaux.

Le tableau III donne la liste des espèces sur lesquelles a porté cette étude et de leurs stations d'origine. Il a semblé indispensable de reprendre, pour commencer, la comparaison effectuée par BLÄSING [1953] entre *Planaria gonocephala* et *Planaria alpina*, qu'il est désormais préférable de nommer *Crenobia alpina*.

C. — MESURE DE LA VARIATION THERMIQUE JOURNALIÈRE

Dans chaque station, il s'agit d'évaluer, d'une part, la valeur maximum de cette variation, celle qui est susceptible d'éliminer les animaux sténothermes, d'autre part la rapidité avec laquelle elle se produit.

La mesure présente certaines difficultés. Les enregistreurs RICHARD dont dispose le Laboratoire de Zoologie de Lyon comportent un coffret de 32 × 12 × 22 cm d'où sort un tube flexible d'une dizaine de mètres portant une sonde à son extrémité. La température s'inscrit sur un cylindre mû par un mouvement d'horlogerie. Il est donc impossible d'abandonner un tel appareil à découvert et sans surveillance dans la nature, particulièrement aux environs d'une grande ville. Des enregistrements n'ont pu être réalisés qu'en installant l'appareil dans une propriété privée (Ruisseau de la Mouche), en le dissimulant dans des roseaux (Marais de Jons), ou enfin en enterrant le tube flexible sur tout son parcours (Corcelles).

Aux endroits où l'emploi de l'enregistreur était absolument impossible (Beaunant), un thermomètre à maximum et minimum immergé dans l'eau, l'a remplacé. Ce thermomètre est beaucoup plus facile à dissimuler, mais il doit être lu chaque jour. Il n'indique pas la vitesse du réchauffement; des relevés de la température de l'eau à l'aide d'un thermomètre ordinaire sont alors nécessaires à 10 h, 12 h et 14 h, période de la journée pendant laquelle l'augmentation est la plus forte.

Enfin, lorsque ni l'un ni l'autre de ces appareils ne sont utilisables (à Cailloux-sur-Fontaines, par suite du risque de piétinement par les vaches), des visites supplémentaires entre 5 et 6 heures le matin et entre 15 et 17 heures le soir s'imposent, ces heures correspondant au minimum et au maximum journaliers.

En accord avec les conclusions de MACAN [1958], la température des milieux aquatiques et de l'air environnant a été relevée plusieurs fois pendant la période de réchauffement annuel située à la fin du

printemps et au début de l'été, par très beau temps. La plus grande variation retenue pour chaque biotope s'entend comme la plus grande mesurée, par temps favorable, au cours d'au moins 5 et d'au plus 20 journées différentes, suivant la station¹. Elle ne prétend pas représenter la plus grande variation possible, mais indiquer l'ordre de grandeur de celle-ci.

D. — LES BIOTOPES DES PLANAIRES

a. — *Crenobia alpina*.

Le ruisseau s'écoule du réservoir qui fournit l'eau à la commune de Corcelles, située dans le Jura au nord-ouest d'Hauteville. Une partie alimente un abreuvoir de pierre, pour traverser ensuite une petite tourbière et gagner le vallon où ont été récoltées les Planaires, à quelque 30 m du réservoir. Un filet d'eau plus ou moins important, mais présent pendant toute l'année, parcourt les fossés des deux côtés du chemin pierreux qui occupe l'axe du vallon et qu'empruntent les troupeaux. L'eau s'écoule aussi sur le chemin lui-même en petits bassins successifs, chaque minuscule bassin étant formé soit par l'empreinte du pied d'une vache dans le sol argileux, soit par la retenue due à une pierre ou une touffe d'herbe. Dans ces petits bassins, dont la profondeur peut atteindre 10 cm, l'eau est pratiquement stagnante. Lorsqu'elle s'écoule d'un bassin à l'autre, ou lorsqu'elle coule des deux côtés du chemin, sa vitesse est beaucoup plus grande et sa profondeur de l'ordre de quelques millimètres ou de 1 ou 2 cm. Le vallon est découvert et exposé au plein soleil bien qu'en pente vers le nord-est. L'altitude est de 900 m.

La faune du biotope est la suivante : *Crenobia alpina* +++², *Limnaea* sp. +, *Gammarus pulex* ++, larves de *Baetis rhodani* +, de *Nemura* +, de *Plectrocnemia* +, larves d'Hélodidés +, Hydrophilidés +, larves de *Simulium* ++, d'*Hermione*³ ++. Très peu de Diatomées, aucune autre plante aquatique.

La figure 5 reproduit les enregistrements réalisés en deux emplacements différents, l'un à gauche, l'autre à droite du chemin. La sonde occupait, chaque fois, le fond d'une flaque de 3 à 5 cm de profondeur. Ces flaques faisaient partie du ruisseau, étant traversées régulièrement par le courant d'eau. Aucun point de la sonde n'affleurait à la surface. Une grosse dalle, maintenue au-dessus de

1. Et même près de 365 journées pour le Rhône.

2. Le nombre des croix, de 1 à 3, indique, de façon approximative par suite des variations saisonnières, la fréquence relative des individus. Les espèces les plus rares (trouvées en 1 ou 2 exemplaires) ne sont pas mentionnées.

3. Stratiomyidé.

l'ensemble, le protégeait du piétinement par les vaches et des rayons directs du soleil⁴. Des *Crenobia* étaient présentes aussi bien en amont qu'en aval des emplacements choisis.

FIG. 5. — Variation de la température de l'air (trait interrompu) et de l'eau (trait plein) suivant l'heure de la journée, à la station du ruisseau de Corcelles où vit *Crenobia alpina*. Enregistrements du 13 et du 26-27 juin 1962. A et C : température de l'air à l'intérieur de deux buissons. B : température de l'air à découvert.

La figure montre que les variations de l'eau suivent de très près celles de l'air, bien que le soleil n'atteigne jamais la sonde. Le plus grand écart journalier est de 15°. La vitesse de réchauffement la plus rapide est voisine de 5° par heure. Vue la faible profondeur de l'eau, il est normal que ces conditions se rapprochent de celles qui règnent dans les suintements décrits par VAILLANT [1955] sous le nom de domaine madicole.

b. — *Planaria gonocephala*.

Le ruisseau des Vosges prend sa source près de l'école communale de Cailloux-sur-Fontaines (altitude 230 m), à une dizaine de kilomètres au nord de Lyon. La source est abondante et le débit constant, voisin de 1 l/s. Après être passée sous le chemin, l'eau

4. Si ce n'est lorsque l'ébranlement causé par les pas de l'opérateur les font sortir, les Planaires alpines se tiennent également à la face inférieure des pierres ou dans la vase, à l'abri des rayons du soleil.

court dans un pré au niveau duquel se trouvent les Planaires. Le lit, dont la largeur atteint 1 m et la profondeur 10 à 15 cm, est encombré de plantes à allure de cresson (*Sium angustifolium*). La vitesse du courant est de l'ordre de 6 cm/s⁵.

Les *Planaria gonocephala* +++ se trouvent à la face inférieure des galets, en compagnie de *Dendrocoelum lacteum* ++, *Herpobdella testacea* + et *Glossosiphonia complanata* +, *Gammarus pulex* ++, de larves de *Baetis rhodani* +, de *Plectrocnemia conspersa* + et de *Simulium* ++.

Pendant toute l'année, à quelque heure du jour qu'on la prenne, la température du ruisseau est comprise entre 10,5° et 13,5° : l'emplacement se trouve à quelque 20 m de la source et le débit est assez fort. Aucune variation journalière n'a dépassé 1,5°. La figure 6 donne un relevé pour le mois de juillet 1962.

FIG. 6. — Variation de la température de l'air (trait interrompu) et de l'eau (trait plein) suivant l'heure de la journée, à la station du ruisseau des Vosges où vit *Planaria gonocephala*. Relevé du 17 septembre 1961.

c. — Conclusions et vérifications.

La conclusion qui s'impose est pour le moins inattendue : ce sont les Planaires alpines qui habitent un milieu variable à l'extrême et les Planaires gonocéphales que l'on trouve dans le milieu très constant. Il convient alors de se demander si les bioto-

5. A moins d'indications contraires, les vitesses mentionnées sont toujours celles de la surface. Comme l'a démontré AMBÜHL [1959], elles n'ont qu'un bien faible rapport avec celles des anfractuosités où vivent les animaux.

pes choisis ne sont pas exceptionnels pour chacun des animaux. D'autres enregistrements sont nécessaires.

Le biotope de Corcelles se situe dans la partie méridionale du Jura. Mais *Crenobia* se rencontre également en grand nombre dans les Alpes et notamment dans le massif de la Grande Chartreuse. Le ruisseau nommé Tenaïson de Vence y prend sa source au sud du Col de la Charmette et s'écoule au fond d'un petit ravin en tombant de pierre en pierre. Il contient de nombreuses *Crenobia alpina* dans le premier kilomètre de son cours. Des enregistrements de température ont pu être réalisés pendant le mois de juillet 1962. Les grandes feuilles de *Petasites* qui ombragent le ruisseau au mois d'août n'étaient pas encore développées. La sonde se trouvait⁶ à quelque 500 m de la source, dans un petit bassin, sous l'ombre épaisse d'un feuillage retombant. Elle ne recevait jamais les rayons du soleil. La figure 7 montre la plus forte variation enregistrée, pendant une période de réchauffement de la température moyenne. L'amplitude est de 9 à 10°, la plus grande vitesse d'environ 4° à l'heure. Bien qu'elles n'atteignent pas celles de Corcelles, ces valeurs sont fortes pour une eau courante. Elles permettent d'affirmer que *Crenobia* vit, au moins parfois, dans une eau à température très variable.

FIG. 7. — Variation de la température de l'air (trait interrompu) et de l'eau (trait plein) suivant l'heure de la journée, à la station de la Tenaïson de Vence où vit *Crenobia alpina*. Enregistrements des 7 et 8 juillet 1962.

6. Carte I.G.N. Grenoble 866,2 × 340,7 — Altitude 1 160 m.

Au nord de Lyon, *Planaria gonocephala* occupe le cours moyen du Ruisseau d'Arche qui descend du petit massif du Mont d'Or, le cours supérieur étant réservé à *Polycelis felina*. L'enregistreur n'a pu trouver place que dans les fourrés épais d'un verger abandonné, à la limite supérieure de la zone à *P. gonocephala*. La figure 8 indique une amplitude maximum de $3,5^{\circ}$. Plus bas, le ruisseau traverse des prés où il est exposé au soleil, et l'on pourrait s'attendre à des variations nettement plus fortes vers

FIG. 8. — Variation de la température de l'air (trait interrompu) et de l'eau (trait plein) suivant l'heure de la journée, à la station du ruisseau d'Arche correspondant à la limite supérieure de la zone à *Planaria gonocephala*. Enregistrements du 3 juillet 1962.

la fin de la zone à *P. gonocephala*. Il n'en est rien, le thermomètre à maximum et minimum ayant accusé un écart de 4° à ce niveau⁷, le même jour où l'enregistreur inscrivait l'écart de $3,5^{\circ}$ quelque 500 m en amont.

La variation est plus forte qu'à Cailloux, mais ne dépasse pas la moitié de celle des milieux à *Crenobia*.

d. — L'opinion des principaux auteurs.

De tels résultats ont-ils déjà été signalés, et, si oui, comment les auteurs les interprètent-ils du point de vue de la sténothermie et de l'eurythermie des deux Planaires? Dans l'article de BLÄSING [1953], on ne relève que l'assertion suivante : *P. alpina* provenait d'une source dont la température était toujours comprise entre $8,9^{\circ}$ et $10,2^{\circ}$, *P. gonocephala* d'un ruisseau lent qui passait de 5 à 17° suivant la saison.

7. Carte I.G.N. Lyon n° 6-7, 792,05 × 92,6 — Altitude 245 m.

Les données concernant l'habitat de ces animaux et en particulier de *Crenobia* sont apparemment si contradictoires qu'il est préférable d'en exposer ici les grandes lignes de façon à essayer d'en retirer une vue d'ensemble cohérente.

La plupart des auteurs sont d'accord pour reconnaître à *Crenobia* l'habitat typique suivant : le cours supérieur des ruisseaux de montagne et les sources froides [KÖHLER 1932; WHITNEY 1942]. Dans les ruisseaux de montagne, ils observent une distribution très nette des Planaires, les zones de coexistence de deux espèces différentes étant réduites ou nulles. Près de la source se trouve *Crenobia alpina*, un peu plus bas *Polycelis felina*, et dans le tiers inférieur *Planaria gonocephala* [WILHELM 1904; STEINMANN 1907 b; BEAUCHAMP et ULLYOTT 1932; PLESKOT 1951; ILLIES 1952 et bien d'autres]. BEAUCHAMP et ULLYOTT situent la limite entre *Polycelis felina* et *Planaria gonocephala* au niveau où l'eau atteint, en se réchauffant, une température de 15°. Dans le Jura français, d'où proviennent les *Crenobia* étudiées ici, la présence de ces animaux est fréquente dans les sources situées au-dessus d'une altitude de 700 m ou entre 500 et 700 m dans les grosses émergences d'eau froide [SOLLAUD 1933]. L'espèce y semble donc limitée aux milieux froids. BEAUCHAMP [1935] écrit que la température de 15° est la plus haute à laquelle on l'ait rencontrée dans la nature. MACAN [1956] range donc *Crenobia alpina* parmi les animaux dont la distribution est limitée par la température.

L'espèce a également été signalée dans le fond des grands lacs alpins : Lac de Constance, Lac de Lugano. STEINBÖCK [1951] la trouve dans le Lac Majeur avec, pour limite supérieure, 23 à 29 m au-dessous de la surface. La zone est froide et absolument immobile.

Le même auteur [1942 b] indique comme suit l'habitat de la Planaire alpine : hautes Alpes, partout; plus bas, seulement dans les sources et les ruisseaux froids, la profondeur froide des grands lacs⁸; également en Scandinavie, dans les eaux courantes froides des montagnes. Entre les peuplements alpin et scandinave, la plaine allemande est dépourvue de ces animaux, d'où la distinction de deux formes ou races génétiquement stables lorsqu'on les élève : *Crenobia alpina meridionalis*, de coloration sombre, atteignant 12 à 13 mm et se reproduisant par voie sexuée dans les Alpes, et *C. alpina septentrionalis*, de coloration gris-clair, atteignant 10 mm seulement et se reproduisant par division transversale du corps [THIENEMANN 1950; SCHLIEPER et BLÄSING 1952]. En Suède, la forme nordique vit uniquement dans les régions accidentées, parmi les eaux courantes fortement oxygénées et de température constante [DAHM 1958]. Les élevages de cet auteur lui ont montré qu'en fait, l'« espèce » *alpina* comprend trois groupes différents : le premier, à reproduction uniquement sexuée et le second, à reproduction parfois sexuée et parfois asexuée, habitant tous deux le continent, le troisième, à reproduction toujours asexuée, habitant seul la Scandinavie, mais rencontré, avec les précédents, dans les Alpes.

Cependant, on sait depuis longtemps que la Planaire alpine n'est pas limitée à cet habitat montagnard et nordique. Dans les Iles Britanniques,

8. VANDEL [1920] insiste précisément sur la similitude des conditions régnant dans les sources et le fond des lacs.

où DAHM [1958] retrouve les trois groupes précédents, REYNOLDSON [1953] observe la Planaire parmi les pierres des rives exposées de plusieurs lacs écossais. Dans certaines rivières du Pays de Galles, CARPENTER [1928 b] la voit descendre jusqu'au voisinage de la mer, à une altitude de 20 m. HUBAULT [1927] confirme sa présence dans des sources aux environs de Nancy. En plaine, elle semble préférer les régions boisées [STEINMANN 1907 a] dans lesquelles la température est typiquement plus froide, mais aussi plus constante [WAUTIER 1952]. Ainsi, VANDEL [1919 b] la rencontre dans les ruisseaux froids des forêts denses de la région parisienne, LELOUP [1944] dans ceux de la forêt de Soignes, près de Bruxelles (70 m d'altitude). Van OYE [1935] la voit pulluler dans les sources et les ruisseaux boisés du jurassique belge.

Par ailleurs, son existence est signalée en Corse, dans l'Apennin et jusqu'en Azerbeïdjan [de BEAUCHAMP 1961]⁹.

Notre Planaire occupe donc un habitat vaste mais très fragmenté, pratiquement sans communication entre les différents peuplements (sources, cours supérieurs des ruisseaux, ruisseaux froids, fond des grands lacs, Scandinavie). Les chances de passage ou de transport d'un individu de l'un à l'autre, examinées par VOIGT [1895], sont absolument minimales. C'est pourquoi il est logique de penser, avec la plupart des auteurs qui se sont penchés sur le problème, que *Crenobia* occupait les cours d'eau de la période glaciaire, et, qu'avec le réchauffement, son habitat s'est restreint aux cours supérieurs et aux sources plus froides. Elle aurait suivi le retrait des glaciers, vers les sommets alpins d'une part, vers la Scandinavie d'autre part. Si cette hypothèse est exacte — elle suppose pour cette Planaire une physiologie immuable depuis plus de 10 000 ans ainsi que le fait remarquer VANDEL [1919 b]¹⁰ — *Crenobia* mérite bien le nom de relique glaciaire qu'on lui a donné.

Au laboratoire, elle se conduit en sténotherme d'eau froide dans les expériences suivantes :

Dans un tube à gradient thermique, elle se dirige vers le côté froid, jusqu'à gagner la zone où règnent 5 à 7° [CARPENTER 1928 a, animaux du Pays de Galles]. Entre deux courants d'eau de température différente, elle choisit sans hésiter le plus froid et elle va jusqu'à distinguer un écart de 3° [KÖHLER 1932, animaux des torrents alpins de Bavière]. BEAUCHAMP [1933 et 1937], travaillant dans le District des Lacs, a minutieusement décomposé son comportement rhéotactique. La plupart des individus remontent le courant (réaction positive), mais d'autres le redescendent ou se laissent entraîner (réaction négative). Au lieu d'éliminer ces derniers sujets comme l'a fait KÖHLER, BEAUCHAMP étudie les deux groupes et constate que le comportement de chacun est constant pendant plusieurs jours, mais peut s'inverser sous diverses influences. Les individus à réaction positive sont en voie de développement sexuel. Les individus à réaction négative sont à la fin de leur cycle sexuel. La ponte sépare les deux phases¹¹. Le jeune pro-

9. Cet auteur donne pour erronées les affirmations d'ARNOT [1919 et 1922] et de LAUTERBORN [1921], selon lesquelles l'animal vivrait aussi à Tlemcen, en Algérie, et même en Sibérie méridionale, notamment aux sources d'un petit bassin fermé sans écoulement vers la mer.

10. La paléoclimatologie fait sans cesse appel à cette même hypothèse, qu'elle a souvent l'occasion de vérifier par ailleurs.

11. Les individus décrits appartiennent donc à une forme capable de se reproduire par voie sexuée.

voque une différenciation sexuelle et une légère rhéotaxie négative, mais une bonne alimentation a l'effet contraire, ainsi que les réchauffements importants (10 ou 15°). Au-dessus de 12°, tous les sujets deviennent positifs et on ne devrait jamais les trouver dans un ruisseau ayant une température plus élevée. En conclusion, les vers remontent le courant dès qu'ils ont mangé ou *que la température s'élève*, vont pondre à la source, et n'en redescendent que si la température est froide, lorsqu'ils ont pondu ou qu'ils sont affamés. Et, de fait, dans le Jura français, VANDEL [1919 a] rencontre les animaux grands et sexuels à la source et des animaux plus petits à organes génitaux rudimentaires, plus bas le long des ruisseaux.

Mais si les travaux signalés jusqu'ici nous dépeignent un animal surtout montagnard, quoique parfois présent en plaine dans les eaux froides, et fuyant les régions plus chaudes en remontant le courant, bref un sténotherme d'eau froide, toute une autre série d'études expérimentales semble rendre cette interprétation un peu hâtive et superficielle.

MACAN [1961 b] énumère ainsi les causes susceptibles d'empêcher un animal de gagner des eaux plus chaudes :

- 1) la nouvelle température est létale;
- 2) l'animal entre en compétition avec une autre espèce mieux adaptée à la nouvelle température, ou y rencontre un prédateur ou un parasite;
- 3) l'eau du nouveau milieu n'est jamais assez froide pour stimuler la reproduction.

Les travaux qu'il nous reste à envisager peuvent se répartir entre ces trois hypothèses.

1) *Crenobia* ne peut occuper des eaux plus chaudes car leur température lui serait létale. C'est la première explication qui vient à l'esprit. Mais, de tous temps, on a constaté la résistance relative de cette Planaire lorsqu'on la transporte au laboratoire et qu'on l'y fait vivre : STEINMANN [1907 a] fixe sa température létale à 22°, CARPENTER [1928 a] entre 23 et 25°, SCHLIEPER et BLÄSING [1952] aux environs de 25° et FREDERICQ [1924] vers 27-28°. Dans les ruisseaux du Pays de Galles, elle subit en été la température de 19,5° [CARPENTER 1928 b]. Bien mieux, SEINBÖCK [1942 a], qui l'observe dans les Alpes du Tyrol, la voit ramper normalement au sein d'une eau qui atteint et doit même dépasser 22° au soleil, et cela *sans être attirée aucunement par les sources froides affluentes*¹². Enfin l'un des relevés de Corcelles (fig. 5) enregistre une température de 24° avec un bref maximum à 26°. *Crenobia* est donc capable de supporter, sans en mourir à bref délai, les températures les plus élevées atteintes par un grand nombre de milieux d'eau douce, dans les pays tempérés.

L'attirance du froid n'est pas aussi absolue que semblent l'indiquer les expériences de KÖHLER. CARPENTER [1928 b] est apparemment la seule à avoir constaté une extension de l'habitat de *Crenobia* dans les

12. Dans le même ordre d'idées — et nous touchons là quelques-unes des grandes contradictions du comportement de cet animal — SEINBÖCK signale que ces Planaires, lucifuges au laboratoire, sont capables de ramper en grand nombre sous la surface de leur lac de montagne originel, exposées aux rayons directs du soleil d'été.

ruisseaux, en hiver. MACAN [1962] qualifie de minime cette extension dans le Ford Wood Beck. S'ils étaient vraiment attirés par le froid, les vers devraient, en cette saison, abandonner les sources, plus chaudes que la suite du cours [STEINMANN 1907 a]. Or BEAUCHAMP [1933] les voit justement s'y réunir pour pondre en décembre, janvier et février.

2) C'est pourquoi, dès 1895, VOIGT explique la répartition de *Crenobia* par la concurrence alimentaire que lui ferait *Planaria gonocephala*, dont on s'accorde à reconnaître les exigences thermiques plus élevées. Avec le réchauffement post-glaciaire, cette dernière espèce remonterait lentement les cours d'eau en affamant *Crenobia* et en la chassant devant elle¹³. VOIGT ne fait que reporter le problème d'une espèce sur l'autre, car il resterait encore à mettre en évidence les causes qui empêchent *P. gonocephala* d'atteindre les cours supérieurs et les sources des ruisseaux. S'il est une chose sur laquelle les autres auteurs sont d'accord, c'est sur la réfutation de cette théorie. WILHELM [1904], STEINMANN [1907 a et b], et LELOUP [1944], par exemple, présentent des cas où la concurrence alimentaire n'a pas pu jouer, les deux espèces vivant ensemble ou l'une des deux manquant totalement dans le ruisseau.

3) Le froid peut être nécessaire à la gamétogénèse et à la reproduction. Devant les contradictions du comportement de la Planaria alpine au laboratoire et dans son milieu naturel, HAARISCH [1951] propose deux explications :

— Dans le biotope naturel, l'influence de la température est masquée par celle d'un autre facteur.

— La Planaria est capable de supporter quelque temps des températures qui l'élimineraient, si elles étaient permanentes.

On ne saurait trop insister sur la durée pendant laquelle agit le facteur : pour qu'une espèce se perpétue à une certaine température, il faut que toutes ses fonctions puissent être assurées normalement à cette température. Or, d'après STEINMANN [1907 a et b], la reproduction sexuée de *Crenobia* n'est possible qu'au froid (à 5 ou 6° de préférence, et jusqu'à 9°). Lorsque l'eau se réchauffe n'intervient plus que la multiplication asexuée, phénomène pathologique chez cette Planaria, cause de dégénérescence — de nombreux auteurs sont d'accord sur ce point — et plus la période chaude de l'été se prolonge, plus l'espèce est susceptible de dégénérer, moins les individus sont vigoureux. La température constante des sources convient donc mieux que la température plus variable du ruisseau, susceptible de s'échauffer.

Cette théorie ne peut être valable que pour les formes qui, selon DAHM [1958], sont capables de se reproduire par voie sexuée. Toujours est-il que CARPENTER [1928 b] relève, au cours de l'année, une concordance remarquable entre le niveau de la température dans le ruisseau et le nombre d'individus en voie de scissiparité qu'il renferme, ces deux valeurs étant en relation inverse du nombre d'individus sexuellement mûrs.

13. L'actuelle marche en avant de *P. gonocephala* est très réelle, au point qu'elle aurait été arrêtée en certains endroits par un moulin, ou l'établissement d'un village ou d'une ville, ce qui permettrait de la dater [THIENEMANN 1950]. Cet auteur dit même avoir introduit *P. gonocephala* avec succès dans la presqu'île de Jasmund, à Rügen, preuve qu'elle avait été temporairement arrêtée par un bras de mer. *Crenobia alpina* se trouvait auparavant seule à Jasmund.

THIENEMANN [1950] souligne la différence de vigueur de l'espèce au centre de son aire de répartition (les hautes Alpes) et sur le pourtour de celle-ci. Il n'hésite pas à désigner *Crenobia* sous le nom de *relique glaciale eurytherme*, car, dans le centre de son aire de répartition, elle se complait aussi bien en eau froide qu'en eau de température variable, en eau courante qu'en eau stagnante. Sur les limites de son aire de répartition et en Scandinavie, elle trouve des conditions moins favorables, moins de milieux à sa convenance, et devient *sténotherme d'eau froide*.

Il se peut, par exemple, que la durée ou la quantité annuelles de froid soient suffisantes dans tous les milieux aquatiques de haute montagne, ces conditions n'étant réalisées, plus bas, que dans les sources à température constamment basse.

L'eurythermie de *Crenobia* en haute montagne est très réelle. L'animal remonte, dans les eaux de fonte, jusqu'auprès des glaciers [STEINMANN 1907 a]. Dans le petit lac où il observe les Planaires, STEINBÖCK [1942 a] note des écarts journaliers de 10 ou même de 16°, l'eau se réchauffant parfois de 5° en une heure. Ces chiffres correspondent absolument à ceux que donne la figure 5 pour le biotope de Corcelles. De même, VANDEL [1919 a] mesure à Joux, dans le Jura, des températures de 0° en hiver et de 20° en été dans l'eau où se trouvent les Planaires.

Ces résultats permettent donc d'affirmer que l'habitat de *Crenobia* ne se caractérise pas par la température basse et constante qu'exigerait un sténotherme. Ainsi les enregistrements de Corcelles et de la Tenaison de Vence n'ont rien d'exceptionnel.

On voit combien la question est complexe et combien elle comporte de contradictions : l'animal a un habitat eurytherme au centre de son aire de répartition, sténotherme au pourtour de cette aire, son comportement au laboratoire est généralement celui d'un sténotherme, ou plus exactement et pour ce qui concerne les expériences de brève durée, il y a opposition entre ses préférences et sa tolérance¹⁴ : il préfère souvent le courant, l'obscurité et le froid, mais il tolère la stagnation de l'eau, la lumière, les variations thermiques et les températures de l'ordre de 20° à 25°. Les chapitres IV et V de la présente étude tenteront de répondre à la question suivante : la préférence que semble témoigner *Crenobia* pour le froid et les possibilités de survie dont elle fait néanmoins preuve lors d'un réchauffement rapide peuvent-ils être décelés dans les réactions de son métabolisme?

14. Toutes les réactions d'un animal à la température ne sont pas nécessairement liées : ainsi deux espèces de Saumon ont des températures létales très voisines mais des optimums thermiques très différents, si bien qu'ils occupent des niches écologiques différentes [BRETT, HOLLANDS et ALDERDICE 1958].

E. — LES BIOTOPES DES CRUSTACÉS

La comparaison ne devait porter initialement que sur les espèces voisines *Asellus cavaticus* et *Asellus aquaticus*. Mais la littérature révélant, nous le verrons, certaines différences de comportement entre cavernicoles et épigés, il a été jugé profitable d'adjoindre un autre Crustacé, sténotherme épigé aussi répandu que les précédents : *Gammarus pulex*.

a. — *Gammarus pulex*.

La Mouche était une petite rivière de plaine ombragée et à débit très régulier. L'eau claire avait la réputation d'être froide. Des travaux d'urbanisme l'ont fait disparaître en 1963.

— Largeur du plan d'eau : 3 m.

— Profondeur : 20 cm.

— Vitesse du courant en surface : 50 cm/s.

— Nature du fond : cailloutis et bancs de sable.

— Flore : par endroits, le lit était encombré de plantes aquatiques (*Sium*, *Potamogeton*, etc...) dans lesquelles chaque coup d'épuisette capturait une dizaine de larves de *Baetis* et deux fois autant de Gammares.

— Faune : *Planaria lugubris* ++, *Planaria gonocephala* +, *Dendrocoelum lactaeum* ++, *Glossosiphonia* + et *Herpobdella* +, *Ancylus fluviatilis* +, *Limnaea limosa* +++, *Physa fontinalis* ++, *Planorbis* sp. ++, *Gammarus pulex* +++, larves de *Baetis rhodani* ++.

— Variation thermique maximum enregistrée (fig. 9) : 3,5° le 13 mai 1961. Réchauffement le plus rapide 0,7° par heure environ.

FIG. 9. — Variation de la température de l'air (trait interrompu) et de l'eau (trait plein) suivant l'heure de la journée, à la station du ruisseau de la Mouche où vivaient *Gammarus pulex* et *Baetis rhodani*. Enregistrements du 13 mai 1961.

b. — *Asellus cavaticus*.

Le lac de La Balme est en réalité la retenue formée dans une rivière souterraine par un petit barrage de maçonnerie. De fortes crues (le pays est calcaire) remplissent périodiquement d'eau la galerie entière, mais ne semblent pas troubler les conditions sur le fond du lac. Celui-ci se trouve à quelque 250 m de l'entrée de la grotte, à l'abri de toute influence extérieure. La température journalière de l'air et de l'eau doit être considérée comme absolument constante. Son enregistrement ne figure pas ici, car il correspondrait à une ligne droite horizontale. Suivant les saisons, la température de l'eau varie de 10,5° à 11,7° [GINET 1960].

— Largeur du plan d'eau : 4 m.

— Profondeur : 1 m environ en période d'étiage.

— Vitesse du courant : 5-10 cm/s.

— Nature du fond : cailloux, argile. Débris de bois provenant d'une barque détériorée et sur lesquels les Aselles vivent en grand nombre.

— Flore et faune macroscopiques associées aux Aselles : apparemment aucune si ce n'est quelques touffes de filaments mycéliens.

— Variation thermique maximum : pratiquement 0°.

c. — *Asellus aquaticus*.

Les restes des aqueducs romains de Beaunant franchissent le cours inférieur de l'Yzeron dans la banlieue sud-ouest de Lyon. Suivant la saison, cette rivière se présente comme un cours d'eau ombragé et lent, comme un égout à ciel ouvert recouvert d'une mousse savonneuse blanchâtre, ou comme une succession de profondes flaques nauséabondes sans communication entre elles. L'emploi de l'enregistreur s'étant révélé impossible, il a fallu avoir recours au thermomètre à maximum et minimum soigneusement dissimulé sous l'écran protecteur des herbes du rivage. Les conditions les plus intéressantes sont celles qui règnent, en période de basses eaux, le long du bord, dans la végétation et dans les petites cuvettes ensoleillées en partie séparées du cours principal par des bancs de vase ou des rideaux d'herbes. Un certain nombre d'Aselles occupe constamment le biotope. Voici les conditions auxquelles elles sont alors soumises :

— Profondeur de l'eau : 1 à 10 cm.

— Courant : très faible.

— Largeur de cette zone pratiquement stagnante : jusqu'à 50 cm suivant l'emplacement étudié et le niveau de la rivière.

— Nature du fond : vase noire, débris végétaux.

— Flore : Algues vertes filamenteuses, feuilles retombantes des graminées de la rive.

— Faune : de densité variable en fonction du niveau de l'eau, comprenant notamment : *Herpobdella octoculata* +, diverses variétés de *Limnaea limosa* +++, *Asellus aquaticus* +++, des larves de divers Caenagrionidés +++, *Corixa* sp. +, *Nepa rubra* ++, *Notonecta glauca* +, *Haliphus lineatocollis* ++, *Platambus maculatus* +, des larves de *Culex* ++, en été, et de plusieurs Chironomides +++.

— Variation thermique maximum : 10° le 6 juillet 1963 (de 16° le matin à 26° l'après-midi). Dans le courant, la température ne passait que de 16° à 21°. Réchauffement le plus rapide : 2,8° par heure le 15 juillet 1963, la température passant de 16° à 21,6° entre 10 heures et midi.

En 1962, pendant la période estivale d'évaporation des flaques, la température oscillait chaque jour entre 20 et 26°. Cependant aucun animal ne semblait mourir, tant qu'il lui restait de l'eau. WILLIAMS [1962] situe en fait la température létale d'*Asellus aquaticus* au voisinage de 30°. Cette espèce supporte donc les conditions extrêmes qui lui sont imposées, tant les fortes variations thermiques qui se produisent le long des berges, en été, que la chaleur continue qui règne dans tout le milieu lors de son assèchement progressif.

d. — Conclusion.

Sans atteindre une amplitude comparable à celle que l'on mesure dans les suintements, la température de certaines parties du milieu à *Asellus aquaticus* est assez variable. Il y a une différence considérable entre les milieux occupés par les deux espèces d'Aselles. Le milieu à *Gammarus* se montre plutôt intermédiaire. Or il est assez rare de voir cohabiter *Gammarus pulex* et *Asellus aquaticus*. La séparation écologique des deux espèces peut provenir du degré de pollution de l'eau [BERG 1948] ou être due à la vitesse du courant — et aux effets secondaires de celle-ci, car AMBÜHL [1959] caractérise ainsi l'habitat de *Gammarus pulex* : les zones calmes (« Totwasser ») situées derrière les aspérités du fond ou dans les touffes de plantes aquatiques en bordure des biotopes où l'eau libre coule rapidement. Mais il est possible que les variations thermiques contribuent à la séparation des habitats, si l'on suppose *Gammarus* incapable de surmonter un réchauffement journalier de plus de 5° par exemple, ou un réchauffement d'une rapidité supérieure à 1° par heure. Le chapitre V ci-après abordera ce problème du point de vue expérimental.

F. — LES BIOTOPES DES LARVES D'ÉPHÉMÈRES

a. — *Baetis rhodani*.

Les larves proviennent de la même station que les Gammarus : le ruisseau de la Mouche, à Pierre-Bénite. Le biotope est décrit à la page 312. La plus grande variation enregistrée est de $3,5^{\circ}$ et la plus forte pente de la courbe $0,7^{\circ}$ par heure (fig. 9, p. 312).

b. — *Cloëon dipterum*.

Ces larves habitent surtout les milieux stagnants et tout spécialement les petites collections d'eau.

Elles vivent notamment dans les petits bassins de ciment du Jardin Botanique, à Lyon, principalement dans les bassins à *Vallisneria* et à *Elodea*. La sonde se trouvait dans le second, recouverte par quelque 5 cm d'eau et ombragée, le matin, par le massif de bambous voisin.

— Dimensions des bassins : 50×60 cm — 20 cm de profondeur.

— Nature du fond : vase noire.

— Flore : foisonnement d'Elodées, aussi bien dans un bassin que dans l'autre, occupant tout l'espace libre ou une partie seulement, suivant la saison.

— Faune : Oligochètes variés, notamment des Tubificidés +++ et des Lumbriculidés +++, *Bythinia* ++, plusieurs espèces de Limnées +++ et notamment *Limnaea stagnalis*, *Planorbis contortus* ++, larves de *Cloëon dipterum* +++ et de *Chaoborus* +.

