

**TEMPÉRATURE ET MÉTABOLISME  
RESPIRATOIRE D'ESPÈCES SYMPATRIQUES  
DE GAMMARES  
DU GROUPE *PULEX***

[Crustacés, Amphipodes]

par C. Roux et A. L. Roux.

1. — INTRODUCTION.

Les nombreuses récoltes de Gammars effectuées dans la région lyonnaise depuis 1958 montrent nettement que la répartition des différentes espèces dans les divers biotopes d'un ruisseau n'est pas due au seul hasard. *Gammarus fossarum* vit dans des eaux à courant rapide et à température basse. *Gammarus pulex* habite les ruisseaux à courant plus lent et à température plus élevée. Dans les stations où plusieurs espèces cohabitent, celles-ci se répartissent entre les zones calmes et les zones rapides. Un bon exemple en est donné par une station de l'Amby près d'Optevoz (Isère), qui héberge simultanément *G. pulex*, *G. fossarum* et *G. wautieri*.<sup>1</sup> En moyenne, ces trois espèces se répartissent ainsi : dans la zone rapide, 80 % de *G. fossarum*, 20 % de *G. pulex* et *G. wautieri* (ces deux derniers en proportions variables); dans la zone de courant lent, 70 % de *G. pulex*, 25 % de *G. wautieri* et 5 % de *G. fossarum*. De telles données se trouvent largement confirmées par plusieurs auteurs. Nous ne citerons que l'un des plus récents travaux, car il résume bien la situation. STOCK, NIJSSSEN et KANT [1966] ont étudié la faune d'Amphipodes d'une rivière du Pas-de-Calais. *G. fossarum* occupe le cours supérieur de la rivière et de ses affluents, *G. pulex* le remplace dès que la vitesse du courant baisse, que les

1. Dans un travail antérieur [Roux (A.) 1963] il a été indiqué qu'il existait dans la Vence au Sappey et dans l'Agny près de Nivolas Vermelle (Isère) une forme de Gammars du groupe *pulex* ne pouvant s'identifier ni à la forme *pulex* ni à la forme *fossarum*. Les recherches poursuivies depuis cette époque dans le cadre d'une thèse de Doctorat d'État ont conduit l'un de nous (A.-L. Roux) à reconnaître que les Gammars correspondant à la description donnée en 1963 pouvaient être tenus pour une espèce nouvelle : *Gammarus (Rivulogammarus) wautieri*, espèce dédiée à M. le Professeur WAUTIER.

eaux sont trop contaminées ou que la température est trop élevée. Stock et Coll. remarquent d'ailleurs que les aires de répartition de *G. fossarum* et de *G. pulex* peuvent se chevaucher sur une faible distance, mais que les espèces « montrent entre elles une forte compétition ».

Nous avons essayé de déterminer s'il existait des différences de sensibilité aux variations de température chez les trois espèces de Gammare de l'Amby. Cette question nous intéressait d'autant plus que le problème écologique se doublait ici d'un problème taxonomique. En effet, au cours des travaux effectués en vue de différencier ces trois espèces, A. L. ROUX (à paraître) a mis en évidence des différences spécifiques d'ordre physiologique. En particulier, dans les mêmes conditions d'habitat et pour les mêmes conditions expérimentales, les températures létales des trois espèces sont distinctes. Dans les expériences faites sur des animaux de la station de l'Amby acclimatés 8 jours à 16° C, la température létale de *G. pulex* est de 27,3° C, celle de *G. fossarum* de 25,8° C et celle de *G. wautieri* de 26,3° C.

Nous avons recherché dans quelle mesure les différences spécifiques observées pour les températures létales se retrouvent au niveau du métabolisme respiratoire, et si de telles différences existent au niveau des températures normales.

## 2. — MATÉRIEL ET MÉTHODE.

Les trois espèces de Gammare étudiées, *G. pulex*, *G. fossarum* et *G. wautieri*, ont été récoltées de mai à octobre dans l'Amby, à la station d'Optevoz (Isère). La température de l'eau du ruisseau s'est maintenue à 14° C ( $\pm 1^\circ$  C au maximum). Les animaux étaient ramenés au laboratoire et mis en élevage dans des bains-marie dont la température est restée entre 14° C et 15° C pendant toute la durée des expériences. Ils étaient ensuite triés pour séparer les trois espèces. Seuls les mâles ont été utilisés pour éviter les erreurs dues à la respiration d'œufs ou de jeunes présents dans la cavité incubatrice des femelles.

Les animaux étaient mis en élevage à la température d'expérience au moins 48 heures avant le début des mesures. Les températures étaient obtenues par des bains-marie thermostatés et placés dans des réfrigérateurs.

