

COEFFICIENTS THERMIQUES ET ÉCOLOGIE DE QUELQUES PLANAIRES D'EAU DOUCE

3. — LA REPRODUCTION DES DEUX ESPÈCES MONTAGNARDES

par E. PATTEE

Les publications précédentes [PATTEE 1966 et 1968] ont montré, pour quatre espèces de Planaires, l'existence d'une remarquable coïncidence entre l'étagement de l'habitat et les limites de tolérance thermique. Une telle coïncidence permet, certes, de concevoir une relation entre les deux phénomènes, mais pas nécessairement une relation de cause à effet. D'une part, la survie d'une espèce dépend de la survie du stade de développement qui fait preuve de la tolérance la plus faible; or le travail en question ne concernait que les réactions des individus adultes. D'autre part, il est évident que dans la nature, la température agit généralement sur la faune par des voies beaucoup plus subtiles et variées que la seule voie létale.

Il m'a donc paru indispensable de suivre, de façon comparative, le cycle de développement complet des animaux à chaque température. Une telle étude répond aux deux soucis évoqués ci-dessus : d'une façon qualitative, elle permet de déterminer, chaque fois, si la reproduction et le développement sont possibles ou non, donc de connaître les limites de *tolérance de l'espèce*; d'une façon quantitative, elle permet d'établir l'intensité de la reproduction qui, jointe au taux de mortalité, constitue une appréciation de la *vitalité de l'espèce* dans les conditions données.

1. — Matériel

Cet article concerne les deux Planaires qui occupent, dans la nature, les zones les plus élevées, soit dans l'ordre d'altitude décroissante : *Crenobia alpina* (Dana) et *Polycelis felina* (Dalyell). A l'origine des élevages, poursuivis dans certains cas jusqu'à la 4^e génération, se trouvent des parents récoltés dans les petits ruisselets du Jura et des Monts du Lyonnais mentionnés précédemment [PATTEE 1966].

2. — Conditions d'élevage.

Les sujets sont répartis, par groupes d'une dizaine, dans des bols que des bains-marie maintiennent aux températures désirées. Leur élevage a donc lieu en eau stagnante. Ils sont observés tous les 2 ou au maximum 3 jours, ce qui permet de dater avec la précision correspondante le dépôt ou l'éclosion des cocons, la séparation ou la régénération des fragments, enfin les décès éventuels. Les cocons ou les fragments produits, les individus morts, sont aussitôt retirés du bol.

L'alimentation posait un problème. Dans la nature, les populations de Planaires vivent constamment à la limite des ressources alimentaires du milieu [REYNOLDSON et YOUNG 1965], et sont donc perpétuellement affamées. Devant l'impossibilité de doser la quantité relative de nourriture fournie à chaque individu, et pour obtenir des résultats comparables, j'ai pris le parti de les alimenter à l'excès : chaque bol reçoit, une fois par semaine, des Gammarels blessés ou des fragments de Lombric en quantité supérieure à ce que peuvent consommer ses occupants. Après leur repas, ces derniers sont transférés dans un autre bol contenant de l'eau propre et déchlorée par aération. Suivant le niveau de la température, un deuxième repas de moindre importance intervient au cours de la semaine, entre les repas principaux. Inutile aux températures basses, (5 et 10°), il est bien accepté aux températures plus élevées.

3. — Calculs et présentation des résultats.

Les Planaires sont bien connues pour utiliser deux modes différents de reproduction : le mode sexué, avec ponte de cocons renfermant un certain nombre d'œufs, et le mode asexué par scissiparité et régénération des parties manquant à chacun des fragments. Comment comparer l'intensité, le rendement, de ces deux modes de reproduction ?

Ainsi que le démontrera la présente étude, la voie sexuée permet à un parent de donner naissance à des descendants plus nombreux, mais ces descendants mettent longtemps à se reproduire à leur tour. Le nombre de fragments qu'il produit par voie asexuée est plus faible, mais ces fragments sont bientôt aptes à se multiplier de nouveau. Peut donc seul servir de terme de comparaison le résultat définitif de cette reproduction, à savoir le nombre de descendants issus d'un nouveau-né en un temps déterminé, après plusieurs générations. Ce nombre sera d'autant plus grand que le taux de ponte ou de fragmentation est plus élevé, mais aussi que le temps

mis par une génération pour se reproduire à son tour est plus bref. Cette dernière valeur est appelée durée d'une génération. Les Planaires étant des organismes hermaphrodites, chaque individu est susceptible de donner une descendance, que ce soit par l'un ou l'autre mode de reproduction.