— Variation journalière maximum enregistrée, alors que des larves de *Cloëon* étaient partout présentes dans les bassins : $10,5^{\circ}$ (fig. 10). Réchauffement le plus rapide $2,5^{\circ}$ à l'heure.

FIG. 10. — Variation de la température de l'air (trait interrompu) et de l'eau (trait plein) suivant l'heure de la journée, à la station du bassin à *Elodea* où vit *Cloëon dipterum*. Enregistrements du 18 juin 1961.

c. — *Ecdyonurus venosus*.

Pour des raisons qui apparaîtront plus bas, quelques mesures de métabolisme ont également été effectuées sur cette larve plate d'Éphémère.

Le Pont de Pinay se trouve sur le cours moyen de l'Yzeron, bien en amont des Aqueducs de Beaunant. L'eau y est claire et rapide (80 cm/s) et le fond pierreux. La plus grande variation journalière notée est de l'ordre de 3°, comparable à celle des autres milieux de température stable.

d. — Conclusion et discussion.

La différence entre milieux sténothermes et milieux eurythermes est aussi nette pour les larves d'Éphémères que pour les espèces précédentes, tant par l'amplitude des variations, que par la vitesse du réchauffement.

Mais un nouveau problème se pose, découlant de la présence, en milieu stagnant, d'animaux aussi mobiles que les larves d'Éphémères. On observe une très nette stratification thermique dans les bassins du Jardin Botanique, stratification renforcée par l'enchevêtrement des tiges d'*Elodea* qui font obstacle à la circulation de l'eau. Les conditions étaient les suivantes, le 21 mai 1963, à 17 h. 30 :

— Température de l'air.	25°
— Température de l'eau :	
en surface.	20,5°
à 10 cm, à la partie supérieure des <i>Élodées</i>	19,5°
à 15 cm, parmi les <i>Élodées</i>	17,5°
à 20 cm, dans la vase.	16,5°

Ces conditions sont analogues à celles qui régnaient dans le fossé décrit par JONES [1961] et mentionné plus haut, à la page 299.

Or on connaît l'existence de migrations d'animaux en relation avec la température ambiante. VAILLANT [1955] décrit des déplacements journaliers de larves d'Éphémères d'un cours d'eau vers son affluent et vice versa, ayant précisément pour conséquence de mettre les animaux à l'abri des trop fortes températures.

Étant donné le va-et-vient continu des larves, un phénomène identique ne semble pas se produire dans les bassins du Jardin Botanique. Mais il est difficile de chiffrer le temps que passe chaque individu dans la zone plus chaude, si bien qu'il n'est pas certain que les *Cloëon* soient réellement soumis à la totalité de la variation enregistrée dans le milieu. En se réfugiant longtemps sous les rameaux d'*Élodées* le 21 mai 1963, les larves pouvaient se refroidir de 3° et échapper à une fraction importante de cette variation.

On conçoit alors l'intérêt d'une étude concernant des animaux lents et pratiquement sédentaires, tels que les Mollusques que nous examinerons maintenant.

G. — LES BIOTOPES DES MOLLUSQUES

a. — *Ancylus fluviatilis*.

α . — *Le Rhône* conserve à Lyon un faciès torrentiel, et n'est que très temporairement pollué par l'apport des égouts de la ville [LAFON 1953]. Les Ancyles se trouvent en assez grande quantité le long de la rive gauche. Ils sont facilement accessibles lorsque le niveau est bas. L'eau est assez trouble par suite du voisinage d'un égout situé en amont. La détermination de la variation maximum est ici particulièrement précise, car elle porte sur les enregistrements de plus d'une année, généreusement communiqués par M^{me} FONTAINE, Maître-Assistant au Laboratoire de Zoologie de Lyon. Ces enregistrements confirment certaines conclusions des paragraphes précédents : les plus fortes variations ont ici lieu au mois de juin, leur valeur maximum étant atteinte plusieurs fois entre le 20 et le 30 juin.

— Largeur du plan d'eau : presque 200 m.

— Vitesse du courant : 1,50 m/s.

— Nature du fond : blocs de pierre, débris de maçonnerie.

— Flore : touffes de filaments mycéliens, *Fontinalis*.

— Faune : *Herpobdella octoculata* +, *Ancylus fluviatilis* +++ à un certain niveau, *Limnaea limosa* +++.

— Variation thermique maximum enregistrée : 2,5° (fig. 11). Réchauffement le plus rapide voisin de 0,5°/heure.

Le niveau du Rhône est malheureusement des plus capricieux. L'année 1963 étant pluvieuse, les eaux sont restées à un niveau élevé pendant près de 8 mois, obligeant à interrompre l'étude expérimentale des Ancyles de ce fleuve, commencée à l'automne

FIG. 11. — Variation de la température suivant l'heure de la journée, dans le Rhône où vit *Ancylus fluviatilis*. Enregistrement du 22 juin 1960.

1962. L'intervalle a été occupé par l'étude d'autres Ancyles en provenance d'un milieu tout aussi constant du point de vue thermique.

β . — *Le ruisseau de La Balme*. Après avoir traversé le lac souterrain et cheminé quelque temps sous les éboulis, le ruisseau sort de la grotte pour disparaître bientôt sous une voûte de maçonnerie. Les Ancyles ont été récoltés à une cinquantaine de mètres de sa sortie définitive à l'air libre. Ils vivent fixés aux pierres du lit, marquant une nette préférence pour les surfaces lisses : tuiles ou tessons de bouteilles. Le thermomètre à maximum et minimum a permis l'étude de la variation thermique.

— Largeur du plan d'eau : 3 m.

— Profondeur : 10 à 20 cm.

— Vitesse du courant : 50 cm/s.

— Nature du fond : pierres, gravier.

— Flore : revêtement d'algues vertes, touffes de *Fontinalis*, *Sium*.

— Faune : *Ancylus fluviatilis* + + +, *Gammarus pulex* + + +, larves de *Baetis rhodani* + +, de *Rhithrogena semitincta* + + +, de *Rhyacophila* +, de *Plectrocnemia* +, de *Synagapetus* + + +.

— Variation thermique maximum : 0,8°. La température est pratiquement constante, ainsi qu'il fallait s'y attendre à proximité de la grotte.

b. — *Acroloxus lacustris*.

Au niveau du pont de Jons, la rive droite du Rhône, située en contre-bas, est marécageuse. De grands roseaux (*Phragmites*) se pressent en rang serrés, masquant souvent la surface de l'eau. Les *Acroloxus* semblent montrer une prédilection pour la base immergée de ces roseaux, que ceux-ci soient sur pied ou qu'ils flottent à la dérive. Sur certains plans d'eau libre se trouvent de semblables débris flottants, que leurs habitants ne peuvent manifestement pas quitter à volonté. Même en se réfugiant à leur face inférieure, les *Acroloxus* ne se trouvent pas à plus de 1 cm de la surface du marécage, qui est donc continuellement habitée, même aux heures les plus chaudes de la journée.

L'enregistreur a fonctionné, en juin 1962 et mai 1963, sur une rive ensoleillée, la sonde disposée parmi les débris flottants, tantôt en surface, tantôt à une dizaine de centimètres de profondeur. Les enregistrements de surface sont sujets à caution, car le soleil frappait presque directement la sonde métallique.

— Largeur du plan d'eau : 40 à 50 m.

— Profondeur : 10 à 20 cm d'eau libre le long des rives, bien davantage au centre.

— Courant : nul.

— Nature du fond : débris végétaux sur une dizaine de centimètres, puis vase noire.

— Flore : toute une série de plantes dressées au-dessus de l'eau, parmi leurs débris flottants : *Phragmites*, *Scirpus*, *Typha*, *Equisetum*, *Iris*; d'autres submergées ou étalées à la surface : *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Nuphar*.

— Faune : sur la partie submergée des végétaux et les débris flottants : *Hydra* +, *Plumatella* +, *Acroloxus lacustris* ++, *Vivipara* ++, diverses espèces de *Limnaea* ++ et *Planorbis* ++, des larves de *Caenis robusta* +, de divers Caenagrionidés et principalement d'*Ischnura elegans* ++, ainsi que des larves du Trichoptère *Leptocerus* +.

En eau libre ou sur le fond, des Cladocères ++, des Ostracodes +++ et des Copépodes ++, *Notonecta* ++, *Corixa* ++, des Dytiscidés ++ et des Hydrophilidés ++, des larves de Culicidés + et de *Stratiomyia* +.

— Variation maximum enregistrée : 14° en surface, 11° à 8 cm de profondeur. Réchauffement le plus rapide : 3° par heure (fig. 12).

FIG. 12. — Variation de la température de l'air (trait interrompu) et de l'eau (trait plein) suivant l'heure de la journée, à la station du marais de Jons où vit *Acroloxus lacustris*. Enregistrements des 7 et 8 mai 1963. A : température de l'eau en surface. B : température de l'eau à 8 cm de profondeur.

c. — Discussion et conclusion.

On connaît depuis longtemps la différence entre les habitats d'*Ancylus fluviatilis* et d'*Acroloxus lacustris*. Pour ANDRÉ [1893], *A. fluviatilis* se trouve dans les eaux pures des rivières ou dans les lacs aux endroits où l'eau est agitée, *A. lacustris* dans les étangs ou les zones marécageuses. MACAN [1950] et GELDIAY [1956] attirent l'attention sur le substrat des biotopes à Ancylidés : *A. fluviatilis* ne peut vivre que s'il dispose d'un substrat dur auquel se fixer; *A. lacustris*, au contraire, colonise les tiges de roseau et les feuilles mortes, qui se rencontrent naturellement aux endroits où l'eau est calme¹⁵. Mais les roseaux exigent aussi que la profondeur soit faible, ils accumulent leurs débris autour d'eux, et les biotopes à roseaux seront du type à température variable, comme le marais de Jons. Le fond pierreux nécessaire à *A. fluviatilis* suppose une agitation de l'eau qui empêche la sédimentation, et cette agitation à son tour supprime la stratification thermique, si bien que les milieux à *A. fluviatilis* seront plutôt du type à température stable. Les habitats de nos deux Ancylidés diffèrent donc aussi généralement par le degré de variabilité de la température, ainsi que le montrent les relevés pour le Rhône et le ruisseau de La Balme d'une part, le marais de Jons d'autre part.

H. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le tableau IV résume les constatations précédentes.

a) Les milieux choisis se répartissent nettement en deux catégories : dans les uns l'écart journalier est toujours inférieur à 4°, dans les autres il peut, certains jours, atteindre ou dépasser 9°, les plus grands écarts se rapportant à des milieux de faible épaisseur tels que suintements ou couches superficielles du marais. Il est donc possible que les variations journalières contribuent à la répartition de la faune dans les différents milieux, suivant

15. Plus récemment, LAMBERET [1963] signale, dans la région lyonnaise, un petit affluent de l'Ain, dont une certaine partie du cours renferme à la fois *Ancylus* et *Acroloxus*. En avril 1964, une visite de la station 8 de LAMBERET a montré que les deux espèces cohabitaient toujours, la seconde étant plutôt plus nombreuse. La vitesse du courant en surface était faible, variant de 5 à 15 cm/s suivant l'emplacement, mais *Acroloxus* montrait une nette tendance à coloniser la face inférieure des galets, *Ancylus* occupant plutôt leur face exposée. L'observation de LAMBERET laisse donc penser qu'*Acroloxus* n'est strictement lié, ni au milieu stagnant, ni à la végétation de macrophytes aquatiques, pour peu qu'il trouve certaines autres conditions à sa convenance, conditions encore inconnues et qu'il serait intéressant de déterminer. Il n'en reste pas moins que cette cohabitation des deux espèces est un phénomène exceptionnel et que leur habitat typique est celui décrit par MACAN et GELDIAY.

par exemple qu'un réchauffement journalier de 5° ou 10° se montre nuisible aux uns et pas aux autres¹⁶.

TABLEAU IV. — Variations thermiques subies dans la nature par les animaux étudiés.

PLUS GRAND ÉCART JOURNALIER	RÉCHAUFFEMENT HORAIRE MAXIMUM	MILIEU	ESPÈCE
0°	0°	Lac souterrain	<i>Asellus cavaticus</i>
0,8°	< 0,5°	Résurgence	<i>Ancylus fluviatilis</i>
1,5°	< 0,5°	Petit ruisseau de plaine près de la source	<i>Planaria gonocephala</i>
2,5°	0,4°	Grand fleuve	<i>Ancylus fluviatilis</i>
3°		Cours moyen de rivière	<i>Ecdyonurus venosus</i>
3,5°	0,7°	Ruisseau de plaine	<i>Gammarus pulex</i> <i>Baetis rhodani</i>
4°	0,7°	Petit ruisseau de plaine	<i>Planaria gonocephala</i>
9°	4°	Ruisseau de montagne (Chartreuse)	<i>Crenobia alpina</i>
10°	2,8°	Rives d'un cours infé- rieur de rivière	<i>Asellus aquaticus</i>
10,5°	2,5°	Petit bassin	<i>Cloëon dipterum</i>
11 à 14°	3°	Marais	<i>Acroloxus lacustris</i>
15°	5°	Ruisseau de montagne (Jura). Suintement	<i>Crenobia alpina</i>

Mais il importe de ne pas perdre de vue les limites de ces conclusions : si les individus soumis aux expériences des chapitres suivants proviennent effectivement de milieux opposés, il n'est pas question d'en déduire une règle absolue quant à l'espèce en

16. Nuisible doit être compris dans le sens le plus large : sans causer la mort immédiate, il suffirait que le réchauffement inhibe la reproduction, l'activité, ou les réactions de défense d'une espèce pour qu'une sélection naturelle puisse s'exercer à son désavantage.

général, le tableau IV ne prétendant pas décrire l'habitat caractéristique et exclusif de cette dernière.

b) Dans tous les cas, les changements de température interviennent lentement, la vitesse du réchauffement étant inférieure à 1° par heure dans les milieux stables et inférieure à 6° par heure dans les milieux les plus variables.

c) Les expériences au cours desquelles on fait subir aux animaux aquatiques un réchauffement *brusque* de 10 ou de 15° correspondent à des conditions beaucoup trop sévères. Elles serviront ici à la comparaison de deux animaux entre eux et à l'étude de leur physiologie, mais elles n'ont guère de sens écologique, de telles variations ne survenant pratiquement jamais dans la nature. Les variations expérimentales de 5° se rapprochent davantage des conditions naturelles, tout en restant plutôt plus sévères si le passage d'une température à l'autre se fait en moins d'une heure.

Les chapitres suivants traiteront donc en premier lieu de la question : comment les animaux de milieux stables et ceux de milieux variables réagissent-ils à un réchauffement de 5°? Si les variations naturelles sont une des causes de la répartition de ces individus, il y a toutes les chances pour que la sensibilité des uns et la résistance des autres se traduisent dans leur courbe métabolique après le réchauffement.

CHAPITRE II

CONDUITE DES EXPÉRIENCES
ET MESURES PRÉLIMINAIRES

Tant que la température demeure inférieure au niveau léthal, tous les animaux étudiés survivent au moins 24 heures à un réchauffement brusque de 5° ou de 10°, s'ils sont placés dans des conditions satisfaisantes d'agitation de l'eau, d'oxygénation, de substrat. C'est là un premier résultat, attendu certes, mais fort important : toutes les espèces de notre liste résistent momentanément à des conditions aussi sévères, sinon plus, que celles des milieux les plus variables. Les changements naturels de température n'éliminent donc pas les sténothermes de façon immédiate. Il s'agit alors de déceler s'ils produisent, dans la physiologie de ces animaux, des troubles susceptibles de leur être nuisibles à plus ou moins bref délai. Ces troubles ont toutes chances de se répercuter sur la consommation d'oxygène des sujets, ainsi que l'a noté SCHLIEPER, dont la théorie nous a servi de point de départ.

A. — PLAN D'UNE SÉRIE DE MESURES

Il est donc nécessaire d'établir le tracé de la courbe représentant les variations de la consommation d'oxygène en fonction du temps qui suit un réchauffement brusque de 5° (et accessoirement un réchauffement de 10°).

La façon de procéder qui consisterait à étudier, sur toutes les espèces et en toutes saisons, l'effet d'un réchauffement standard qui ferait passer la température de 10° à 15° par exemple, présente, semble-t-il, de graves inconvénients : la mise à 10° de tous les lots d'animaux provoquerait une première perturbation thermique, d'intensité et même parfois de sens différents pour chacun; de plus, ainsi que le montrera la suite de ce chapitre, l'élevage au laboratoire pendant une semaine ou deux, qui serait nécessaire pour acclimater les sujets à 10°, modifie souvent leur métabolisme, qui devient aberrant et ne présente plus d'intérêt pour l'écologiste.

Pour que le réchauffement expérimental soit la seule perturbation thermique en cause, la *température de base* ou *température basse* des mesures correspondra à celle de la station au moment de la récolte. Cette dernière ayant lieu le matin, entre 9 et 11 heures,

la température sera voisine de la moyenne journalière¹. La courbe métabolique est établie, chaque fois, à une température de 5° plus élevée, dénommée *température haute*. L'ensemble des températures sur lesquelles portent les expériences est donc hétérogène, mais les résultats permettront de se faire une idée de ce qui serait advenu si chaque biotope s'était brusquement réchauffé de 5°.

Après la récolte, les sujets sont transportés au laboratoire dans un vase de Dewar et installés sur un substrat de cailloux, au sein de leur eau d'origine, filtrée si elle est trouble. Pour les espèces rhéophiles, un aérateur assure l'agitation du milieu. Un thermostat maintient la température au niveau de base. Une première mesure de la consommation d'oxygène a lieu, toujours à la température de la station d'origine, le jour même, sauf pour *Crenobia* dont le transport est plus long et pour laquelle cette mesure a lieu le lendemain. Le jour suivant, au matin, les animaux sont réchauffés en transportant les cristallisoirs où ils se trouvent, avec leurs systèmes d'aération le cas échéant, dans un bain-marie dont la température est plus élevée de 5 ou de 10°, suivant l'expérience. Une fois l'équilibre atteint — il l'est en 20 minutes dans le cas d'un réchauffement de 5°, en 30 minutes dans le cas d'un réchauffement de 10° — les animaux sont introduits dans les appareils, maintenus à la température haute. C'est l'heure 0 des courbes; elle se situe vers 10 heures du matin.

Sauf indication plus précise, l'expression *une série de mesures* désignera l'ensemble des opérations pratiquées sur un seul et même lot d'animaux : une mesure à la température de base le premier jour, le réchauffement éventuel, et plusieurs mesures à la température haute à la suite du réchauffement.

B. — MESURE DE LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE

Des expériences préalables [PATTEE 1962] ont démontré que les chiffres obtenus pour le métabolisme de certains animaux, notamment *Planaria gonocephala*, *Crenobia alpina* et *Cloëon dip-terum*, varient de façon significative suivant la méthode de mesure employée.

1. La proportion de jours à grandes variations thermiques, de l'ordre de celles qui sont mentionnées au chapitre précédent, est d'ailleurs faible au cours de l'année.

2. Le milieu de *Crenobia* est très variable : dans les expériences concernant cet animal, la température de base est comprise entre 5,5° et 17°, la température haute entre 10,5° et 22°. Le milieu d'*Asellus cavaticus* est très constant : les valeurs correspondantes sont alors, d'une part 11,2° et 12°, d'autre part 16,2° et 17°.

Dans l'espoir d'une démonstration plus rigoureuse, deux méthodes différentes fourniront ici deux séries de résultats parallèles : une méthode en milieu confiné avec dosage chimique de l'oxygène selon WINKLER [1888], et la méthode manométrique de SCHOLANDER et EDWARDS [1942].

Dans les deux méthodes, l'eau où respirent les animaux est encore celle de leur station d'origine, filtrée au moyen d'un filtre de porcelaine ou de papier. (Font exception *Asellus aquaticus* et les Ancyliidés du Rhône et de Jons : la pollution du milieu où vivent ces animaux est telle qu'elle serait de nature à fausser les mesures. L'eau utilisée est alors celle du Rhône, prélevée en amont de Lyon, au voisinage de la station de pompage municipale). Avant le début de toute expérience, la tension est amenée à saturation au moyen d'un aérateur.

a. — **Méthode chimique de WINKLER [1888]. Milieu stagnant confiné.**

Les animaux sont enfermés dans des flacons de volume exactement connu, voisin, selon la taille des individus, soit de 3 cm³, soit de 10 cm³. Ils y demeurent entre 1 et 2 heures, le temps nécessaire pour que leur respiration abaisse la teneur en oxygène de l'eau d'une quantité (environ 1 cm³/l) suffisante pour être mesurée avec précision. On dose l'oxygène dissous selon la méthode de WINKLER, avant et après l'expérience³ et, de la différence, on déduit le taux de respiration des animaux.

Les seringues de Van DAM permettent la manipulation précise des petits volumes en cause [DAM 1935; KROGH 1935; Fox et WINGFIELD 1938; PATTER 1962]. Une seringue à micromètre sert de burette à hyposulfite. Il est tenu compte des recommandations faites par les principaux auteurs qui ont étudié la méthode de WINKLER d'un point de vue expérimental : THERIAULT [1925], ALSTERBERG [1926], POMEROY et KIRSCHMAN [1945]. Comme il s'agit de mesures différentielles et non de mesures absolues, aucune correction pour la teneur en oxygène des réactifs ne se montre nécessaire.

b. — **Méthode manométrique de SCHOLANDER et EDWARDS [1942]. Milieu agité.**

L'appareil volumétrique utilisé (fig. 13) est dérivé de celui décrit par ces auteurs.

Il comporte les modifications suivantes :

- 1) Le bouchon de la cellule respiratoire B est en verre. Un rodage plat permet son adaptation à plusieurs cellules différentes.
- 2) La cellule de compensation C est construite de façon analogue, et comporte seulement un robinet à 2 voies situé dans le prolongement

3. Pour plus de certitude, la tension initiale est toujours mesurée 2 fois.

du manomètre, dont il est ainsi possible d'aspirer et de rejeter le liquide au moyen d'une pipette fine.

3) Suivant les recommandations de DIXON [1951], la surface libre de la potasse a été beaucoup augmentée. Cellule respiratoire et cellule de compensation sont composées de deux godets emboîtés l'un dans l'autre, l'eau se trouvant dans le godet interne et une solution de potasse à 20 % en anneau entre celui-ci et le godet externe. Dans ces condi-

FIG. 13. — Respiromètre utilisé pour les mesures manométriques. Légendes dans le texte.

tions, des vérifications ont montré que l'emploi de papiers-filtres plongeant dans la solution est inutile, la potasse étant capable d'absorber à chaque moment bien plus de gaz carbonique qu'il n'en est produit par les plus gros animaux.

4) Le système de mesure est plus simple et moins encombrant : il ne s'étend pas latéralement; il comprend une pipette P graduée en mm^3 et un tube de verre D de plus gros diamètre, tous deux disposés verticalement dans le bain-marie, reliés par un raccord de plastique souple, et contenant une quantité appropriée de mercure. Pour déplacer le niveau du mercure dans la pipette, il suffit de faire coulisser verticalement le tube à gros diamètre, dont la partie supérieure se prolonge au-dessus du bain. Le mercure est toujours recouvert par une colonne de 1 à 2 cm d'eau.

L'hélice H est actionnée par un moteur tournant à 600 tours/minute. Elle traverse un joint d'agar A isolé par deux bouchons de graisse de silicones.

La cellule respiratoire B contient environ 25 cm³ d'eau.

Une fois la pipette P remplie d'oxygène, le rôle de l'opérateur consiste, en manœuvrant le tube D, à introduire dans la cellule un volume connu de ce gaz, égal à celui qu'a consommé l'animal.

C. — NATURE DES RÉSULTATS FOURNIS PAR LES DEUX MÉTHODES CHIMIQUE ET MANOMÉTRIQUE

a) La consommation d'oxygène ne s'évalue pas à un instant précis, mais pendant un certain laps de temps. L'instant médian de cette période servira dorénavant à la désigner. Ainsi, la mesure effectuée pendant la période qui s'étend de 13 h 30 à 16 h 30 après le réchauffement sera considérée comme effectuée à la 15^e heure. De même, « le métabolisme à la première demi-heure » (heure 0,5) désignera la consommation d'oxygène mesurée pendant la première heure après le réchauffement (de l'heure 0 à l'heure 1).

Une série de mesures peut se traduire par une courbe métabolique en fonction du temps, dont chaque point représentera une mesure de la série avec, pour abscisse, l'instant médian et, pour ordonnée, le taux horaire de consommation d'oxygène.

b) La méthode manométrique a l'avantage de fournir un point de la courbe métabolique par une simple lecture de l'appareil; la détermination d'un point semblable au moyen de la méthode chimique demande, outre la préparation de chaque mesure et le transvasement des animaux, des dosages qui durent une quinzaine de minutes. La courbe obtenue par la méthode manométrique comprendra de nombreux points au cours du jour où a lieu le réchauffement, quelques uns la nuit suivante, d'autres le deuxième et parfois le troisième jour; la méthode chimique donnera seulement trois points au cours de la première journée et un point le lendemain.

c) Les relevés fournis par la méthode chimique sont discontinus, les sujets devant, après chaque mesure, être replacés dans leurs cristallisoirs pour un certain temps ou pour la nuit; les relevés de la méthode manométrique sont continus, une lecture suivant l'autre sans que l'appareil ait besoin d'être ouvert. La méthode chimique enregistrera donc seulement les accidents de la courbe métabolique survenant pendant la durée des mesures, alors que tous les accidents seront enregistrés, de façon plus ou moins nette suivant leur importance relative, par la méthode manométrique.

d) Le B.O.D.⁵ de l'eau, correspondant à la respiration des micro-organismes que la filtration ne peut tous éliminer ou qui sont introduits avec les animaux, n'a pas grande influence sur les résultats de la méthode chimique dans le cas de mesures durant, comme celles-ci, une heure ou deux. Il en va autrement pour les mesures manométriques, au cours desquelles on constate une faible déviation de l'appareil due à l'eau qu'il contient (à vide, il ne dévie pas; toutes ses parties humides sont soumises à l'ébullition entre chaque ensemble de mesures). Cette déviation varie avec la température et devient plus forte si des animaux ont séjourné dans l'eau en question. Une mesure-contrôle (cellule pleine

d'eau sans les animaux) est donc nécessaire avant le début et après la fin de chaque ensemble de mesures. La correction est calculée, pour chaque lecture du métabolisme, par interpolation entre les deux mesures-contrôles initiale et finale, en supposant l'accroissement de la déviation linéaire de l'une à l'autre. La déviation initiale (celle de l'eau du milieu naturel filtrée) est de l'ordre de 0 à 0,5 mm³ par heure, suivant la température. La déviation finale (après le séjour des animaux pendant 30 heures ou davantage) est de l'ordre de 0,5 à 2 mm³ pour toutes les espèces étudiées sauf *Acroloxus lacustris*. Les déjections de ce dernier polluent progressivement le milieu à tel point que la déviation à 20° atteint parfois 14 mm³ le 3^e jour, soit une consommation d'oxygène presque égale à celle des Mollusques. La méthode est alors inutilisable pour des mesures de longue durée.

D. — PRÉCISION DES MESURES

La précision d'une série de mesures manométriques est, nous venons de le voir, plus grande au début qu'à la fin, puisque la correction nécessaire augmente avec le temps.

Lorsque le dispositif de la méthode chimique est tel que la respiration des animaux abaisse la teneur en oxygène de 1 cm³/l, soit de 3 mm³ dans un flacon de 3 cm³, ou de 10 mm³ dans un flacon de 10 cm³, l'erreur expérimentale est inférieure à 7 %. Mais la précision de la méthode manométrique dépendant, en grande partie, de la correction imposée par la déviation, qui se calcule par heure, une erreur inférieure à 7 % sera la conséquence, non seulement d'une consommation totale de plus de 20 mm³ d'oxygène, mais encore, dans le cas d'une forte déviation, d'un taux respiratoire supérieur à 10 mm³ par heure.

Le nombre des animaux a toujours été choisi de façon à ce qu'il en résulte une consommation d'oxygène supérieure aux seuils précédents, et donc une précision meilleure que 7 %.

E. — ÉTUDE DES CONDITIONS OÙ SE TROUVENT LES ANIMAUX PENDANT LES MESURES

La précision d'une méthode est loin d'être le seul facteur important. ZEISS [1963] remarque même que, malgré leur sensibilité, les techniques faisant appel à un microrespiromètre ne peuvent être recommandées pour l'étude du métabolisme de *Daphnia*, par suite des conditions dans lesquelles elles placent les animaux !

a. — Le nombre des animaux dans chaque expérience.

Il varie de 2 individus pour les gros *Gammarus*, *Ecdyonurus* et *Planaria*, à 20 ou 30 respectivement pour les plus petits *Acroloxus* et *Crenobia*. Mais l'influence de ce nombre n'a pas été prise en considération ici.

b. — La lumière.

Au laboratoire, les expériences ont lieu à l'intérieur d'un réfrigérateur vitré, situé dans un local éclairé par la lumière du jour, donc généralement soumis au rythme nyctéméral. En été, un rideau atténue l'intensité lumineuse, qui ne dépasse pas une centaine de lux⁵ au niveau des animaux. Mais lors de la préparation des expériences, pour être comptés et transvasés, les sujets subissent nécessairement un éclairage plus violent. Dans un paragraphe ultérieur, nous reviendrons sur la stimulation consécutive à chaque transvasement. L'éclairage peut en être une cause, au même titre que la manipulation des animaux.

GINET [1960] a montré que des Crustacés cavernicoles du genre *Niphargus* sont très sensibles à un éclairage supérieur à 10 lux, qui augmente leur activité, donc, vraisemblablement, leur métabolisme. Des Ostracodes cavernicoles sont tués par une assez faible intensité lumineuse [MAGUIRE 1960]⁶. Au cours des présentes expériences, l'éclairage de l'espèce cavernicole *Acellus cavaticus* a donc été réduit au minimum indispensable pendant les transvasements. Lors des mesures, comme pendant la conservation des animaux, des papiers métalliques servaient d'écrans et assuraient une obscurité totale.

Les Ancyliidés posent enfin un autre problème. BERG [1952] signale que la photosynthèse des algues vertes qui recouvrent leur coquille peut fausser la mesure de leur métabolisme. Les expériences de MARQUE [1955] semblent indiquer le contraire. Peut-être les Ancyloles du Rhône ont-ils une coquille moins chargée d'algues que leurs congénères du ruisseau danois ? Et, de fait, aucun des Ancyliidés étudiés ne présente, à l'œil nu, la moindre teinte verdâtre. Une observation à la loupe révèle que seule la coquille d'*Acroloxus* porte quelques rares algues vertes filamenteuses.

La méthode manométrique a permis de reprendre rapidement les expériences de MARQUE. La succession des périodes de lumière (500 lux) et d'obscurité a été tirée au sort. Les coquilles n'étaient pas nettoyées. Les résultats sont les suivants, exprimés en mm³ d'oxygène par heure et par individu :

Ancylus consomme en moyenne à l'obscurité :

1 497 mm³ (16 mesures).

Les mêmes individus consomment à la lumière :

1 476 mm³ (16 mesures).

Acroloxus consomme en moyenne à l'obscurité :

974 mm³ (10 mesures).

5. Luxmètre Chauvin-Arnoux.

6. Le phénomène n'est cependant pas général : selon le même auteur, des Décapodes cavernicoles se montrent beaucoup plus résistants.

Les mêmes individus consomment à la lumière :

963 mm³ (10 mesures).

Les chiffres correspondant aux périodes éclairées sont de 1 ou 2 % plus faibles que ceux des périodes obscures, mais les différences n'atteignent pas, de loin, le seuil de signification : la variance d'erreur est, dans les deux cas, plus de 10 fois supérieure à celle du facteur étudié. Au cours des mesures de métabolisme qui vont suivre, la variabilité due au hasard sera donc bien plus forte que celle qui pourrait être causée par la lumière. De plus, la coquille des Ancyliidés sera grossièrement nettoyée et la lumière non pas violente mais atténuée ainsi qu'il a été expliqué plus haut. Aucune précaution supplémentaire ne se montre donc nécessaire.

c. — Le substrat.

Le besoin de contact et de fixation des Invertébrés benthiques ou fouisseurs est de la plus haute importance. Or le verre est un matériau artificiel et particulièrement défavorable, sur lequel les griffes des Arthropodes, par exemple, n'ont aucune prise.

Certains expérimentateurs prêtent attention au substrat sur lequel ils font respirer les animaux : HUBAULT [1927] place des cailloux au fond des récipients pour *Epeorus* et *Ephemera*, EDWARDS et IRVING [1943] du sable pour le crabe *Emerita*. AMBÜHL [1959] prend soin de rendre rugueux le tube où il installe ses larves d'Insectes. La consommation d'oxygène d'*Ecdyonurus* diminue presque de moitié (résultat hautement significatif) lorsqu'au lieu de déposer les larves sur le fond de verre lisse du flacon, on dispose quelques cailloux auxquels ces animaux pétri-coles s'agrippent. Une différence encore plus forte existe, chez les larves d'*Ephemera*, entre mesures sur fond de verre et mesures sur fond de sable approprié [WAUTIER et PATTEE 1955; PATTEE 1962; ERIKSEN 1963 a]. Pour se persuader de la réalité du phénomène, il suffit d'observer l'agitation des larves placées sur du verre où elles sont incapables de s'accrocher.

Le substrat influence non seulement le niveau du métabolisme, mais encore les réactions de l'animal vis-à-vis des autres facteurs du milieu. On pensait que la respiration d'*Ephemera* variait avec la teneur en oxygène dissous de l'eau, l'animal se conduisant en *ajusteur* [FOX, WINGFIELD et SIMMONDS 1937; HARNISCH 1938]. C'est le résultat qu'on obtient sur fond de verre. Mais en fournissant à la larve un substrat convenable, ERIKSEN [1963 b] a montré que son métabolisme normal est en réalité indépendant de la teneur en oxygène dissous, qu'elle se conduit donc en *régulateur* dans la nature. La différence est fondamentale.

Ce phénomène doit être très général : il se retrouve dans d'autres groupes zoologiques. Lorsqu'on permet à une sole de s'ensabler, non seulement l'amplitude de ses mouvements operculaires et sa fréquence cardiaque diminuent, mais encore elle réagit moins vivement à l'approche d'un objet [PEYRAUD et LABAT 1962].

En conséquence, tous les animaux sont étudiés ici sur un substrat partiellement rugueux. Les grands récipients (flacons de 10 cm³ de

la méthode chimique, cellules des respiromètres) sont pourvus de petits fragments de quartz et d'ardoise⁷. Pour les récipients plus petits (ceux de 3 cm³ de la méthode chimique), le même but est atteint grâce à une couche de sable fin collée à l'une de leurs parois internes par de la colle cellulosique. Les Arthropodes s'immobilisent le plus souvent sur les cailloux ou le revêtement de sable.

d. — L'agitation de l'eau.

La méthode chimique mesure la consommation d'oxygène des animaux en eau stagnante, la méthode manométrique en eau agitée par une hélice.

Or il est bien connu que, chez plusieurs Invertébrés rhéophiles, cette consommation varie en fonction de la vitesse du courant. Les larves de *Baetis*, par exemple, font preuve d'une respiration plus faible en milieu stagnant qu'en milieu agité. Pour celles d'*Ecdyonurus* au contraire, la vitesse du courant est pratiquement sans effet tant que la tension d'oxygène reste suffisante [AMBÜHL 1959]⁸. Que se passe-t-il pour *Gammarus pulex*, autre espèce d'eau courante étudiée ici? L'expérience suivante tentera de répondre à cette question :

Par comparaison avec les résultats de la méthode chimique en milieu confiné stagnant telle qu'elle est décrite plus haut, les mêmes individus ont fait l'objet d'autres mesures, semblables par ailleurs, mais pratiquées dans un flacon respiratoire modifié permettant l'agitation de l'eau grâce à une hélice. Cette dernière traverse une colonne d'huile de silicones, puis un capillaire, l'ensemble formant un joint relativement hermétique⁹ dans le couvercle du flacon. Le fond est garni de nombreux cailloux de quartz susceptibles de servir d'abris.