Les mesures de respiration étaient toujours faites aux mêmes heures de la journée (entre 10 et 16 heures), pour éviter l'intervention du rythme nyctéméral. Elles duraient entre 4 et 6 heures. L'éclairage était celui du jour à travers les parois vitrées du réfrigérateur, toujours de faible intensité.

Les animaux étaient placés dans les erlenmeyers hermétiquement fermés, par groupe de 3 à 9, suivant leur taille et suivant la température de l'expérience. Les flacons à respiration ne contenaient ni sable ni graviers.

Au début de l'expérience, la tension d'oxygène de l'eau a toujours été proche de la saturation pour la température testée, et n'est jamais descendue, à la fin de l'expérience, au-dessous de 3 cm<sup>3</sup> par litre (4,5 cm<sup>3</sup> par litre dans la très grande majorité des cas).

En résumé, pour les trois espèces et pour toutes les températures d'expérience, les conditions expérimentales ont été maintenues aussi rigoureusement semblables que possible.

Après les mesures, les animaux étaient séchés à l'étuve à 110° C, puis pesés.

Le dosage de l'oxygène a été fait par la méthode polarographique à l'aide de « l'analyseur d'oxygène » Beckman. L'appareil est très sensible aux variations de température, même dans la zone où agit la thermistance (15 — 45° C). Il a donc été étalonné pour chaque température par la méthode chimique de Winkler. L'électrode était placée à la température d'expérience avant le début des mesures de façon à ce qu'elle atteigne une parfaite stabilité, ce qui demande plusieurs heures aux basses températures.

Les expériences ont été faites à 5, 10, 15, 20, 25 et 27° C pour *G. pulex* et *G. fossarum* et à 20, 25 et 27° C pour *G. wautieri*. Elles n'ont pas été poursuivies au-delà de 27° C. Sur plus de 150 individus mis en élevage à cette température, le pourcentage de survivants après 48 heures d'acclimatation est très faible : 55 % pour *G. pulex*, 10 % pour *G. fossarum* et 36 % pour *G. wautieri*. La troisième espèce, *G. wautieri* n'a pu être testée que pour les températures supérieures. En effet, dans les ruisseaux, le pourcentage de *G. wautieri* par rapport aux deux autres espèces est réduit; il faut donc un très grand nombre d'heures de tri pour obtenir un nombre suffisant d'individus. D'autre part, la détermination de *G. wautieri* d'après les critères morphologiques présente des difficultés. Pour ces deux raisons, le temps nécessaire à la mise au point des expériences était trop long et la saison s'est trouvée trop avancée pour poursuivre les expériences sans risquer de fausser les résultats. Au-delà du mois d'octobre, la température de l'eau des ruisseaux ou des élevages peut baisser brusquement, ce qui entraîne un changement dans la température d'acclimatation qui précède les expériences.

Les résultats sont donnés en mm<sup>3</sup> d'oxygène absorbés par gramme de poids sec et par heure. Ils sont donnés avec l'erreur-standard dans le tableau 1 et représentés sur le graphique 1.

## 3. — RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION.

3.1. — Le métabolisme respiratoire de *G. pulex*, *G. fossarum* et *G. wautieri* augmente avec la température. C'est un phénomène maintenant bien connu chez tous les poïkilothermes. Nous remarquons cependant que les modalités de cet accroissement varient d'une espèce à l'autre; la forme générale de la courbe métabolisme/température (M/T) n'est pas la même pour les trois espèces.

*G. pulex* ne montre un métabolisme stable que dans la zone des moyennes températures, 15 — 20° C. La courbe M/T marque alors un palier précédé et suivi d'une pente accentuée. A partir de 25° C, le métabolisme respiratoire baisse brutalement.

Le métabolisme de *G. fossarum* est stable entre 5 et 10° C. Cette zone est suivie d'une pente accentuée, puis le métabolisme atteint un nouveau palier à 15° C, palier qui se prolonge jusqu'au seuil des températures létales (25° C). Entre 15 et 25° C, la courbe semble amorcer un maximum à 20° C, mais les valeurs trouvées ne sont pas statistiquement significatives.