Dans l'élevage, tel qu'il est conduit, ni l'espace ni la nourriture ne sont limités puisque les jeunes sont prélevés à mesure de leur naissance et l'alimentation fournie en excès. Dans de telles conditions de *ressources illimitées*, chaque individu a les mêmes possibilités de se reproduire : l'accroissement éventuel de la population est proportionnel à ses effectifs :

$$\frac{dP}{dt} = rP \quad (1)$$

où P = l'effectif de la population

t = le temps

r = un coefficient de proportionnalité, dénommé taux intrinsèque d'accroissement naturel de la population [BIRCH 1948, COLE 1954]. Il traduit la différence entre la natalité et la mortalité dans cette population.

La même formule, intégrée, devient :

$$P_t = P_0 e^{rt} \quad (2)$$

où P_t = effectif de la population au temps t

P_0 = effectif de la population au temps zéro

e = base des logarithmes népériens.

Dans ces conditions, l'accroissement suit une loi exponentielle. On a affaire à une progression géométrique des effectifs, de raison $\lambda = e^r$. Chaque jour, le nombre d'individus est égal à celui de la veille multiplié par e^r . Connaissant la valeur de r et P_0 , le nombre de parents au départ, il devient alors possible de calculer l'effectif théorique de la population à un moment quelconque de son évolution, et donc le nombre de descendants issus d'un individu en un temps déterminé.

La valeur du coefficient r a été calculée ici, grâce à l'établissement de tables de fécondité en fonction de l'âge, semblables à celles de BIRCH [1948], LESLIE et PARK [1949], ou encore ROOT [1960], et dont le tableau I fournit un exemple pour l'élevage de *Crenobia* à 10°. La vie de la population, composée d'individus d'âge identique, est découpée en un certain nombre de périodes T de 10, puis de 20 jours. Pour chaque période, on calcule le rapport du nombre de jeunes produits sur le nombre de parents. Ce rapport représente le taux de reproduction. Pour passer au taux d'accroissement, il convient de faire intervenir le taux de mortalité pour la période considérée, ou, plus simplement, comme le fait aussi HOWE [1953],

TABLEAU I. — Table de fécondité en fonction de l'âge, établie à 10° C chez une population de *Crenobia alpina* à reproduction sexuée.

T = périodes successives en jours.

x = âge médian des parents dans chacune des périodes.

Tm_x = nombre de jeunes produits pendant la période T/nombre de parents au départ.

m_x = nombre moyen de jeunes que produit, par jour, chaque nouveau-né lorsqu'il atteint l'âge x.

T	x	Tm_x	m_x	$e^{-rx} Tm_x$ pour :	
				$r = 0,0077$	$r = 0,0078$
345	172	0	0	0	0
10	350	5,91	0,59	0,3991	0,3852
10	360	3,55	0,35	0,2217	0,2137
10	370	1,91	0,19	0,1105	0,1065
10	380	3,27	0,33	0,1755	0,1689
120	445	0	0	0	0
20	515	2,64	0,13	0,0500	0,0474
20	535	0,27	0,01	0,0044	0,0042
20	555	3,45	0,17	0,0480	0,0456
600	865	0	0	0	0
				$\Sigma = 1,0092$	$\Sigma = 0,9715$

de considérer toujours comme nombre de parents celui qui existait au départ, quels que soient leur longévité et le nombre qu'il en subsiste réellement à chaque instant. Le rapport ainsi obtenu est appelé Tm_x , car il représente m_x , taux d'accroissement journalier à l'âge x, mesuré pendant T jours. Les périodes au cours desquelles la reproduction est nulle ont été groupées et n'interviennent pas dans le calcul. Le coefficient r s'obtient alors, par essais successifs, en déterminant, pour chaque période T, la valeur $e^{-rx} Tm_x$ de façon à ce que, au total,

$$\Sigma e^{-rx} Tm_x = 1 \quad (3)$$

A taux d'accroissement constant au cours du temps, la contribution de chaque période à cette somme va en diminuant lorsque le temps x augmente. Ainsi, plus un individu est âgé, moins le nombre des descendants qu'il produit a d'importance en ce qui concerne l'accroissement général de la population.