Les moyennes obtenues sont de 4,71 mm³/h/individu (45 mesures) en eau stagnante et de 5,90 mm³/h/individu (15 mesures) en eau agitée. L'analyse de variance indique que la différence est hautement significative (rapport $F = 24$ pour un seuil de 99 % se situant à $F = 7,27$).

Les Gammarus ont donc montré, comme les *Baetis* étudiés par AMBÜHL [1959], un métabolisme nettement plus important en eau agitée¹⁰. Pour ces deux animaux rhéophiles, la méthode manométrique aura tendance à fournir des résultats plus élevés en valeur

7. Le volume interne du flacon est donc déterminé, compte tenu de ces cailloux, qui ne doivent plus en sortir.

8. Il s'agit des espèces *Baetis vernalis* et *Ecdyonurus venosus*.

9. L'huile et la graisse sont perméables à l'oxygène [LALLEMAND 1932; PHILIPSON 1954] mais la hauteur de la couche d'huile ainsi que la minceur du capillaire retardent la pénétration des gaz, qui s'est montrée négligeable pendant les 2 heures que durent au maximum les mesures.

10. Il convient de se garder de toute généralisation hâtive : l'expérience ne permet pas de décider si la consommation d'oxygène est freinée par la stagnation et le manque de renouvellement de l'eau autour du corps de l'animal, ou bien si celui-ci doit, en milieu agité, fournir un effort musculaire, donc métabolique, supplémentaire pour résister à l'entraînement.

absolue que ceux de la méthode chimique, cette dernière plaçant les sujets dans des conditions quelque peu anormales.

Pour les espèces limnophiles au contraire, la méthode qui s'écarte des conditions naturelles sera plutôt la méthode manométrique, par suite de l'agitation de l'eau qu'elle exige. Les seuls animaux provenant de milieux constamment stagnants sont ici *Cloëon* et *Acroloxus*, encore ce dernier doit-il être capable de tolérer un certain courant, témoin les observations de BERG [1952], de LAMBERET [1963] et les exemplaires qui peuplent le ruisseau de la Rize au nord-est de Lyon¹¹.

En conséquence, lors des mesures manométriques concernant *Cloëon* et *Acroloxus*, l'installation d'un petit écran de plastique entre l'hélice et les animaux permet de réduire l'agitation de l'eau dans la partie inférieure de la cellule.

e. — La teneur de l'eau en gaz dissous.

La tension d'oxygène est pratiquement constante et voisine de la saturation pendant une mesure manométrique : la consommation des animaux, de l'ordre de 20 à 100 mm³, est négligeable par rapport aux réserves d'oxygène disponibles dans la phase gazeuse de l'appareil, lesquelles se chiffrent à près de 3 000 mm³. La tension est également constante d'une mesure à l'autre, puisque celles-ci consistent précisément à introduire dans le système une quantité d'oxygène égale à celle qui est consommée.

Mais dans les flacons de la méthode chimique, la réserve ne se présente que sous forme dissoute¹², dont la respiration des animaux abaisse nécessairement la tension, puisque c'est cet abaissement que l'on mesure.

Or de nombreux Invertébrés, dont *Acroloxus lacustris* [BERG 1952] et *Baetis* sp. [FOX, WINGFIELD et SIMMONS 1937] ont un métabolisme qui varie en fonction de la tension d'oxygène du milieu. Et même, chez ceux dont le métabolisme est plus constant, et que l'on qualifie de régulateurs, il existe une tension critique au-dessous de laquelle l'appareil respiratoire se montre inefficace. Ainsi *Gammarus pulex* se conduit en régulateur jusqu'à la limite de 3 ou 4 cm³ d'oxygène par litre, c'est-à-dire environ 50 % de la saturation, mais des tensions plus basses freinent progressivement sa respiration [WALSHE-MÄTZ 1956; WAUTIER et TROIANI 1960].

Acroloxus, *Baetis* et parfois *Gammarus* auront donc encore tendance à respirer moins intensément au cours des expériences par la méthode chimique qu'au cours des expériences manométriques.

11. Vitesse du courant au milieu du lit : 20 cm/s environ.

12. A 15°, les flacons de 3 cm³ contiennent environ 20 mm³ d'oxygène dissous et les flacons de 10 cm³ environ 70 mm³.

C'est pourquoi il est utile de veiller, lors des premières, à ce que l'abaissement de la tension d'oxygène soit faible, tout en restant mesurable avec précision. Dans la pratique, cette règle est parfois difficile à respecter. Elle a été appliquée ici dans toute la mesure du possible.

La tension du gaz carbonique est pratiquement nulle dans le respiromètre, puisque ce gaz est absorbé par la potasse à mesure de son rejet par les animaux. Mais il s'accumule dans l'eau des flacons à respiration de la méthode chimique. Sa présence ne revêt cependant pas une importance primordiale, car, d'une part, il est plus soluble que l'oxygène, et, d'autre part, les Invertébrés sont généralement peu sensibles à des doses faibles ou moyennes de ce gaz : c'est le cas de *Cloëon dipterum* [SINGH PRUTHI 1927] et d'*Asellus aquaticus*, mais non de *Gammarus pulex* [FOX et JOHNSON 1934].

Les qualités de l'eau, agitation et gaz dissous introduisent donc de grandes différences dans les conditions où les deux méthodes placent les animaux.

f. — La durée du séjour dans l'appareil. Influence du transvasement.

Une fois installés dans le respiromètre après leur réchauffement, les animaux n'y sont plus inquiétés jusqu'à la fin de l'expérience. Ils peuvent à loisir s'accoutumer à leur habitat forcé et y choisir éventuellement, parmi les cailloux, un emplacement d'immobilisation correspondant à leurs préférences quant au substrat et à l'agitation de l'eau. Mais après chaque mesure de la méthode chimique, et dans le but d'interrompre le confinement et la stagnation que plusieurs espèces supportent mal, le flacon qui contient les sujets est remplacé, ouvert, dans un cristalliseur plus vaste muni, le cas échéant, du système d'aération. Les individus mobiles qui sortent du flacon, doivent donc y être réintégrés lors de la préparation de la mesure suivante¹³.

Dans les expériences de la méthode manométrique, les animaux sont donc manipulés une seule fois à la température haute, dès qu'ils ont été réchauffés. Dans les expériences de la méthode chimique, ils le sont autant de fois qu'il y a de mesures, au début de chacune d'entre elles.

Or de nombreux auteurs insistent sur le taux initial plus élevé du métabolisme causé par l'introduction des animaux dans les appareils. Dans le cas des Poissons, cette élévation peut durer 1 heure chez *Salvelinus* [GRAHAM 1949] et *Perca* [OLTHOFF 1935], 3 à 5 heures chez

13. Les Ancyliidés sortent en petit nombre, et sont, de ce fait, relativement moins souvent transvasés. Tous les flacons sont cependant vidés chaque soir et séchés à l'étuve afin d'éviter un développement de bactéries sur leurs parois.

Gadus [SAUNDERS 1963], 6 heures chez *Fundulus* [KEYS 1930]. Dans le cas des Crustacés Copépodes, elle dure 2 à 4 heures chez *Acartia* [CONOVER 1956], 4 à 5 heures chez *Calanus* [MARSHALL, NICHOLLS et ORR 1935; ZEISS 1963], et même, selon BERNER [1962], 20 heures chez *Temora*. Elle dure enfin 3 heures chez le Décapode *Penaeus* [EGUSA 1961].

Mais alors comment distinguer, dans une série de mesures manométriques, l'influence de cette excitation de celle du réchauffement ? On conçoit l'utilité de courbes-témoins concernant des animaux soumis aux mêmes conditions par ailleurs, mais qui n'ont pas été réchauffés, et chez qui le transvasement est donc seul en cause. Parmi de telles courbes du métabolisme en fonction du temps, il en est effectivement qui comportent une partie initiale décroissante, dans laquelle il est possible de voir l'influence de cette manipulation des sujets et de leur introduction dans l'appareil (fig. 14). Chez *Ancylus*, cette première phase correspond vraisemblablement au retournement éventuel des animaux, à leur fixation au substrat et à la recherche d'un emplacement d'immobilisation convenable.

FIG. 14. — Influence du transvasement T sur le métabolisme moyen de 4 lots d'*Ancylus fluviatilis* et de 7 lots d'*Asellus cavaticus*, exprimé en mm³ d'O₂ par heure et par individu. Méthode manométrique. 1^{er} point : mesure effectuée après le transvasement du 1^{er} jour. Le tracé de la courbe est établi, le 2^e jour, après un nouveau transvasement à l'heure 0.

L'excitation initiale des animaux suffirait, par ailleurs, à expliquer pourquoi certaines mesures de la méthode chimique donnent des résultats régulièrement plus forts que les mesures manométriques correspondantes, comme le cas se produit pour *Planaria goniocephala*. Mais *Grenoblia alpina* et *Gammarus pulex* se condui-

sent de façon inverse. C'est que, nous l'avons vu, les deux méthodes diffèrent par plusieurs caractères, dont les trois principaux sont la stimulation due au transvasement, l'agitation de l'eau et son oxygénation. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que les chiffres de consommation d'oxygène qu'elles fournissent ne concordent pas¹⁴. Il est alors logique de s'attendre à ce que certaines espèces réagissent au réchauffement lui-même de façon différente suivant la méthode utilisée et les conditions dans lesquelles se trouvent les sujets.

g. — L'influence du temps. Les rythmes.

Indépendamment des diverses influences déjà signalées, telles que celle de la lumière, ou celle de la manipulation des animaux, il existe de nombreuses causes susceptibles de faire varier le métabolisme pendant le temps que dure une expérience.

On peut relever les conditions artificielles de vie au laboratoire et leur attribuer, comme le font KREPS [1929] pour *Balanus* et HALCROW [1963] pour *Calanus*, la décroissance continue ou temporaire constatée d'un jour à l'autre dans la consommation d'oxygène de certaines espèces.

Ainsi, bien que la température soit constamment celle de la station d'origine, le métabolisme des *Cloëon* originaires du Parc de la Tête d'Or décroît régulièrement pendant les 48 heures que dure l'expérience (courbe *mano. témoin*, fig. 31 a)¹⁵. Il est possible que cette décroissance traduise une perte de vitalité chez cet animal de milieu lénitique soumis, dans le respiromètre et malgré l'écran protecteur, à une certaine agitation de l'eau.

HALCROW [1963] constate, sans pouvoir proposer d'explication satisfaisante, que la courbe représentative du métabolisme de *Calanus* en fonction du temps passé au laboratoire comprend une deuxième partie, ascendante celle-là. Un phénomène voisin se déroule peut-être chez *Planaria gonocephala*, dont la courbe-témoin est continuellement ascendante, malgré la correction introduite dans les calculs et qui sert à éliminer l'influence d'une éventuelle pollution croissante du milieu (courbe *mano, témoin*, fig. 24 a p. 367).

D'autres courbes-témoins montrent une alternance constante de hauts et de bas qui, s'ils ne sont pas attribuables à la technique expérimentale, doivent correspondre à l'un de ces rythmes dont l'existence est si universelle [BROWN 1959]. La consommation d'oxygène d'*Ecdyonurus venosus* présente un tel aspect cyclique

14. En 1960, EDWARDS et LEARNER étudient le métabolisme respiratoire d'*Asellus aquaticus* par la méthode manométrique de WARBURG et par une méthode polarographique comportant une circulation continue de l'eau. Les résultats sont de 35 à 75 % plus élevés dans le second cas que dans le premier.

15. p. 379.

avec, en 28 heures, deux minimums situés chaque fois vers le milieu de la journée (fig. 15). DORIER et VAILLANT [1948 et 1954] citent précisément cette espèce parmi les rhéobiontes à rythme nycthémeral, se cachant sous les pierres pendant le jour et sortant la nuit.

Les plateaux-pièges de MOON [1940] capturent un plus grand nombre d'*Ecdyonurus* la nuit que le jour. Il est même possible de

FIG. 15. — Métabolisme et activité d'*Ecdyonurus* suivant l'heure de la journée. Le métabolisme est représenté par la consommation d'O₂ moyenne de 6 lots d'*Ecdyonurus venosus*, exprimée en mm³ par heure et par individu. L'activité d'*Ecdyonurus torrentis* est reproduite d'après HARKER [1953]. Les unités représentent le nombre d'animaux actifs par période de 2 secondes, comptés pendant 10 minutes une fois toutes les heures.

trouver un certain degré de concordance avec les histogrammes d'activité établis par HARKER [1953] sur une espèce voisine (fig. 15). La courbe du métabolisme ne ferait alors que traduire les variations de l'activité. Aucune disposition pour limiter cette dernière n'a été prise ici : l'entravement ou la fixation des sujets a souvent pour résultat d'exagérer ou de dérégler leur respiration [OLTHOFF 1935; JORDAN et GUITTART 1938]; de plus, ce n'est pas le métabolisme de base qui intéresse l'écologiste, mais bien le métabolisme des animaux en liberté ou soumis à des conditions aussi proches que possible de celles qui règnent dans leurs biotopes naturels.

La respiration de *Baetis rhodani* présente un aspect cyclique différent, avec un minimum à 16 heures suivi d'un maximum à 20 heures, qui semble aller en s'atténuant. Le phénomène est très constant et s'observe sur les trois courbes relatives à cet animal (fig. 16). De fait, MÜLLER [1963] relève une nette périodicité nycthémerale dans la dérive des larves de *Baetis*, témoignant d'une périodicité correspondante dans leur activité.

FIG. 16. — Variation du métabolisme des larves de *Baetis rhodani* suivant l'heure de la journée. — Courbe + 0 : sans réchauffement préalable (moyenne de 6 séries de mesures). — Courbe + 5 : après réchauffement de 5° (moyenne de 10 séries de mesures). — Courbe + 10 : après réchauffement de 10° (moyenne de 4 séries de mesures seulement, ce qui rend le tracé incertain). Ces moyennes sont exprimées en mm³ d'O₂ consommés par heure et par individu.

Ainsi, rien de plus variable d'une espèce à l'autre que ces courbes à température constante : chez l'une, le tracé monte, chez l'autre il descend, chez une troisième il présente un aspect sinusoïdal.

h. — Conséquence : nécessité d'une correction.

Pour séparer l'influence du réchauffement de celle des autres facteurs, dont l'étude vient d'être esquissée, il est donc nécessaire de faire intervenir une correction par la courbe-témoin, dès lors que cette dernière ne peut être assimilée à une droite horizontale. L'opération est regrettable par ailleurs, car elle double l'incertitude des résultats.

La courbe métabolique des individus qui ont subi le réchauffement dans les conditions de l'une ou de l'autre méthode sera qualifiée de *brute*. Sa correction, par la courbe-témoin qui représente le métabolisme des individus maintenus à température constante dans les mêmes conditions, permettra de construire une troisième courbe, qualifiée de *corrigée*. La courbe corrigée traduira, elle, l'influence du réchauffement seul et permettra la comparaison plus rigoureuse des différentes espèces entre elles.

L'une et l'autre méthode ne révéleront pas nécessairement pour autant une influence identique du réchauffement lui-même, tant sont opposées les conditions (principalement la stimulation due au transvasement, l'agitation et l'oxygénation de l'eau) où elles placent les animaux.

CHAPITRE III

EXPRESSION ET ANALYSE DES RÉSULTATS

Des premières mesures, effectuées sur *Crenobia*, si les unes semblaient confirmer les résultats de BRÄSING [1953], les autres correspondaient à une courbe d'allure quelque peu différente, plus voisine d'une droite. Cette variabilité, persistant à mesure que progressaient les recherches, est en opposition avec l'observation de BRÄSING selon laquelle pratiquement tous les lots de *Crenobia* s'étaient comportés de la même façon avec, dans leur courbe, le dépassement caractéristique des sténothermes.

L'établissement de courbes moyennes se montre ainsi nécessaire pour évaluer l'influence que peut avoir le réchauffement brusque sur chacune des espèces étudiées. Mais alors, suivant la netteté des résultats et les variations individuelles de comportement, à quel moment, à partir de quelle amplitude pourrions-nous estimer que le phénomène est démontré? La nécessité de comparaisons statistiques s'impose, afin de connaître le degré de confiance qu'il faut accorder aux résultats.

A. — ÉTABLISSEMENT DES COURBES MOYENNES.
LEUR SIGNIFICATION

Une courbe moyenne est établie à partir de 6 à 12 courbes élémentaires, représentant chacune une série de mesures au cours de laquelle un même lot d'animaux est traité de la façon qui a été décrite plus haut. Il y a des courbes moyennes correspondant au réchauffement et au traitement-témoin pour chaque méthode et chaque espèce. La comparaison et la correction éventuelles se feront au niveau de ces courbes moyennes.

A l'intérieur de chaque grand groupe (Planaires, Crustacés et Insectes; Mollusques pour la partie chimique) l'ensemble des expériences a été réparti au hasard, expériences sur le sténotherme et sur l'eurytherme, expériences de réchauffement et expériences-témoins, expériences manométriques et expériences chimiques. L'ordre tiré au sort a été suivi dans toute la mesure du possible et sauf cas de force majeure, tel que disparition d'une espèce, assèchement, crue, ou gel du biotope. Les études sur les Planaires, les Crustacés et les Insectes ont duré plus d'un an chacune, couvrant donc les quatre saisons. Dans chaque biotope, mis à part les larvules et autres très jeunes spécimens, les individus étaient prélevés au

hasard, sans tenir compte de leurs dimensions. Les résultats seront donc valables pour toutes les saisons en général et relatifs à l'ensemble des représentants de chaque espèce dans le biotope.

Par suite de la diversité des conditions d'expérience (température, saison, taille et nombre des animaux), les valeurs *absolues* du métabolisme sont rarement comparables d'une série de mesures à l'autre, d'une méthode ou d'une espèce à l'autre. Il n'est pas permis de comparer le niveau absolu des différentes courbes, leur position par rapport à l'axe des ordonnées. Seules sont comparables les valeurs *relatives* correspondant à la forme de ces courbes aux deux températures basse et haute, laquelle traduit l'effet d'un réchauffement standard de 5, ou de 10°.

B. — ÉCHELLE DES COURBES

NÉCESSITÉ D'UNE TRANSFORMATION LOGARITHMIQUE

La température est le principal facteur en jeu ici. Or une relation bien connue est celle qui veut que, lorsque la température augmente d'un nombre donné de degrés, le métabolisme soit *multiplié* par un certain coefficient. Le Q_{10} constitue un tel coefficient.

FIG. 17. — Influence de la température sur le métabolisme de larves de *Libellula*, exprimé en mm³ d'O₂ consommés par heure et par gramme d'animal sec. Méthode chimique en milieu confiné. Chaque point représente une mesure. (D'après PATTEE, non publié.)

TABLEAU V. — Effet multiplicatif de la température : *Crenobia alpina*, méthode chimique, réchauffement + 5°.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	m	s	s/m
B	119	107	97	90	83	63	63	58	51	44	28			
H-B	80	80	101	53	62	35	50	45	39	30	18	54	24,86	46 %
H/B	1,67	1,74	2,04	1,59	1,74	1,55	1,79	1,77	1,76	1,68	1,64	1,72	0,1296	7,5 %

B = valeur de la consommation d'O₂ à température basse (mm³/h/animal).

H = première valeur à température haute.

I, II, III, ... = lots d'animaux.

m = moyenne.

s = écart-type.

s/m = coefficient de variation.

Le rapport H/B est beaucoup plus constant que la différence H — B.

Les courbes exprimant la relation métabolisme-température sont rarement des droites (effet additif), mais plus souvent des courbes d'allure exponentielle qui peuvent être ramenées à des droites par l'usage d'une échelle semi-logarithmique, suivant la formule $\log a^x = x \log a = bx$. L'effet multiplicatif s'exerce aussi sur la variabilité, qui tend à croître en fonction de la température, conférant à la courbe un aspect en éventail (fig. 17). FRY et HART [1948] et FREEMAN [1950] pour *Carassius*, EDWARDS et GONZALES [1953] et EDWARDS [1957] pour des insectes, ROBERTS [1957] et TEAL [1959] pour des crabes, LENHOFF et LOOMIS [1957] pour *Hydra*, utilisent des échelles semi-logarithmiques, reconnaissant ainsi l'effet multiplicatif de la température sur le métabolisme.

Les espèces étudiées ici se comportent de façon analogue. Le tableau V montre que, chez *Crenobia*, par exemple, l'effet de la température n'est pas additif (la valeur de $H - B$ varie avec le niveau du métabolisme en B), mais plutôt multiplicatif (la valeur de H/B , assimilable à $\log H - \log B$ est infiniment plus constante). La transformation logarithmique, telle que la recommande LISON [1958] dans un pareil cas, réduit de près de 5 fois le coefficient de variation.

La taille des individus constitue une deuxième cause de variation : les moyennes intéressent, nous l'avons vu, des lots d'animaux de dimensions, et donc de niveaux métaboliques, variés. Le tableau VI reproduit le résultat des mesures effectuées sur *Ancylus fluviatilis* par la méthode chimique. Il montre que l'écart-type diminue nettement avec le niveau métabolique moyen. Les quatre premiers lots d'animaux ont beaucoup plus de poids dans l'expérience que les autres et détermineraient presque, à eux seuls, la forme de la courbe moyenne en fonction du temps. Le coefficient de variation, lui, est plus constant, traduisant la variabilité relative de chaque lot. Le remède est, ici encore, la transformation logarithmique des données, qui rétablit la balance des lots selon leur variabilité relative.

En conséquence, les tableaux, graphiques, calculs et raisonnements statistiques des chapitres suivants ne concernent pas, à moins d'indication contraire, les résultats des mesures exprimées en mm^3 d'oxygène par heure et par individu, mais leur valeur logarithmique, abrégée afin d'éviter nombres décimaux et caractéristiques négatives, selon la formule $(\log + 1) 1000$.

Le graphique de la figure 37 (Annexe V, p. 424), décrit la loi de correspondance entre les deux échelles et permet au lecteur désireux de connaître la consommation d'oxygène en mm^3 , d'effectuer rapidement la transformation à partir des unités logarithmiques.

TABLEAU VI. — Influence de la moyenne sur la variabilité des différents lots d'animaux. Consommation d'oxygène ($\text{mm}^3/\text{h}/\text{animal}$) chez *Ancylus fluviatilis* du Rhône, méthode chimique, réchauffement $+ 5^\circ$.

h	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	m
0,5	4,59	5,09	4,63	4,90	1,39	0,85	1,11	0,68	0,73	0,68	0,60	0,63	2,16
3	6,78	6,06	5,34	4,48	1,51	1,24	1,12	0,66	0,75	0,78	0,72	0,60	2,50
7	5,68	4,40	4,88	3,64	1,62	1,32	1,33	0,92	0,73	0,78	0,82	0,67	2,23
25	5,75	5,76	6,45	4,17	1,75	1,27	1,06	1,01	0,77	0,67	0,75	0,63	2,50
m	5,70	5,33	5,32	4,30	1,57	1,17	1,16	0,82	0,75	0,73	0,72	0,63	
s	0,895	0,739	0,806	0,531	0,154	0,216	0,120	0,174	0,020	0,061	0,092	0,028	
s/m	16 %	14 %	15 %	12 %	10 %	19 %	10 %	21 %	22 %	8 %	13 %	4 %	

I, II, III, ... = lots d'animaux.

h = temps en heures écoulé depuis le réchauffement.

m = moyenne.

s = écart-type.

s/m = coefficient de variation.

Le coefficient de variation est plus constant que l'écart-type.

C. — LA RÉPONSE FOURNIE PAR LES TESTS STATISTIQUES

Les tests permettant la comparaison de plusieurs séries de mesures, et notamment l'analyse de variance utilisée ici, impliquent l'hypothèse que toutes les données sont tirées d'une population unique, c'est-à-dire que les moyennes *vraies* des séries de mesures sont égales et donc que les divers facteurs n'ont aucune influence. C'est l'hypothèse nulle. Le test répondra en indiquant le degré de probabilité pour que se réalise cette hypothèse nulle. Si la probabilité est faible, inférieure à 5 %, on conclura que les moyennes sont significativement différentes; si elle est très faible, inférieure à 1 %, on conclura que les différences entre les moyennes sont hautement significatives.

Lorsqu'on étudie la forme d'ensemble de la courbe, par exemple, l'hypothèse nulle consiste à supposer que les valeurs du métabolisme en fonction du temps sont constantes, aux fluctuations expérimentales près, c'est-à-dire que la courbe est assimilable à une droite horizontale. Si cette hypothèse est démentie, il faudra en conclure que le réchauffement provoque une certaine réaction et que la courbe n'est pas horizontale.

Mais il n'est jamais possible d'en déduire la proposition inverse, à savoir que l'hypothèse nulle est justifiée, que les moyennes sont identiques et que la courbe est effectivement une horizontale : il est toujours permis de supposer qu'un plus grand nombre de résultats, ou une plus grande précision des mesures rendraient le test significatif. « *Les tests statistiques permettent d'affirmer l'existence de différences, — avec un degré plus ou moins satisfaisant de probabilité —, mais ne permettent jamais d'affirmer des identités* » [LISON 1958, p. 50].

Il s'agit pour nous d'évaluer, au moyen de ces courbes, l'influence que peut avoir le réchauffement brusque sur chacune des espèces étudiées. Dans le prochain chapitre, nous comparerons, pour les divers animaux, les écarts entre niveaux métaboliques aux deux températures basse et haute, de façon à déterminer l'importance de la réaction. Au chapitre V, nous tenterons de retrouver, sur les courbes moyennes, les pointes et les irrégularités signalées par SCHLIEPER, de façon à déterminer la forme de cette réaction.

D. — ÉTUDE STATISTIQUE DE LA FORME DE LA COURBE BRUTE DE RÉCHAUFFEMENT

a. — Effet global du traitement.

L'analyse de variance [LAMOTTE 1948; LISON 1958] consiste à comparer la dispersion des données causée par un facteur déterminé (en l'occurrence, le facteur *traitement* que subissent les animaux, c'est-à-dire leur passage dans les appareils et leur réchauffement), avec celle que l'on dénomme *erreur* ou *dispersion résiduelle* et qui est causée par les facteurs incontrôlés (notamment la variation dans le comportement des divers individus et les variations expérimentales involontaires d'une série à l'autre).

Le contrôle d'un deuxième facteur, qui correspond à la variation entre *lots d'animaux*, permet d'augmenter la sensibilité du test. Les lots d'animaux de notre étude diffèrent entre eux par la taille des sujets, leur nombre, la saison, la température de la station au moment de la récolte et, par suite, les températures auxquelles se passe l'expérience. Plus le matériel est hétérogène, plus les conclusions auront une portée générale. Elles seront valables pour des animaux pris au hasard parmi les différentes tailles et étudiés à une période quelconque de l'année. La plus grande partie de la variation supplémentaire correspondante apparaîtra sous la rubrique *lots d'animaux* et sera éliminée de l'erreur selon l'équation :

Variation totale = variation due au traitement + variation entre les différents lots d'animaux + erreur¹.

Sans cette opération, l'analyse ne donnerait aucun résultat : le tableau XIII (en Annexe, p. 413) montre l'importance relative des diverses rubriques et notamment la valeur élevée qu'atteint la variation entre lots d'animaux.

L'erreur servira d'étalon pour l'étude de ces variations au moyen du test F de SNEDECOR, à partir des carrés moyens ou variances, d'où le nom de la méthode. Le test indiquera s'il existe des écarts significatifs, des hétérogénéités, d'une part au sein des divers lots d'animaux, d'autre part — ce qui nous importe ici — entre les mesures effectuées aux différentes heures du traitement. Dans le cas où il ne met en évidence aucun effet significatif du traitement, aucun accident dans la série des mesures en fonction du temps, la courbe doit être assimilée à une horizontale, de la façon décrite au paragraphe précédent.

b. — Analyse de la forme de la courbe.

Si le test global est susceptible d'indiquer l'existence d'un effet éventuel du traitement, il ne précise pas de quel ordre est cet effet, quel est l'aspect de la courbe, ni où se trouvent les données qui s'écartent des autres. Deux modes d'analyse ont servi conjointement pour répondre à ces questions : l'étude des régressions et les comparaisons élémentaires orthogonales.

a. — Les régressions.

Par deux points on peut toujours faire passer une droite, de formule $y = a + bx$. Par trois points, on peut toujours faire passer une courbe de formule $y = a + bx + cx^2$. La courbe passant par n points pourra être représentée par l'équation $y = a + bx + cx^2 + dx^3 + \dots + px^{n-1}$.

1. Mesurées par leurs *sommes des carrés* et leurs *degrés de liberté*, qui jouissent de propriétés additives.

Or il est possible de calculer [LISON 1958, p. 245; VESSEREAU 1960, p. 448], pour chacune de nos courbes moyennes, la fraction de variation en fonction du temps qui peut être attribuée au terme bx , dénommé terme linéaire, et la fraction qui peut être attribuée au reste de l'équation, dénommée termes non-linéaires, écarts par rapport à la ligne droite ou encore courbure. L'analyse de variance permet de tester la signification de ces deux termes, en comparant leur carré moyen à celui de l'erreur.

Le test du terme linéaire indiquera si la droite moyenne que l'on pourrait tracer à travers l'ensemble des points s'écarte significativement de l'horizontale ou pas, si elle a une pente différente de zéro, c'est-à-dire si le métabolisme, *dans son ensemble*, tend à augmenter, à diminuer, ou à demeurer invariable suivant le temps.

Le test des termes non-linéaires indiquera si la courbe, à la précision et dans les limites où on la connaît, diffère significativement d'une droite ou pas, autrement dit si l'équation comporte des termes supérieurs en x^2 , x^3 , etc... ou si l'intensité du métabolisme doit être considérée comme proportionnelle au temps.

Si la courbe ne diffère pas d'une droite, le problème est résolu. Mais si elle comporte une courbure significative, le test ne dira toujours pas à quelles valeurs exactement attribuer cette courbure. Des comparaisons élémentaires entre les différents points seront alors nécessaires.

β. Les comparaisons élémentaires orthogonales.

Grâce à ses propriétés additives, il est possible de décomposer la somme des carrés d'une comparaison globale en autant de comparaisons élémentaires indépendantes, dites orthogonales, qu'il y a de degrés de liberté. La forme de la courbe métabolique peut être analysée de la sorte.

Le plan choisi², avec ses coefficients polynomiaux³, pour une série de 5 mesures, telles que celles effectuées par la méthode chimique, est reproduit au tableau VII. Il est facile à étendre à la série de 10

TABLEAU VII. — Plan d'analyse pour une série de mesures chimiques.

COMPARAISONS ORTHOGONALES		TEMPÉRATURE BASSE	TEMPÉRATURE HAUTE			
			1 ^{re} mesure	2 ^e mesure	3 ^e mesure	4 ^e mesure
Temp. basse — Temp. haute		+ 4	- 1	- 1	- 1	- 1
A temp. haute	1 ^{re} mesure - 2 ^e mesure	0	+ 1	- 1	0	0
	3 ^e mesure — mes. préc.	0	+ 1	+ 1	- 2	0
	4 ^e mesure -- mes. préc.	0	- 1	+ 1	+ 1	- 3

2. Définition LISON, p. 98 et suiv. On affecte des signes + et — respectivement, les mesures qui s'opposent les unes aux autres à l'occasion de chaque comparaison.

3. Définition LISON, p. 105 et suiv.

ou 15 mesures fournies par la méthode manométrique. Ce plan satisfait aux exigences énumérées par LISON pour les comparaisons orthogonales :

1) Les sommes des coefficients des lignes horizontales sont toutes égales à zéro.

2) La somme des produits des coefficients de deux lignes quelconques est égale à zéro.

L'ensemble jouira, en conséquence, des propriétés des comparaisons orthogonales : le total des sommes des carrés de toutes les comparaisons élémentaires reproduira la somme des carrés correspondant au traitement global. Il en sera de même des degrés de liberté⁴.

La première comparaison orthogonale du plan nous apprendra si la moyenne des mesures à la température basse et celle de l'ensemble des mesures à la température haute sont significativement différentes. Elle nous apprendra donc l'importance de l'écart de niveau métabolique dû au réchauffement. Par différence, on pourra obtenir la variation correspondant à l'ensemble des autres comparaisons orthogonales, c'est-à-dire aux fluctuations de la courbe à température haute.

La deuxième comparaison orthogonale nous apprendra s'il y a une différence entre les chiffres des deux premières mesures après le réchauffement. La troisième comparaison nous apprendra s'il y a une différence entre la moyenne des deux premières et la troisième mesure, la quatrième comparaison s'il y a une différence entre la moyenne des trois premières et la quatrième, et ainsi de suite.

Ce plan permettra la mise en évidence des accidents de la courbe et tout particulièrement des différences entre les premières mesures, que nous cherchons à déceler chez les sténothermes. Mais il risque de faire apparaître de façon moins nette des variations rythmiques de part et d'autre d'une certaine moyenne, variations qui ne font pas l'objet des présentes recherches.

c. — **Résumé : analyse complète d'une courbe moyenne.**

Elle se fera de la façon suivante :

1) Calcul de l'erreur sur les séries complètes de mesures et test de la variation entre lots d'animaux et de la variation globale due au traitement.

2) Si le traitement produit un effet significatif, décomposition de cet effet : première comparaison orthogonale entre valeurs à température basse et valeurs à température haute.

3) Test de la variation restante, ou variation à la température haute : suivant l'importance de cette variation par rapport à l'erreur, la courbe correspondante diffère d'une horizontale ou pas.

4) Si le test est significatif (courbe non horizontale), étude de la régression : la courbe à la température haute peut être une droite inclinée, ou comporter une certaine courbure.

4. Cette analyse simultanée est plus efficace que ne le seraient des tests effectués séparément sur les moyennes prises deux à deux, parce que l'on compare chaque variance élémentaire à celle de l'erreur pour l'ensemble des données, dont le nombre de degrés de liberté est bien plus grand, l'estimation bien meilleure [Lison, p. 93].

5) Si le tracé comporte une certaine courbure, il est figuré par une ligne brisée joignant les différents points, et la décomposition se poursuit au moyen des autres comparaisons élémentaires du tableau VII, entre les deux premières mesures, la moyenne des premières et la troisième, et ainsi de suite, en faisant apparaître les inflexions de la courbe.

Le tableau XIII de l'Annexe (p. 413) donne un exemple de cette méthode d'analyse. Les autres résultats numériques représentent un ensemble trop important pour paraître ici.

d. — Homogénéité de l'erreur commune.

La même erreur calculée à partir de l'effet global (p. 343) sert d'étalon pour chacun des tests et notamment pour chacune des comparaisons élémentaires orthogonales. Or la variabilité est-elle bien constante tout au long de la courbe?

Selon BARNES et BARNES [1959], le refroidissement brusque de Balanes extraites de leur coquille provoque une réponse oscillatoire qui se poursuit pendant 6 heures. Pour peu qu'elles ne soient pas synchrones chez tous les lots d'animaux, de telles oscillations initiales, par exemple, seraient susceptibles, en se produisant lors du réchauffement des individus étudiés ici, d'augmenter la variance des premières mesures à la température haute et d'elles seules. Des vérifications sur plusieurs espèces ont montré que tel n'est probablement pas le cas. Comme l'indique le tableau VIII pour l'une d'elles

TABLEAU VIII. — Homogénéité de la variance le long de la courbe. *Asellus aquaticus*, méthode manométrique, réchauffement + 5°, 10 répétitions des mesures, 9 degrés de liberté pour chaque estimation de la variance.

ABSCISSES DE LA COURBE		CONSUMMATION D'OXYGÈNE (unités logarithmiques)	
		Moyennes	Variances
A la température basse		1 545	54 582
	1,5	1 661	37 939
	3	1 658	33 706
	5	1 606	36 701
Heures	7	1 608	32 919
passées	10	1 626	33 905
à la température haute	15	1 607	38 410
	20	1 567	47 448
	25	1 536	52 205
	30	1 557	48 001

La variance peut être considérée comme constante.

prise au hasard, la valeur de la variance en chacun des points de la courbe peut être considérée comme constante, à la précision avec laquelle elle est connue : aucune différence n'atteint le seuil de signification.

La transformation logarithmique rend, nous l'avons vu, plus homogène la variance des mesures relatives aux différents lots d'animaux et aux différentes températures, contribuant encore à satisfaire à cette exigence de l'analyse de variance.