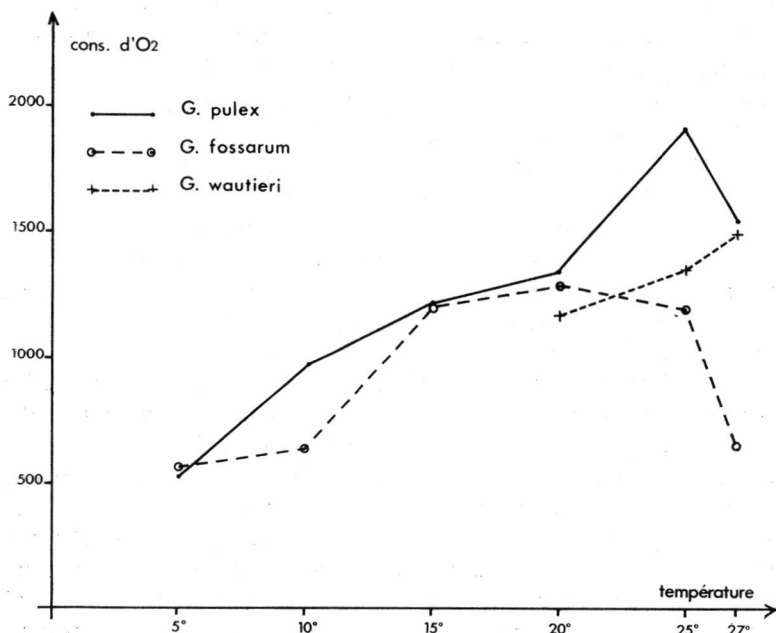


FIG. 1. — Consommation d'oxygène de *G. pulex*, *G. fossarum* et *G. wautieri* en fonction de la température. La consommation d'oxygène est donnée en millimètres cube d'oxygène absorbés par gramme de poids sec et par heure. L'intervalle de sécurité n'a pas été représenté, mais il peut être facilement calculé à l'aide du tableau I.

Pour *G. wautieri*, les seuls résultats obtenus entre 20 et 27° C donnent un accroissement continu du métabolisme.

Nous pouvons essayer d'expliquer plus complètement les différentes courbes M/T trouvées pour les trois espèces, plus particulièrement pour *G. pulex* et *G. fossarum*, les résultats obtenus pour *G. wautieri* étant limités aux températures supérieures.

La principale différence entre les deux espèces se situe au-delà de 20° C. Alors que de 20 à 25° C *G. pulex* accroît son métabolisme de près de 50 %, *G. fossarum* semble avoir atteint le maximum de ses possibilités énergétiques. Il n'est plus capable d'augmenter son métabolisme. De nombreux auteurs, en particulier SULLIVAN (in IVLEV ET LEIZEROVITCH 1960), ont montré que, pour les animaux aquatiques, cet accroissement du métabolisme vers les hautes températures correspondait à une augmentation de l'activité, c'est-à-dire à une plus grande possibilité de survie. La température jouerait alors le rôle d'excitant provoquant l'acte moteur, donc le déplacement et la possibilité d'éviter la zone létale. BOCK et WAHLERT [1965] ont exprimé une idée analogue en disant qu'un organisme capable de mobiliser une plus grande quantité d'énergie a une plus grande chance de survie.

Des résultats comparables ont été obtenus par BEAMISH [1964] au cours de mesures de « l'activité spontanée » chez la truite et la carpe. Le maximum du métabolisme respiratoire de ces poissons est situé respectivement à 15° C et 25° C. Ces deux maximums sont suivis d'une chute brutale du métabolisme. Ces deux températures correspondent exactement aux températures d'activité maximale et sont en rapport étroit avec les températures létales.

Ces résultats sont en concordance avec ceux obtenus dans l'étude des températures létales de *G. pulex* et *G. fossarum* [ROUX à paraître]. *G. pulex* supporte des températures plus élevées que *G. fossarum*. Ils coïncident aussi avec les observations faites au laboratoire et dans la nature. Au laboratoire, quand la température s'élève, *G. pulex* s'agite et tente même de sortir de l'aquarium, tandis que *G. fossarum* semble entrer en léthargie dès 20° C. Dans la nature, si l'eau des ruisseaux atteint 25° C, on trouve encore *G. pulex*, on ne trouve plus *G. fossarum*.

La consommation d'oxygène de *G. wautieri* a été étudiée dans cette zone des températures létales et sublétales. *G. wautieri* peut comme *G. pulex* augmenter son métabolisme au-delà de 20° C, mais cet accroissement reste plus limité. Il n'a pas été observé de chute du taux du métabolisme à 27° C. Ceci rappelle les résultats obtenus dans l'étude taxonomique des trois espèces [ROUX à paraître], à savoir que *G. wautieri* présente assez constamment des caractères, tant morphologiques que physiologiques, intermédiaires entre ceux

de *G. pulex* et ceux de *G. fossarum*. Il semble ici se rapprocher de *G. pulex*.

Les deux espèces *G. pulex* et *G. fossarum* se différencient également par leur réponse aux basses températures. Chez *G. pulex*, la pente de la courbe s'amorce entre 15 et 10° C et s'accroît entre 10 et 5° C. SUOMALEINEN [1958] observe le même phénomène jusqu'à 2° C chez *G. pulex* de Finlande. *G. fossarum* montre au contraire un métabolisme stable entre 10 et 5° C.