Le coefficient r ainsi établi constitue bien l'indice recherché pour la comparaison des deux modes de reproduction. Il tient compte à la fois du taux de reproduction et de la durée d'une génération,

ainsi qu'en témoigne la formule suivante, tirée de celles établies par COLE [1960] :

$$e^{-ra} + ne^{-rb} = 1 \quad (4)$$

r = taux intrinsèque d'accroissement

a = intervalle entre 2 pontes ou 2 fragmentations successives

n = nombre de jeunes issus d'un cocon ou d'une fragmentation

b = durée d'une génération.

Cette formule, de valeur approximative, se déduit de la précédente dans la mesure où l'on considère que le parent disparaît à chaque événement reproductif en donnant 2 sortes de descendants : l'un (adulte), la suite de lui-même ou de sa partie antérieure s'il y a fragmentation, et qui vivra a jours, les autres (nouveaux-nés), en nombre $n \geq 1$ suivant le mode de reproduction, et appelés à vivre b jours. La formule suppose donc, d'une part, la constance de a au cours de la vie de l'animal, et, d'autre part, la reproduction indéfinie de ce dernier, donc son immortalité. La supposition de cette immortalité constitue ici une approximation satisfaisante par suite de la longévité des Planaires et de la contribution de plus en plus négligeable des dernières périodes de leur vie à l'accroissement général de la population.

La formule (4) donne des valeurs de r voisines de celles obtenues par la formule plus exacte (3), valeurs d'autant plus voisines que la reproduction se poursuit de façon plus régulière au cours du temps et que la mortalité est plus faible. On obtient ainsi, à partir de (3) et de (4), les chiffres qui figurent au tableau II.

TABLEAU II. — Valeurs du coefficient r établies par la formule exacte (3) et par la formule approchée (4).

	Crenobia		Polycelis		
	5°	10°	10°	15°	17,5°
Formule exacte	0,0047	0,0077	0,012	0,019	0,0090
Formule approchée	0,0053	0,0092	0,012	0,017	0,0081

La présente étude consiste, en définitive, à tester l'influence des différents niveaux de température sur les coefficients m_x , a et b mesurés dans les élevages. Le taux intrinsèque d'accroissement r , déduit de m_x par (3), traduit l'effet d'ensemble; a et b permettent d'analyser les causes de ses variations.

4. — Le taux d'accroissement de *Crenobia*.

Cet animal vit bien en eau stagnante, à 5 et 10°C. La plupart des individus placés à 15° sont morts après un temps assez long [PATTEE 1966]. Deux d'entre eux ont cependant survécu et donné naissance à des descendants, chez lesquels la mortalité s'est montrée relativement faible. Grâce à eux, il a été possible d'évaluer aussi, de façon approximative, la capacité d'accroissement de la population à 15°.

Crenobia se reproduit tantôt par voie sexuée, tantôt par voie asexuée [STEINMANN 1907, VANDEL 1921, CARPENTER 1928, DAHM 1958, par exemple]. Mes propres observations sont en accord avec celles de ces auteurs :

— Les deux modes de reproduction semblent s'inhiber réciproquement chez un même individu.

— La scissiparité paraît liée à la température : exceptionnelle dans mes élevages à 5°, elle intéresse environ 20 % de la population à 10°, mais elle constitue le seul mode de reproduction chez les survivants à 15°.

Le tableau III reproduit les différentes valeurs obtenues, qui, dans l'ordre, appellent les commentaires suivants :

La reproduction sexuée a lieu à 5 et 10°, en accord avec les valeurs de 4,5 à 9,5° et de 6 à 12° établies respectivement par STEINMANN [1907] dans la nature et DAHM [1958] au laboratoire. Ce dernier auteur note également des scissions entre 6 et 16°, niveaux de température retrouvés ici.

La faiblesse du nombre des individus asexués (1^{re} ligne du tableau) est due à leur difficulté d'obtention : rareté relative dans la population et longueur du délai nécessaire à la détermination de leur mode de reproduction. Les valeurs moyennes portées dans les colonnes correspondantes ont donc une précision limitée.

