

## COEFFICIENTS THERMIQUES ET ÉCOLOGIE DE QUELQUES PLANAIREs D'EAU DOUCE

### 1. — TOLÉRANCE DES ADULTES

par E. PATTEE.

Comme en d'autres régions, la zonation des Planaires est souvent très nette dans les petits cours d'eau de la région lyonnaise, les différentes espèces s'étageant alors au-dessus de la limite inférieure que constitue le Rhône. *Polycelis nigra* occupe les zones les plus basses, le cours inférieur, *Dugesia gonocephala* la zone située plus en amont où l'eau court plus rapidement et où elle est plus fraîche en été. Lorsque les rivières naissent en pays accidenté, telles l'Yzeron ou l'Amby, on voit le cours supérieur se peupler de *Polycelis felina*. Enfin, en altitude, au-dessus d'une limite qui semble varier de 700 à 1 000 m, *Crenobia alpina* règne seule, que ce soit dans le Massif Central (Pilat), dans le Jura, ou dans les Alpes.

Il est logique de rechercher dans quelle mesure la température est, comme on l'a souvent supposé, le facteur primordial qui règle la distribution de ces animaux. Une publication récente [PATTEE 1965] a montré que l'espèce réputée la plus sensible de toutes, *Crenobia alpina*, n'est guère affectée par la variation journalière de la température, qu'elle subit couramment des variations parmi les plus rapides (5°/h) et les plus importantes (15°/jour) enregistrées dans la région. L'hypothèse qu'il convient donc de vérifier est alors celle du maximum thermique : l'animal est-il limité, dans son habitat, par un certain niveau de température qui lui serait létal?

Les données de la littérature sont assez contradictoires sur ce point. Les chiffres indiqués varient entre 22° environ [STEINMANN 1907, BLÄSING 1953] et 28° [FREDERICQ 1924] pour la température létale de *C. alpina*, entre 25° [VANDEL 1921] et 30° [CARPENTER 1928] pour celle de *P. felina*. Au contraire, BEAUCHAMP et ULLYOTT [1932] voient la première se limiter, dans la nature, aux zones où règne une température inférieure à 13°, la seconde aux zones où règne une température inférieure à 16-17°. Les *Polycelis nigra* élevées par REYNOLDSON, YOUNG et TAYLOR [1965] décroissent et meurent dès 23°. Or il est bien possible que le temps pendant lequel agit la

température ait la plus grande importance : dans son milieu naturel, *Crenobia* tolère 25° pendant quelques heures, certes, mais la température redescend au voisinage de 10° pendant la nuit [PATTEE, 1965, p. 303].

Laissant pour une étude ultérieure le cas de *Dugesia gonocephala*, j'ai donc cherché à déterminer les limites de survie des trois espèces de petite taille, dont j'ai récolté les individus adultes dans les stations suivantes :

- *Crenobia alpina* (DANA) dans un petit ruisseau du Jura situé sur la commune de Corcelles (Ain), à une altitude de 900 m et précédemment décrit [PATTEE, 1965, p. 302].
- *Polycelis felina* DALYELL dans les ruisselets issus des sources de l'Yzeron (Monts du Lyonnais), à 800 m d'altitude, milieu étudié par FIASSON [1964].
- *Polycelis nigra* EHRENBERG dans une grande auge de pierre de 0,5 m<sup>3</sup> environ, où elle est installée depuis de nombreuses années en compagnie de *Dendrocoelum lactaeum*, d'Oligochètes variés et d'Aselles, au vivarium du laboratoire. Des débris organiques rapportés du cours inférieur de l'Yzeron sont à l'origine de ce peuplement.

Atteignant des dimensions semblables, ces trois espèces ont pu être conservées au laboratoire dans des conditions identiques : par groupes de 10 individus dans des bols de 300 cm<sup>3</sup> contenant une pierre anguleuse susceptible de procurer des abris. Chaque groupe reçoit, une ou deux fois par semaine, une alimentation en excès, constituée de fragments de Lombric, ou de Gammarets blessés. Le milieu est renouvelé une fois par semaine ou davantage lorsque la mort de certains individus risque de le polluer. Les bols contenant les deux espèces montagnardes étaient, au début, pourvus d'aérateurs. Mais, se révélant, dans les expériences de longue durée, parfois défavorables à la survie des animaux, ces appareils ont été supprimés pour les températures les plus basses.