3.2. — Nous sommes ici en présence de trois espèces très proches vivant dans les mêmes conditions thermiques (même station, même période de récolte, etc...), mises en expériences dans des conditions rigoureusement identiques et qui cependant montrent des courbes M/T nettement différenciées. Nous sommes amenés à la conclusion que cette courbe M/T ne dépend pas uniquement des conditions de milieu ni des conditions expérimentales, mais qu'elle est inscrite dans le patrimoine génétique de l'espèce. Une telle hypothèse a été souvent émise par de nombreux auteurs et à propos d'animaux variés. Nous ne citerons que les exemples les plus proches de nos expériences. WILLIAMS [1962] trouve des tolérances aux hautes températures différentes pour deux espèces d'Aselles qui occupent des niches écologiques semblables et peuvent même cohabiter. WIENS et ARMITAGE [1961] comparent le métabolisme respiratoire d'*Orconectes immunis*, écrevisse des eaux temporaires, et celui d'*O. naïs*, espèce proche mais qui peuple les eaux permanentes et courantes. Les auteurs remarquent que des différences entre ces espèces peuvent apparaître dans des conditions extrêmes. Ces deux espèces ne sont séparées par aucune barrière spéciale (en particulier du point de vue thermique); elles n'en ont pas moins gardé une réponse caractéristique aux conditions extrêmes.

Un cas plus frappant est donné par ARMITAGE [1962]. La consommation d'oxygène d'un Amphipode antarctique demeure stable jusqu'à 8° C, augmente à 10° C, puis décroît brutalement à 12° C. L'auteur conclut que cette courbe de métabolisme sur animaux acclimatés (*acclimated R/T curve*, l'auteur le précise) peut résulter « de l'histoire génétique des populations qui vivaient auparavant dans des eaux à fluctuations de température plus larges que maintenant... ». En effet, cet Amphipode vit actuellement à des températures avoisinant 0° C; 10° C constitue pour lui une température jamais rencontrée dans sa vie normale.

Une étude très étendue de l'adaptation thermique a conduit toute une équipe de chercheurs russes aux mêmes conclusions [DZHAMUSOVA 1963, IVLEV et LEIZEROVITCH 1960, SHKORATOV 1964, USHAKOV 1963, ZHIRMUNSKIJ 1960, ZHIRMUNSKIJ et CHU-LI-CHUN

1963]. « Selon toute vraisemblance, la résistance à la chaleur est liée non seulement aux conditions actuelles de vie de l'espèce mais aussi aux conditions de température de formation de l'espèce et c'est pourquoi l'étude de la résistance à la chaleur des cellules des différents représentants d'une faune d'un certain secteur, conjuguée avec des recherches paléontologiques et zoogéographiques peut faciliter l'analyse de la provenance de cette faune » [ZHIRMUNSKIJ 1960].

TABLEAU 1. — Consommation d'oxygène de *G. pulex*, *G. fossarum* et *G. wautieri* en fonction de la température (t); N = Nombre de mesures; E. S. = Erreur standard.

t	Consommation d'O <sub>2</sub> en mm <sup>3</sup> O <sub>2</sub> /gr de poids sec/h					
	<i>G. pulex</i>		<i>G. fossarum</i>		<i>G. wautieri</i>	
	N	moyenne (E. S.)	N	moyenne (E. S.)	N	moyenne (E. S.)
5° C	14	522,21 (26,51)	15	561,13 (38,71)		
10° C	15	973,46 (41,77)	15	641,41 (50,85)		
15° C	16	1 218,00 (37,84)	17	1 206,23 (24,91)		
20° C	15	1 346,73 (58,86)	17	1 291,88 (47,83)	15	1 173,13 (53,72)
25° C	15	1 901,00 (60,5)	15	1 201,86 (54,10)	15	1 350,73 (63,81)
27° C	9	1 576,66 (45,55)	5	665,00 (92,65)	6	1487,16 (52,50)

Dans le cas de nos expériences faites sur des animaux acclimatés à chaque température, la forme générale de la courbe M/T traduirait la réponse génétique de l'espèce aux variations de température. Elle représenterait à la fois « l'adaptation » (*adaptation* des auteurs anglo-saxons), conditionnement génétique mis en évidence par les zones de métabolisme stable [BULLOCK 1955], et les « possibilités d'ajustement ou d'acclimatation » de l'espèce (*acclimatization*).