E. — ÉTUDE DES COURBES-TÉMOINS ET DES COURBES CORRIGÉES

Elle se pratique exactement comme pour les précédentes. En ce qui concerne les courbes-témoins, les termes *température basse* et *température haute* feront seulement place à *premier jour* et *jours suivants*.

Chacun des points de la courbe corrigée représente la différence entre un point de la courbe brute et un point de la courbe-témoin, tracées en valeurs logarithmiques (si l'on exprimait les résultats en unités de consommation d'oxygène non transformées, chacun des points représenterait le rapport des deux autres). L'erreur pour la courbe corrigée, toujours calculée à partir des valeurs logarithmiques, sera, en tant qu'erreur sur une différence, pratiquement doublée et voisine de la somme des erreurs pour les deux autres courbes. Plus exactement, les points des deux courbes seront assimilés à une population unique pour l'erreur de laquelle nous posséderons deux estimations, qu'il sera alors nécessaire de combiner selon la formule mentionnée par L'HÉRITIER [1949] et LISON [1958] :

V erreur corrigée =
$$\frac{2 \text{ (SC erreur brute + SC erreur témoin)}}{\text{DL erreur brute + DL erreur témoin}}$$

où V = carré moyen, SC = somme des carrés, DL = degrés de liberté. La sensibilité du test sera évidemment près de deux fois moindre.

F. — DONNÉES ABERRANTES ET DONNÉES MANQUANTES

Les tests rapportés par SACHS [1959] ont servi à déterminer objectivement si certaines données, d'allure aberrante, devaient être éliminées. Ils ont conduit à en rejeter 2 seulement pour l'ensemble du travail.

Il arrive parfois que manquent certains des derniers résultats dans une série de mesures, par suite, soit du dérèglement d'un appareil ou d'une fausse manœuvre, soit encore de la mort de l'un des animaux du groupe. Ils ont été remplacés par des valeurs calculées au moyen de la formule

de YATES (in LISON, p. 148). La variation totale et l'erreur perdent alors chaque fois un degré de liberté. Les valeurs remplacées de la sorte sont au nombre de 43 sur un total voisin de 2 800 mesures, soit environ 1,5 %.

G. — ÉTUDE COMPARATIVE DE L'IMPORTANCE DE LA RÉACTION AU RÉCHAUFFEMENT

Les mesures permettent de faire d'autres comparaisons si on les envisage sous un angle un peu différent, celui de l'écart relatif de niveau métabolique provoqué par le réchauffement. La différence $\log H - \log B$ entre valeur logarithmique du métabolisme à la température haute, pris à une heure donnée, et valeur logarithmique du métabolisme à la température basse, interviendra dans l'appréciation de cet écart.

Cependant, chez plusieurs espèces, le niveau du métabolisme tend à varier d'un jour à l'autre, nous l'avons constaté. Des calculs préliminaires montrent que les séries de mesures à température constante comportent souvent des différences significatives entre le premier jour et les jours suivants, d'où la nécessité d'une correction par les témoins, semblable à celle appliquée aux courbes brutes, avec le même effet néfaste sur la précision. C'est donc finalement l'écart $\log H - \log B$ corrigé qui servira à mesurer l'importance de la réaction au réchauffement. L'étude statistique des valeurs de ce coefficient est décrite en Annexes II et III, pp. 414 à 421.

Enfin certaines espèces ont également été soumises à un réchauffement de 10°. L'examen de la courbe représentant la variation du métabolisme en fonction de l'intensité du réchauffement qui peut prendre les trois valeurs 0, + 5 et + 10, permettra une nouvelle comparaison de ces espèces entre elles. Le tracé de cette courbe est, chaque fois, établi statistiquement selon la méthode exposée en Annexe IV, p. 421.

CHAPITRE IV

**IMPORTANCE DE L'ÉCART MÉTABOLIQUE CAUSÉ
PAR LE RÉCHAUFFEMENT. ÉTUDE COMPARATIVE
DE CET ÉCART ET DU Q_{10} .**

Avant d'examiner, au chapitre suivant, la forme des courbes après réchauffement, il convient de les situer les unes par rapport aux autres, c'est-à-dire de comparer leurs niveaux relatifs le long de l'axe des ordonnées en prenant comme origine de cet axe la valeur du métabolisme à la température basse. Il s'agit donc de calculer, pour chacune d'elles, l'écart métabolique provoqué par le réchauffement. Les écarts métaboliques des différentes espèces sont groupés dans plusieurs analyses statistiques, qui permettent leur comparaison objective. Parmi ces études, les unes réunissent les résultats des expériences concernant le réchauffement de 5°, les autres font intervenir en outre, chez les Planaires et les Ephémères qui ont fait l'objet de recherches complémentaires, des expériences avec réchauffement de 10°.

**A. — LE RÉCHAUFFEMENT DE 5°, ÉTUDIÉ
PAR LES DEUX MÉTHODES CHIMIQUE ET MANOMÉTRIQUE**

L'écart métabolique E_5 provoqué par le réchauffement est mesuré, le chapitre précédent l'a indiqué, par une différence de logarithmes.

$$E_5 = \log H - \log B = \log H/B$$

Le rapport H/B est un coefficient analogue au Q_{10} , et que l'on pourrait appeler Q_5 , coefficient par lequel est multiplié le métabolisme lorsque la température augmente de 5°. Q_{10} et Q_5 sont liés par la formule simple :

$$\log Q_{10} = 2 \log Q_5$$

Ainsi, l'écart métabolique utilisé correspond à une valeur logarithmique du Q_{10} :

$$E_5 = 1/2 \log Q_{10}$$

a. — La variabilité du Q_{10} d'après les travaux antérieurs. Ses conséquences.

Le Q_{10} de chaque espèce et, par suite, l'écart métabolique qui nous intéresse, ne semblent pas être des coefficients absolument constants.

Selon RAO et BULLOCK [1954], TASHIAN [1956] et bien d'autres, le Q_{10} dépend de la taille des individus. Les présentes expériences intéressent un échantillonnage aussi complet que possible de toutes les tailles d'individus existant dans le biotope. La variation résultante sera, dans l'analyse statistique, une des composantes de l'erreur.

Le Q_{10} semble encore dépendre de la température d'acclimatation, dans le cas, par exemple, des battements cardiaques de *Gammarus* [SCHWARZKOPFF 1955] et de *Triturus* [BARLOW 1961]. Il varie avec la saison chez le crabe *Uca* [VERNBERG 1959 a]. Mais, surtout, de nombreuses expériences démontrent qu'il n'est pas toujours constant d'une zone de température à l'autre [RAO et BULLOCK 1954; BELEHRADEK 1957], bref, que la courbe *logarithme du métabolisme en fonction de la température* n'est pas toujours une droite. Parmi les espèces qui nous intéressent ici, c'est le cas notamment des exemplaires de *Crenobia alpina* et *Planaria gonocephala* originaires du centre de l'Allemagne [BLÄSING 1953] ainsi que des *Ancylus fluviatilis* et *Acroloxus lacustris* du Danemark [BERG 1952]. La courbe métabolisme-température de ces animaux présente en effet un maximum situé entre 15 et 25°, suivant la saison, pour les Planaires, aux environs de 30° pour les Mollusques. Ces maximums, au-delà desquels les phénomènes respiratoires se dérèglent, interviennent à des températures inhabituelles, anormales pour les animaux et proches de la température létale.

Il est donc utile de rappeler que, certains cas de réchauffement de 10° mis à part, la température des expériences décrites ici ne s'écarte pas d'une zone moyenne, qu'elle reste toujours voisine des valeurs enregistrées dans la nature, en suivant les fluctuations saisonnières. Ainsi la température des expériences sur les Planaires et les Mollusques ne dépasse pas 23° en été, alors que les milieux naturels d'*Acroloxus* et de *Crenobia* peuvent atteindre 24 à 26°. Elles intéressent donc une partie assez rectiligne de la courbe métabolisme-température. Si cette partie comporte des fluctuations de pente, l'erreur de l'analyse statistique en tiendra compte.

Enfin l'acclimatation d'un animal à une certaine température modifie souvent le Q_{10} , qui varie donc en fonction du temps passé à cette température [PROSSER 1955 et 1958; FLORKIN 1958]. C'est notamment le cas de certains crabes [TEAL 1959; VERNBERG 1959 b; DEHNEL 1960] ou de poissons du genre *Gillichthys* [BARLOW 1961]. Il a donc semblé utile d'étudier séparément deux valeurs de l'écart métabolique et du Q_{10} , la première correspondant à la réaction

immédiate de l'animal, la seconde traduisant son comportement après un séjour de 24 heures à la nouvelle température².

La figure 18 indique le mode de calcul de ces deux valeurs de l'écart.

FIG. 18. — Calcul de l'écart métabolique, d'après une paire de courbes théoriques. Valeur immédiate de l'écart, relative à la 1^{re} mesure après le réchauffement : $E_{s1} = R_1 - T_1$. Valeur de l'écart après acclimation de 24 heures : $E_{s25} = R_{25} - T_{25}$.

b. — Valeurs de l'écart métabolique et du Q_{10} (Tableaux IX et X)

L'écart métabolique varie de 35 à 326, le Q_{10} correspondant de 1,2 à 4,5.

Par comparaison, la littérature fournit les données suivantes :

— Un Q_{10} de 5 à 6 dans la partie moyenne ascendante des courbes métabolisme-température de *Crenobia* et *Planaria* après acclimation [BLÄSING 1953], les sujets étant disposés dans un lent courant d'eau susceptible de renouveler le milieu. Ces valeurs sont très élevées, bien supérieures à celles du tableau X. D'autres différences sont déjà apparues (p. 306 et suiv.) entre les individus qu'étudie BLÄSING et ceux dont il est question ici.

— Un Q_{10} de 1,5 chez *Asellus aquaticus* après acclimation, dans l'appareil de WARBURG, c'est-à-dire sur le fond lisse d'un flacon en mouvement perpétuel [EDWARDS et LEARNER 1960]. Les coefficients du tableau X, mesurés sur un substrat rugueux et immobile, sont à peine plus faibles.

2. L'analyse ne permet aucune comparaison de ces deux valeurs entre elles. La comparaison fait, nous le verrons, l'objet du chapitre suivant.

TABLEAU IX. — Écart métabolique immédiat causé par le réchauffement de 5°. Entre parenthèses, les valeurs correspondantes du Q_{10} . Les données sont corrigées pour le comportement des témoins, chaque résultat étant établi, selon le mode de calcul décrit dans la figure 18, à partir de 10 expériences de réchauffement et 6 expériences-témoins.
Analyse statistique en Annexe II.

	MÉTHODE CHIMI- QUE	MÉTHODE MANOMÉ- TRIQUE	MOYENNES	
<i>Crenobia</i>	326 (4,5)	256 (3,3)	291	} 254 (3,2)
<i>Planaria</i>	131 (2,3)	254 (3,2)	218	
<i>As. cavaticus</i>	41 (1,2)	198 (2,5)	119	} 113 (1,7)
<i>As. aquaticus</i>	113 (1,7)	98 (1,6)	106	
<i>Gammarus</i>	82 (1,5)	93 (1,5)	88	} 104 (1,6)
<i>Baetis</i>	213 (2,7)	195 (2,5)	204	
<i>Cloëon</i>	248 (3,1)	236 (3,0)	242	} 223 (2,8)
Moyenne générale	172	190		
<i>Ancylus</i>	255 (3,2)	239 (3,0)	247	} 189 (2,4)
<i>Acrolorus</i>	45 (1,2)	218 (2,7)	132	

TABLEAU X. --- Écart métabolique après réchauffement de 5° et séjour de 24 heures à la température haute. Entre parenthèses, les valeurs correspondantes du Q_{10} . Les données sont corrigées pour le comportement des témoins, chaque résultat étant établi, selon le mode de calcul décrit dans la figure 18, à partir de 10 expériences de réchauffement et 6 expériences-témoins. Analyse statistique en Annexe III.

	MÉTHODE CHIMI- QUE	MÉTHODE MANOMÉ- TRIQUE	MOYENNES	
<i>Crenobia</i>	261 (3,3)	218 (2,8)	239	235 (3,0)
<i>Planaria</i>	188 (2,4)	272 (3,5)	230	
<i>As. cavaticus</i>	44 (1,2)	221 (2,8)	133	89 (1,5) } 108 (1,6) } 151 (2,0)
<i>As. aquaticus</i>	56 (1,3)	35 (1,2)	46	
<i>Gammarus</i>	180 (2,3)	113 (1,7)	147	
<i>Baetis</i>	167 (2,2)	224 (2,8)	195	
<i>Cloëon</i>	208 (2,6)	265 (3,4)	236	216 (2,7)
Moyenne générale	158	193		
<i>Ancylus</i>	231 (2,9)	113 (1,7)	172	166 (2,1)
<i>Acroloxus</i>	69 (1,4)	253 ? (3,2)	161	

— Pour le Q_{10} de *Gammarus pulex* après séjour de durée variable à des températures comprises entre 10 et 20°, on relève :

4 à 5,8 [POTONIE 1924. Mesures en milieu confiné stagnant].

1,6 [SUOMALAINEN 1958. Milieu renouvelé].

1,6 à 2 [WAUTIER et TROJANI 1960. Milieu confiné stagnant]

et chez l'espèce voisine *Gammarus roeseli* :

1,7 [LUKACSOVICS 1958. Manomètre de WARBURG].

1,7 [WOYNAROVICH 1961. Milieu confiné stagnant].

Les résultats les plus anciens, ceux de POTONIE, semblent aberrants. Les autres correspondent assez bien aux chiffres de 1,5 à 2,3 qui figurent aux deux tableaux.

Plusieurs graphiques, établis pour les Ancyliidés en milieu stagnant confiné permettent de calculer les valeurs approximatives suivantes :

Chez *Ancylus*, Q_{10} immédiat = 2,5 à 3,5 [BERG 1952]

Q_{10} acclimaté = 2,5 à 3 [MARQUE 1955].

Chez *Acroloxus*, Q_{10} immédiat = 2 à 3 [BERG 1952].

Il y a concordance entre ces résultats et ceux de la méthode chimique pour *Ancylus* seulement.

c. — Interprétation

L'analyse statistique des données des deux tableaux IX et X figure dans les Annexes II et III, sauf en ce qui concerne les Mollusques, pour lesquels les mesures manométriques sont en nombre plus faible.

Les points suivants se dégagent de cette analyse :

a. — En ce qui concerne les espèces.

1) Lorsqu'on fait appel à la méthode chimique, l'écart métabolique immédiat de *Crenobia* est significativement plus fort que celui de *Planaria* (Annexe II A). Des deux courbes métabolisme-temps, qui seront examinées au chapitre V, celle de *Crenobia* débute ainsi à un niveau plus élevé que celle de sa parente.

Nous l'avons vu, la méthode chimique se distingue surtout par la stagnation de l'eau et la diminution progressive du taux d'oxygène dissous³. D'après les graphiques de BLÄSING [1953], *Crenobia* se montre précisément plus sensible que *Planaria* aux variations de la tension d'oxygène. Les conditions propres à la méthode envisagée semblent donc défavorables : lorsqu'elles sont toutes deux exposées à ces conditions, le réchauffement de 5° exerce initialement plus d'influence sur *Crenobia* que sur *Planaria*. Mais ce n'est plus le cas lors des mesures manométriques, où les conditions sont meilleures.

3. L'influence du transvasement est ici la même dans les deux méthodes, puisqu'il s'agit de l'écart immédiat, c'est-à-dire chaque fois de la première mesure d'une série.

2) Le comportement d'*Asellus cavaticus* est variable : son Q_{10} est toujours très faible lorsqu'on utilise la méthode chimique, il est plus élevé lorsqu'on utilise la méthode manométrique (Annexes II B a et III B a). Des deux courbes métabolisme-temps correspondantes, la première sera située significativement plus bas que la seconde.

Dans les conditions de la méthode chimique, l'animal, qui n'a pourtant jamais subi le moindre réchauffement au fond de sa grotte, ne montre aucun indice de sténothermie dans le sens de SCHLIEPER. Le faible Q_{10} dont fait alors preuve ce cavernicole correspond aux résultats de WAUTIER et TROIANI [1960], qui utilisaient une méthode semblable pour *Niphargus*, mais se trouve en désaccord avec ceux qu'obtient DEROUET [1953] et DRESKO-DEROUET [1959] pour *Niphargus* et *Caecosphaeroma*.

Les conditions dans lesquelles s'effectue la mesure sont de la plus haute importance pour *Asellus cavaticus*, c'est un fait nettement établi par l'analyse statistique. L'interprétation en est cependant délicate : comment savoir, en effet, si la faiblesse d'une réaction métabolique est favorable ou défavorable à un animal? Notre Aselle habite souvent les eaux rapides [GINET 1953] et ignore le confinement : la méthode manométrique pourrait donc sembler, de son point de vue, la plus naturelle. Mais, au lac de La Balme, les débris ligneux sur lesquels il vit occupent la zone benthique, particulièrement calme, sans que les individus paraissent le moins du monde en souffrir.

Une expérience tentée pour éclaircir l'influence des deux méthodes, s'est révélée négative : sur 40 individus soumis à un réchauffement brusque de 5°, dont 20 en milieu stagnant et 20 en milieu agité par un aérateur, aucun n'est mort pendant les 3 jours passés à la température haute. Qui plus est, le résultat est le même après un réchauffement de 10° : *Asellus cavaticus* se montre résistant à la stagnation de l'eau. Aucune hypothèse satisfaisante ne se présente donc pour expliquer la faiblesse de l'écart métabolique mesuré par la méthode chimique. Le chapitre V donnera d'autres détails sur le comportement singulier de cette espèce.

3) L'analyse ne signale aucune différence parmi les Ephémères. En comparaison des autres groupes, qui ont subi le même nombre de mesures, celui-ci est homogène.

4) L'ensemble des Crustacés se montre particulièrement peu sensible à la température ($Q_{10} = 1,6$ en moyenne), mais on doit en séparer *Asellus cavaticus* au comportement spécial. En comparaison (Annexes II D, II E, III D et III E), les réactions des Ephémères, des Planaires et peut-être la réaction initiale d'*Ancylus* sont beaucoup plus accusées : le Q_{10} moyen est voisin de 3. Les courbes métabolisme-temps du chapitre V se répartiront principalement en

deux groupes : les courbes basses de *Gammarus pulex* et *Asellus aquaticus*, les courbes élevées des Ephémères et des Planaires.

β. — *En ce qui concerne les méthodes de mesure.*

Il existe des différences très importantes dans les réactions de certains animaux, suivant les conditions où ils sont placés. C'est le cas pour *Asellus cavaticus*, et, semble-t-il *Acroloxus lacustris*, qui n'ont, par ailleurs, rien de commun, mais chez qui l'influence de la méthode masque les autres phénomènes, rendant leur interprétation malaisée. La réaction immédiate des deux Planaires au réchauffement est différente dans les conditions de la méthode chimique; elle est plus homogène dans les conditions de la méthode manométrique.

Mais chez les autres espèces, les deux méthodes donnent des résultats concordants et des chiffres assez voisins.

B. — LES RÉCHAUFFEMENTS DE 5 ET DE 10°,
ÉTUDIÉS PAR LA MÉTHODE MANOMÉTRIQUE

Dans le but de faciliter l'interprétation générale de leurs autres réactions, les animaux qui se sont révélés les plus sensibles, c'est-à-dire les Planaires et les Ephémères ont été soumis à un petit nombre de mesures manométriques relatives à un réchauffement brusque de 10°.

Plutôt que de corriger l'écart métabolique, comme dans le paragraphe précédent, il a semblé préférable de considérer trois valeurs distinctes de cet écart, celles qui sont causées par le réchauffement de 10°, par celui de 5° et par celui de 0°, cette dernière déduite du comportement des témoins. L'étude consistera alors à établir, chaque fois, le tracé de la courbe représentant les variations de l'écart métabolique en fonction de l'intensité du réchauffement.

a. — **Les Planaires.** (*fig. 19*, analyse statistique en Annexe IV, p. 421 et *fig. 20*).

La première réaction des animaux (*fig. 19*) est pratiquement proportionnelle à l'intensité du réchauffement. Cette réaction étant mesurée par le logarithme du métabolisme, la température a donc bien, dans les deux heures, un effet sensiblement exponentiel⁴.

Mais la proportion n'est pas la même pour les deux espèces : le métabolisme de *Crenobia* varie davantage. Or une analyse précédente⁵ a montré cet animal réagissant, au début, plus fortement

4. Cf. p. 339 et suivantes.

5. p. 355.

FIG. 19. — Influence de l'intensité du réchauffement sur l'écart métabolique immédiat de *Crenobia alpina* (points) et *Planaria gonocephala* (croix). Méthode manométrique. Tracés établis d'après l'analyse statistique de l'Annexe IV.

FIG. 20. — Influence de l'intensité du réchauffement sur l'écart métabolique de *Crenobia alpina* (points) et *Planaria gonocephala* (croix) après séjour de 24 heures à la température haute. Méthode manométrique. Tracés établis d'après l'analyse statistique.

que *Planaria*, dans les conditions de la méthode chimique. Les deux conclusions coïncident : c'est la Planaire alpine qui, dans tous les cas, fait preuve de la plus grande sensibilité au réchauffement.

Le lendemain (fig. 20), les différences entre espèces s'atténuent. Mais la réaction n'est plus proportionnelle à l'intensité du réchauffement : les Planaires s'accliment (s'adaptent ou « s'essoufflent » !) davantage après un réchauffement de 10°.

b. — Les larves d'Éphémères (fig. 21 et 22).

Comme pour les Planaires, il faut se garder de conclure à une distinction tranchée entre le comportement immédiat des animaux et leur comportement après 24 heures d'acclimation. L'observation des figures 21 et 22 montre que la disposition des points y est assez voisine et que seul un espacement plus ou moins grand de ces points rend certains caractères significatifs dans le premier cas, d'autres dans le second.

Néanmoins, l'intervention du réchauffement de 10° permet de déceler, chaque fois, une différence de comportement entre les deux Éphémères, différence qui n'apparaissait pas dans l'analyse du réchauffement de 5° seul. Des deux larves, c'est *Cloëon*, celle d'eau stagnante et de température variable sur le métabolisme de laquelle

FIG. 21. — Influence de l'intensité du réchauffement sur l'écart métabolique immédiat des larves de *Baetis rhodani* (points) et de *Cloëon dipterum* (croix). Méthode manométrique. Tracés établis d'après l'analyse statistique. En traits interrompus, la droite obtenue, par comparaison, avec *Ecdyonurus venosus*.

FIG. 22. — Influence de l'intensité du réchauffement sur l'écart métabolique des larves de *Baetis rhodani* (points) et de *Cloëon dipterum* (croix) après séjour de 24 heures à la température haute. Méthode manométrique. Tracés établis d'après l'analyse statistique.

le réchauffement a le plus d'influence. Les conditions de la méthode manométrique, apparemment défavorables à cette espèce, doivent-elles faire considérer comme aberrants les résultats qui s'y rapportent?

Le comportement d'une troisième larve d'Éphémère suggère une autre explication. *Ecdyonurus venosus* est un animal d'eau courante, que l'on rencontre avec *Baetis rhodani* dans le cours moyen de l'Yzeron, à Pont-de-Pinay par exemple, et dans une partie du cours supérieur [FIASSON 1964]. Cependant la courbe d'*Ecdyonurus*, tracée d'après les séries de mesures effectuées sur cet animal, montre, dans la figure 21 où les autres lignes sont des droites, une pente voisine, non de celle de *Baetis*, mais de celle de *Cloëon*.

Or, du point de vue physiologique, il existe une différence importante entre *Baetis* d'une part, *Ecdyonurus* et *Cloëon* d'autre part. Les trachéobranchies de la première sont fixes, celles des secondes sont mobiles et capables, grâce à leurs battements, de faire circuler l'eau qui baigne le corps des larves [EASTHAM 1937; WINGFIELD 1939]. Ces dernières disposent ainsi toujours, selon leurs besoins qui augmentent avec la température, de nouvelles quantités d'oxygène respiratoire. Pour *Baetis*, au contraire, le renouvellement de ce gaz n'est assuré que par sa diffusion dans l'eau et surtout par le courant. Il n'y a ainsi rien d'étonnant à ce que, dans un milieu déterminé, la respiration de la larve suive plus difficilement les variations de la température.

Les différences qui apparaissent entre animaux se trouvent renforcées par le fait que la teneur en oxygène dissous diminue à mesure que l'eau s'échauffe. Cette diminution ne peut guère exercer d'influence sur la respiration de *Cloëon dipterum* et d'*Ecdyonurus venosus*, qui sont capables d'une certaine régulation [FOX, WINGFIELD et SIMMONDS 1937; WINGFIELD 1937; AMBÜHL 1959]. Mais il en va autrement de *Baetis* : chez plusieurs espèces de ce genre, la respiration et la survie des larves dépendent nettement de la teneur en oxygène dissous [FOX, WINGFIELD et SIMMONDS 1937; AMBÜHL 1959], laquelle influence la vitesse de diffusion. Cette teneur agit donc sur la respiration en sens inverse de la température.

Bien que, dans les limites envisagées, la consommation d'oxygène de *Baetis* augmente, certes, toujours avec l'intensité du réchauffement, l'augmentation est progressivement freinée par la difficulté qu'éprouve l'animal à se procurer les quantités de gaz supplémentaires correspondantes, difficulté d'autant plus grande que le milieu contient de moins en moins d'oxygène — le déséquilibre croissant entre les quantités nécessaires et les quantités disponibles cause finalement la mort par asphyxie⁶. Il est donc normal que, comparé à des parents possédant, grâce sans doute aux battements de leurs branchies, une certaine faculté de régulation (cette dernière apparemment meilleure chez *Cloëon* que chez *Ecdyonurus*), *Baetis* montre, toutes choses égales d'ailleurs, un métabolisme respiratoire moins influencé par la température. C'est là une explication possible du non-parallélisme des courbes de ces animaux et de la courbure de celle de *Baetis* après 24 heures.

C. — CONCLUSION

Cette étude comparative de l'écart métabolique causé par le réchauffement permet de séparer les animaux en deux groupes principaux : d'un côté les Crustacés *Gammarus pulex* et *Asellus aquaticus*, faiblement influencés par le réchauffement, de l'autre les Planaires et les Ephémères, dont la dépendance à l'égard de la température est beaucoup plus marquée.

A l'intérieur de ce deuxième groupe, l'analyse fait apparaître quelques petites différences entre espèces voisines, mais c'est alors toujours l'animal de milieu variable qui se montre le plus sensible au réchauffement : dans des conditions extrêmes, *Crenobia* réagit plus fortement que *Planaria*, *Cloëon* plus fortement que *Baetis*.

6. Qu'il ne faut apparemment pas confondre avec la mort par la chaleur : *Baetis* a toujours la température létale la plus basse, que le milieu soit normalement pourvu, ou sursaturé d'oxygène [WHITNEY 1939].

CHAPITRE V

**FORME DE LA COURBE : VARIATION DE LA RÉPONSE
PENDANT LE TEMPS QUI SUIV LE RÉCHAUFFEMENT**

Connaissant les positions relatives des courbes les unes par rapport aux autres, nous allons pouvoir aborder l'examen détaillé de chacun des tracés séparément. Ces tracés représentent, pour chaque espèce, l'évolution de la réaction pendant le temps qui suit le changement de température. Leur étude revient à comparer chaque fois entre elles les valeurs de l'écart métabolique immédiat, de l'écart après un séjour de 24 heures à la température haute et de tous leurs intermédiaires.

Ainsi que le montrent les enregistrements du chapitre II, les variations thermiques journalières sont de nature cyclique : l'élévation de température s'exerce quotidiennement pendant un temps limité. Dans les stations où apparaît la plus forte variation, celles de Corcelles et de Jons, la durée pendant laquelle règnent des températures supérieures à la moyenne journalière n'excède pas 10 heures. La seule partie des courbes en fonction du temps, qui puisse être considérée comme décrivant la réaction aux variations journalières, est donc la toute première partie, celle qui intéresse au plus les 10 premières heures. La suite ne fait que nous renseigner sur le comportement envers une élévation de température persistante et permettre la comparaison avec les courbes des autres auteurs.

A. — LES PLANAIRES**a. — *Crenobia alpina* (fig. 23 a et b)*****α. — Méthode chimique, expériences-témoins.***

Il existe une différence hautement significative entre le premier jour et les jours suivants : les Planaires respirent plus intensément le premier jour. Ce phénomène est susceptible de fausser la comparaison entre métabolisme à la température basse (mesuré le premier jour) et métabolisme à la température haute (mesuré les jours suivants). La correction par le comportement des témoins, intervenue dans le calcul de l'écart métabolique au chapitre précédent, est donc justifiée.

Aucune hétérogénéité n'apparaît, au contraire, pour le nombre de mesures effectuées, dans les résultats des 2^e et 3^e jours, les Pla-

FIG. 23 a. — La réaction au réchauffement de 5° chez *Crenobia alpina*. — 1^{er} point : mesure du 1^{er} jour, à la température basse. — A partir de l'heure 0 : mesures des 2^e et 3^e jours. — Courbes témoin : la température est la même le 1^{er} et le 2^e jour. — Courbes +5 : les animaux subissent un réchauffement de 5° à l'heure 0. — Chim. : résultats de la méthode chimique. — Mano. : résultats de la méthode manométrique. — La courbe corrigée représente la différence entre la courbe brute et la courbe témoin, ainsi qu'il est expliqué aux chapitres II et III.

Pente des droites : chim. + 5 brute = $-2,38 \pm 0,91$; chim. + 5 corrigée = $-2,71 \pm 1,28$; mano. témoin = $+4,59 \pm 1,90$ (limites de l'intervalle de confiance au seuil de 95 %).

naïres respirant de façon pratiquement constante. (Le coefficient F de 1,11 est bien inférieur au seuil de signification, qui s'élève à 3,01).

β . — *Méthode chimique, réchauffement + 5°.*

La différence entre les niveaux métaboliques à la température basse et à la température haute atteint un degré élevé de signification. Corrigée pour le comportement des témoins, qui aboutit à l'augmenter légèrement (*fig. 23 a*, courbe chimique corrigée), elle a fait l'objet du chapitre précédent : l'analyse a montré que, dans les premières heures qui suivent le réchauffement, elle est plus importante chez *Crenobia alpina* que chez beaucoup d'autres espèces.

Au sein des moyennes brutes, des différences très nettes apparaissent à la température haute. Etant donnée la valeur élevée du coefficient F pour la régression linéaire, il faut conclure à une variation graduelle du métabolisme avec le temps : la courbe a une pente générale différente de zéro. Les écarts sur la droite de régression n'atteignant pas le seuil de signification, cette courbe, dans les limites et à la précision avec laquelle on la connaît, ne diffère pas d'une droite. Sa pente est une pente négative égale à $-2,38$, ou, plus exactement, il y a 95 chances sur 100 que cette pente soit comprise entre $-1,47$ et $-3,29$ unités logarithmiques par heure. La respiration constante des témoins pendant les 2^e et 3^e jours a montré que l'application d'une correction est inutile pour cette période, mais, qu'on la fasse intervenir ou non, les conclusions sont les mêmes : le métabolisme de *Crenobia* atteint sa nouvelle valeur immédiatement après le changement de température, pour décroître ensuite lentement et régulièrement pendant 24 heures.

γ . — *Méthode manométrique, expériences-témoins¹.*

La courbe remonte graduellement le deuxième jour (régression linéaire hautement significative). Elle doit être considérée comme une droite (écarts sur la droite non significatifs), de pente comprise entre $+2,69$ et $+6,49$ unités logarithmiques par heure. La respiration, mesurée en ces unités logarithmiques, augmente donc proportionnellement au temps passé par les animaux dans le respiromètre.

La comparaison, chez *Crenobia*, des courbes-témoins établies par les deux méthodes chimique et manométrique, permet donc de

1. Étant donnée la faible consommation d'oxygène de *Crenobia* aux températures moyennes (courbes-témoins, réchauffement de 5°), la durée d'une mesure ne pouvait être inférieure à 3 ou 4 heures sous peine d'augmenter dangereusement l'erreur expérimentale, d'où le petit nombre des résultats et leur espacement dans le temps.

conclure à une certaine forme d'accoutumance ou de sensibilisation graduelle des individus aux conditions du respiromètre dans lequel ils séjournent longtemps. Le phénomène n'intervient pas dans les flacons, d'où ils sont retirés à la fin de chaque mesure par la méthode chimique.

8. — *Méthode manométrique, réchauffement + 5°.*

Le rapport F pour l'ensemble des mesures à la température haute dépasse le seuil de 99 % : le métabolisme varie nettement pendant le temps qui suit le réchauffement. Pour la régression linéaire, ce même rapport n'est pas significatif : on ne peut pas dire que, dans son ensemble, le métabolisme augmente ou diminue au cours du temps. Enfin les écarts sur la droite de régression, correspondant aux termes non-linéaires, sont très importants : la courbe n'est pas une droite.

Il devient alors nécessaire de faire appel à la deuxième méthode d'analyse, de façon à localiser les irrégularités du tracé, qui comporte, d'après cette analyse et la figure 23 a :

-- une partie initiale ascendante (écarts hautement significatifs entre la 2^e et la 6^e heure, entre la 10^e heure et les heures précédentes).

— après la 10^e heure, une partie approximativement horizontale.

Ce schéma décrit le comportement réel des *Crenobia* dans le respiromètre : leur consommation d'oxygène atteint le niveau correspondant à la température haute avec un retard d'au moins 6 heures. Or nous venons de constater que la partie initiale ascendante de la courbe n'est pas caractéristique des individus que l'on vient de réchauffer, puisque ceux que l'on traite de façon comparable mais à température constante, ont également une courbe ascendante. D'où l'utilité de déterminer le comportement *relatif* des uns par rapport aux autres.

Bien que la courbe corrigée ait tendance, dans l'ensemble, à descendre au cours du temps (régression linéaire hautement significative) et malgré la plus grande incertitude due à la correction, elle comprend encore, jusqu'à la 10^e heure, une partie initiale ascendante : son niveau en cette 10^e heure est significativement supérieur à la moyenne des niveaux des 2^e et 6^e heures. Ainsi, même par rapport à celui des animaux-témoins, le comportement des animaux soumis au réchauffement montre cette augmentation métabolique initiale. Passée la 10^e heure, la correction fait apparaître une diminution de la consommation d'oxygène, telle qu'il existe une différence hautement significative entre la valeur pour la 23^e heure et la moyenne de toutes les valeurs précédentes, y compris les valeurs plus basses de la 2^e et de la 6^e heure.

ε. — Méthode manométrique, réchauffement + 10° (fig. 23 b).

Les enregistrements de Corcelles ont montré que *Crenobia subit*, dans la nature, des réchauffements journaliers de plus de 10°. Les expériences comportant un réchauffement de 10°, réalisées au laboratoire, ne correspondent pas aux conditions naturelles par suite

FIG. 23 b. — La réaction au réchauffement de 10° chez *Crenobia alpina*. Légendes comme dans la figure précédente. Pente de la droite *mano. + 10 corrigée* = $-5,09 \pm 1,96$ (limites de l'intervalle de confiance au seuil de 95 %).

de la trop grande rapidité du changement thermique; elles faciliteront néanmoins l'interprétation des résultats.

Les conclusions de l'analyse sont simples : la courbe brute est une horizontale. Dans le respiromètre, la consommation des animaux réchauffés de 10° est pratiquement constante dès la première heure à la température haute. Mais relativement au comportement des animaux-témoins, cette constance équivaut à une décroissance graduelle, ainsi que le prouve le degré hautement significatif de la régression pour la courbe corrigée.

ζ. — Interprétation.

La courbe la plus proche de celle que donne BLÄSING [1953]² est la courbe corrigée correspondant à la méthode manométrique et

au réchauffement de 5° : valeurs initiales plus basses pendant 6 heures, maximum vers la 9° ou la 10° heure suivi de portions décroissantes, puis sans doute horizontales. Les différences entre les deux courbes résident dans l'écart immédiat causé par le réchauffement, dans les niveaux relatifs des parties initiale et finale et dans la hauteur et la netteté du maximum³.