#### 1. — Mesures à température constante.

Pour les amener à la température d'expérience, les animaux ont été réchauffés graduellement de 2,5° par jour, de façon à permettre leur acclimatation progressive et à rappeler les conditions naturelles, où les changements thermiques sont lents. J'ai suivi les différents lots, certains pendant plus de 6 mois, jusqu'à leur extinction complète ou jusqu'à ce que la reproduction l'emporte nettement sur les pertes, qui sont alors occasionnelles. Le tableau indique les moyennes arithmétiques pour les temps de survie des divers individus.

TABLEAU. — Durée moyenne de survie chez les trois populations de Planaires, à température constante. Les temps sont exprimés en jours  $\pm$  l'écart-type. Entre parenthèses, le nombre d'individus en expérience. Lorsqu'il y a multiplication asexuée, les fragments comptent pour autant d'individus distincts. Les lots où la reproduction l'emporte sur les décès éventuels sont considérés comme vivant indéfiniment. Début de l'expérience : août 1965.

Température	<i>C. alpina</i>	<i>P. felina</i>	<i>P. nigra</i>
30° C			3,4 $\pm$ 1,3 (30)
27,5° C			25 $\pm$ 15 (10)
25° C	2,6 $\pm$ 1,0 (20)	0,75 $\pm$ 0,25 (20)	104 $\pm$ 36 (10)
22,5° C	5,6 $\pm$ 1,9 (10)	5,8 $\pm$ 2,2 (10)	$\infty$
20° C	16,3 $\pm$ 3,7 (20)	52 $\pm$ 9 (20)	$\infty$
17,5° C	63 $\pm$ 37 (22)	5 surviv. (56)	$\infty$
15° C	2 surviv. (20)	$\infty$	$\infty$
10° C	$\infty$	$\infty$	$\infty$

L'emploi des moyennes géométriques, préconisé par FRY, HART et WALKER [1946], n'apporte aucune modification sensible aux résultats et n'a donc pas été retenu ici.

En utilisant la terminologie de FRY, on reconnaît une zone de tolérance, où les animaux vivent indéfiniment, et une zone de résistance, d'où ils finissent tôt ou tard par être éliminés. La *première température létale* (« incipient lethal level ») sépare les deux zones. Et, de fait, pour deux des espèces, apparaît un niveau de transition, où certains individus de la population semblent survivre, alors que les autres meurent en deux ou trois mois. Les survivants mentionnés au tableau ont, ceux de *C. alpina* 12 mois, ceux de *P. felina* 6 mois au moment de la rédaction de cet article. Dans ces conditions, le calcul d'une moyenne de survie n'est pas possible.

La figure traduit le phénomène dans la zone de résistance. L'échelle semi-logarithmique donne aux courbes une allure rectiligne.

Trois points se dégagent de cette étude :

a) On note immédiatement que les temps de survie dépendent de la température bien au-delà des 24 heures utilisées habituellement pour la détermination des températures létales. Il est possible de se faire une idée de ce dernier coefficient en extrapolant certaines des courbes, étant entendu que les animaux sont réchauffés graduellement et non en une seule fois. Pendant d'aussi longues périodes, l'action néfaste de la température n'intéresse pas nécessairement les mêmes fonctions que pendant les premières 24 heures. Il se peut qu'elle hâte seulement la senescence des sujets, ou les affaiblisse d'une façon quelconque, de sorte qu'ils

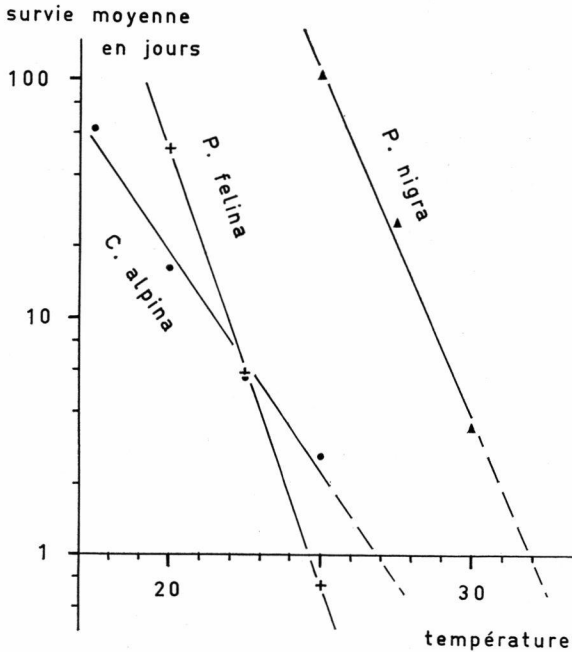


FIG. — Influence de la température sur le temps moyen de survie des trois populations de Planaires. ● *C. alpina*, + *P. felina*, ▲ *P. nigra*. Les droites représentent la régression du logarithme des temps sur la température.