L'acclimatation se traduirait par les pentes de la courbe qui indiqueraient soit un simple changement dans le contrôle des réactions enzymatiques, soit une détérioration des enzymes ou des protéines [PROSSER 1955 et 1958, FLORKIN 1959 et 1966, KINNE 1963, ZHIRMUNSKIJ et CHU-LI-CHUN 1963]. Elles mettent en évidence la nécessité d'un ajustement du métabolisme à des conditions données, pour permettre la survie ou le maintien d'une vie normale de l'animal.

Dans le cas étudié, la différence d'adaptation serait marquée par un glissement, en direction des basses températures, de la courbe de *G. fossarum* par rapport à celle de *G. pulex*. L'interprétation de ces courbes M/T est complexe, surtout si l'on veut essayer de séparer ce qui est « adaptation » de ce qui est « possibilité d'ajustement », d'autant plus que les mécanismes peuvent être différents pour des espèces différentes [FLORKIN 1966]. De plus, l'adaptation peut être masquée par les variations phénotypiques nécessitées au cours de la vie de l'individu ou de l'espèce par le changement de milieu (région géographique, saison, niche écologique). Ces variations correspondraient à la formation de races physiologiques. A propos de l'adaptation thermique au niveau de la cellule, SCHLIEPER [1966] remarque que « l'adaptation cellulaire est héréditairement conditionnée ». Il remarque d'autre part que, chez certaines espèces, l'acclimatation individuelle peut suffire à entraîner un déplacement net des limites supérieures et inférieures, l'acclimatation devant rester dans les limites des zones déterminées génotypiquement. VERNBERG F. J. et VERNBERG W. B. [1966] ont largement montré l'influence des températures d'acclimatation sur les courbes M/T de Crabes du genre *Uca*.

Ceci explique qu'en l'absence de conditions écologiques et expérimentales favorables, il ne soit pas toujours facile de différencier ce qui est ajustement de ce qui est génotypique [KINNE 1963]. Ceci explique aussi que les variations entre les espèces proches puissent n'apparaître que dans les conditions extrêmes.

Dans le cas des espèces de Gammarus étudiées, il a été montré que les conditions de milieu pouvaient amener un changement dans la valeur absolue des résultats, par exemple un changement de la valeur de la température létale, c'est-à-dire un changement dans la position du maximum de la courbe M/T.

A.-L. ROUX a montré que la température létale de *G. pulex* et de *G. fossarum* peut varier avec la saison ou avec la température d'acclimatation. Mais si l'on s'en tient à des conditions expérimentales et écologiques rigoureusement semblables pour les deux espèces, l'écart entre les deux températures reste le même et chaque température létale reste caractéristique d'une espèce donnée pour des conditions données.

SUOMALAINEN [1958] a comparé le métabolisme respiratoire de *G. pulex* de Finlande avec celui d'autres espèces de Gammaridae du même pays. L'auteur ne dessine pas de courbe, mais si l'on reprend les chiffres qu'il donne, on constate une pente accentuée entre 2 et 18° C. Le minimum d'écart entre les valeurs se situe entre 15 et 18° C. Le métabolisme présente un maximum à 22° C, puis une chute marquée à 23° C. Pour les *G. pulex* de Finlande, la température létale paraît se situer autour de 23° C, alors que celle de *G. pulex* de la région lyonnaise se situe autour de 27° C. On aurait donc ici une variation due à des conditions géographiques différentes : abaissement de la température létale due à un climat nettement plus froid que celui de la région lyonnaise. Nous remarquons cependant que la forme générale de la courbe reste du même type. Le métabolisme augmente presque constamment d'une température à l'autre, en particulier à l'approche des températures létales. Le palier des températures moyennes semble ici très réduit.

En résumé, nous serions en présence de deux espèces dont les températures d'adaptation et les possibilités d'ajustement sont différentes. *G. pulex* serait adapté à une zone étroite dans les moyennes températures (15-20° C), zone de métabolisme stable, avec des possibilités d'ajustement et de survie très étendues, surtout vers les hautes températures. Les basses températures semblent constituer une zone d'ajustement, si l'on en juge par la baisse de métabolisme à 5° C, même chez *G. pulex* de Finlande, pourtant acclimaté aux basses températures<sup>1</sup>. *G. fossarum* serait bien adapté aux basses températures (5-10° C), mais ses possibilités de survie seraient déjà limitées à 20° C, ce qui n'exclut pas une possibilité d'ajustement à 15 et 20° C.