Mais *Crenobia* nous présente aussi un deuxième type de courbe : lors d'un réchauffement brusque de 10° , elle réagit, selon la courbe corrigée, par un maximum initial suivi d'une acclimatation graduelle qui réduit la consommation d'oxygène pendant les premières 24 heures. La courbe pour la méthode chimique et le réchauffement de 5° traduit une acclimatation semblable à partir d'un maximum initial peut-être moins accusé⁴.

Si donc, lors d'un réchauffement de 5° , la méthode manométrique enregistre aussi, après la 10° heure, une phase d'acclimatation avec diminution du métabolisme, elle se singularise par la position du maximum, qui est comme reculé dans le temps. Ainsi, l'interprétation à laquelle conduisent ces courbes est quelque peu différente de celle de BLÄSING. Cet auteur met l'accent sur l'existence d'un maximum, alors que la position, le retard de ce maximum semblent d'une importance au moins égale.

Les conclusions suivantes se dégagent alors :

Les conditions les plus défavorables sont représentées sans conteste par le réchauffement brusque de 10° , qui représente une variation thermique presque aussi forte et bien plus rapide que les plus grandes variations naturelles. A ce réchauffement, *Crenobia* réagit en animal sensible, avec dépassement métabolique initial. Mais lorsque la variation est moins forte, l'animal est capable de retarder d'au moins 6 heures ce dépassement, qui lui est peut-être nuisible. Le métabolisme augmente, certes, toujours dès le changement de température, et même plus fortement chez *Crenobia* que chez la plupart des autres espèces étudiées (cf. chapitre IV), mais évite certaines valeurs exagérées qu'il atteint seulement lorsque le réchauffement est trop fort ou trop durable. Or, lorsqu'il s'agit d'un réchauffement journalier, il est bien possible que retarder un maximum de 6 heures revienne à l'atténuer dans de grandes proportions, les températures vraiment élevées ne

3. La durée légèrement plus longue des mesures contribue à écraser le maximum obtenu ici, qui correspond en réalité à la valeur moyenne du métabolisme entre l'heure 8 et l'heure 12. Il est probable qu'un appareil plus sensible, permettant des mesures de plus courte durée, révélerait un maximum plus accusé. L'échelle logarithmique abaisse aussi le maximum.

4. Les pentes des deux courbes corrigées sont comprises entre $-3,13$ et $-7,05$ pour la première, $-1,43$ et $-3,99$ pour la seconde (limites de l'intervalle de confiance au seuil de 95 %).

régnant guère plus longtemps dans les milieux à *Crenobia* (fig. 5 et 7).

Le retard du maximum exige en outre que soient remplies certaines conditions, que ne réalise pas la méthode chimique, et qui sont donc apparemment l'agitation et l'oxygénation de l'eau⁵.

b. — *Planaria gonocephala* (fig. 24 a et b).

α. — Méthode chimique, expériences-témoins.

FIG. 24 a. — La réaction au réchauffement de 5° chez *Planaria gonocephala*. Légendes comme dans la figure 23 a. Pente de la droite mano. témoin = $+2,66 \pm 0,82$ (limites de l'intervalle de confiance au seuil de 95 %).

5. Il ne peut exister, entre les premières mesures effectuées par chaque méthode, aucune différence de stimulation due au transvasement.

Le cas est exactement le même que celui de *Crenobia* : il existe un écart très net entre le 1^{er} jour et les jours suivants, mais, pour ces derniers, l'ensemble des résultats est très homogène ($F < 1$) et toute analyse plus poussée est inutile. La correction ne sera donc pas nécessaire lors de l'interprétation de la courbe consécutive à un réchauffement.

β. — Méthode chimique, réchauffement + 5° (tableau XIII, en Annexe, p. 413).

La courbe brute n'est pas une droite (écarts sur la droite hautement significatifs) mais elle est du type à maximum différé suivi d'une acclimatation le lendemain du réchauffement : la valeur pour la 8^e heure est significativement plus élevée que la moyenne des deux valeurs antérieures; la valeur pour la 25^e heure est plus basse, de façon hautement significative, que la moyenne des trois valeurs antérieures.

γ. — Méthode manométrique, expériences-témoins.

Etant donné, d'une part, la robustesse des animaux et, d'autre part, la faible déviation qu'ils causent dans le respiromètre par rapport à leur forte consommation d'oxygène, les mesures ont pu être prolongées jusqu'à la 48^e heure sans inconvénient. Il est évident que seule la première partie de la courbe peut être comparée à celle de *Crenobia*. Comme chez cette dernière, le métabolisme augmente progressivement avec le temps.

δ. — Méthode manométrique, réchauffement + 5°.

La courbe brute diffère d'une droite de façon hautement significative. La valeur de la 10^e heure se montre supérieure à la moyenne de celles des heures précédentes. La courbe continue à monter après la 10^e heure, mais le maximum de la 26^e heure se retrouve, à peu de choses près, chez les animaux-témoins et n'est donc pas causé par le réchauffement.

La courbe corrigée présente le même aspect que celle de *Crenobia* : valeurs initiales plus basses pendant 7 heures, maximum vers la 10^e heure, descente plus ou moins régulière ensuite. Cette deuxième partie, comprise entre la 10^e et la 48^e heure, peut être assimilée à une droite de pente — 4,13, le calcul des écarts des données sur ce segment de droite aboutissant à un rapport $F < 1$.

ε. — Méthode manométrique, réchauffement + 10° (fig. 24 b).

La courbe brute, droite ascendante, devient horizontale après correction.

FIG. 24 b. — La réaction au réchauffement de 10° chez *Planaria gonocephala*.
Pente de la droite $\text{mano.} + 10$ brute = $+ 2,61 \pm 0,73$ (limites de l'intervalle de confiance au seuil de 95 %).

ζ. — Interprétation.

Au changement le plus grand, celui de 10° , *Planaria gonocephala* répond par un ajustement immédiat de son métabolisme à la nouvelle température, sans retard ni dépassement apparents. Mais si le réchauffement n'est que de 5° , la réponse comporte, selon les deux méthodes chimique et manométrique, une phase initiale relativement basse, un maximum différé vers la 10^e heure et une phase d'acclimatation progressive le lendemain et probablement les jours suivants.

c. — Conclusion : le comportement des Planaires.

Après un réchauffement de 10° , la courbe corrigée de *Crenobia* est une droite décroissante, celle de *Planaria* est une droite horizontale. Or les analyses du chapitre IV n'ont révélé de différences significatives entre les deux espèces que pour les premières heures après le réchauffement⁶. La figure 25 décrit le phénomène : *Planaria* atteint d'emblée le niveau « acclimaté » auquel *Crenobia* parvient seulement le lendemain. Par rapport à la seconde, il ne s'agit donc

6. p. 357 et fig. 19, non-parallélisme des droites représentant la variation de l'écart métabolique en fonction de l'intensité du réchauffement.

pas, chez la première, d'une absence d'acclimatation, mais d'une acclimatation précoce, résultant en une plus grande indépendance vis-à-vis des variations thermiques brusques.

Pour un réchauffement de 5° , étudié par la méthode manométrique, la même analyse du chapitre IV indique une différence plus faible entre les deux espèces, la partie initiale de la courbe métabolisme-temps de *Crenobia* étant légèrement plus élevée que la partie correspondante de la courbe de *Planaria*. La réponse des animaux se traduit néanmoins par deux courbes corrigées semblables et pratiquement superposables, comportant toutes deux un

FIG. 25. — La réaction des deux Planaires au réchauffement de 10° dans les conditions de la méthode manométrique (courbes corrigées extraites des figures 23 b et 24 b).

FIG. 26. — La réaction des deux Planaires au réchauffement de 5° dans les conditions de la méthode chimique (courbes brutes extraites des figures 23 a et 24 a).

maximum vers la 10^e heure et témoignant de la résistance relative des deux Planaires pendant 6 heures environ, dans un milieu favorable.

Les résultats de la méthode chimique sont tout autres (fig. 26) : si, par cette méthode, la courbe de *Planaria* est aussi du type précédent, celle de *Crenobia* est une droite descendante. Le chapitre IV a montré que la grande différence réside dans le niveau relatif du métabolisme immédiatement après le réchauffement : niveau plus élevé chez *Crenobia* que chez *Planaria*. Il y a donc nettement dépassement initial chez la première, retard initial chez la seconde. Le lendemain, intervient une acclimatation graduelle et parallèle chez les deux animaux. *Planaria* fait donc d'abord preuve

7. p. 355, différence entre les réactions immédiates de *Crenobia* et *Planaria* par la méthode chimique.

d'une certaine résistance au réchauffement brusque⁸. A l'inverse de sa parente, les conditions de la mesure lui importent peu; elle est moins sensible à la stagnation de l'eau et à la variation du taux d'oxygène dissous. Ces conclusions sont voisines de celle à laquelle est parvenue BLÄSING [1953] par des voies plus directes.

En résumé, dans les conditions les plus mauvaises (changement de 10°, milieu confiné stagnant), la respiration de *Planaria* est plus stable que celle de *Crenobia*. Interprétée comme une meilleure résistance au réchauffement brusque, à la stagnation de l'eau et à ses conséquences, cette stabilité est en accord avec la robustesse dont fait toujours preuve l'espèce gonocéphale.

B. — LES CRUSTACÉS

a. — *Gammarus pulex* (fig. 27).

α. — Méthode chimique, expériences-témoins.

La grande différence de niveau métabolique entre le premier jour et les jours suivants traduit une acclimatation des animaux aux conditions du laboratoire, sans qu'il soit possible de préciser s'il s'agit, pour les intéressés, d'une adaptation bénéfique ou d'une perte de vitalité. Mais il n'apparaît ultérieurement plus aucune modification significative : la courbe ne se distingue pas d'une droite horizontale pendant les 2^e et 3^e jours.

β. — Méthode chimique, réchauffement +5°.

Le phénomène remarquable est ici la constance apparente du métabolisme traduit par la courbe brute, constance qui ferait croire à une totale indépendance des Gammarus vis-à-vis de la température et de ses changements. La correction montre qu'il n'en est rien et que l'influence de la température était seulement masquée par celle du séjour au laboratoire.

Au seuil de 95 %, la courbe corrigée doit être considérée comme une horizontale. Le rapport F est néanmoins élevé et dépasse le seuil de 90 % : il existe, sur le graphique, un grand écart entre les deux premiers résultats à la température haute traduisant l'existence possible, chez plusieurs individus, d'une résistance au réchauffement pendant la première heure qui suit celui-ci.

8. Il s'agit bien ici d'une résistance, et non d'une incapacité d'augmenter les échanges, semblable à celle que nous avons supposée chez *Baetis*, puisque le métabolisme croît par la suite jusqu'au maximum de la 8^e ou 10^e heure.

FIG. 27. — La réaction au réchauffement de 5° chez *Gammarus pulex*.
 Pente de la droite mano. + 5 brute = $-3,55 \pm 2,24$ (limites de l'intervalle de confiance au seuil de 95 %).

γ . — Méthode manométrique, expériences-témoins.

La respiration présente un aspect cyclique assez régulier, qui n'apparaît cependant pas dans l'analyse, vu le mode de calcul utilisé et la trop grande variabilité entre individus.

δ . — Méthode manométrique, réchauffement $+5^{\circ}$.

On constate, ici encore, une insensibilité apparente des animaux au changement de température : les moyennes brutes avant et après le réchauffement ne diffèrent pas significativement. Comme pour la méthode chimique, l'influence de la température est masquée par une acclimatation en sens inverse, visible chez les témoins.

La courbe-témoin étant considérée comme horizontale, la courbe brute est statistiquement valable : après le réchauffement, elle montre une pente générale descendante (pente que suivent d'ailleurs aussi les points successifs de la courbe corrigée).

ε. — Interprétation.

Les deux méthodes conduisent à des résultats voisins : les points des courbes homologues sont, chaque fois, pratiquement superposables. On relève une tendance à une certaine résistance au réchauffement pendant une heure ou deux, résistance qui n'a cependant aucune commune mesure avec celle des Planaires. Une légère diminution du métabolisme se fait sentir le lendemain du réchauffement, cette acclimatation apparaissant de façon significative dans la courbe manométrique brute. Mais tous ces accidents sont, en définitive, de faible importance en regard de ceux qui se manifestent chez les Planaires (variance de la courbe manométrique corrigée = 25 012 pour *Crenobia*, 21 782 pour *Planaria* et seulement 8 055 pour *Gammarus*).

Chez *Gammarus*, l'écart de niveau métabolique dû au réchauffement est faible : il est du même ordre de grandeur que la variation d'un jour à l'autre chez les témoins, aussi ne peut-il s'évaluer que sur les courbes corrigées. Le chapitre IV a montré que la valeur de cet écart est très différente chez *Gammarus* et chez les Planaires : lorsqu'on prend le niveau métabolique à la température basse comme point de départ commun, les droites du premier, somme toute assez proches de l'horizontale, occupent une position nettement inférieure à celle des divers tracés relatifs aux Planaires.

*b. - Asellus cavaticus (fig. 28).**α. - Méthode chimique.*

Le métabolisme des témoins va croissant du 1^{er} au 3^e jour, mais de façon irrégulière : le 2^e jour comporte un minimum significatif à la 3^e heure.

Les deux courbes brute et corrigée doivent être considérées comme des droites horizontales. Les rapports F sont, dans les deux cas, très éloignés du seuil de signification.

β. - Méthode manométrique.

La courbe-témoin n'est pas une droite. Elle montre une partie descendante jusqu'à la 10^e heure, suivie d'une partie horizontale.

Bien que présentant un aspect assez voisin, la courbe brute doit être considérée comme une droite descendante. Sa correction produit de nouveau une droite horizontale.

γ. - Interprétation.

On pourrait voir, dans les courbes corrigées, l'indication d'une possible résistance initiale de faible importance, analogue à celle de *Gammarus*. Mais les rapports F sont, cette fois, bien inférieurs

FIG. 28. — La réaction au réchauffement de 5° chez *Asellus cavaticus*.
Pente de la droite mano. + 5 brute = $-2,12 \pm 1,06$.

au seuil de signification. On doit donc plutôt considérer qu'*Asellus cavaticus* atteint pratiquement d'emblée le niveau métabolique définitif correspondant à chaque nouvelle température.

Selon le chapitre IV, ce niveau n'est pas le même pour les deux méthodes⁹. Cependant, la figure 28 montre que l'écart métabolique est absolument comparable dans les deux courbes *brutes* : de ce point de vue, tous les sujets que l'on réchauffe se comportent effectivement de façon analogue. Toute la différence provient, assez singulièrement, du comportement des témoins, dont la respiration tend à augmenter dans la méthode chimique, à diminuer dans la méthode manométrique.

9. p. 356, comportement d'*Asellus cavaticus*.

c. — *Asellus aquaticus* (fig. 29).

a. — Méthode chimique.

La courbe-témoin n'est pas une droite. Le métabolisme de la 1^{re} heure est toujours bien plus faible que celui des heures suivantes. La courbe brute se montrant, dans ses grandes lignes, parallèle à la courbe-témoin, il est logique que la courbe corrigée soit une droite horizontale.

FIG. 29. — La réaction au réchauffement de 5° chez *Asellus aquaticus*.
Pentes des droites : mano. + 5 brute = $-3,83 \pm 1,14$; mano. + 5 corrigée = $-3,16 \pm 1,66$.

β. — Méthode manométrique.

Malgré deux valeurs initiales plus élevées, la courbe-témoin ne diffère statistiquement pas d'une horizontale. La correction n'est pas nécessaire, les courbes de réchauffement brute et corrigée sont des droites identiques, à pente négative.

γ. -- Interprétation.

Le travail de LANG et RUZICKOVA-LANGOVA [1951] éclaire peut-être les accidents de la courbe-témoin obtenue par la méthode chimi-

que : ces auteurs relèvent, dans la respiration d'*Asellus aquaticus*, un rythme journalier avec minimum entre 11 et 13 heures, maximum entre 17 et 18 heures. S'il s'agit, chez les sujets de Beaunant, d'un rythme semblable, on doit constater que celui-ci apparaît seulement dans les conditions de la méthode chimique, en milieu confiné stagnant : la courbe manométrique témoin traduit une constance du métabolisme qui rappelle plutôt certains résultats acquis par EDWARDS et LEARNER en 1960.

Il se peut que des différences existent aussi entre les courbes de réchauffement : selon la méthode employée, la droite *estimée* est voisine de l'horizontale ou nettement descendante. Mais il n'est pas permis de dire que les droites *vraies* diffèrent par leur pente, dont les limites des intervalles de confiance au seuil de 95 % sont les suivantes : +2,16 et -3,44 pour la méthode chimique, -1,50 et -4,82 pour la méthode manométrique. Il est seulement possible d'affirmer que la méthode manométrique met en évidence une faculté d'acclimatation particulièrement poussée : l'écart métabolique causé par le réchauffement, faible dès les premières heures, *diminue* encore le lendemain.

d. — Conclusion : le comportement des Crustacés.

La majorité des courbes relatives aux Crustacés ne diffère pas significativement de l'horizontale. Les intéressés atteignent pratiquement d'emblée le niveau métabolique définitif correspondant à la nouvelle température.

Tous les tracés des deux espèces épigées, *Gammarus pulex* et *Asellus aquaticus* sont remarquables par la faiblesse de l'écart qui sépare métabolisme à la température basse et métabolisme à la température haute. Dans les limites de temps étudiées, ces animaux se distinguent donc par leur peu de sensibilité envers les changements thermiques. Les deux seules droites qui diffèrent de l'horizontale sont les droites descendantes de *Gammarus pulex* et *Asellus aquaticus* établies par la méthode manométrique : dans les conditions de cette méthode, les deux espèces se montrent donc même plus indépendantes des variations de longue durée, les variations saisonnières, que des variations de courte durée, les variations journalières. Ainsi le Q_{10} d'*Asellus* est de 1,6 au début, mais il tombe à 1,2 pour peu que l'élévation de température persiste plus de 24 heures.

L'espèce cavernicole, *Asellus cavaticus*, a un comportement très différent suivant la méthode utilisée. Bien qu'horizontales toutes deux et ne montrant donc ni résistance initiale ni acclimatation tardive, l'une des droites est basse et voisine de celles des autres Crustacés, l'autre est beaucoup plus élevée.

C. — LES LARVES D'ÉPHÉMÈRES

a. — Larves de *Baetis rhodani* (fig. 30 a et b). α . — Méthode chimique.

La grande sensibilité de ces larves à la stagnation de l'eau a été mentionnée plus haut. Une mortalité élevée, atteignant parfois 50 % des individus, a sévi tout au long des mesures chimiques. Le tracé des courbes correspondantes n'est donné que sous toutes

FIG. 30 a. — La réaction au réchauffement de 5° chez la larve de *Baetis rhodani*. Les courbes manométriques témoin et brute sont la transcription en échelle logarithmique des courbes de la figure 16, p. 337. Pente de la droite chim. + 5 brute = $-1,78 \pm 1,54$.

réserve : il décrit la respiration des seuls individus qui ont survécu au traitement, donc des plus robustes.

La respiration des témoins doit être considérée comme constante, le traitement ne produisant aucun effet significatif. La respiration des animaux soumis au réchauffement tend à décroître faiblement. La correction est inutile.

β. — Méthode manométrique.

Les conditions du respiromètre sont beaucoup plus favorables à *Baetis*. Aucun décès ne s'est produit parmi les 95 individus qui ont servi aux expériences-témoins et aux expériences avec réchauffement de 5°. Deux individus seulement sur 19 sont morts à la fin des expériences avec réchauffement de 10°.

Le remarquable parallélisme des courbes manométriques de *Baetis* a fait l'objet d'un paragraphe au chapitre II¹⁰. Les deux premières de la figure 30 a diffèrent statistiquement de lignes droites. Leurs maximums de la 10^e heure et leurs minimums de la 30^e heure atteignent un degré de signification élevé lorsqu'on les compare à la moyenne des heures qui les précèdent. Une fois le rythme correspondant éliminé par la correction, la respiration se montre pratiquement constante, tant pour le réchauffement de 5° que pour celui de 10°.

FIG. 30 b. — La réaction au réchauffement de 10° chez la larve de *Baetis rhodani*.
Pente de la droite *mano. + 10 brute* = $-1,23 \pm 1,21$.

b. — Larves de *Cloëon dipterum* (fig. 31 a et b). α . — Méthode chimique.

Ni la courbe-témoin ni la courbe brute ne sont des droites. Mais leur courbure étant similaire, le résultat de la correction est une horizontale.

 β . — Méthode manométrique.

La respiration des témoins et des individus soumis au réchauffement de 5° décroît régulièrement et de façon parallèle, aussi

FIG 31 a. — La réaction au réchauffement de 5° chez la larve de *Cloëon dipterum*.
Pentes des droites : mano. témoin = $-2,87 \pm 0,97$; mano. + 5 brute = $-2,43 \pm 0,74$.

FIG. 31 b. -- La réaction au réchauffement de 10° chez la larve de *Cloëon dipterum*.

la courbe corrigée est-elle de nouveau une droite horizontale. Le réchauffement de 10° produit un résultat semblable. Par rapport à celle des témoins, la respiration des individus que l'on vient de réchauffer est donc pratiquement constante.

c. -- **Interprétation et conclusion : le comportement des Éphémères.**

Sur les 6 courbes relatives au réchauffement, 5 sont des droites horizontales, indiquant une absence d'acclimatation semblable à celle que relève aussi WHITNEY [1939] dans la température létale de *Baetis rhodani*, en milieu aéré.

La seule courbe à présenter une pente significative est celle de *Baetis* étudié par la méthode chimique, laquelle se distingue par les conditions anormales et défavorables qu'elle implique, la forte mortalité qu'elle occasionne. La décroissance du métabolisme s'explique, sans doute, dans ce cas, par la perte de vitalité des survivants, prêts à succomber à leur tour sous l'action combinée

de la température et des séjours en eau stagnante. On notera que, s'ils agissent isolément, ces derniers facteurs se montrent moins nocifs : les courbes manométriques de réchauffement et la courbe chimique témoin sont horizontales. Une fois de plus, le problème peut se ramener, pour *Baetis*, à celui des quantités d'oxygène disponibles dans l'eau.

Est-ce à dire que, dans un milieu permettant leur survie, les Éphémères en général ne sont capables d'aucune acclimatation à la température, même lors d'un réchauffement de 10°? On a parfois tendance à parler d'une courbe métabolisme-température continue, commune à tous les Insectes de tous les milieux et en toutes saisons [EDWARDS et NUTTING 1950]. Que doit-on penser des expériences antérieures, réalisées sur *Ecdyonurus venosus* [PATTEE 1955], expériences au cours desquelles on voyait un réchauffement de 12° produire, pendant les 5 premières heures, un dépassement métabolique accusé (fig. 32)?

FIG. 32. - Consommation d'O₂ chez la larve d'*Ecdyonurus venosus* après réchauffement de 12° à l'heure 0 (d'après PATTEE, 1955). Même échelle que celle des courbes précédentes. L'analyse statistique des données logarithmiques indique que la courbe n'est pas une droite et que le dépassement initial atteint un degré élevé de signification ($F = 20,29$, le seuil de 99 % étant de 16,26).

Des larves d'*Ecdyonurus venosus*, provenant de Pont de Pinay, ont donc fait l'objet de nouvelles mesures (fig. 33) relatives au réchauffement de 10° et semblables à celles réalisées sur *Baetis* et *Cloëon* par la méthode manométrique.

La courbe brute consécutive au réchauffement de 10° est comparable à celle de 1955, et d'autant plus si l'on tient compte de la valeur plus basse enregistrée pour la 5^e heure. Elle en diffère surtout par l'importance du maximum. Selon l'analyse de variance, on peut la considérer comme une droite descendante. Le rythme apparent que montrent les témoins (minimums hautement signi-

FIG. 33. — La réaction au réchauffement de 10° chez la larve d'*Ecdyonurus venosus*. Pente des droites : mano. + 10 brute = $-3,99 \pm 1,70$; mano. + 10 corrigée = $-3,12 \pm 2,80$.

ficatifs vers le milieu de la journée) tend donc à s'effacer ou à s'allonger, momentanément du moins, chez les individus soumis au réchauffement. Le phénomène ne présente rien d'in vraisemblable, car on connaît d'autres exemples de modification d'un rythme par un changement de température [ROBERTS 1960, SWEENEY et HASTINGS 1961].

Bien qu'elle comprenne des accidents importants, la courbe corrigée ne se distingue pas statistiquement d'une droite descendante : *Ecdyonurus* est effectivement capable d'une certaine acclimatation après le réchauffement de 10° .

Il faut donc se garder de toute généralisation, le comportement des animaux n'étant même pas homogène à l'intérieur d'un groupe aussi restreint que celui des Éphémères.

D. — LES MOLLUSQUES

a. — *Ancylus fluviatilis* (fig. 34).

α . — Sujets provenant du Rhône, méthode chimique.

La courbe-témoin n'est pas une droite; la faiblesse du métabolisme pendant la 1^{re} heure est remarquable, et se retrouve dans chacun des huit lots d'animaux qui ont participé à l'expérience.

FIG. 34. — La réaction au réchauffement de 5° chez *Ancylus fluviatilis*.
Pentes des droites : mano. + 5 brute = $-6,68 \pm 1,10$; mano. + 5 corrigée = $-5,29 \pm 1,26$.

Les courbes brute et corrigée doivent néanmoins être considérées comme des droites horizontales.

β. - Sujets provenant de La Balme, méthode manométrique.

Bien que l'expérience n'ait été répétée que quatre fois pour chacune des courbes, en mai et juin 1963, le comportement très homogène des animaux permet des constatations intéressantes. La respiration des témoins diminue très nettement jusque vers la 15^e heure, pour remonter ensuite (niveau métabolique à la 28^e heure significativement plus élevé que la moyenne de tous les niveaux antérieurs). La respiration des individus soumis au réchauffement de 5° (courbe brute) est au contraire très nettement et très régulièrement décroissante (rapport $F = 153$ pour la régression linéaire et $F < 1$ pour les écarts sur la droite). Cette décroissance est, du moins après la 3^e heure, bien plus importante que celle des témoins, aussi la courbe corrigée conserve-t-elle un aspect voisin de celui de la courbe brute. Sa pente, comprise entre -4,03 et -6,55 au seuil de 95 %, est une des plus fortes rencontrées ici et traduit une grande acclimatation des animaux.

b. — Acrolorus lacustris (fig. 35).

α. — Méthode chimique.

Le niveau de la première demi-heure est, chez tous les lots d'animaux-témoins sans exception, plus élevé que celui des 3^e et 7^e heures, aussi la différence des moyennes est-elle significative. Mais, comme chez *Ancylus*, les courbes brute et corrigée sont assimilables à des droites horizontales, dont le caractère remarquable est la position basse, la faible dénivellation qui les sépare du niveau antérieur au réchauffement.

β. — Méthode manométrique.

Les moyennes sont basées sur quatre lots d'animaux seulement. La pollution du milieu par *Acrolorus* rend la partie terminale du tracé incertaine. L'analyse indique qu'aucune des courbes ne diffère d'une droite horizontale.

c. — Interprétation et conclusion : le comportement des Mollusques.

Ancylus est lié, nous l'avons vu, à des milieux d'eau courante ou agitée, *Acrolorus* à des milieux d'eau stagnante ou lente. Or deux expériences se montrent particulièrement suggestives : celles qui concernent le premier étudié par la méthode manométrique et le second étudié par la méthode chimique. La méthode est, pour chaque animal, celle dont les conditions rappellent le plus son biotope d'origine. En milieu confiné (tension d'oxygène varia-

Fig. 35. — La réaction au réchauffement de 5° chez *Acroloxus lacustris*.

ble) et stagnant, *Acroloxus* se montre peu sensible à la température et à ses variations ($Q_{10} = 1,25$ à 1,4). En milieu agité et oxygéné, *Ancylus* est d'abord fortement influencé par le réchauffement ($Q_{10} = 3$)¹¹; à l'opposé de son parent, il est donc très sensible aux variations rapides, les variations journalières. Mais il est capable, le second jour, de réduire dans de grandes proportions la dépense supplémentaire d'énergie causée par l'élévation de la température : son Q_{10} tombe à 1,7 et peut-être moins. Il doit donc être beaucoup plus indépendant des variations de longue durée, les variations saisonnières. Il s'agit ici, ne l'oublions pas, uniquement des *Ancylus* de mai-juin, période où les changements de température sont les plus fréquents et les plus importants dans les milieux naturels.

Que se passe-t-il lorsque les conditions de la mesure sont moins favorables, c'est-à-dire plus éloignées des conditions naturelles à

11. Selon la moyenne des mesures effectuées 1 heure après le réchauffement (tableau IX). Le chiffre de la 3^e heure serait encore plus élevé.

chaque espèce? Chez *Ancylus*, on n'observe pratiquement plus, en milieu stagnant et après les transvasements répétés occasionnés par la méthode chimique, ni dépassement initial, ni acclimatation marquée : la pente vraie de la droite est comprise entre +1,96 et -0,90 (limites de l'intervalle de confiance au seuil de 95 %). La respiration est devenue moins variable, comme si elle ne dépendait plus de l'état physiologique de l'animal, mais plutôt de certaines conditions extérieures. Chez *Acrolorus*, la courbe manométrique est plus élevée que la courbe chimique. Le curieux parallélisme avec *Asellus cavaticus*, déjà signalé au chapitre IV, se poursuit : la différence de niveau des courbes corrigées est causée par une différence correspondante dans les courbes-témoins. L'emploi de la méthode manométrique semble occasionner, chez les témoins, une diminution du métabolisme entre le 1^{er} et le 2^e jour, alors que ce phénomène ne se produit pas avec la méthode chimique.

E. — CONCLUSIONS

La plupart des réponses au réchauffement brusque de 5° ne traduisent donc aucune variation significative au cours du temps : la courbe est horizontale, le niveau métabolique à la température haute est atteint d'emblée, sans dépassement ni retard apparents.

Mais un certain nombre d'autres expériences, effectuées dans des conditions comparables, montrent des accidents significatifs dans le tracé des courbes.

Si aucune d'entre elles n'a l'aspect d'une droite continuellement ascendante, quelques-unes comportent cependant des valeurs initiales plus basses, décelant une certaine faculté de régulation à l'égard des variations thermiques brusques et de courte durée. Cette faculté semble le propre des deux Planaires. Elle apparaît lorsqu'on les étudie par la méthode manométrique; mais elle semble aussi se manifester lors des mesures chimiques sur *Planaria gonocephala*. Si elle existe chez certains Crustacés, c'est à un degré bien plus faible. Les valeurs plus basses sont suivies d'un maximum, qualifié de *différé*, puis d'une portion de courbe descendante.

En plus des droites horizontales et des tracés à maximum *différé*, on rencontre des droites continuellement descendantes. Ces dernières indiquent une accoutumance *progressive* des individus à la nouvelle température, et donc une plus grande sensibilité aux variations journalières qu'aux variations de durée supérieure. Font partie de ce groupe, en ce qui concerne le réchauffement de 5°, la courbe de *Crenobia* établie par la méthode chimique, ainsi que les courbes établies par la méthode manométrique pour *Ancylus* et les deux Crustacés épigés *Gammarus pulex* et *Asellus aquaticus*.

A l'égard d'un réchauffement durable, les deux Planaires se comportent comme les espèces précédentes, montrant une acclimatation progressive.

L'examen de la forme des courbes à température haute révèle donc plusieurs modes différents de comportement. Les conclusions qui en découlent sont d'autant plus variées qu'à un type de courbe ne correspond pas nécessairement une seule interprétation : ainsi les courbes manométriques d'*Ancylus* et *Asellus aquaticus* ont la même forme descendante; cependant la première se termine au niveau relatif où commence la seconde¹². On voit que la valeur de l'écart métabolique provoqué par le réchauffement est au moins aussi importante dans l'interprétation de la réponse que la forme du tracé à la température haute.

12. Q_{10} d'*Ancylus* après acclimatation de 24 heures = 1,7; Q_{10} immédiat d'*Asellus aquaticus* = 1,6.

CHAPITRE VI

ESSAI D'EXPLICATION
DES COURBES MÉTABOLIQUES DES PLANAIRE

De toutes les courbes qui traduisent la réponse des animaux au réchauffement de 5°, les seules à différer d'une droite sont celles des Planaires, avec leur partie initiale plus basse et leur maximum retardé. Il est intéressant de s'interroger sur les mécanismes susceptibles de permettre une semblable variation du métabolisme au cours du temps et plus précisément un tel retard du maximum.

BLÄSING [1953] rapproche le maximum métabolique et la grande agitation que montre simultanément *Crenobia*; ce maximum disparaît chez les individus immobilisés par décapitation. L'hypothèse suivante se présente donc : le retard du maximum métabolique après réchauffement n'est-il pas, de même, causé par une inhibition de l'activité des animaux? Selon BLÄSING [1953], le réchauffement provoque chez *Crenobia* une activité intense, qui se prolonge pendant 2 ou 3 heures. Mais VOIGT [1895] observe un comportement inverse, plus conforme à notre hypothèse : après un changement brusque de température, l'animal « *zieht sich dann zusammen und sitzt unbeweglich mit kränklichem Aussehen* »; la Planaire finit cependant par se rétablir et survivre longtemps, même dans un local chauffé¹. VOIGT n'ajoutant aucune précision chiffrée, la question est reprise ici.

Il convient donc de vérifier, chez *Crenobia* :

- 1) Si, en milieu agité, il se produit une inhibition de l'activité pendant les six premières heures qui suivent un réchauffement de 5°.
- 2) Si cette inhibition disparaît, tout comme le retard du maximum, en milieu stagnant.

1. DICKIE [1958], puis DICKIE et MEDCOF [1963] signalent un comportement analogue chez un animal aussi éloigné que le Lamellibranche *Placopecten* : une augmentation brusque de 10° dans la température ambiante provoque l'immobilisation temporaire des sujets, dont le comportement redevient normal 36 à 48 heures plus tard.

A. — MÉTHODE DE MESURE DE L'ACTIVITÉ

Aucun des nombreux modèles d'actographes cités dans la littérature ne semble convenir à l'étude d'animaux aussi délicats, mous et déformables que les Turbellariés. La méthode de BEAUCHAMP [1933, 1935 et 1937] et BLÄSING [1953] n'est pas utilisable car il s'agit pour nous de mesurer l'activité *spontanée* des animaux.

En l'absence d'une proie, il n'existe pratiquement que deux attitudes dans le comportement de *Crenobia*. Les individus *actifs* progressent de façon régulière et continue, leur corps étalé présentant la forme caractéristique de l'espèce, les deux fins tentacules pointant à droite et à gauche. Les individus *au repos* sont absolument immobiles, rétractés sur eux-mêmes, formant une petite masse de forme ovalaire qui semble bien correspondre à la description de Voigr citée plus haut. Le passage d'une attitude à l'autre demande plusieurs secondes.

En dehors de toute stimulation extérieure, un individu conserve généralement la même attitude pendant plusieurs heures. Le nombre d'animaux en mouvement constitue donc une bonne mesure du taux d'activité régnant dans un certain groupe de Planaires.

B. — INFLUENCE DU RÉCHAUFFEMENT

a. — Conduite des expériences.

Effectuées dans le but de révéler l'activité de *Crenobia* lors d'un réchauffement de 5° dans les conditions de la méthode manométrique, les expériences sont conduites en tous points comme les mesures du métabolisme respiratoire par cette méthode. Les Planaires séjournent dans une eau agitée et aérée; elles disposent de cailloux pouvant servir d'abris.

Plusieurs comptes d'activité ont lieu le premier jour, à la température de la station d'origine, permettant de vérifier la répartition au hasard des animaux dans les différents lots². Le lendemain, à l'heure 0, après réchauffement de la moitié de ces lots, tous les individus sont détachés de leur support au moyen d'un pinceau et rejetés en pleine eau dans leur propre cristalliseur, de façon à simuler le transvasement correspondant à l'introduction dans

2. La différence entre moyenne des lots qui seront soumis au réchauffement et moyenne des lots qui deviendront lots-témoins est loin d'atteindre le seuil de signification (rapport $F = 1,75$ pour un seuil de 3,96. Nombre total de numérations = 120) et, par surcroît, de signe opposé à celui que fera, par la suite, apparaître le traitement.

la cellule du respiromètre. De nouveaux décomptes interviennent au cours des deux jours suivants.

b. — **Traitement statistique des données.**

L'activité est représentée, non plus par des données de mesure comme la consommation d'oxygène, mais par des données d'énumération, procédant par unités discontinues. Selon LISON [1958, p. 308] de telles données, exprimées sous forme de proportions, peuvent aussi être soumises à l'analyse de variance à condition :

1) Qu'elles aient été établies à partir d'échantillons de dimensions identiques.