deviennent victimes d'affections microbiennes : leur taille ne diminue pas, mais ils meurent subitement en se décomposant. L'intérêt écologique de la question réside surtout dans la survie ou la disparition des animaux, quelle qu'en soit la cause exacte. Il est remarquable que, malgré les très longues durées de survie, les courbes offrent le même aspect rectiligne que celles de FRY, HART et WALKER [1946], BRETT [1952], SMITH [1957] ou SPRAGUE [1963], dont les expériences ne durent jamais plus d'une semaine et intéressent respectivement de jeunes Truites, de jeunes Saumons, des Drosophiles, des Crustacés, Aselles et Gammarets principalement.

b) L'extension de la zone de tolérance rend compte de l'étagement des trois Planaires, mais sa limite est bien inférieure au niveau « létal en 24 heures », dont l'importance écologique semble donc réduite. Sans être la seule à considérer, la « première température létale » de FRY est plus instructive. C'est pratiquement, pour les milieux naturels stables, (sources, milieux abrités ou de grandes dimensions, par exemple), le niveau de température le plus bas auquel les individus d'une certaine espèce commenceraient à être éliminés. Il doit se situer aux environs de 12 à 14° pour *C. alpina*, de 16 à 17° pour *P. felina* et de 23 à 24° pour *P. nigra*.

c) Les limites supérieures de la zone de résistance et la pente des courbes sont plus inattendues. Si *C. alpina* est effectivement capable de subir une température diurne de 25° avec une marge de sécurité importante, les premières *P. felina* commencent à mourir très tôt à cette température. Or la première habite tout particulièrement les très petits ruisseaux de haute montagne, où les variations thermiques atteignent, certains jours, des valeurs importantes, l'animal disposant, en compensation, d'un mécanisme métabolique qui lui permettrait d'atténuer temporairement l'effet du réchauffement [PATTEE 1965]. On peut voir là une parfaite adaptation aux variations occasionnelles de son milieu froid.

## 2. — Mesures à température variable.

A l'automne 1965, des lots de chaque espèce ont été installés au vivarium du laboratoire, local vitré ouvert en permanence sur l'extérieur et dont la température varie suivant les saisons. Cette opération permettait ainsi d'observer la survie de *C. alpina* et *P. felina* dans le milieu à *P. nigra*, qui servait de témoin. Pendant l'hiver, alors que la température de l'eau était comprise entre 2 et 8°, les trois lots se sont reproduits. Lors du réchauffement printanier, *C. alpina* s'est trouvée éliminée la première, en avril (température entre 11 et 17° suivant les jours). *P. felina* a survécu jusqu'en juin (température entre 15 et 25°). Les témoins de *P. nigra*, placés dans les mêmes conditions, prospéraient régulièrement.

a) On remarque que *C. alpina* meurt sensiblement plus tôt que les chiffres du tableau ne permettraient de le prévoir. Mais les deux expériences ne sont pas absolument comparables : d'une part, l'éclairement est plus intense dans le vivarium, d'autre part les mesures à température constante ont été faites à l'automne et sur des individus en provenance directe de la nature, alors que le réchauffement annuel n'a agi qu'au printemps et après 6 mois d'élevage au laboratoire. La survie d'une Planaire alpine dépend donc aussi de facteurs autres que la température, les différents chiffres obtenus n'ayant de valeur que dans certaines conditions déterminées.

b) Cependant la différence dans la tolérance des 3 espèces est toujours nette. *Crenobia alpina* la première, *Polycelis felina* ensuite, sont éliminées du milieu à *Polycelis nigra* par le réchauffement annuel.

## Conclusions.

Il devient enfin possible d'expliquer les « anomalies » du comportement de ces Planaires vis-à-vis de la température. Celles de *Crenobia* en particulier ont frappé plusieurs auteurs, tels

STEINBÖCK [1942] ou THIENEMANN [1950] : en haute montagne, l'animal semblait eurytherme, à une altitude plus faible et au laboratoire, il se conduisait en sténotherme. L'explication se trouve simplement dans une des hypothèses formulées par HARNISCH en 1951 : il est capable de supporter quelque temps des températures qui l'élimineraient, si elles étaient permanentes. Tout en résistant quelques heures à 25° (d'où les températures létales signalées par divers expérimentateurs), il meurt lorsque l'eau se maintient à plus de 14 ou 15° C pendant plusieurs mois (d'où certaines limites observées dans la nature).