3.3. — Il faut citer ici la notion de « *capacity adaptation* » et de « *resistance adaptation* » introduite par PROSSER [1958 et 1964]. Ces termes diffèrent de ceux précédemment utilisés en ce sens qu'ils ne distinguent pas ce qui est génotypique de ce qui est phénotypique. « *Capacity adaptation* » et « *resistance adaptation* » dépendent à la fois de l'arrière-plan génétique et des

1. WOYNAROVITCH [1961] et LUKACSOVICS [1958] ont trouvé une courbe exactement semblable pour *Gammarus roeseli*, espèce qui présente les mêmes exigences que *G. pulex*. Cette espèce envahit actuellement nos régions par le nord-est [PACAUD 1945 et 1952, WAUTIER et ROUX 1959 b]. Elle tend à occuper les mêmes biotopes que *G. pulex* et entre en compétition avec lui. « En Allemagne on a noté que *Carinogammarus* (= *Gammarus*) *roeseli* préfère les régions de basse altitude, contrairement à *G. pulex fossarum*... SCHELLENBERG observe encore que cette espèce abonde surtout dans les ruisseaux à cours lent, quoiqu'on le rencontre aussi parfois dans des ruisseaux rapides [PACAUD 1945]. »

conditions de milieu [KINNE 1963]. Le premier terme concerne les fluctuations du métabolisme sous des conditions de milieu « normales ». Le deuxième terme, que l'on peut peut-être traduire par « possibilité de survie », concerne la réponse de l'organisme aux conditions extrêmes. Notons que la zone de température de vie « normale » est difficile à déterminer et peut varier d'une espèce à l'autre. « *Capacity adaptation* » et « *resistance adaptation* » peuvent coexister dans un organisme, mais cela n'a aucun caractère obligatoire. Les mécanismes impliqués dans ces deux sortes d'ajustement peuvent être différents, mais ils peuvent aussi se recouvrir [PROSSER 1964]. Ces deux termes sont très utiles pour analyser les phénomènes physiologiques toutes les fois qu'il n'est pas possible de déterminer la part de l'hérédité, ce qui est la grande majorité des cas.

Les deux espèces de Gammares étudiés sont un bon exemple de « *capacity adaptation* » et « *resistance adaptation* » différentes. *G. pulex* présente de bonnes possibilités d'ajustement (innées ou non) pour toute la gamme des températures et de bonnes possibilités de survie vers les hautes températures. *G. fossarum* présente également de bonnes possibilités d'ajustement entre 5 et 20° C, mais une possibilité de survie très réduite au-delà de 20° C.

Il n'est donc pas étonnant que, dans des conditions moyennes d'existence (cas de la station de l'Amby), il soit possible de trouver ensemble *G. pulex* et *G. fossarum*. Par contre, cela peut-il expliquer l'absence de *G. pulex* dans les eaux froides de montagne et l'absence de *G. fossarum* des eaux temporaires ou à températures supérieures à 25° C? Ces deux milieux correspondent en effet à des conditions extrêmes et peuvent atteindre des domaines létaux.

#### 4. — CONCLUSIONS

Cette étude a mis en évidence des différences spécifiques d'ordre physiologique entre les trois espèces de Gammares étudiées, différences qui recourent et complètent celles reconnues pour d'autres critères [Roux, à paraître].

Par contre, elle ne permet pas d'expliquer la distribution des espèces dans la station considérée; le facteur thermique n'intervient pas directement puisqu'il présente des valeurs « neutres » pour deux espèces au moins. Il faudra donc envisager l'influence d'autres facteurs.

Le rôle du courant peut ne pas être négligeable. Son importance a été démontrée pour des larves d'Éphémères par AMBÜHL [1959 et 1961], ZIMMERMANN [1961] et JAAG et AMBÜHL [1964] et peut-être pour une larve de Trichoptère, *Micropterna testacea* [COLLARDEAU-

Roux 1966]. Il faut remarquer que les observations dans la nature ou au laboratoire semblent indiquer que les Gammars (même *G. fossarum*) sont des animaux beaucoup moins rhéophiles que certaines larves d'Éphémères ou de Trichoptères.

Le facteur « compétition » est un autre facteur très étudié pour expliquer la dispersion ou la distribution des espèces. MACAN [1963] en souligne l'importance pour expliquer que beaucoup d'espèces n'occupent pas toute la zone de leur possibilité d'adaptation à la température. STOCK, NIJSSEN et KANT [1966] donnent ce facteur comme l'une des principales raisons de la distribution de *G. pulex* et *G. fossarum* dans les rivières du Pas-de-Calais.

Si ces résultats n'expliquent pas à eux seuls la répartition des trois espèces dans le cas de cohabitation, ils peuvent peut-être donner une explication partielle de la répartition géographique et de l'origine de ces espèces.