2) Qu'on leur fasse subir la transformation angulaire, de façon à assurer l'homogénéité de la variance.

Les proportions p sont donc établies à partir de lots comprenant uniformément 20 *Crenobia* chacun; elles sont transformées³ en degrés au moyen de la table V de LISON, selon la formule

$\varphi = \arcsin \sqrt{\frac{p}{100}}$, qui assure la stabilité de la variance entre

$p = 5\%$ et $p = 95\%$. Malheureusement la présence de quelques valeurs nulles oblige à émettre des restrictions quant à la signification parfaitement rigoureuse de l'analyse.

Deux facteurs entrent en jeu : le réchauffement et le temps après la stimulation de l'heure 0 (tableau XI). L'étude du facteur réchauffement se fait en comparant l'activité moyenne des témoins et celle des individus réchauffés; l'étude du facteur temps se fait en comparant les valeurs obtenues pour les numérations successives après la stimulation initiale. L'expérience est équilibrée puisqu'elle intéresse, pour *chaque* relevé du tableau, 10 numérations d'animaux soumis au réchauffement ou 10 numérations d'animaux-témoins. Il est donc possible de calculer l'interaction entre les deux facteurs. La valeur de cette interaction indiquera si le temps modifie l'influence du réchauffement, c'est-à-dire si les Planaires soumises à ce réchauffement montrent une activité différente pendant les premières heures, ou non.

c. — **Résultats (tableau XI).**

La valeur de F pour le réchauffement est très élevée. Les individus qui ont subi ce réchauffement montrent une activité très nettement plus faible que les témoins. Leur plus grande tendance à l'immobilisation dans de telles conditions est donc démontrée.

3. La même analyse, effectuée sur des données d'activité non transformées, aboutit à des résultats de signification pratiquement identique.

L'interaction n'atteignant pas, de loin, le seuil de signification, on ne doit pas considérer que le temps modifie cette influence du réchauffement. Celui-ci diminue donc d'une valeur pratiquement constante l'activité des Planaires, quel que soit l'instant de la numération. Autrement dit, à la précision avec laquelle elles sont connues, les deux courbes de la figure 36 doivent être considérées comme parallèles, la courbe des animaux soumis au réchauffement étant régulièrement plus basse que l'autre. Si donc le réchauffement inhibe l'activité des Planaires, l'expérience démontre qu'il le fait non seulement pendant les 6 ou 10 premières heures, mais assez régulièrement pendant les 23 heures que décrivent les relevés.

FIG. 36. — Influence d'un réchauffement de 5° sur l'activité de *Crenobia alpina* en milieu agité (400 individus). A l'heure 0, réchauffement de la moitié des animaux et transvasement de l'ensemble. Les unités d'activité ont subi la transformation angulaire.

L'expérience permet encore d'autres constatations. L'activité varie de façon hautement significative en fonction du temps. Dans le but de mettre en évidence l'influence du transvasement, l'étude détaillée fait appel à des comparaisons orthogonales entre le relevé pour chaque heure et la moyenne des relevés pour toutes les heures suivantes. L'activité des individus *réchauffés* et *témoins* ne différant que d'une quantité constante (non-signification de l'interaction), l'analyse intéresse le comportement commun des deux groupes en fonction du temps : les deux courbes étant parallèles, elle concerne la courbe combinée.

Le tableau montre que l'activité est encore anormalement élevée 2 heures après le début de l'expérience, donc que l'effet de la

stimulation se fait sentir pendant au moins 2 heures. Il révèle aussi un sursaut d'activité à la 12^e heure, soit à 22 h chaque soir, puisque l'heure 0 de toutes les expériences se situe le matin, vers 10 h. Or BEAUCHAMP [1933] écrit, à propos de *Crenobia* : « *During the day they remained under the stones, and in the evening they started to move about.* » Plus que d'un effet retardé du transvasement, il doit donc s'agir, à la 12^e heure, d'un maximum cyclique.

En résumé, qu'ils aient subi le réchauffement ou non, les sujets demandent au moins 2 heures pour calmer l'agitation excessive provoquée par le transvasement. Ils montrent un sursaut d'activité, probablement dû à un rythme journalier, vers la 12^e heure. Mais surtout, dans des conditions voisines de celles de la méthode manométrique, le réchauffement de 5° limite leur activité pendant au moins 32 heures, la durée de l'expérience (et non pas seulement pendant les premières 6 heures).

C. — INFLUENCE DE LA STAGNATION DE L'EAU

Cette seconde expérience doit établir si, après le réchauffement, l'activité varie, comme le fait la réaction métabolique, suivant que l'animal se trouve dans les conditions de la méthode chimique ou dans celles de la méthode manométrique.

Deux lots identiques de 40 individus subissent un réchauffement de 5°, puis font l'objet de plusieurs décomptes d'activité, le premier en milieu stagnant, le deuxième en milieu agité par un aérateur. Le tableau XII montre que, dès le premier décompte, effectué une demi-heure après le transvasement, le comportement des deux lots diffère de façon hautement significative : la valeur élevée du coefficient χ^2 conduit à rejeter l'hypothèse nulle, selon laquelle les deux relevés seraient identiques, aux fluctuations d'échantillonnage près. La stagnation de l'eau provoque une grande agitation. La différence entre les deux lots se maintient pendant 24 heures, le comportement des divers individus se montrant assez constant d'une heure à l'autre. En milieu agité, ils ont tendance à s'immobiliser à proximité du diffuseur.

Le lendemain, une contre-expérience consiste à inverser les conditions de milieu. Dès l'arrêt de l'aérateur, un taux d'activité spectaculaire se met à régner dans le deuxième lot, cependant que le premier se calme progressivement. Les déplacements des Planaires ne sont donc pas déclenchés par l'abaissement du taux d'oxygène dissous, qui ne varie pas sensiblement en quelques minutes, mais par la disparition du courant d'eau circulant autour de leur corps.

En résumé, la stagnation du milieu entretient donc une grande activité chez *Crenobia* et contrarie l'inhibition consécutive au réchauffement.

TABLEAU XII. — Influence de la stagnation ou de l'agitation de l'eau sur l'activité de *Crenobia alpina* après un réchauffement de 5° : nombre d'individus actifs sur 40.

		1/6/64					2/6/64				
		11 ^h 00	15 ^h 00	16 ^h 00	10 ^h 00	11 ^h 00		11 ^h 15	12 ^h 00	15 ^h 00	17 ^h 00
1 ^{er} lot	Eau stagnante	39	9	10	20	17	Eau agitée	8	5	0	1
2 ^e lot	Eau agitée	21	1	1	1	2	Eau stagnante	31	31	33	23
χ^2 corrigé pour la continuité		19,26	5,60	6,74	20,92	13,54		24,22	31,56	52,82	26,26

Valeurs limites de χ^2 pour le seuil de 95 % = 3,84,

Valeurs limites de χ^2 pour le seuil de 99 % = 6,64.

D. — COMPARAISON DE L'ACTIVITÉ ET DU MÉTABOLISME CHEZ *CRENOBIA*

Il apparaît, de deux points de vue différents, un certain manque de concordance entre les deux phénomènes :

1) Comparons le tracé des différentes courbes en fonction du temps, lorsque le milieu est agité :

— L'activité des témoins se montre assez irrégulière, demeurant sous l'influence du transvasement pendant plusieurs heures et passant par un maximum vers la 12^e heure⁴. Dans les mêmes conditions, celles de la méthode manométrique, leur métabolisme ne traduit rien de tel; il croît assez régulièrement pendant plus de 24 heures⁵.

— La courbe d'activité des témoins et celle des animaux soumis au réchauffement sont parallèles⁴. Les courbes métaboliques correspondantes ne le sont pas, et leur différence, représentée par la courbe corrigée, fait apparaître un maximum à la 10^e heure⁵.

Il ressort donc que la reptation d'une Planaire ne cause pas un surcroît mesurable de dépenses énergétiques et que le maximum métabolique de la 10^e heure n'est vraisemblablement pas d'origine locomotrice.

2) Comparons ensuite le niveau de l'activité et celui du métabolisme en eau stagnante :

Un paragraphe précédent vient de montrer que l'activité est toujours bien plus intense en milieu stagnant. Bien qu'aucune numération directe ne soit possible, les Planaires semblent se déplacer davantage dans les flacons de la méthode chimique que dans les cellules du respiromètre.

Or la consommation d'oxygène est significativement plus faible dans les premiers (en milieu stagnant confiné), que dans les secondes (en milieu agité) [PATTEE 1962]. Des vérifications portant sur les chiffres de la présente étude confirment le fait. Ainsi, les moyennes de certaines mesures, comparables par la taille des individus et la température, sont les suivantes :

— Par la méthode chimique 1,02 mm³ d'oxygène /h/ individu (55 mesures);

— Par la méthode manométrique 2,80 mm³ d'oxygène /h/ individu (50 mesures).

Différence hautement significative (rapport $F > 100$).

4. Fig. 36.

5. Fig. 23 a, p. 362, courbes mano.

On constate donc, en milieu stagnant, une opposition entre l'agitation des sujets, qui est grande, et leur consommation d'oxygène, qui est faible.

BLÄSING [1953] insiste précisément sur la grande sensibilité de *Crenobia* au manque d'oxygène. Il est possible que la gêne causée à sa respiration par l'immobilité de l'eau pousse cette dernière à rechercher continuellement de nouvelles zones du milieu et à ne s'immobiliser que lorsqu'elle a trouvé des conditions favorables d'agitation de l'eau. Ces déplacements continuels, loin d'augmenter le taux de la respiration dans un groupe d'individus, ne suffisent même pas à maintenir son niveau habituel.

Cependant on ne relève pas uniquement des divergences entre l'activité et le métabolisme. Il n'est finalement pas exclu que l'abaissement du taux d'activité qui survient après un réchauffement de 5° présente un certain rapport avec le retard du maximum métabolique : tous deux se produisent en milieu agité seulement; en milieu stagnant, le retard n'a pas lieu et le taux d'activité est bien plus élevé. L'immobilisation d'un individu semblerait alors nécessaire à la mise en œuvre des mécanismes qui assurent sa résistance temporaire au réchauffement.

PRINCIPAUX RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Cette étude permet, en premier lieu, d'esquisser une réponse au problème posé, celui de l'influence que peut avoir la variation journalière sur la répartition de la faune aquatique. Par ailleurs, se dégagent toute une série d'autres résultats de nature plus générale et sur lesquels il sera utile de revenir. Ils concernent les milieux aquatiques, les méthodes de mesure et la physiologie de la respiration.

A. — ROLE ÉCOLOGIQUE DES VARIATIONS THERMIQUES JOURNALIÈRES EN EAU DOUCE

Il convient tout d'abord de rassembler les traits relatifs à chaque animal, tels qu'ils se dégagent des différents chapitres du mémoire, en les comparant éventuellement avec le portrait que tracent de lui les publications antérieures. Nous serons alors en mesure de faire la somme des données acquises sur le rôle de la variation journalière.

a. — Habitat et réaction au réchauffement chez les diverses espèces.

α . — Les Planaires.

Crenobia alpina et *Planaria gonocephala* sont deux espèces qui occupent, typiquement, l'une le cours supérieur, l'autre le cours inférieur des ruisseaux de montagne. Mais la littérature montre que leur habitat s'étend aussi en plaine. Dans les régions basses, *Crenobia* préfère les eaux de température froide et constante; en altitude, au contraire, dans les flaques et les ruisselets de sources, l'animal supporte des variations de 5° par heure et d'une amplitude journalière de 15°, les plus fortes et les plus rapides enregistrées au cours de la présente étude. La variabilité des milieux à *Planaria* semble bien moindre, par suite, sans doute, de leurs plus grandes dimensions et donc de leur plus grande inertie thermique (chiffres de l'ordre de 0,5 à 0,7° par heure, de 1,5 à 4° par jour).

L'expérience montre que les deux espèces ont physiologiquement de nombreux points communs :

- 1) Le comportement des témoins dans les appareils est le même.
- 2) La réaction au réchauffement se traduit par une très forte augmentation du métabolisme (Q_{10} voisin de 3).

3) En milieu convenable, cette réaction est la même chez les deux espèces. Elle n'atteint son maximum que 10 heures après le réchauffement : pendant les 6 premières heures, elle est moins intense. Le retard du maximum peut s'interpréter comme une certaine adaptation aux variations thermiques brusques et passagères.

4) A des hausses de température plus durables que celles des variations journalières, les deux espèces semblent répondre par une acclimatation progressive.

5) Elles font preuve d'une certaine robustesse : aucun décès n'a été enregistré, même au cours des expériences avec réchauffement de 10° ou des mesures à 23°.

Mais il existe aussi certaines différences entre elles :

1) Le réchauffement brusque de 10° provoque une réaction métabolique plus importante chez *Crenobia* que chez *Planaria*. La première montre, à l'égard de la température, une dépendance encore plus marquée que la seconde.

2) En milieu confiné stagnant, il n'apparaît plus chez *Crenobia* aucun retard du maximum, alors qu'on retrouve ce retard chez *Planaria*. *Crenobia* seule fait donc preuve de sensibilité à la stagnation de l'eau et à ses conséquences; dans un tel milieu, elle devient incapable d'atténuer provisoirement le choc produit par un réchauffement.

La sensibilité relative de *Crenobia* est donc toujours supérieure à celle de *Planaria*, et ceci malgré des conditions de vie apparemment bien plus rigoureuses.

Des expériences accessoires sur l'origine du retard du maximum métabolique chez *Crenobia* ont montré qu'en même temps survient une très nette tendance à l'immobilisation des sujets. Ces deux phénomènes se manifestent, après le réchauffement, uniquement en milieu agité. Mais cette immobilisation, si elle est peut-être nécessaire à l'abaissement du métabolisme, n'en est pas la cause directe, puisqu'on ne constate, par ailleurs, aucun rapport entre la respiration et l'activité de l'animal.

Cette étude dépeint les deux Planaires sous un jour assez différent de celui qui ressort de travaux antérieurs tels que ceux de STEINMANN [1907 a] de BEAUCHAMP [1935] ou de BLÄSING [1953] :

1) Pour ces auteurs, *Crenobia* est le type du sténotherme d'eau froide, habitant les milieux de température basse ou constante, chez lequel il s'agit bien plutôt d'une *intolérance* que d'une *sensibilité* au réchauffement : la zone néfaste à l'animal commence à 12° (BEAUCHAMP), le réchauffement de 4 à 12° provoque une abondante sécrétion de mucus, celui de 4 à 16° la mort (STEINMANN), tout réchauffement rapide de 10° provoque la mort (BLÄSING).

2) Pour BEAUCHAMP et BLÄSING, la durée et la fréquence des phases d'activité de *Crenobia* vont croissant avec la température, sans qu'il soit question d'aucune inhibition consécutive au réchauffement.

3) Pour BLÄSING, *Planaria* montre, pendant plusieurs heures, une insensibilité *absolue* au réchauffement¹, après quoi sa respiration augmente progressivement, mais sa courbe ne comporte aucun maximum.

Bref, ces auteurs décrivent des *Crenobia* de Suisse, d'Angleterre et d'Allemagne bien plus fragiles et des *Planaria* bien plus résistantes que celles de la région lyonnaise.

Des divergences aussi flagrantes ne peuvent guère se comprendre que dans l'optique de DAHM [1958], qui souligne l'importance de la fragmentation de l'habitat, de la multiplication asexuée et de la polyploïdie chez ces animaux : il met en évidence de nombreux clones à lots chromosomiques différents, fixant les mutations spontanées et évoluant chacun pour son propre compte. *Crenobia alpina* et *Planaria gonocephala* sont, pour lui, des espèces en plein éclatement, elles sont devenues des complexes groupant plusieurs « micro-espèces »². Rien d'étonnant, alors, que les animaux vivant à plusieurs centaines de kilomètres les uns des autres présentent un comportement aussi différent.

β. — Les Crustacés.

Bien qu'originaires, l'un d'un milieu stable (plus grand écart journalier 3,5°), l'autre d'un milieu variable (plus grand écart journalier 10°), les deux Crustacés épigés *Gammarus pulex* et *Asellus aquaticus* font preuve d'un comportement semblable. A l'inverse de celle des Planaires, leur respiration n'est que faiblement influencée par la température (Q_{10} voisin de 1,7 chez *Gammarus*, en accord avec la plupart des travaux antérieurs; Q_{10} d'abord de valeur analogue, puis se réduisant même à 1,2, le second jour, chez *Asellus aquaticus*). Sans faire intervenir de mécanismes spéciaux, ces animaux se trouvent donc bien mieux armés contre les variations thermiques.

L'espèce cavernicole *Asellus cavaticus* vit dans un milieu absolument constant. Mais les résultats des mesures qui la concernent sont contradictoires : la méthode manométrique indique une réaction d'un ordre de grandeur voisin de celui des Planaires ($Q_{10} = 2,5$), la méthode chimique l'assimile aux deux autres Crustacés

1. Courbe reproduite à la figure 4, p. 294 ci-dessus.

2. Il est piquant de penser que *Crenobia alpina*, généralement considérée comme une relique glaciaire, puisse être en réalité « une espèce jeune, en pleine évolution ».

($Q_{10} = 1,2$). Le courant au fond du lac de La Balme étant extrêmement lent et des expériences de survie ne décelant chez *Asellus cavaticus* aucune différence de sensibilité à l'égard de l'une ou de l'autre méthode, il est difficile de déterminer laquelle de ces dernières place l'animal dans les conditions les plus naturelles. Le problème posé par la réaction de ce Crustacé reste donc en suspens, jusqu'à la réalisation d'expériences complémentaires.

γ. — *Les larves d'Éphémères.*

Les deux larves *Baetis rhodani* et *Cloëon dipterum* proviennent aussi de milieux différents par les variations thermiques qui y règnent. Dans les conditions les plus voisines des conditions naturelles (milieu agité pour l'une, stagnant pour l'autre, réchauffement de 5° seulement en 20 minutes), leurs réactions sont les mêmes. Elles atteignent une intensité proche de celle des Planaires ($Q_{10} = 2,8$) et ne comportent aucune acclimatation graduelle à la température. Les différences qui se font jour dans d'autres conditions peuvent toutes s'expliquer par la relative inefficacité de l'appareil respiratoire de *Baetis* et l'action limitante qu'exerce la teneur en oxygène du milieu sur la respiration des sujets.

Une troisième larve d'Éphémère, *Ecdyonurus venosus*, montre, elle, un métabolisme plus variable au cours du temps, une faculté d'acclimatation graduelle à la température. L'incapacité de *Baetis* et *Cloëon* à l'imiter n'est donc pas un caractère fondamental de la physiologie des Éphémères et à plus forte raison des Insectes.

δ. — *Les Mollusques.*

Chaque espèce est généralement liée à un biotope bien défini, *Ancylus flubiatilis* au substrat rocheux, à l'eau agitée et aux variations journalières relativement faibles, *Acroloxus lacustris* au substrat végétal des jones et des roseaux, à l'eau stagnante avec stratification thermique et fortes variations atteignant, par exemple, 11° chaque jour et même 14° parmi les débris flottant en surface.

Malgré l'échec partiel des expériences, dû à la rapide pollution de l'eau par les déjections d'*Acroloxus* et à la dualité d'origine des Ancyloles utilisés, les conclusions suivantes semblent possibles :

En milieu stagnant, la respiration d'*Acroloxus* est assez peu influencée par la température ($Q_{10} = 1,2$).

Le réchauffement produit, au contraire, chez *Ancylus*, en milieu agité, une exagération initiale du métabolisme ($Q_{10} = 3$), qui s'atténue graduellement ($Q_{10} = 1,7$ le second jour), mais l'agitation de l'eau et la tranquillité de l'animal (méthode manométrique) semblent nécessaires à cette acclimatation. En milieu favorable, les variations rapides (variations journalières) devraient donc produire beaucoup plus d'effet que les variations de longue durée.

b. — Les variations thermiques brusques et la respiration des Invertébrés étudiés.

Les articles qui ont servi de point de départ à cette étude, et notamment ceux de SCHLIEPER [1950 et 1952] signalaient plusieurs comportements susceptibles d'assurer une eurythermie relative chez les animaux :

1) L'insensibilité absolue au réchauffement pendant plusieurs heures, relevée par SCHLIEPER [1950] chez *Astacus*, par BLÄSING [1953] chez *Planaria gonocephala*. Aucune espèce étudiée ici ne montre une telle capacité, pas plus les Crustacés que les exemplaires de *Planaria gonocephala* originaires de la région lyonnaise.

2) La faible dépendance du métabolisme à l'égard de la température. Elle existe à un degré remarquable chez les deux Crustacés *Gammarus pulex* et *Asellus aquaticus*, ainsi que chez *Asellus cavaticus* et *Acroloxus lacustris* en milieu stagnant.

3) Une régulation secondaire, permettant, pour certaines températures et dans certaines circonstances, d'éviter de trop grandes variations du métabolisme. Les deux Planaires possèdent une forme de cette régulation, chacune à un degré différent. *Crenobia* n'en fait notamment preuve que dans les conditions les plus voisines des conditions naturelles. Il n'en reste pas moins qu'aucune espèce ne montre, dans sa réponse au réchauffement, de retard vraiment important, d'acclimatation inverse semblable à celle décrite par SCHLIEPER chez *Astacus*.

Le caractère qui devait distinguer la sténothermie, le dépassement métabolique initial, ne se retrouve ici qu'à un faible degré. La réaction d'*Ancylus* semble comporter un tel dépassement, lors d'un réchauffement de 5°, en milieu agité. *Ecdyonurus* et *Crenobia* ont un comportement semblable lors d'un réchauffement plus violent. Encore ces pointes de la courbe n'ont-elles nulle part l'importance que leur attribuent les travaux de SCHLIEPER ou de BLÄSING³.

Il existe enfin un dernier type de réaction, celui des deux larves d'Éphémères *Baetis* et *Cloëon* : lors d'un réchauffement de 5°, leur métabolisme fait preuve, à l'égard de la température, d'une dépendance aussi marquée que celle d'*Ancylus*, sans toutefois qu'il s'agisse d'un dépassement initial.

3. Le niveau maximum du métabolisme au moment du dépassement est égal au niveau acclimaté du lendemain multiplié par les coefficients suivants :

1,75 chez *Trutta iridea* [SCHLIEPER 1950],

2,8 chez *Crenobia alpina* [BLÄSING 1953];

et pour les sujets étudiés ici :

1,5 chez *Ancylus*,

1,3 chez *Ecdyonurus*,

1,4 chez *Crenobia*.

Toutes ces espèces sont donc influencées, à des degrés divers, par le changement de température. Aucune ne possède ce que l'on pourrait appeler l'eurythermie parfaite, l'indépendance vis-à-vis des variations thermiques. Mais aucune, non plus, ne fait preuve de sensibilité vraiment accusée à l'égard du réchauffement rapide de 5° — bien qu'elle consiste souvent en un dépassement initial, la réaction d'*Ancylus* n'est pas plus importante, en valeur relative, que celle des Ephémères et des Planaires.

Enfin la parenté zoologique semble parfois jouer un rôle : il apparaît nettement un type de réaction commun à *Crenobia* et *Planaria*, un autre à *Gammarus* et *Asellus aquaticus*, un troisième à *Baetis* et *Cloëon*.

c. — Conclusion : les variations thermiques journalières et la répartition de la faune.

L'imitation, au laboratoire, des conditions naturelles pose des problèmes souvent ardues : il est notamment impossible, en l'état actuel des techniques, de mesurer la consommation d'oxygène d'un animal à une température variant graduellement. Néanmoins, la réaction à un réchauffement de 5° en 20 minutes, telle qu'elle a été étudiée ici, fournit plusieurs enseignements :

Dans trois cas seulement, la réaction des animaux à ce réchauffement correspond au caractère de leur habitat. *Asellus aquaticus* et *Acroloxus* sont peu influencés par le changement de température : ils occupent un milieu variable. *Ancylus* se montre plus sensible : il occupe un milieu stable.

En regard des exemples précédents, on trouve ceux de *Crenobia* et de *Cloëon*, qui figurent parmi les animaux montrant la dépendance la plus marquée à l'égard du réchauffement. La première n'en colonise pas moins le milieu le plus variable de la série entière ; il n'a jamais été question d'assimiler la seconde à un sténotherme. Relativement aux précédents, *Asellus cavaticus*, à l'habitat si constant, ne réagit pas de façon exceptionnelle au réchauffement.

Chez les Planaires, les Crustacés épigés et les Ephémères, aucune différence n'apparaît entre les deux termes de la comparaison, lors d'un réchauffement de 5° dans les conditions par ailleurs les plus naturelles. Or ces deux termes représentent intentionnellement des situations extrêmes : le sténotherme supposé provient toujours d'un milieu stable, l'eurytherme supposé, d'un milieu variable. Lorsque ces mêmes animaux occupent des milieux intermédiaires, s'ils en sont capables, aucune différence ne peut, à plus forte raison, se manifester entre eux.

Ce travail conduit donc à nier toute relation régulière entre l'habitat des espèces étudiées et leur réaction métabolique au

réchauffement brusque de 5°. Si ce réchauffement apparaît sans importance réelle au laboratoire, on est en droit de considérer que, dans la nature, où les changements de température sont plus lents, l'influence directe de la variation journalière sur la répartition de la faune ne peut être que minime. Les larves d'Ephémères, apparemment très sensibles à la température, ne s'y montrent nullement défavorisées par rapport aux Crustacés, plus résistants !

Cette conclusion n'est évidemment valable que pour les espèces courantes étudiées. Elle n'exclut pas l'existence possible d'animaux vraiment sensibles aux variations thermiques parmi certaines formes plus rares et sur lesquelles il serait intéressant mais difficile d'expérimenter.

En conduisant à un résultat négatif et malgré ses imperfections, cette étude permet de clarifier quelque peu nos connaissances sur l'importance de la température dans les milieux naturels. Si d'autres résultats confirment le fait que la variation de ce facteur, apparemment trop lente, n'agit guère sur la répartition de la faune, il faudra retirer du concept de sténothermie la notion liée à la stabilité thermique qu'exige un animal incapable de supporter des changements relativement importants et rapides. Seul subsisterait alors le sens étymologique strict : « Caractère d'un sujet qui exige des températures comprises entre certaines limites étroites », quelles que soient l'amplitude et la rapidité des variations à l'intérieur de ces limites qui importent seules. Cette deuxième notion est fondée sur les températures létales supérieure et inférieure de l'animal, dont il s'agira alors de confirmer qu'elles sont en rapport avec les températures annuelles maximum et minimum des milieux colonisés.

L'exemple de *Crenobia alpina* et de son milieu jurassien suggère une troisième action possible de la température. Sa courbe métabolique désigne cette espèce comme la plus sensible de celles qui ont été étudiées : son Q_{10} est le plus élevé, il l'est encore davantage lorsqu'échoue une certaine tentative de régulation partielle. Cette sensibilité ne l'empêche pas d'habiter un milieu susceptible de s'échauffer notablement. En quoi le retient-elle alors dans son habitat si spécial ?

Le caractère commun aux ruisseaux de montagne et de forêt, aux eaux scandinaves et écossaises, au fond des grands lacs et enfin aux sources froides, semble bien être la faiblesse de leur moyenne annuelle, ou, mieux, le temps pendant lequel y règne une température inférieure à un niveau donné, car les réchauffements enregistrés dans certains de ces milieux sont éphémères. Il conviendrait donc de déterminer la relation du niveau précédent avec la température optimum de l'animal et en particulier

sa température de reproduction. Il ne s'agirait cependant plus de sténothermie, mais du simple besoin d'une certaine quantité annuelle de froid, rappelant le phénomène de vernalisation indispensable à la germination de certaines graines.

Autant de problèmes dont la réponse est nécessaire afin d'établir chez quels animaux la sténothermie existe réellement et de la définir de façon satisfaisante.

B. — RÉSULTATS ACCESSOIRES

a. — La variation quotidienne de température dans les eaux douces.

Par suite de la chaleur spécifique élevée de l'eau, les variations thermiques journalières y sont lentes (au maximum 3 à 5° par heure). Elles sont toujours plus lentes et plus faibles que celles de l'air ambiant.

Les milieux suivants se sont montrés stables (écart journalier 0 à 4°) : un cours d'eau souterrain, des sources (y compris une résurgence), un fleuve à débit important et, à un moindre degré, des ruisseaux ombragés. Les milieux suivants se sont montrés plus variables (écart journalier 9 à 15°) : les suintements et les très petits ruisseaux, y compris les ruisselets de montagne, pourvu qu'ils soient exposés au soleil, la couche superficielle des eaux stagnantes et en particulier celle d'un marécage où la végétation contribue encore à ralentir le brassage de l'eau, enfin les rives peu profondes d'une rivière lente. Le passage du régime stable de la source au régime variable à l'extrême du ruisselet peut se faire en une vingtaine de mètres, lorsque le trajet a lieu en terrain découvert.

Les milieux ensoleillés et exposés en couche mince ont la température la plus variable. Les milieux auxquels ne parvient pas le rayonnement solaire (zones abritées, couches profondes du liquide) ont la température la plus stable. Ce rayonnement se montre donc l'agent le plus actif des variations thermiques. Il atteint l'eau par dessus, et le degré de brassage ou de stratification détermine chaque fois la quantité de liquide soumise au réchauffement : toute la masse dans les eaux rapides, la surface seulement dans les eaux absolument stagnantes. Plus l'épaisseur de la couche influencée est faible, plus le réchauffement y est rapide et important.

Les variations les plus grandes ont lieu en mai-juin, alors que le rayonnement est déjà intense et que les températures nocturnes sont encore basses.

b. — La mesure du métabolisme respiratoire.

Elle présente ici plusieurs difficultés d'ordre différent :

1) Une très lente oxydation, d'origine chimique ou bactérienne, se déroule dans certains des appareils de mesure, en dehors de toute présence animale visible. Une première correction est donc nécessaire, de façon à bien distinguer la part de la consommation d'oxygène due aux sujets en expérience et la part qui leur est étrangère.

2) Il s'agit ensuite d'exprimer les données dans les unités les plus convenables et qui ne soient pas de nature à fausser des comparaisons ultérieures. Or 1 mm³ d'oxygène n'a pas la même signification pour un individu dont la consommation horaire est de 0,1 mm³ et pour un autre chez qui elle est de 10 mm³ par exemple, pas plus que pour un même individu, suivant que la température est basse ou haute, suivant que son métabolisme est faible ou élevé. Lorsqu'il s'agit de comparaisons, l'échelle logarithmique fournit de meilleures unités, qui représentent une fraction constante de la consommation quelle qu'elle soit.

3) Par suite du nombre considérable des facteurs qui influencent la respiration (facteurs extrinsèques et intrinsèques à l'individu, conditions antérieures), les chiffres obtenus montrent une variabilité telle que seules s'avèrent utilisables les moyennes dont le degré de sécurité est apprécié de façon statistique.

4) Pendant le séjour au laboratoire et dans les appareils de mesure, la respiration n'est pas toujours constante. Elle va parfois en croissant (Planaires, méthode manométrique) sans qu'il soit possible de donner une interprétation satisfaisante du phénomène. Il lui arrive de décroître (*Cloëon*, méthode manométrique), ce qui pourrait bien représenter une perte de vitalité chez l'animal exposé à des conditions anormales pour lui. Enfin elle peut montrer un aspect rythmique (*Ecdyonurus*), traduction d'un cycle nycthémeral comparable à celui de l'activité chez les larves en question. La correction effectuée au moyen des courbes-témoins ainsi obtenues permet de ne laisser subsister, dans la réponse métabolique de l'animal, que l'influence du facteur étudié, le réchauffement.

5) Les conditions de survie dans les appareils de mesure sont très éloignées des conditions naturelles. L'interprétation des résultats pose donc de graves problèmes. Les deux méthodes utilisées parallèlement ici dans des conditions identiques de température et de substrat, diffèrent principalement par l'agitation de l'eau, sa teneur en oxygène et la fréquence des opérations de transvasement qu'elles exigent. Rien d'étonnant à ce qu'elles fournissent

des chiffres différents, comme tel est le cas pour *Crenobia alpina*, animal apparemment sensible au manque d'oxygène. Mais l'aspect lui-même de la courbe-témoin en fonction du temps est susceptible de modifications suivant la méthode de mesure utilisée : chez les deux Planaires, les sujets montrent, à température fixe, une respiration constante dans les flacons de la méthode chimique, une respiration croissante dans les cellules des manomètres. Il est permis de supposer que, dans le premier cas, les transvasements répétés interrompent l'accoutumance ou la sensibilisation progressive aux conditions de l'appareil, lesquelles se manifestent dans le second milieu où les animaux séjournent de façon plus continue.

La correction des courbes de réchauffement, effectuée au moyen du comportement des témoins, fait disparaître certaines de ces divergences. Les deux méthodes fournissent alors des résultats souvent concordants. Ainsi, les valeurs du Q_{10} coïncident pour la plupart des espèces, les deux séries de courbes relatives à *Gammarus* sont même pratiquement superposables. On peut donc considérer ces valeurs et ces tracés comme bien établis. Il n'en subsiste pas moins quelques divergences, énigmatiques dans les cas d'*Asellus cavaticus* et d'*Acroloxus lacustris*, plus faciles à interpréter dans le cas de *Crenobia* qui, soumise à des variations thermiques, ne semble capable d'un certain degré de régulation que lorsqu'elle se trouve en milieu agité.

Le fait d'exprimer, au moyen d'une échelle logarithmique, des mesures comparatives effectuées sur le même lot d'animaux, l'établissement statistique du tracé des courbes et de la signification des différences entre moyennes, la correction de ces courbes par le comportement des témoins, enfin l'emploi parallèle des deux méthodes dans des conditions convenables de substrat, permet d'aboutir à des résultats qui présentent le maximum de garanties. Les divergences relevées dans certains cas donnent d'autant plus de poids aux concordances observées chez les autres espèces.

c. — Les résultats physiologiques.

α. — L'influence de la température.

La loi de VAN'T HOFF s'applique ici de façon approximative : une certaine augmentation de température a bien, sur le métabolisme, un effet en grande partie multiplicatif, d'où l'intérêt supplémentaire d'utiliser une échelle logarithmique. En concordance avec plusieurs résultats antérieurs, le coefficient de cette multiplication semble assez nettement déterminé chez certaines espèces, voire certains groupes zoologiques. Mais on relève, pour l'ensemble des sujets étudiés, des Q_{10} compris entre 1,2 et 4,5. L'influence de la température est donc susceptible de varier considérablement

d'une espèce à l'autre : faible chez *Gammarus* et *Asellus aquaticus*, elle devient beaucoup plus importante chez les Ephémères et les Planaires.

Il arrive cependant que le temps modifie les coefficients. Parmi les trois cas cités au début de ce mémoire, la non-acclimatation se montre le plus courant; elle est apparemment plus répandue en eau douce que dans les autres milieux mentionnés par la littérature et figurant au tableau I ci-dessus. Bien que se manifestant aussi chez les animaux étudiés, l'acclimatation normale, qui correspond à un dépassement initial du métabolisme, est moins fréquente que dans le tableau cité. Enfin l'acclimatation inverse, qui représente un retard dans la réponse métabolique, capable d'exprimer non pas un comportement anormal, mais une adaptation particulièrement réussie aux variations thermiques passagères, est, elle, toujours rare. Elle paraît ici, sous une forme imparfaite, caractéristique du comportement des deux Planaires.

L'influence de la température est donc susceptible de varier suivant la durée d'application de ce facteur; c'est pourquoi toute étude de cette influence doit nécessairement tenir compte de l'état antérieur des sujets.

β. - *L'influence de la teneur en oxygène dissous.*

Parmi les espèces étudiées, *Crenobia alpina* et la larve de *Baetis rhodani*, qui vivent en milieu constamment oxygéné, sont dépourvues de mécanismes leur permettant, dans des conditions moins favorables, d'extraire efficacement l'oxygène du milieu environnant : leur respiration dépend de la teneur en gaz dissous.