On comprend également comment le réchauffement saisonnier est susceptible d'imposer, dans les ruisseaux, une limite inférieure à l'habitat des deux Planaires montagnardes et comment, seule des trois, *P. nigra* peut occuper le cours inférieur. Mais il reste à déterminer la limite supérieure des différentes zones et à préciser pourquoi *P. felina* et *P. nigra* sont incapables de remonter plus haut dans les mêmes ruisseaux. C'est ce que tenteront de faire les publications suivantes.

#### RÉSUMÉ

Les limites de survie indéfinie à température constante se sont montrées les suivantes : 12 à 14° C pour *C. alpina*, 16 à 17° C pour *P. felina*, 23 à 24° C pour *P. nigra*. Les trois Planaires sont néanmoins capables de résister à des températures bien plus élevées pendant un petit nombre de jours.

#### THE TEMPERATURE RELATIONS OF SOME FRESH-WATER PLANARIANS AND THEIR INCIDENCE ON ECOLOGY

##### 1. — TOLERANCE OF FULL-GROWN SPECIMENS

The limits of infinite survival (upper incipient lethal levels) were found to lie between 12 and 14° C for *C. alpina*, 16 and 17° C for *P. felina*, 23 and 24° C for *P. nigra*. But the three species are capable of resisting much higher temperatures for a short number of days.

#### THERMISCHE PARAMETER UND OEKOLOGIE EINIGER SUESSWASSERPLANARIEN

##### 1. — TOLERANZ DER ERWACHSENEN TIERE

Die Grenzen eines dauernden Überlebens bei konstanten Temperatur haben sich als folgende erwiesen : 12 bis 14° C für *C. alpina*, 16 bis 17° C für *P. felina*, 23 bis 24° C für *P. nigra*. Die drei Planarien sind jedoch fähig tagelang veil höhere Temperaturen zu ertragen.

## TRAVAUX CITÉS

- BEAUCHAMP (R. S. A.) et ULLYOTT (P.). 1932. — Competitive relationships between certain species of fresh-water Triclad. *J. Ecol.*, **20** : 200-208.
- 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.
- BRETT (J. R.). 1952. — Temperature tolerance in young Pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **9** : 265-323.
- CARPENTER (K.). 1928. — On the tropisms of some freshwater Planarians. *Brit. J. exp. Biol.*, **5** : 196-203.
- FIASSON (S.). 1964. — Recherches écologiques sur la faune d'une rivière de la région lyonnaise : l'Yzeron. *Thèse Sc., Lyon*. 182 p.
- FREDERICQ (L.). 1924. — L'autotomie thermique des Planaires d'eau douce. *Bull. Acad. Sci. Belg.*, **10** : 167-170.
- FRY (F. E. J.), HART (J. S.) et WALKER (K. F.). 1946. — Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout (*Salvelinus fontinalis*). *Univ. Toronto Studies, biol. Ser.*, **54**. *Publs Ontario Fish. Res. Lab.*, **66** : 5-35.
- HARNISCH (O.). 1951. — Hydrophysiologie der Tiere. *Binnengewässer, Stuttgart*, **19**, 299 p.
- PATTEE (E.). 1965. — Sténothermie et eurythermie. Les Invertébrés d'eau douce et la variation journalière de température. *Annls Limnol.*, **1** : 281-434.
- REYNOLDS (T. B.), YOUNG (J. O.) et TAYLOR (M. C.). 1965. — The effect of temperature on the life-cycle of four species of lake-dwelling Triclad. *J. Anim. Ecol.*, **34** : 23-43.
- SMITH (J. M.). 1957. — Temperature tolerance and acclimatization in *Drosophila subobscura*. *J. exp. Biol.*, **34** : 85-96.
- SPRAGUE (J. B.). 1963. — Resistance of four freshwater Crustaceans to lethal high temperature and low oxygen. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **20** : 387-415.
- STEINBÖCK (O.). 1942. — Das Verhalten von *Planaria alpina* Dana in der Natur und im Laboratoriumsversuch. *Mem. Ist. ital. Idrobiol. de Marchi*, **1** : 63-75.
- STEINMANN (P.). 1907. — Geographisches und Biologisches von Gebirgsbachplanarien. *Arch. Hydrobiol.*, **2** : 186-217.
- THIENEMANN (A.). 1950. — Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. *Binnengewässer, Stuttgart*, **18** : 809 p.
- VANDEL (A.). 1921. — Recherches expérimentales sur les modes de reproduction des Planaires Triclades Paludicoles. *Bull. biol.*, **55** : 343-518.

(Laboratoire de Zoologie Générale,  
Faculté des Sciences, Lyon.)