### RÉSUMÉ

Les deux espèces *Gammarus pulex* et *G. fossarum* montrent des différences spécifiques d'ordre physiologique. Des animaux d'une même station placés dans des conditions expérimentales strictement identiques présentent des courbes métabolisme/température différentes. *G. pulex* serait « adapté » à des températures moyennes (15-20° C) avec des possibilités d'ajustement aux températures extrêmes (5 et 25° C). *G. fossarum* serait « adapté » à des températures plus basses (5-10° C) avec des possibilités d'ajustement limitées dès 20° C. Ces particularités physiologiques permettent d'expliquer la cohabitation fréquente de ces espèces dans des conditions écologiques moyennes, leur répartition géographique actuelle, et peut-être même les conditions de leur formation.

### TEMPERATURE AND METABOLISM OF SOME SYMPATRIC SPECIES OF GAMMARUS OF THE PULEX GROUP

(Crustacea, Amphipoda)

*G. pulex* and *G. fossarum* are specifically distinct from a physiological point of view. Animals gathered in the same locality and placed in strictly identical experimental conditions nevertheless show distinct metabolism-temperature curves. *G. pulex* seems to be "adapted" to intermediate temperatures (15-20° C) with a "possibility of adjustment" to extreme temperatures (5 et 25° C). *G. fossarum* seems adapted to lower temperatures (5-10° C) with a limited possibility of adjustment from 20° C upwards. Those physiological characteristics account for the frequent cohabitation of the two species in intermediate ecological conditions, their present geographic distribution and maybe even the conditions in which they were formed.

**TEMPERATUR UND SAUERSTOFFVERBRAUCH  
SYMPATRISCHER ARTEN  
VON GAMMARIDAE DER GRUPPE PULEX**

(Crustacea, Amphipoda)

Die zwei Arten *Gammarus pulex* und *G. fossarum* zeigen arteigene Unterschiede physiologischer Ordnung. Die Tiere derselben Stelle, die unter genau gleichen Versuchsbedingungen gesetzt waren, stellten verschiedene « Sauerstoffverbrauch/Temperatur » Kurven dar. *G. pulex* scheint an mittlere Temperaturen (15-20°), mit Anpassungsfähigkeiten zu extremen Temperaturen (5-25°), angepasst zu sein, während *G. fossarum* an tieferen Temperaturen (5-10°), mit Anpassungsfähigkeiten, deren Temperaturgrenzen bei 20° liegen, angepasst zu sein scheint. Diese physiologischen Einzelheiten gestatten das häufige Zusammenleben dieser Arten unter mittleren ökologischen Bedingungen, sowie ihr derzeitiges geographisches Vorkommen, und vielleicht auch die Bedingungen ihrer Entstehung zu erklären.

**TRAVAUX CITÉS**

- AMBÜHL (H.). 1959. — Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. Physikalische, biologische und physiologische Untersuchungen über Wesen und Wirkung der Strömung im fließgewasser. *Rev. suisse Hydrobiol.*, **21** : 133-264.
- AMBÜHL (H.). 1961. — Die Stromung als physiologischer und ökologischer Faktor. Experimentelle Untersuchungen an Bachtieren. *Verh. intern. Ver. Limnol.*, **14** : 390-395.
- ARMITAGE (K. B.). 1962. — Temperature and oxygen consumption of *Orchomonella chilensis* (HELLER) [Amphipoda Gammaridae]. *Biol. Bull.*, **123** : 225-232.
- BEAMISH (F. W. H.). 1964. — Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. III. Influence of the weight and temperature on respiration of several species. *Canad. J. Zool.*, **42** : 177-188.
- BOCK (J. W.) and WALHERT (G.). 1965. — Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, **9** : 269-299.
- BULLOCK (T. H.). 1955. — Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Rev.*, **30** : 311-342.
- COLLARDEAU-ROUX (C.). 1966. — Influence de la température sur la consommation d'oxygène de *Micropterna testacea* (GMEL.) [Trichoptera Linnophilidae]. *Hydrobiologia*, **27** : 385-394.
- DZHAMUSOVA (T. A.). 1963. — En russe : Résistance thermique des cellules de Mollusques en relation avec le problème de l'espèce. *Inst. Citol. Sbor. Rab. SSSR*, **6** : 108-133.
- FLORKIN (M.). 1959. — Métabolisme et milieu chez les Crustacés. *Ann. Soc. r. zool. Belg.*, **89** : 5-18.
- FLORKIN (M.). 1966. — Aspects moléculaires de l'adaptation et de la phylogénie. 258 p. *Masson et C<sup>ie</sup>, Paris*.
- IVLEV (V. S.) et LEJZEROVICH (KH. A.). 1960. — En russe : Analyse écologique de la répartition des animaux dans des conditions de gradients de température. *Trudy Murmansk morsk. biol. Inst.*, **1** : 3-27.