La présente étude confirme les exigences bien connues de *Baetis*, qui se distingue nettement de *Cloëon* et *Ecdyonurus* par le fait que, ses trachéobranchies étant fixes, il se montre tributaire du courant pour le renouvellement de son oxygène respiratoire. Il est très sensible à la stagnation de l'eau, qui lui devient néfaste à plus ou moins bref délai, et d'autant plus que la température est plus élevée, donc que les quantités de gaz disponibles sont plus réduites et que les besoins de l'animal sont plus grands. Pendant un réchauffement de 10°, la respiration de *Baetis* est plus stable que celle des deux autres larves, sans doute parce qu'elle dépend autant d'un élément extérieur, l'oxygène dissous, que des besoins de l'animal. Un phénomène comparable apparaît peut-être chez *Ancylus*, autre espèce d'eau courante, dont la respiration est plus stable lorsqu'il se trouve en milieu stagnant.

Crenobia pose un autre problème. Chez cet animal, l'activité et le métabolisme semblent très indépendants l'un de l'autre : le maximum cyclique d'activité ne se traduit pas dans la courbe métabolique; en eau stagnante, milieu qui n'est pas létal pour elle,

Crenobia montre une grande activité et une faible consommation d'oxygène — le fait a été constaté à plusieurs reprises. Doit-on considérer que les ondes ciliaires et musculaires qui produisent le déplacement [de BEAUCHAMP 1961] absorbent une quantité d'énergie si minime ou si spéciale qu'elle n'influence aucunement la respiration ? Le comportement en eau stagnante laisse à penser que, semblable à d'autres Invertébrés primitifs que l'on qualifie d'« ajusteurs », l'animal utilise dans ces conditions tout l'oxygène dont il peut disposer, mais qu'il sait s'en contenter pendant au moins 24 heures sans même avoir à faire d'économies de mouvement⁴.

Il n'est pas exclus que l'acclimatation constatée après 24 heures de séjour à la température « haute » représente un phénomène de nature identique : incapable de maintenir ses échanges à un niveau aussi élevé, l'animal se verrait obligé de réduire certaines dépenses d'énergie. Dans l'un et l'autre cas, la réduction de la consommation d'oxygène intéresse-t-elle certaines parties profondes du corps, et par là même d'autres fonctions que la locomotion, en particulier la gamétogénèse ?

La réponse à cette question permettrait peut-être d'expliquer le besoin de froid ou de courant généralement manifesté par la Planaire.

4. La comparaison déjà ancienne, et d'ailleurs fort critiquable, faite par HENZE en 1910 entre l'Anémone de mer et un paquet d'œufs d'Oursin revient à l'esprit. Lorsqu'ils sont agglomérés sur plusieurs rangs d'épaisseur et seulement dans ces conditions, la consommation d'oxygène totale des œufs diminue avec la tension de ce gaz, qui diffuse de moins en moins profondément dans leur masse. De même, les cellules périphériques de l'Anémone vivraient en oxybiose et les cellules des replis les plus internes en anoxybiose, la limite entre ces deux catégories variant avec la quantité d'oxygène disponible, sans que l'animal en paraisse affecté.

RÉSUMÉ

1) Le but de cette étude est de déterminer s'il existe, entre eurythermes et sténothermes, une différence de réaction métabolique à l'égard du réchauffement brusque, comme le laisse supposer une publication de SCHLIEPER [1950]. Une telle différence de réaction, traduisant une différence de sensibilité aux variations thermiques, serait susceptible d'intervenir dans la répartition de la faune entre les milieux à température stable et les milieux à température variable.

2) Des comparaisons intéressent chaque fois 2 ou 3 espèces voisines, à savoir les Turbellariés *Crenobia alpina* et *Planaria gonocephala*, les Crustacés *Gammarus pulex*, *Asellus cavaticus* et *Asellus aquaticus*, les larves d'Éphémères *Baetis rhodani* et *Cloëon dipterum*, enfin les Mollusques *Ancylus fluviatilis* et *Acroloxus lacustris*. L'un des termes de la comparaison provient d'un milieu stable (milieu généralement abrité, ou profond et agité), dans lequel la variation journalière est inférieure à 4°; l'autre terme provient d'un milieu variable (milieu exposé et peu profond, zone superficielle des eaux stagnantes), dans lequel la variation journalière peut dépasser 9°.

3) Deux méthodes différentes servent, pour plus de sûreté, à déterminer la consommation d'oxygène des animaux : une méthode en milieu confiné, avec dosage de l'oxygène dissous selon WINKLER [1888] et VAN DAM [1935], et la méthode manométrique de SCHOLANDER et EDWARDS [1942]. Les animaux disposent toujours d'un substrat rugueux.

Les deux méthodes font intervenir des conditions de milieu différant principalement par l'agitation de l'eau, le taux d'oxygène dissous et la fréquence du tranvasement des sujets. La consommation d'oxygène de *Gammarus pulex* et *Crenobia alpina*, par exemple, varie avec la méthode utilisée. Le réchauffement a davantage d'influence sur *Asellus cavaticus* en eau agitée et aérée. Chez *Crenobia*, l'aspect même de la réaction au réchauffement se modifie : la Planaire perd sa capacité de résistance lorsqu'elle se trouve en milieu stagnant.

Les conditions de vie au laboratoire et dans les appareils de mesure provoquent, chez plusieurs espèces, une modification graduelle du métabolisme dans un sens ou dans l'autre. Certaines espèces font preuve d'un rythme respiratoire. L'étude de la réaction au réchauffement exige donc l'intervention d'animaux-témoins, dont le comportement permet la correction des diverses réponses.

4) L'analyse de variance et le calcul des régressions interviennent pour déterminer le tracé des courbes-réponses au réchauffement et pour comparer les réactions des espèces entre elles.

5) Les résultats ne révèlent aucune différence systématique de comportement entre animaux de milieux stables et animaux de milieux variables, laissant donc à penser que les variations journalières de température ne jouent pas de rôle important dans la répartition de la faune aquatique. Les différences tendent plutôt à se manifester entre les représentants de groupes zoologiques distincts, car les graphiques mettent en évidence plusieurs traits communs aux deux Planaires,

d'autres aux deux Crustacés épigés, d'autres encore aux deux Ephémères Baetidés.

Par ailleurs, l'étude fait apparaître ou confirme des particularités intéressantes de l'habitat et de la physiologie de plusieurs espèces, telles que la grande variabilité des milieux à *Crenobia*, la résistance temporaire dont cet animal et *Planaria gonocephala* sont capables de faire preuve à l'égard du réchauffement, la faible influence qu'exerce la température sur la respiration de *Gammarus pulex* et *Asellus aquaticus*, enfin la difficulté qu'éprouve *Baetis rhodani* à se procurer l'oxygène nécessaire, en dehors de son milieu naturel.

STENOTHERMY AND EURYTHERMY. CONTRIBUTION OF DAILY TEMPERATURE VARIATIONS TO THE ECOLOGY OF FRESHWATER INVERTEBRATES.

1) The purpose of this study is to ascertain whether a metabolic difference appears between stenothermous and eurythermous animals when they are submitted to a rapid increase in temperature, as suggested by SCHLIEPER [1950]. From such a difference in their metabolic reaction, we could infer a difference in their sensitiveness to variations of temperature, which might partly explain the distribution of the aquatic fauna either in biotopes with a stable temperature or in biotopes with an unstable temperature.

2) The following species were compared : the Turbellarian Flatworms *Crenobia alpina* and *Planaria gonocephala*, the Crustacea *Gammarus pulex*, *Asellus cavaticus* and *Asellus aquaticus*, the Ephemeropterid nymphs *Baetis rhodani* and *Cloëon dipterum*, the Molluscs *Ancylus fluviatilis* and *Acroloxus lacustris*. One specimen of each pair came from a habitat with a stable temperature, which was found to be generally sheltered or deep and lotic. In such a habitat the daily variation of temperature never exceeded 4° C. The other specimen of the same pair came from a habitat with an unstable temperature, which was found to be exposed and shallow and to include the surface of lenitic waters. In this second habitat the daily variation of temperature could exceed 9° C. The greatest variation (15° C) was noted in the mountain streams where *Crenobia* lives.

3) For further proof the animals' O₂-consumption was determined by means of two different methods, a closed-bottle method using WINKLER [1888] and Van DAM [1935] proceedings and the SCHOLANDER and EDWARDS [1942] manometric method. Care was taken to make the substrate rough or uneven in either case.

The stirring of the water, the dissolved O₂-concentration and the number of times the animals were transferred from one container to another were not the same in either method. The O₂-consumption of *Gammarus pulex* and *Crenobia alpina* differed according to the conditions prevailing in either method. The intensity and the nature of some animals' responses to an increase in temperature could also depend on the method of O₂ measurement. For instance *Asellus cavaticus* proved more sensitive to an increase in temperature when the water was stirred and air-saturated, *Crenobia* when the water was stagnant.

Owing to the unnatural conditions in the laboratory and in the measuring apparatus, the metabolism of several species slowly increased

or decreased. Some showed a respiratory rhythm. Test animals had to be used in order to determine which part of the reaction was definitely due to the increase in temperature.

4) The analysis of variance and the regression method were practised in order to establish the shape of the metabolism-time curves and to compare the reactions of the different species.

5) No difference appeared in metabolic behaviour between animals from biotopes with a stable temperature and biotopes with an unstable temperature. Therefore the daily temperature variations do not seem to play an important part in the distribution of the aquatic fauna. Differences were more often noted between the representatives of separate systematic groups. Indeed the curves prove that several features are common to both Planarian worms, several others to both epigeous Crustaceans, several more to both Ephemeroptera Baetidae.

In addition, this study reveals or confirms some interesting characteristics of the physiology of several species, for instance the ability of *Crenobia alpina* and *Planaria gonocephala* to regulate their respiration for several hours after an increase in temperature, the limited influence of temperature upon the metabolism of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus*, and the difficulty *Baetis rhodani* encounters in obtaining the amount of O_2 it requires, when removed from its usual habitat.

STÉNOTHERMIE UND EURYTHERMIE. BEDEUTUNG DER TÄGLICHEN TEMPERATURSCHWANKUNGEN IN DER ÖKOLOGIE EINIGER WIRBELLOSEN SÜSSWASSERTIERE.

1) Der Zweck dieser Untersuchung besteht darin, zu bestimmen, ob es einen Unterschied in der metabolischen Reaktion zwischen stenothermen und eurythermen Wassertieren gegenüber einer raschen Erwärmung gibt, wie es eine Veröffentlichung von SCHLIEPER [1950] vermuten lässt. Solch ein Reaktionsunterschied, einem Unterschied in der Empfindlichkeit den Temperaturschwankungen gegenüber entsprechend, könnte in der Verteilung der Fauna zwischen stabilen bzw. labilen Temperaturmedien, eine Rolle spielen.

2) In jedem Fall wurden zwei oder drei benachbarte Arten verglichen, das heisst : *Crenobia alpina* und *Planaria gonocephala* (Turbellaria), *Gammarus pulex*, *Asellus cavaticus* und *Asellus aquaticus* (Crustacea), die Larven von *Baetis rhodani* und *Cloëon dipterum* (Ephemeroptera), *Ancyclus fluviatilis* und *Acroloxus lacustris* (Mollusca). Von den verglichenen Untersuchungsobjekten, stammt jedes mal das eine aus einem Lebensraum mit stabiler Temperatur, der sich als ein Lebensraum in geschützten, oder in tiefen und fliessenden Gewässern erwiesen hat, und in welchem die tägliche Schwankung nie 4° C überschreitet. Das andere Objekt stammt aus einem Lebensraum mit labiler Temperatur, der sonnig und von geringer Tiefe ist, und die oberste Schichte der stehenden Gewässer einschliesst, und in welchem die tägliche Schwankung 9° C überschreiten kann. Die grösste Schwankung (15° C) wurde von *Crenobia* in den Gebirgsbächen ertragen.

3) Aus Sicherheitsgründen wurden zwei verschiedene Methoden zur Bestimmung des O_2 -Verbrauchs der Tiere benützt : eine Methode, in welcher die Tiere in einer gesperrten Flasche eingeschlossen sind und

in welcher der gelöste Sauerstoff nach WINKLER [1888] und Van DAM [1935] titriert wird, und die manometrische Methode von SCHOLANDER und EDWARDS [1942]. Die Tiere verfügten immer über ein aufgerauhtes Substrat.

Beide Methoden unterscheiden sich vor allem durch folgende Bedingungen: die Berührung des Wassers, die Spannung des gelösten Sauerstoffs und die Anzahl der Umstellungen der Tiere von einem Behälter zum anderen. Der O_2 -Verbrauch von *Gammarus pulex* und *Crenobia alpina* z. B. verändert sich je nach der benützten Methode. Die Erwärmung übt einen grösseren Einfluss auf *Asellus cavaticus* im bewegten und belüfteten Wasser. *Crenobia* dagegen wird im stehenden Wasser empfindlicher.

Die Lebensbedingungen im Labor und in den Messgeräten verursachen bei mehreren Arten ein regelmässiges Ab- bzw. Zunehmen der Atmung. Gewisse Arten zeigen einen metabolischen Rhythmus. Masstiere, die der Erwärmung nicht unterzogen werden, sind also zur Korrektur der verschiedenen Antworten nötig.

4) Die Varianzanalyse und die Regressionsmethode wurden zur Bestimmung der Gestalt der Antwortkurven gegenüber der Erwärmung und zum Vergleich der verschiedenen Arten untereinander, gebraucht.

5) Es ergibt sich kein regelmässiger Unterschied im metabolischen Benehmen zwischen Tieren, die aus stabilen, und solchen, die aus labilen Temperaturmedien stammen. Daraus ist man berechtigt zu schliessen, dass die täglichen Schwankungen in der Verteilung der Wasserfauna keine bedeutende Rolle spielen. Die Unterschiede werden vielmehr zwischen Vertretern getrennter systematischer Gruppen wahrgenommen. In der Tat lassen die Kurven Ähnlichkeiten zwischen beiden Planarien erscheinen; dasselbe wird zwischen beiden oberirdischen Krebstieren, sowie zwischen beiden Eintagsfliegen beobachtet.

Ausserdem offenbart oder befestigt diese Untersuchung interessante Einzelheiten bezüglich der Physiologie mehrerer Arten, wie die vorübergehende Widerstandsfähigkeit von *Crenobia alpina* und *Planaria gonocephala* der Erwärmung gegenüber, oder wie der geringe Einfluss der Temperatur auf die Atmung von *Gammarus pulex* und *Asellus aquaticus*, wie endlich die von *Baetis rhodani* empfundene Schwierigkeit, den nötigen Sauerstoff ausserhalb seines natürlichen Lebensraumes zu gewinnen.

ANNEXE I

TABLEAU XIII. — Consommation d'O₂ chez *Planaria gonoccephala*, méthode chimique, réchauffement + 5°. Illustration fig. 24 a p. 367, courbe chim. + 5 brute.

	TEMP. BASSE	HEURES PASSÉES A LA TEMPÉRATURE HAUTE				
		1	4	8	25	
m	1 630	1 726	1 740	1 755	1 712	

SOURCE DE VARIATION	D.L.	CARRÉ MOYEN	F	SEUILS
Lots d'animaux	11	245 267	337**	2,61-2,68
Traitement	4	28 584	39**	2,58-3,78
Temp. basse - temp. haute	1	101 681	140**	4,06-7,24
Heures à temp. haute	3	4 219	5,80**	2,82-4,26
Régression linéaire	1	4 140	5,68*	4,06-7,24
Ecart sur la droite	2	4 259	5,85**	3,21-5,12
1 ^{re} heure - 4 ^e heure	1	1 080	1,48	4,06-7,24
8 ^e heure - h. précédentes	1	4 065	5,58*	— — —
25 ^e heure - h. précédentes	1	7 511	10**	— — —
Erreur	44	728		

NOTE :

m = moyenne des valeurs logarithmiques (log. + 1) 1 000 du métabolisme respiratoire exprimé en mm³ d'oxygène consommés par heure et par animal (graphique de correspondance en Annexe V).

D. L. = degrés de liberté.

* = valeur significative ($P < 0,05$).

** = valeur hautement significative ($P < 0,01$).

Seuils = valeurs du paramètre F pour le nombre de degrés de liberté indiqué et les niveaux de probabilité de 5 % (1^{er} chiffre) et de 1 % (2^e chiffre).

ANNEXE II

L'écart métabolique immédiat causé par le réchauffement de 5°.

Analyse statistique du tableau IX, p. 353.

Les mesures manométriques concernant *Ancylus* et *Acroloxus* comportent un nombre total de répétitions égal à 8 (4 expériences-témoins et 4 expériences de réchauffement), nombre inférieur à celui des autres espèces, égal à 16. En conséquence, les Mollusques ne sont pas inclus dans la présente analyse statistique.

Disposant, pour les autres animaux, de toute une série de valeurs de l'écart métabolique corrigé, avec une moyenne correspondant à chaque méthode et chaque espèce, il devient possible d'effectuer une comparaison grâce à l'analyse de variance. L'ensemble sera traité comme une seule expérience où chaque moyenne est basée sur un nombre fixe de répétitions et dans laquelle interviennent simultanément les deux méthodes et les nombreuses espèces. L'étude du facteur méthode se fera en comparant chaque fois les deux moyennes *chimique* et *manométrique*, l'étude du facteur espèces en comparant les moyennes relatives aux différentes espèces par l'intermédiaire de comparaisons orthogonales, suivant un plan pré-établi en fonction des affinités zoologiques. Les tests [LAMOTTE 1948, p. 294; LISON 1958, p. 171] permettront non seulement d'analyser le rôle de chacun des facteurs dans la réaction au réchauffement, mais aussi d'évaluer l'importance de leur interaction, c'est-à-dire de leur influence réciproque.

Ici, cependant, l'analyse ne peut représenter qu'une approximation, la variabilité étant différente suivant les conditions où se trouvent les sujets et suivant le comportement propre à chaque espèce : les animaux actifs et excitables ont tendance à respirer de façon irrégulière, les animaux calmes et lents de façon plus constante. Une valeur distincte de l'erreur servira donc d'étalon pour les comparaisons internes de chacun des groupes d'animaux, entraînant une perte correspondante dans le nombre de degrés de liberté.

Les valeurs de l'écart métabolique figurant au tableau IX sont, nous l'avons vu, des valeurs corrigées pour le comportement des témoins. L'erreur de l'analyse sera donc calculée au moyen de la formule utilisée pour les courbes corrigées (*cf.* p. 348), en combinant sommes des carrés et degrés de liberté relatifs aux écarts métaboliques des animaux réchauffés et à ceux des témoins, puis en doublant le rapport.

Les résultats de cette analyse, qui figure au tableau XIV, sont les suivants :

A. — TURBELLARIÉS

L'interaction est significative. Les deux espèces ne réagissent pas de la même façon aux deux méthodes et, réciproquement, les deux méthodes ne produisent pas les mêmes effets sur les deux espèces.

La comparaison des effets simples des facteurs en cause peut se faire en calculant la plus petite différence significative entre moyennes individuelles [LISON 1958, p. 168] :

$$m_1 - m_2 = t s_d = t \sqrt{s_e^2 \frac{2}{n}}$$

où m_1 et m_2 représentent les deux moyennes, t le coefficient de STUDENT, s_d l'écart-type de la différence, s_e^2 la variance de l'erreur et n le nombre de répétitions des mesures.

Dans le cas présent, $m_1 - m_2 = 96$ pour le seuil de 5 % et $m'_1 - m'_2 = 128$ pour le seuil de 1 %.

Les différences entre moyennes individuelles sont les suivantes :

<i>Crenobia</i> méth. chim. — <i>Crenobia</i> méth. mano.	= 70
<i>Planaria</i> méth. mano. — <i>Planaria</i> méth. chim.	= 73
<i>Crenobia</i> méth. chim. — <i>Planaria</i> méth. chim.	= 145**
<i>Crenobia</i> méth. mano. — <i>Planaria</i> méth. mano.	= 3

Ces comparaisons entre moyennes élémentaires n'étant pas orthogonales, les tests ne sont pas aussi rigoureux que si elles l'étaient. En conséquence, la signification d'une différence qui dépasserait tout juste les seuils de 96 ou de 128 devra être considérée comme douteuse.

La valeur 145 est nettement supérieure au seuil de 128. Elle montre que la méthode chimique donne des résultats absolument différents selon qu'on l'applique à l'une ou à l'autre Planaria. L'écart métabolique immédiat, mesuré par cette méthode, est plus fort chez *Crenobia* que chez *Planaria* — nous avons moins d'une chance sur cent de nous tromper en l'affirmant.

L'analyse du tableau XIV décèle, en outre, un effet significatif du facteur *espèce* : la moyenne globale de *Crenobia* est différente de celle de *Planaria*. L'examen des données manométriques montre que cette différence globale est causée uniquement par l'influence de la méthode chimique, que vient de révéler l'étude des effets simples.

TABLEAU XIV. — Analyse de la variance des données du tableau IX, concernant l'écart métabolique immédiat.

S. C. = sommes des carrés.

D. L. = degrés de liberté.

v = carré moyen ou variance.

F = coefficient F de SNEDECOR. Les signes * et ** servent à distinguer les valeurs respectivement significatives et hautement significatives. Le coefficient F est représenté conventionnellement sous la forme < 1 lorsque le carré moyen de l'erreur est supérieur à celui de la source de variation étudiée.Seuils = Valeurs critiques de la distribution de F pour le nombre de degrés de liberté indiqué et les niveaux de probabilité de 5 % (1^{er} chiffre) et de 1 % (2^e chiffre).

	SOURCE DE VARIATION	S. C.	D. L.	v	F	SEUILS
Turbellariés	Ensemble des facteurs					
	Espèces	105 035	3	35 011	3,02*	2,78 — 4,16
	Méthodes	54 391	1	54 391	4,69*	4,02 — 7,12
	Interaction	21	1	21	< 1	— — —
Turbellariés	Ensemble des facteurs					
	Espèces	127 224	3	42 408	3,65*	2,78 — 4,16
	Méthodes	1 850	1	1 850	< 1	4,02 — 7,12
	Interaction	50 552	1	50 552	4,35*	— — —
Turbellariés	Ensemble des facteurs					
	Espèces	74 823	1	74 823	6,44*	— — —
	Méthodes	650 756	56	11 620		
	Erreur					
Turbellariés	Ensemble des facteurs					
	Espèces	136 075	5	27 215	1,77	2,33 — 3,25
	Méthodes	1 289 850	84	15 355		
	Erreur					
Turbellariés	Ensemble des facteurs					
	Espèces	16 682	3	5 561	< 1	2,78 — 4,16
	Méthodes	731 308	56	13 059		
	Erreur					
Turbellariés	Ensemble des facteurs					
	Espèces	492 334	9	54 704	3,79**	1,95 — 2,56
	Méthodes	364 059	4	91 015	6,30**	2,44 — 3,47
	Interaction	339 578	1	339 578	24**	3,92 — 6,84
Turbellariés	Ensemble des facteurs					
	Espèces	15 129	1	15 129	1,05	— — —
	Méthodes	113 146	4	28 287	1,96	2,44 — 3,47
	Erreur	2 021 158	140	14 437		
Turbellariés	Ensemble des facteurs					
	Espèces	898 105	13	69 085	5,07**	1,80 — 2,28
	Méthodes	719 185	6	119 864	8,80**	2,14 — 2,90
	Interaction	300 735	1	300 735	22**	3,89 — 6,76
Turbellariés	Ensemble des facteurs					
	Espèces	11 322	1	11 322	< 1	— — —
	Méthodes	167 598	6	27 933	2,05	2,14 — 2,90
	Erreur	2 670 476	196	13 624		

B. — CRUSTACÉS

a. — Aselles.

L'interaction est significative : les deux espèces réagissent à la méthode de façon inégale.

L'étude des effets simples donne les résultats suivants :

Plus petites différences significatives : $m_1 - m_2 = 96$ au seuil de 5 % et $m'_1 - m'_2 = 128$ au seuil de 1 %.

As. cavat. méth. mano. — *As. cavat.* méth. chim. = 158**

As. aquat. méth. chim. — *As. aquat.* méth. mano. = 15

As. aquat. méth. chim. — *As. cavat.* méth. chim. = 73

As. cavat. méth. mano. — *As. aquat.* méth. mano. = 100

La seule différence nette est 158. La valeur de 100 est trop voisine du seuil de 96 pour qu'on puisse considérer le résultat comme vraiment acquis.

Ainsi les deux méthodes donnent des résultats bien différents lorsqu'on les applique à l'espèce cavernicole, l'écart métabolique immédiat révélé par la méthode chimique étant toujours beaucoup plus faible que l'autre.

En ce qui concerne l'effet significatif du facteur *méthode*, la différence entre moyennes globales provient uniquement du comportement d'*Asellus cavaticus*, tel qu'il vient d'être mis en évidence.

b. — Aselles et Gammares (groupe formé d'*Asellus cavaticus*, *Asellus aquaticus* et *Gammarus pulex*).

La valeur plus importante de l'erreur ne permet de déceler aucune différence significative entre les moyennes de ce groupe.

C. — INSECTES

Ici non plus le rapport F n'atteint pas le seuil de signification, les différences entre moyennes pouvant s'expliquer par l'importance des variations individuelles, représentées par l'erreur.

D. — ENSEMBLE DES CRUSTACÉS ET INSECTES
(ARTHROPODES)

Le haut degré de signification de la variation causée par l'ensemble des facteurs (S. C. = 492 334) est dû, non pas à l'influence de la méthode ou de l'interaction, mais uniquement aux différences entre espèces (S. C. = 364 059) et plus précisément aux différences entre les moyennes relatives aux Crustacés d'une part et aux

Insectes d'autre part (rubrique Crustacés-Insectes, S. C. = 339 578), moyennes s'élevant respectivement à 104 et 223. La non-signification de l'interaction indique que les effets de l'espèce et de la méthode doivent être considérés comme régulièrement additifs : en particulier, l'écart métabolique moyen des deux Insectes se montrera, dans plus de 99 % des cas, nettement supérieur à celui des trois Crustacés, que l'on utilise l'une ou l'autre méthode pour la comparaison.

E. — ENSEMBLE DES TURBELLARIÉS, CRUSTACÉS ET INSECTES

Les résultats sont les mêmes que dans le groupement précédent : il existe une hétérogénéité hautement significative parmi les animaux, et ceci indépendamment de la méthode considérée. La moyenne des Arthropodes, 152, est nettement inférieure à celle des Turbellariés, 254. Mais les deux ensembles Arthropodes et Turbellariés sont, nous venons de le voir, déjà hétérogènes, les Crustacés montrant les valeurs les plus basses parmi les Arthropodes et *Crenobia* les valeurs les plus élevées parmi les Turbellariés. A fortiori, l'écart métabolique de *Crenobia* sera donc supérieur à celui des Crustacés.

L'analyse conduit donc à ranger d'un côté *Crenobia* et les Insectes, chez lesquels les valeurs de l'écart immédiat sont élevées, et de l'autre les Crustacés en général avec *Gammarus pulex* et *Asellus aquaticus* en particulier, chez lesquels les valeurs de l'écart immédiat sont bien plus faibles.

ANNEXE III

L'écart métabolique après réchauffement de 5° et séjour de 24 heures à la température haute.

Analyse statistique du tableau X, p. 354.

L'analyse figure au tableau XV. Elle est effectuée en tous points comme la précédente.

A. — TURBELLARIÉS

Aucune différence significative; le groupe de résultats peut être considéré comme homogène.

TABLEAU XV. — Analyse de la variance des données du tableau X concernant l'écart métabolique après un séjour de 24 heures à la température haute. Mêmes légendes que le tableau XIV.

	SOURCE DE VARIATION	S. C.	D. L.	v	F	SEUILS
Turbellariés et Insectes	Ensemble des facteurs	46 002	3	15 334	1,32	2,78 — 4,16
	Erreur	652 896	56	11 658		
Asellus et Gammarus	Ensemble des facteurs	235 720	3	78 573	5,09**	2,78 — 4,16
	Espèces	75 429	1	75 429	4,88*	4,02 — 7,12
	Méthodes	61 387	1	61 387	3,97	— —
	Interaction	98 903	1	98 903	6,40*	— —
	Erreur	864 936	56	15 445		
Insectes et Gammarus	Ensemble des facteurs	302 306	5	60 461	2,91*	2,33 — 3,25
	Espèces	119 704	2	59 852	2,88	3,11 — 4,88
	Méthodes	13 470	1	13 470	< 1	3,96 — 6,96
	Interaction	169 132	2	84 566	4,07*	3,11 — 4,88
	Interact. Gammarus - Aselles	70 228	1	70 228	3,38	3,96 — 6,96
	Erreur	1 743 442	84	20 755		
Crustacés et Insectes	Ensemble des facteurs	49 973	3	16 658	1,85	2,78 — 4,16
	Erreur	504 170	56	9 003		
Turbellariés et Insectes	Ensemble des facteurs	629 200	9	69 911	4,35**	1,95 — 2,56
	Espèces	413 764	4	103 441	6,44**	2,44 — 3,47
	Crustacés - Insectes	276 920	1	276 920	17**	3,92 — 6,84
	Méthodes	41 820	1	41 820	2,60	— —
	Interaction	173 616	4	43 404	2,70*	2,44 — 3,47
	Interaction Crustacés - Insectes	4 483	1	4 483	< 1	3,92 — 6,84
	Erreur	2 247 612	140	16 054		
Turbellariés et Insectes	Ensemble des facteurs	873 932	13	67 226	4,54**	1,80 — 2,28
	Espèces	613 416	6	102 236	6,91**	2,14 — 2,90
	Turbellariés - Arthropodes	198 730	1	198 730	13**	3,89 — 6,76
	Méthodes	42 910	1	42 910	2,90	— —
	Interaction	217 606	6	36 268	2,45*	2,14 — 2,90
	Interact. Turbellariés - Arthropodes	3 031	1	3 031	< 1	3,89 — 6,76
	Erreur	2 900 508	196	14 799		

B. — CRUSTACÉS

a. — Aselles.

La valeur de l'interaction est supérieure au seuil de signification : les deux animaux réagissent différemment aux deux méthodes.

Les plus petites différences significatives entre moyennes individuelles du tableau X sont : $m_1 - m_2 = 111$ au seuil de 5 %, et $m'_1 - m'_2 = 148$ au seuil de 1 %.

<i>As. cavat.</i> méth. mano. — <i>As. cavat.</i> méth. chim.	= 178**
<i>As. aquat.</i> méth. chim. — <i>As. aquat.</i> méth. mano.	= 21
<i>As. aquat.</i> méth. chim. — <i>As. cavat.</i> méth. chim.	= 13
<i>As. cavat.</i> méth. mano. — <i>As. aquat.</i> méth. mano.	= 186**
<i>As. cavat.</i> méth. mano. — <i>As. aquat.</i> méth. chim.	= 165**

Les résultats de la méthode manométrique pour *Asellus cavaticus* sont supérieurs, de façon hautement significative, à tous les autres.

L'examen des effets principaux des traitements est dépourvu d'intérêt puisque l'ensemble des résultats concernant *Asellus cavaticus* et l'ensemble des résultats de la méthode manométrique sont hétérogènes.

b. — Aselles et Gammarès.

On constate que la valeur significative de l'interaction dans ce groupe (S. C. = 169 132) n'est pas due à une différence de comportement entre les Gammarès d'une part et l'ensemble des deux Aselles d'autre part (S. C. = 70 228), mais à celle que nous venons de mettre en évidence entre *Asellus aquaticus* et *Asellus cavaticus* (S. C. = 98 903).

C. — INSECTES

Aucune différence significative.

D. — ENSEMBLE DES CRUSTACÉS ET INSECTES
(ARTHROPODES)

La valeur significative de l'interaction globale est encore due à celle qu'a révélée la comparaison des deux Aselles.

L'interaction entre Crustacés d'une part et Insectes d'autre part étant négligeable, il devient possible de comparer les effets principaux des facteurs en cause. La différence de comportement entre espèces est due au fossé qui sépare, comme lors de leur réaction immédiate, l'ensemble des Insectes, de l'ensemble des Crustacés et

à fortiori des deux Crustacés épigés puisqu'*Asellus cavaticus* montre, nous l'avons vu, un comportement spécial, avec un écart métabolique parfois plus élevé.

E. — ENSEMBLE DES TURBELLARIÉS, CRUSTACÉS ET INSECTES

L'importance de l'interaction globale est toujours causée par le comportement opposé des deux Aselles; il n'y a pas d'autre interaction significative.

Mais il apparaît une différence très nette entre moyennes relatives, d'une part, aux Turbellariés (235) et d'autre part à l'ensemble des Arthropodes (151), dont nous venons de noter l'hétérogénéité. A fortiori les Turbellariés se distinguent-ils, tout comme les Insectes, des deux Crustacés épigés dont l'écart métabolique est faible.

Après un séjour de 24 heures à la température haute, les animaux se répartissent donc encore en deux groupes bien distincts : les Turbellariés et les Insectes d'une part, dont l'écart métabolique demeure élevé, les deux Crustacés épigés d'autre part, chez lesquels ce coefficient est nettement plus faible. *Asellus cavaticus* occupe une position à part.

ANNEXE IV

L'écart métabolique immédiat causé, chez les Planaires, par les réchauffements de 0, de 5 et de 10°.

Aucune correction par le comportement des témoins n'intervient ici. Il est plus simple de comparer les trois moyennes brutes de l'écart métabolique pour les réchauffements de 10, de 5 et de 0° (courbes-témoins), exprimées en valeur logarithmique. Dans la figure 18 (p. 352) par exemple, il s'agit des trois coefficients :

$$E_{10} = R_1 \text{ pour un réchauffement de } 10^\circ$$

$$E_5 = R_2 \text{ pour un réchauffement de } 5^\circ$$

$$E_0 = T_1.$$

L'analyse étudie la régression de l'écart métabolique sur l'intensité du réchauffement. Un plan de comparaisons orthogonales identique à celui préconisé par LISON [1958] (p. 264) à propos de l'essai en 6 points pour le dosage d'une substance, permet d'apprécier la pente, la courbure et le niveau relatif du tracé correspondant à

chaque espèce, ainsi qu'éventuellement le tracé commun aux deux espèces d'un groupe.

Le tableau XVI démontre, dans l'ordre, les points suivants que résume la figure 19, dans le texte, p. 358 :

1) La variation pour l'ensemble est hautement significative : les courbes ne sont pas horizontales.

TABLEAU XVI. -- Écart métabolique immédiat causé, chez les Planaires, par les réchauffements de 0, de 5 et de 10 °. Valeurs brutes (non corrigées pour le comportement des témoins).

Méthode manométrique. 6 répétitions de chaque traitement. Légendes comme dans les tableaux précédents. Illustration fig. 19, p. 358.

	INTENSITÉ DU RÉCHAUFFEMENT		
	0	+ 5	+ 10
<i>Crenobia</i>	— 62	+ 220	+ 486
<i>Planaria</i>	— 78	+ 183	+ 291

SOURCE DE VARIATION	D.L.	v	F
Ensemble des facteurs	5	278 547	49**
Entre espèces	1	62 333	11**
Ligne combinée / Régression linéaire	1	1 258 584	225**
/ Courbure	1	14 056	2,51
Lignes séparées / Non parallélisme	1	48 420	8,66**
/ Différence de courbure	1	9 338	1,67
Erreur	30	5 594	

Seuils de signification : pour 5 et 30 D. L. = 2,53 — 3,70.

pour 1 et 30 D. L. = 4,17 — 7,56.

2) Rubrique *entre espèces* : la valeur moyenne de l'écart métabolique est nettement plus forte chez *Crenobia*, dont la ligne de régression est donc située au-dessus de celle de *Planaria*. C'est dire que l'écart entre le 1^{er} et le 2^e jour du traitement (par traitement, il faut entendre le séjour des animaux au laboratoire, leur manipulation et leur passage dans les respiromètres, avec ou sans réchauffement suivant le cas) est plus grand chez *Crenobia* que chez

Planaria. La première a tendance, au début, à augmenter son métabolisme plus que la seconde. Ce premier résultat est sans grand intérêt pour nous.

3) A la régression linéaire combinée correspond un rapport F hautement significatif : les courbes montrent une certaine pente, les animaux sont sensibles au réchauffement et leur réaction varie avec l'intensité de celui-ci.