- JAAG (O.) and AMBÜHL (H.). 1964. — The effect of the current on the composition of biocoenosis in flowing water streams. *Int. Conf. Water pollution Res. London 1962*, 31-49. Pergamon Press, Oxford, London, New-York, Paris.
- KINNE (O.). 1963. — The effect of temperature and salinity on marine and brackish water animals. *Oceanog. mar. Biol. Ann. Rev.*, **1** : 301-340.
- LUKACSOVICS (F.). 1958. — Vergleichende Untersuchungen über den Sauerstoffverbrauch von Amphipoden aus stehenden und fließenden Gewässern. *Ann. Inst. Biol. Tihany*, **25** : 57-67.
- MACAN (T. T.). 1963. — Freshwater ecology. 338 p. Longmans, Green and Co, London.
- PACAUD (A.). 1945. — Les Amphipodes de faune nutritive des eaux douces françaises. *Bull. Fr. Pisc.*, **136** : 105-120.
- PACAUD (A.). 1952. — Nouvelle revue de la distribution géographique des Gammars dans les eaux continentales françaises. *C. R. somm. Sc. Soc. Biogéogr.*, **252** : 95-111.
- PROSSER (C. L.). 1958. — Physiological adaptation. 185 p. American physiological Soc. New-York.
- PROSSER (C. L.). 1964. — Comparative physiology and biochemistry : status and prospects. *Comp. Biochem. Physiol.*, **11** : 1-7.
- ROUX (A.). 1963. — Données morphologiques et biologiques sur des Gammars du groupe *pulex* récoltés dans le massif de la Grande Chartreuse et le Bas Dauphiné. *Crustaceana*, **6** (2) : 89-100.
- ROUX (A.-L.). 1967. — Thèse à paraître, Faculté des Sciences de Lyon.
- SCHLIEPER (C.). 1966. — Physiologie écologique cellulaire des Invertébrés marins. *Rev. Roumaine Biol. Ser. Zool.*, **11** : 51-58.
- SHKORBATOV (G. L.). 1964. — En russe : Sur la théorie d'acclimatation des animaux aquatiques. *Zool. Zh. SSSR*, **43** : 953-964.
- SUOMALAINEN (P.). 1958. — Des Sauerstoffverbrauch einiger finnischer *Gammarus*-Arten. *Verh. internat. Ver. Limnol.*, **13** : 874-878.
- USHAKOV (B. P.). 1963. — En russe : Variation de la résistance thermique des cellules des animaux poïkilothermes supérieurs. *Inst. Citol., Sbor., Rab., SSSR*, **6** : 21-42.
- VERNBERG (J. F.) and VERNBERG (W. B.). 1966. — Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. VII. Metabolic-temperature acclimation responses in southern hemisphere crabs. *Comp. Biochem. Biol.*, **19** : 489-524.
- WAUTIER (J.) et ROUX (A.). 1959 a. — Note sur les Gammars du groupe *pulex* dans la région lyonnaise. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **28** : 76-83.
- WAUTIER (J.) et ROUX (A.). 1959 b. — Présence de *Gammarus (Rivulogammarus) roeseli* GERVAIS 1835, dans la basse vallée de la Saône. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **28** : 118-119.
- WIENS (A. W.) and ARMITAGE (K. B.). 1961. — The oxygen consumption of the crayfish *Orconectes immunitis* and *O. nais* in response to temperature and oxygen saturation. *Physiol. Zool., USA*, **34** : 39-54.
- WILLIAMS (W. D.). 1962. — Notes on the ecological similarities of *Asellus aquaticus* (L.) and *A. meridianus* RAC. [Crustacea, Isopoda]. *Hydrobiologia*, **20** : 1-30.
- WOYNAROVICH (E.). 1961. — Sauerstoffverbrauch einiger Wassertiere bei verschiedenen Temperatur. *Verh. intern. ver. Limnol.*, **14** : 1014-1018.

- ZHIRMUNSKIJ (A. V.). 1960. — En russe : Recherches sur l'adaptation aux conditions des Invertébrés de la mer de Chine du sud. *Citologia SSSR*, **6** : 674-691.
- ZHIRMUNSKIJ (A. V.) et CHU-LI-CHUN. 1963. — En chinois : La thermostabilité cellulaire d'espèces sympatriques de *Donax*, en relation avec les conditions de l'habitat. *Acta Zool. sinica*, **15** : 21-27.
- ZIMMERMANN (P.). 1962. — Der Einfluß der Strömung auf die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften im Experiment (Symposium über den Einfluß der Strömungsgeschwindigkeit auf die Organismen des Wassers). *Rev. suisse Hydrobiol.*, **24** : 354-484.

(Laboratoire de Zoologie générale  
de la Faculté des Sciences,  
16, quai Claude-Bernard, 69-Lyon.)