4) Aucune courbure n'est significative : dans les limites envisagées, et à la précision avec laquelle on connaît chaque ligne de régression, aucune ne diffère d'une droite.

5) Les deux droites divergent très nettement (non-parallélisme), celle de *Crenobia* ayant la pente la plus forte.

ANNEXE V

FIG. 37. — Relation entre les unités logarithmiques utilisées aux chapitres III à V et les mm^3 d' O_2 consommés par heure et par individu. Pour la partie inférieure de la courbe, se baser sur le tableau suivant :

Unités log.	$\text{mm}^3 \text{O}_2$
1 000	1
500	0,316
250	0,178
100	0,126
50	0,112
10	0,102
0	0,100
— 10	0,098
— 50	0,089
— 100	0,079
— 250	0,056

TRAVAUX CITÉS

- ALSTERBERG (G.). 1926. — Die Winklersche Bestimmungsmethode für in Wasser gelösten, elementaren Sauerstoff sowie ihre Anwendung bei Anwesenheit oxydierbarer Substanzen. *Biochem. Z.*, **170** : 30-75.
- AMBÜHL (H.). 1959. — Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. *Schweiz. Z. Hydrol.*, **21** : 133-264.
- ANDRÉ (E.). 1893. — Contribution à l'anatomie et à la physiologie des *Ancylus lacustris* et *fluviatilis*. *Rev. suisse Zool.*, **1** : 427-461.
- ARNDT (W.). 1919. — Zur Kenntnis der Verbreitung von *Planaria alpina* Dana. *Zool. Anz.*, **50** : 100-105.
- ARNDT (W.). 1922. — Reste der Eiszeitfauna in Gewässern der Mark Brandenburg. *S. B. Ges. naturf. Fr.*, 1921 : 159-181.
- BAMFORTH (S. S.). 1962. — Diurnal changes in shallow aquatic habitats. *Limnol. Oceanogr.*, **7** : 348-353.
- BARLOW (G. W.). 1961. — Intra and interspecific differences in rate of oxygen consumption in gobiid fishes of the genus *Gillichthys*. *Biol. Bull.*, **121** : 209-229.
- BARNES (H.) et BARNES (M.). 1959. — Studies on the metabolism of Cirripedes. The relation between body weight, oxygen uptake, and species habitat. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, **6** : 515-523.
- BAUDIN (L.). 1932. — Respiration du poisson (*Carassius auratus*) anesthésié à la tricaine et soumis à une élévation brusque de température. *C. R. Soc. Biol.*, **110** : 235-237.
- BEAUCHAMP (P. de). 1961. — Classe des Turbellariés. In GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, IV, **1** : 35-212, Paris.
- BEAUCHAMP (R. S. A.). 1933. — Rheotaxis in *Planaria alpina*. *J. exp. Biol.*, **10** : 113-128.
- BEAUCHAMP (R. S. A.). 1935. — The rate of movement of *Planaria alpina*. *J. exp. Biol.*, **12** : 271-285.
- BEAUCHAMP (R. S. A.). 1937. — Rate of movement and rheotaxis in *Planaria alpina*. *J. exp. Biol.*, **14** : 104-116.
- BEAUCHAMP (R. S. A.) et ULLYOTT (P.). 1932. — Competitive relationships between species of fresh-water Triclad. *J. Ecol.*, **20** : 200-208.
- BELEHRÁDEK (J.). 1957. — A unified theory of cellular rate processes based upon an analysis of temperature action. *Protoplasma*, **48** : 53-71.
- BERG (K.). 1943. — Physiographical studies on the river Susaa. *Folia limnol. scand.*, **1** : 1-174.
- BERG (K.). 1948. — Biological studies on the river Susaa. *Folia limnol. scand.*, **4** : 1-318.
- BERG (K.). 1952. — On the oxygen consumption of Ancyliidae (Gastropoda) from an ecological point of view. *Hydrobiologia*, **4** : 225-267.
- BERG (K.). 1953. — The problem of respiratory acclimatization. *Hydrobiologia*, **5** : 331-350.
- BERG (K.), LUMBYE (J.) et OCKELMANN (K. W.). 1958. — Seasonal and experimental variations of the oxygen consumption of the limpet, *Ancylus fluviatilis* (O. F. Müller). *J. exp. Biol.*, **35** : 43-73.

- BERNER (A.). 1962. — Feeding and respiration in the Copepod *Temora longicornis* (Müller). *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, 42 : 625-640.
- BISMARCK (O. Von). 1959. — Versuch einer Analyse der die Stoffwechselintensität (« Ruheumsatz ») von *Asterias rubens* L. beeinflussenden Faktoren. *Kieler Meeresforsch.*, 15 : 164-186.
- BLÄSING (I.). 1953. — Experimentelle Untersuchungen über den Umfang der ökologischen und physiologischen Toleranz von *Planaria alpina* Dana und *Planaria gonocephala* Dugès. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol.*, 64 : 112-152.
- BLAZKA (P.). 1955. — Temperaturadaptation des Gesamtmetabolismus bei der Weinbergschnecke *Helix pomatia* L. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol.*, 65 : 430-438.
- BRETT (J. R.), HOLLANDS (M.) et ALDERDICE (D. F.). 1958. — The effect of temperature on the cruising speed of young Sockeye and Coho Salmon. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 15 : 587-605.
- BROWN (F. A. Jr.). 1959. — The rhythmic nature of animals and plants. *Amer. Scient.*, 47 : 147-168.
- BULLOCK (T. H.). 1955. — Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Rev.*, 30 : 311-342.
- CARPENTER (K.). 1928 a. — On the tropisms of some freshwater Planarians. *Brit. J. exp Biol.*, 5 : 196-203.
- CARPENTER (K.). 1928 b. — On the distribution of freshwater Turbellaria in the Aberystwyth district, with especial reference to two ice-age relicts. *J. Ecol.*, 16 : 105-122.
- CONOVER (R. J.). 1956. — Oceanography of Long Island Sound 1952-54. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 15 : 156-229.
- DAHM (A. G.). 1958. — Taxonomy and ecology of five species groups in the family Planariidae (Turbellaria Tricladida Paludicola). 241 p., Malmö.
- VAN DAM (L.). 1935. — A method for determining the amount of oxygen dissolved in 1 cc of water. *J. exp. Biol.*, 12 : 80-85.
- DEHNEL (P. A.). 1960. — Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of two intertidal crabs. *Biol. Bull.*, 118 : 215-249.
- DEROUET (L.). 1953. — Étude comparée du métabolisme respiratoire chez certaines espèces de Crustacés cavernicoles et épigés. *Notes biospéol.*, 8 : 103-109.
- DICKIE (L. M.). 1958. — Effects of high temperature on survival of the giant scallop. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 15 : 1189-1211.
- DICKIE (L. M.) et MEDCOF (J. C.). 1963. — Causes of mass mortalities of scallops (*Placopecten magellanicus*) in the southwestern Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 20 : 451-482.
- DIRKEN (M. N. J.). 1922. — La relation entre les changements de température et la consommation d'oxygène par les animaux à sang froid. *Arch. néerl. Physiol.*, 7 : 126-131.
- DIXON (M.). 1951. — Manometric methods. 165 p., Cambridge.
- DONTCHEFF (L.) et KAYSER (C.). 1936. — Variations du quotient respiratoire de la grenouille et de la tortue en fonction de changements brusques de la température du milieu. *C. R. Soc. Biol.*, 121 : 1456-1458.
- DORIER (A.) et VAILLANT (F.). 1948. — Sur la vitesse du courant et la répartition des Invertébrés rhéophiles. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 226 : 1222-1224.

- DORIER (A.) et VAILLANT (F.). 1954. — Observations et expériences relatives à la résistance au courant de divers Invertébrés aquatiques. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 45-46 : 9-31.
- DRESCO-DEROUET (L.). 1959. — Contribution à l'étude de la biologie de deux Crustacés aquatiques cavernicoles : *Caccosphaeroma burgundum* D. et *Niphargus orcinus virei* Ch. *Vie et Milieu*, 10 : 321-346.
- EASTHAM (L. E. S.). 1937. — The gill movements of nymphal *Ecdyonurus venosus* (Ephemeroptera) and the currents produced by them in water. *J. exp. Biol.*, 14 : 219-228.
- ECKEL (O.) et REUTER (H.). 1950. — Zur Berechnung des sommerlichen Wärmeumsatzes in Flussläufen. *Geogr. Ann. Stockh.*, 32 : 188-209.
- EDWARDS (D. K.). 1957. — Temperature-respiration curve of flour beetles exposed to nonoptimal temperatures. *Science*, 125 : 651-652.
- EDWARDS (G. A.) et GONZALES (M. D. P.). 1953. — The influence of temperature upon the respiratory metabolism of certain tropical aquatic Insects. *Acta physiol. latinoam.*, 4 : 121-132.
- EDWARDS (G. A.) et IRVING (L.). 1943. — The influence of temperature and season upon the oxygen consumption of the sand crab *Emerita talpoida* Say. *J. cell. comp. Physiol.*, 21 : 169-182.
- EDWARDS (G. A.) et NUTTING (W. L.). 1950. — The influence of temperature upon the respiration and heart activity of *Thermobia* and *Grylloblatta*. *Psyche Lond.*, 57 : 33-44.
- EDWARDS (R. W.) et LEARNER (M. A.). 1960. — Some factors affecting the oxygen consumption of *Asellus*. *J. exp. Biol.*, 37 : 706-718.
- EGUSA (S.). 1961. — Studies on the respiration of the « Kuruma » prawn, *Penaeus japonicus* Bate. II. Preliminary experiments on its oxygen consumption. *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 27 : 650-659.
- ERIKSEN (C. H.). 1963 a. — The relation of oxygen consumption to substrate particle size in two burrowing mayflies. *J. exp. Biol.*, 40 : 447-453.
- ERIKSEN (C. H.). 1963 b. — Respiratory regulation in *Ephemera simulans* Walker and *Hexagenia limbata* (Serville) (Ephemeroptera). *J. exp. Biol.*, 40 : 455-467.
- FAGE (L.). 1955. — A postscript on subterranean evolution. *Bull. nat. Inst. Sci. India*, 7 : 79-84.
- FIASSON (S.). 1964. — Recherches écologiques sur la faune d'une rivière de la région lyonnaise : l'Yzeron. *Thèse, Lyon*. 182 p.
- FLÖRKE (M.), KEIZ (G.) et WANGORSCH (G.). 1954. — Über die Temperatur-Stoffwechsel-Relation und die Wärmeresistenz einiger Süßwasserfische und des Flusskrebses. *Z. Fisch.*, 3 N. F. : 241-310.
- FLORKIN (M.). 1958. — Métabolisme et milieu chez les Crustacés. *Ann. Soc. zool. Belg.*, 89 : 105-118.
- FOX (H. M.) et JOHNSON (M. L.). 1934. — The control of respiratory movements in Crustacea by oxygen and carbon dioxide. *J. exp. Biol.*, 11 : 1-10.
- FOX (H. M.) et WINGFIELD (C. A.). 1938. — A portable apparatus for the determination of oxygen dissolved in a small volume of water. *J. exp. Biol.*, 15 : 437-445.
- FOX (H. M.), WINGFIELD (C. A.) et SIMMONDS (B. G.). 1937. — The oxygen consumption of Ephemerid nymphs from flowing and from still waters in relation to the concentration of oxygen in the water. *J. exp. Biol.*, 14 : 210-218.
- FREDERICQ (L.). 1924. — L'autotomie thermique des Planaires d'eau douce. *Bull. Acad. Sci. Belg.*, 10 : 167-170.

- FREEMAN (J. A.). 1950. — Oxygen consumption, brain metabolism and respiratory movements of goldfish during temperature acclimatization, with special reference to lowered temperature. *Biol. Bull.*, **99** : 416-424.
- FRY (F. E. J.). 1958. — Temperature compensation. *Annu. Rev. Physiol.*, **20** : 207-224.
- FRY (F. E. J.) et HART (J. S.). 1948. — Cruising speed of goldfish in relation to water temperature. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **7** : 169-175.
- GELDIAY (R.). 1956. — Studies on local populations of the freshwater limpet, *Ancylus fluviatilis* Müller. *J. Anim. Ecol.*, **25** : 389-402.
- GINET (R.). 1953. — Faune cavernicole du Jura méridional et des chaînes subalpines dauphinoises. I. Crustacés aquatiques. *Notes biospéol.*, **8** : 185-198.
- GINET (R.). 1960. — Ecologie, éthologie et biologie de « *Niphargus* » (Amphipodes Gammaridés hypogés). *Ann. Spéléol.*, **15** : 1-254.
- GIRAUD (A.). 1955. Contribution à l'étude du métabolisme respiratoire d'*Asellus aquaticus* L. *Dipl. Et. sup.*, Lyon. 51 p.
- GRAHAM (J. M.). 1949. — Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. *Canad. J. Res. D*, **27** : 270-288.
- GRAINGER (J. N. R.). 1956. — Effects of changes of temperature on the respiration of certain Crustacea. *Nature Lond.*, **178** : 930-931.
- GRAINGER (J. N. R.). 1958. — First changes in the adaptation of poikilotherms to temperature change. In PROSSER, Physiological adaptation : 79-91, Washington.
- HALCROW (K.). 1963. — Acclimation to temperature in the marine Copepod, *Calanus finmarchicus* (Gunner). *Limnol. Oceanogr.*, **8** : 1-8.
- HARKER (J. E.). 1953. — The diurnal rhythm of activity of mayfly nymphs. *J. exp. Biol.*, **30** : 525-533.
- HARNISCH (O.). 1929. — Die Biologie der Moore. *Binnengewässer*, **7** : 146 p., Stuttgart.
- HARNISCH (O.). 1938. — Zur Analyse des Sauerstoffverbrauchs der Larven von *Cloëon dipt.* und *Ephemera vulg.* *Z. vergl. Physiol.*, **26** : 548-569.
- HARNISCH (O.). 1951. — Hydrophysiologie der Tiere. *Binnengewässer*, **19** : 299 p., Stuttgart.
- HENZE (M.). 1910. — Über den Einfluss des Sauerstoffdrucks auf den Gaswechsel einiger Meerestiere. *Biochem. Z.*, **26** : 255-278.
- HUBAULT (E.). 1927. — Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Bull. biol., Suppl.* **9** : 388 p.
- HUTCHINSON (E.). 1957. — A treatise on limnology. 1 015 p., New York.
- IDE (F. P.). 1935. — The effect of temperature on the distribution of the mayfly fauna of a stream. *Univ. Toronto Stud., biol.*, **39**. Publ. Ont. Fish. Res. Lab., **50** : 1-76.
- ILLIES (J.). 1952. — Die Mölle. *Arch. Hydrobiol.*, **46** : 424-611.
- JONES (J. D.). 1961. — Aspects of respiration in *Planorbis corneus* L. and *Lymnaea stagnalis* L. (Gastropoda : Pulmonata). *Comp. Biochem. Physiol.*, **4** : 1-29.
- JORDAN (H. J.) et GUITTART (J.). 1938. — Die Regulierung der Atmung bei *Astacus fluviatilis*. *Proc. kon. neder. Akad. Wet.* Amsterdam, **41** : 2-9.
- JUGET (J.). 1965. — Modalités et déterminisme du peuplement des sédiments lacustres par la faune benthique. Etude de la faune lémanique. 89^e Congr. Socs sav. Lyon : 413-433.

- KARAMAN (M. S.). 1962. — Ein Beitrag zur Systematik der Astacidae (Decapoda). *Crustaceana*, 3 : 173-191.
- KEYS (A. B.). 1930. — The measurement of the respiratory exchange of aquatic animals. *Biol. Bull.*, 59 : 187-198.
- KÖHLER (O.). 1932. — Beiträge zur Sinnesphysiologie der Süßwasserplanarien. *Z. vergl. Physiol.*, 16 : 606-755.
- KREPS (E.). 1929. — Untersuchungen über den respiratorischen Gaswechsel bei *Balanus crenatus* bei verschiedenem Salzgehalt des Aussenmilieus. I-Mitt. : über den Sauerstoffverbrauch bei verschiedenem Salzgehalt. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 222 : 215-233.
- KROG (J.). 1954. — The influence of seasonal environmental changes upon the metabolism, lethal temperature and rate of heart beat of *Gammarus limnaeus* (Smith) taken from an Alaskan lake. *Biol. Bull.*, 107 : 397-410.
- KROGH (A.). 1935. — Precise determination of oxygen in water by syringe-pipets. *Industr. Engng Chem.*, 7 : 131-133.
- LAFON (J.). 1953. — Recherches sur la faune aquatique littorale du Rhône à Lyon. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 22 : 36-46.
- LALLEMAND (S.). 1932. — Sur l'efficacité d'une couche d'huile de paraffine utilisée comme agent de protection contre l'oxygène de l'air. *C. R. Soc. Biol.*, 110 : 719-721.
- LAMBERET (E.). 1963. — Données biologiques sur un Gastropode Pulmoné, *Ancylus fluviatilis* Müller, de deux cours d'eau des Dombes méridionales. *Dipl. Et. sup.*, Lyon, 72 p.
- LAMOTTE (M.). 1948. — Introduction à la biologie quantitative. 369 p., Paris.
- LANG (J.) et RUZICKOVA-LANGOVA (M.). 1951. — Periodicita ve spotřebě kyslíku u berusky vodní (*Asellus aquaticus*). *Acta Soc. zool. bohemoslovenicae*, 15 : 89-97.
- LAUTERBORN (R.). 1921. — Faunistische Beobachtungen aus dem Gebiete des Oberrheins und des Bodensees. *Mitt. bad. Landesv. Naturk.*, N. F. 1 : 113-119.
- LELOUP (E.). 1944. — Recherches sur les Tricladés dulcicoles épigés de la forêt de Soignes. *Mém. Mus. Hist. nat. Belg.*, 102 : 1-112.
- LENHOFF (H. M.) et LOOMIS (W. F.). 1957. — Environmental factors controlling respiration in *Hydra*. *J. exp. Zool.*, 124 : 171-181.
- L'HÉRITIER (P.). 1949. — Les méthodes statistiques dans l'expérimentation biologique. 95 p., Paris.
- LISON (L.). 1958. — Statistique appliquée à la biologie expérimentale. 346 p., Paris.
- LODSANOFF (V. L.). 1958. — Some aspects of behaviour of oysters at different temperatures. *Biol. Bull.*, 114 : 57-70.
- LÜHMANN (M.) et DREES (O.). 1952. — Über die Temperaturabhängigkeit der Atmung sommerschlafender Blattkäfer (Ein Beitrag zum Adaptationsproblem.). *Zool. Anz.*, 148 : 13-22.
- LUKACSOVICS (F.). 1958. — Összehasonlító oxigénfogyasztási vizsgálatok álló- és folyóvízi Amphipodákon (*Dicerogammarus villosus bispinosus*, *Gammarus roeselii*). *Ann. Inst. biol. (Tihany) hungar. Acad. Sci.* 25 : 57-67.
- MACAN (T. T.). 1950. — Ecology of fresh-water Mollusca in the English Lake District. *J. Anim. Ecol.*, 19 : 124-146.
- MACAN (T. T.). 1956. — Influence of temperature on freshwater animals. *Discovery*, 17 : 275-277.
- MACAN (T. T.). 1958. — The temperature of a small stony stream. *Hydrobiologia*, 12 : 89-105.

- MACAN (T. T.). 1961 a. — A review of running water studies. *Verh. int. Ver. Limnol.* 1959, 14 : 587-602.
- MACAN (T. T.). 1961 b. — Factors that limit the range of freshwater animals. *Biol. Rev.*, 36 : 151-198.
- MACAN (T. T.). 1962. — Biotic factors in running water. *Rev. suisse Hydrol.*, 24 : 386-407.
- MAGUIRE (B. Jr.). 1960. — Lethal effect of visible light on cavernicolous Ostracods. *Science*, 132 : 226-227.
- MARQUE (Y.). 1955. — Recherches sur le métabolisme respiratoire de deux Ancyliidae : *Ancyclus fluviatilis* Müller 1774 et *Gundlachia Pfeiffer* 1849. *Dipl. Et. sup.*, Lyon. 79 p.
- MARSHALL (S. M.), NICHOLLS (A. G.) et ORR (A. P.). 1935. — On the biology of *Calanus finmarchicus*. Part VI : Oxygen consumption in relation to environmental conditions. *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, 20 : 1-27.
- MAYER (A. G.). 1918. — Toxic effects due to high temperature. *Papers Dep. mar. Biol. Carnegie Inst. Washington*, 12 : 173-178.
- MEUWIS (A. L.) et HEUTS (M. J.). 1957. — Temperature dependance of breathing rate in carp. *Biol. Bull.*, 112 : 97-107.
- MONTUORI (A.). 1913. — Les processus oxydatifs chez les animaux marins par rapport à la température. *Arch. ital. Biol.*, 59 : 140-156.
- MOON (H. P.). 1940. — An investigation of the movements of freshwater invertebrate faunas. *J. Anim. Ecol.*, 9 : 76-83.
- MÜLLER (K.). 1963. — Tag-Nachtrhythmus von Baetidenlarven in der « organischen Drift ». *Naturwissenschaften*, 50 : 161-163.
- OLTHOFF (H. J.). 1935. — Die Kohlensäure als Atemreiz bei Wassertieren, insbesondere bei Süßwasserfischen. *Z. vergl. Physiol.*, 21 : 534-544.
- VAN OYE (P.). 1935. — Sur la distribution de *Planaria alpina*, *Planaria gonocephala* et *Polycelis cornuta* dans le Jurassique belge. *Ann. Soc. zool. Belg.*, 66 : 119-122.
- PATTEE (E.). 1955. — Influence d'un changement de température sur la consommation d'oxygène et phénomène d'accoutumance chez quelques larves aquatiques d'Insectes. *Bull. biol.*, 89 : 369-378.
- PATTEE (E.). 1959. — Influence de la saison sur le métabolisme de deux larves aquatiques d'Insectes et phénomène d'accoutumance à la température. *Bull. biol.*, 93 : 320-334.
- PATTEE (E.). 1962. — Méthodes de mesure du métabolisme respiratoire chez les animaux aquatiques. *Hydrobiologia*, 19 : 40-56.
- PEYRAUD (C.) et LABAT (R.). 1962. — Réactions cardio-respiratoires observées chez la sole au cours de l'ensablement. *Hydrobiologia*, 19 : 351-356.
- PHILIPSON (G. N.). 1954. — The effect of water flow and oxygen concentration on six species of caddis fly (Trichoptera) larvae. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 124 : 547-564.
- PLESKOT (G.). 1951. — Wassertemperatur und Leben im Bach. *Wett. u. Leben*, 3 : 129-143.
- POMEROY (R.) et KIRSCHMAN (H. D.). 1945. — Determination of dissolved oxygen. Proposed modification of the Winkler method. *Industr. Engng Chem.*, 17 : 715-716.
- POTONIÉ (H. W.). 1924. — Experimentell kritische Untersuchungen über die biologische Bedeutung des Umkehrpunktes in der Atmungsintensität kaltblutiger Tiere bei steigenden Temperatur. *Biol. Zbl.* 44 : 16-57.

- PRECHT (H.). 1939. — Die Lungenatmung der Süsswasserpulmonaten (zugleich ein Beitrag zur Temperaturabhängigkeit der Atmung). *Z. vergl. Physiol.*, **26** : 696-739.
- PRECHT (H.). 1949. — Die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen. *Z. Naturf. B*, **4** : 26-35.
- PRECHT (H.). 1951. — Der Einfluss der Temperatur auf die Atmung und auf einige Fermente beim Aal (*Anguilla vulgaris* L.). *Biol. Zbl.*, **70** : 71-85.
- PRECHT (H.). 1958. — Concepts of the temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold-blooded animals. In PROSSER, Physiological adaptation : 50-78. *Washington*.
- PROSSER (C. L.). 1955. — Physiological variation in animals. *Biol. Rev.*, **30** : 229-262.
- PROSSER (C. L.). 1958. — General summary : The nature of physiological adaptation. In PROSSER, Physiological adaptation : 167-180. *Washington*.
- RAO (K. P.) et BULLOCK (T. H.). 1954. — Q_{10} as a function of size and habitat temperature in poikilotherms. *Amer. Nat.*, **88** : 33-44.
- REES (G.). 1941. — The resistance of the flatworm *Monocelis fusca* to changes in temperature and salinity under natural and experimental conditions. *J. Anim. Ecol.*, **10** : 121-145.
- REGNARD (P.). 1891. — Recherches expérimentales sur les conditions physiques de la vie dans les eaux. 500 p., *Paris*.
- REYNOLDSON (T. B.). 1953. — Habitat of *Polycelis felina* (= *cornuta*) and *Crenobia alpina* in the British Isles. *Nature Lond.*, **171** : 660.
- RICHER (C.). 1885. — De quelques températures élevées auxquelles peuvent vivre des animaux marins. *Arch. Zool. exp. gén.*, **3** : VI-VIII.
- RICKER (W. E.). 1934. — An ecological classification of certain Ontario streams. *Univ. Toronto Stud., biol.*, **37**, *Publ. Ont. Fish. Res. Lab.*, **49** : 1-114.
- ROBERTS (J. L.). 1957. Thermal acclimation of metabolism in the crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall. II. Mechanisms and the influence of season and latitude. *Physiol. Zool.*, **30** : 242-255.
- ROBERTS (S. K.). 1960. — Circadian activity rhythms in cockroaches. *Diss. Abstr.*, **20** : 3805.
- SACHS (R.). 1959. — Rejection of measurements. *J. Ass. off. agric. Chem. Wash.*, **42** : 741-748.
- SAUNDERS (R. L.). 1963. — Respiration of the Atlantic cod. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **20** : 373-386.
- SAYLE (M. H.). 1928. — Factors influencing the rate of metabolism of *Aeschna umbrosa* nymphs. *Biol. Bull.*, **54** : 212-230.
- SCHELLEBERG (A.). 1928. — Krebstiere oder Crustacea. II. Decapoda, Zehnfüsser. *Tierwelt Deutschlands*, **10**, 146 p., *Jena*.
- SCHLIEPER (C.). 1950. — Temperaturbezogene Regulationen des Grundumsatzes bei wechselwarmen Tieren. *Biol. Zbl.*, **69** : 216-226.
- SCHLIEPER (C.). 1952. — Versuch einer physiologischen Analyse der besonderen Eigenschaften einiger eurythermer Wassertiere. *Biol. Zbl.*, **71** : 449-461.
- SCHLIEPER (C.) et BLÄSING (L.). 1952. — Über Unterschiede in dem individuellen und ökologischen Temperaturbereich von *Planaria alpina* Dana. *Arch. Hydrobiol.*, **47** : 288-294.
- SCHMITZ (W.). 1954. — Grundlagen der Untersuchung der Temperaturverhältnisse in den Fließgewässern. *Ber. limnol. Flussstation Freudenthal*, **6** : 29-50.

- SCHOLANDER (P. F.) et EDWARD (G. A.). 1942. — Volumetric microrespirometer for aquatic organisms. *Rev. sci. Instrum.*, 13 : 292-295.
- SCHWARTZKOPFF (J.). 1955. — Vergleichende Untersuchungen der Herzfrequenz bei Krebsen. *Biol. Zbl.*, 74 : 480-497.
- SEGAL (E.). 1961. — Acclimation in Molluscs. *Amer. Zoologist*, 1 : 235-244.
- SINGH PRUTHI (H.). 1927. — The influence of some physical and chemical conditions of water on may-fly larvae (*Cloëon dipterum* L.). *Bull. ent. Res.*, 17 : 279-284.
- SOLLAUD (E.). 1933. — La « Planaire alpine » *Crenobia alpina* (Dana) dans le massif du Pilat. *Ass. fr. Avanc. Sci.*, 57^e Session Chambéry : 501-503.
- SPILLMANN (C. J.). 1961. — Poissons d'eau douce. *Faune de France*, 65 : 303 p., Paris.
- SPRULES (W. M.). 1947. — An ecological investigation of stream Insects in Algonquin Park, Ontario. *Univ. Toronto Stud., biol.*, 56. *Publ. Ont. Fish. Res. Lab.*, 69 : 1-81.
- STEINBÖCK (O.). 1942 a. — Das Verhalten von *Planaria alpina* Dana in der Natur und im Laboratoriumsversuch. *Mem. Ist. ital. Idrobiol. de Marchi*, 1 : 63-75.
- STEINBÖCK (O.). 1942 b. — Eigenheiten boreoalpiner Tierverbreitung. *Mem. Ist. ital. Idrobiol. de Marchi*, 1 : 129-143.
- STEINBÖCK (O.). 1951. — Turbellarienstudien am Lago Maggiore. I et II. *Mem. Ist. ital. Idrobiol. de Marchi*, 6 : 137-164 et 165-176.
- STEINMANN (P.). 1907 a. — Geographisches und Biologisches von Gebirgsbachplanarien. *Arch. Hydrobiol.*, 2 : 186-217.
- STEINMANN (P.). 1907 b. — Die Tierwelt der Gebirgsbäche. *Ann. Biol. lac.*, 2 : 30-162.
- STEPHENSON (T. A.), ZOOND (A.) et EYRE (J.). 1934. — The liberation and utilisation of oxygen by the population of rock-pools. *J. exp. Biol.*, 11 : 162-172.
- SUHRMAN (R.). 1955. — Weitere Versuche über die Temperaturadaptation der Karauschen (*Carassius vulgaris* Nils.). *Biol. Zbl.*, 74 : 432-448.
- SUMNER (F. B.) et DOUDOROFF (P.). 1938. — Some experiments upon temperature acclimatization and respiratory metabolism in fishes. *Biol. Bull.*, 74 : 403-429.
- SUMNER (F. B.) et WELLS (N. A.). 1935. — Some relations between respiratory metabolism in fishes and susceptibility to certain anesthetics and lethal agents. *Biol. Bull.*, 69 : 368-378.
- SUOMALAINEN (P.). 1958. — Der Sauerstoffverbrauch einiger finnischen *Gammarus*-Arten. *Verh. int. Ver. Limnol.* 1956, 13 : 873-878.
- SWEENEY (B. M.) et HASTINGS (J. W.). 1961. — Effects of temperature upon diurnal rhythms. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* 1960, 25 : 87-104.
- TASHIAN (R. E.). 1956. Geographic variation in the respiratory metabolism and temperature coefficient in tropical and temperate forms of the fiddler crab, *Uca pugnax*. *Zoologica N. Y.*, 41 : 39-47.
- TEAL (J. M.). 1959. — Respiration of crabs in Georgia salt marshes and its relation to their ecology. *Physiol. Zool.*, 32 : 1-14.
- THERIAULT (E. J.). 1925. — The determination of dissolved oxygen by the Winkler method. *U.S. public Health Bull.*, 151 : 1-43.
- THIENEMANN (A.). 1950. — Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. *Binnengewässer*, 18. 809 p., Stuttgart.

- THOMAS (H. J.). 1954. — The oxygen uptake of the lobster (*Homarus vulgaris* Edw.). *J. exp. Biol.*, **31** : 228-251.
- VAILLANT (F.). 1955. — Recherches sur la faune madicole de France, de Corse et d'Afrique du Nord. *Mém. Mus. Hist. nat. Paris, Sér. A, Zool.*, **11** : 1-258.
- VALEN (E.). 1958. — Oxygen consumption in relation to temperature in some poikilotherms. *Acta physiol. scand.*, **42** : 358-362.
- VANDEL (A.). 1919 a. — Contribution à la connaissance de la faune des eaux douces du Jura. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **44** : 80-94.
- VANDEL (A.). 1919 b. — Sur le mode de vie de deux Planaires (*Polycelis cornuta* Johns. et *Planaria alpina* Dana) aux environs de Paris et sur la constitution de la faune des ruisseaux de la même région. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **44** : 188-195.
- VANDEL (A.). 1920. — Contribution à la connaissance de la faune des eaux douces du Jura. II. Les sources et le fond des lacs. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **45** : 44-57.
- VERNBERG (F. J.). 1959 a. — Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. II. Oxygen consumption of whole organisms. *Biol. Bull.*, **117** : 163-184.
- VERNBERG (F. J.). 1959 b. — Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. III. The influence of temperature acclimation on oxygen consumption of whole organisms. *Biol. Bull.*, **117** : 582-593.
- VESSEREAU (A.). 1960. — Recherche et expérimentation en agriculture. II. Méthodes statistiques en biologie et en agronomie. Nouvelle encyclopédie agricole. 540 p., Paris.
- VOIGT (W.). 1895. — *Planaria gonocephala* als Eindringling in das Verbreitungsgebiet von *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta*. *Zool. Jb., Abt. Syst. Oekol. Geogr.*, **8** : 131-176.
- WAEDE (M.). 1954. — Beobachtungen zur osmotischen, chemischen und thermischen Resistenz der Scholle (*Pleuronectes platessa*) und Flunder (*Pleuronectes flesus*). *Kieler Meeresforsch.*, **10** : 58-67.
- WALSHE-MÄTZ (B. M.). 1956. — Contrôle respiratoire et métabolisme chez les Crustacés. *Vie et Milieu*, **7** : 523-543.
- WAUTIER (J.). 1952. — Introduction à l'étude des biocoenoses. *Cours. Lyon*, 124 p.
- WAUTIER (J.) et PATTEE (E.). 1955. — Expérience physiologique et expérience écologique. L'influence du substrat sur la consommation d'oxygène chez les larves d'Ephéméroptères. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **24** : 178-183.
- WAUTIER (J.) et TROIANI (D.). 1960. — Contribution à l'étude du métabolisme respiratoire de quelques Gammaridae. *Ann. Sta. cent. Hydrobiol. appl.*, **8** : 9-50.
- WEBB (H. M.) et BROWN (F. A. Jr.). 1961. — Seasonal variations in O₂-consumption of *Uca pugnax*. *Biol. Bull.*, **121** : 561-571.
- WELLS (N. A.). 1935. — Change in the rate of respiratory metabolism in a Telcost fish induced by acclimatization to high and low temperatures. *Biol. Bull.*, **69** : 361-367.
- WHITNEY (R. J.). 1939. — The thermal resistance of mayfly nymphs from ponds and streams. *J. exp. Biol.*, **6** : 374-385.
- WHITNEY (R. J.). 1942. — The relation of animal size to oxygen consumption in some freshwater Turbellarian worms. *J. exp. Biol.*, **19** : 168-175.

- WIESER (W.). 1963. — Parameter des Sauerstoffverbrauches. II. Die Wirkung von Temperatur, Licht und anderen Haltungsbedingungen auf den Sauerstoffverbrauch von *Porcellio scaber* Latr. (Isopoda). *Z. vergl. Physiol.*, **47** : 1-16.
- WILHELMI (J.). 1904. — Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Biologie der Süßwassertricladien. *Zool. Anz.*, **27** : 355-365 et 370-375.
- WILLIAMS (W. D.). 1962. — Notes on the ecological similarities of *Asellus aquaticus* (L.) and *A. meridianus* Rac. (Crust. Isopoda). *Hydrobiologia*, **20** : 1-30.
- WINGFIELD (C. A.). 1937. — Functions of the gills of the mayfly nymphs, *Cloëon dipterum*. *Nature Lond.*, **140** : 27.
- WINGFIELD (C. A.). 1939. — The functions of the gills of may-fly nymphs from different habitats. *J. exp. Biol.*, **16** : 363-373.
- WINKLER (L. W.). 1888. — Die Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffes. *Ber. dtsh. chem. Ges.*, **21** : 2843-2854.
- WOYNAROVICH (E.). 1961. — Sauerstoffverbrauch einiger Wassertiere bei verschiedener Temperatur. *Verh. int. Ver. Limnol.* 1959, **14** : 1014-1018.
- ZAAIJER (J. J. P.) et WOLVEKAMP (H. P.). 1958. — Some experiments on the haemoglobin-oxygen equilibrium in the blood of the ramshorn (*Planorbis corneus* L.). *Acta physiol. pharm. neerl.*, **7** : 56-77.
- ZEISS (F. R. Jr.). 1963. — Effects of population densities on zooplankton respiration rates. *Limnol. Oceanogr.*, **8** : 110-116.

(Laboratoire de Zoologie Générale,
Faculté des Sciences, Lyon.)