La 2^e ligne du tableau se rapporte à la périodicité de production des cocons ou des fragments, le coefficient *a* de la formule (4). Bien que le taux de ponte ou de fragmentation (inverse de cette périodicité) augmente avec la température, il demeure toujours assez faible : à 10°, chaque parent produit seulement, *en moyenne*, 1 cocon ou 2 fragments par an, sur lesquels la mortalité (3^e ligne) prélève encore un important tribut.

Les premières données du tableau ne décrivent d'ailleurs le phénomène que de façon imparfaite : si la production de cocons se poursuit assez longtemps pendant la vie de l'animal, la proportion de cocons stériles augmente avec le temps. Le tableau I montre que, dans la population sexuée étudiée à 10°, tous les descendants ont été produits entre le 350^e et le 555^e jour environ.

TABLEAU III. — La reproduction de *Crenobia alpina*

— Périodicité moyenne de ponte des cocons ou de fragmentation (2) : intervalle moyen entre la ponte de 2 cocons ou le détachement de 2 fragments successifs par le même individu.

— Le temps de régénération (7) concerne les fragments postérieurs détachés spontanément par l'animal. Il est compté jusqu'à la formation des tentacules et l'apparition des taches oculaires.

— Durée médiane d'une génération (8) : temps écoulé entre la ponte d'un cocon et l'instant où 50 % de la population qui en est issue a pondu à son tour.

	Mode sexué		Mode asexué	
	5°	10°	10°	15°
1. — Nombre d'individus étudiés	43	38	7	6
2. — Périodicité moyenne de ponte des cocons ou de fragmentation	463 j	360 j	481 j	197 j
3. — % de cocons stériles ou de fragments non viables	45 %	30 %	50 %	30 %
4. — Nombre moyen de jeunes par cocon fertile	51	45		
5. — Périodicité moyenne de production d'un jeune viable	16 j	11 j	361 j	281 j
6. — Durée d'incubation	115 j	66 j		
7. — Temps de régénération des fragments spontanés	46* j		25 j	19 j
8. — Durée médiane d'une génération	646 j	378 j	?	268 j
9. — Durée minimum d'une génération	571 j	351 j	?	134 j
10. — Taux intrinsèque d'accroissement	0,0047	0,0077	≤ 0,0022	0,0026
11. — Accroissement annuel de la population	× 5,6	× 16,6	× 2,2	× 2,6

* un seul individu.

A remarquer que la population observée par VANDEL [1921] présentait un intervalle de 4 à 59 jours entre 2 scissions consécutives, soit un taux de fragmentation beaucoup plus élevé que celui mesuré ici.

La particularité des cocons de *Crenobia* est de donner naissance à un nombre considérable de jeunes (4^e ligne). VANDEL dénombrait de 7 à 40 œufs par cocon. Les moyennes enregistrées ici (45 à 51 suivant la température) semblent encore supérieures.

Compte tenu de la mortalité, le calcul permet d'établir une première comparaison entre les taux des deux modes de reproduction : la 5^e ligne met en évidence la différence considérable qui existe

entre eux. La reproduction sexuée est équivalente à celle d'un parent qui donnerait naissance à 2 ou 3 jeunes chaque mois. La reproduction asexuée aboutit, dans les mêmes conditions, à ne fournir guère plus d'un jeune par an!

Il est possible de comparer les durées moyennes d'incubation, figurant à la 6^e ligne, avec celles que fournit la littérature. A 4°, DAHM [1958] voit éclore les cocons en 4 mois, soit 120 jours environ, valeur voisine de la moyenne de 115 jours obtenue ici à 5°. Mais à 10°, il les voit éclore en deux semaines, ce qui ne correspond nullement aux 66 jours du tableau. Cette dernière valeur est bien plus proche de celle de 10 semaines que donne VANDEL [1921].

La durée d'une génération (8^e et 9^e lignes), coefficient b de la formule (4), représente le temps mis par un nouveau-né à produire un autre nouveau-né. Elle comprend la durée d'incubation et la durée du développement post-embryonnaire jusqu'à l'âge adulte. L'absence de reproduction chez quelques rares individus rend impossible le calcul d'un temps moyen : l'indice figurant à la ligne 8 et dénommé durée médiane d'une génération représente le temps à la fin duquel 50 % des nouveaux-nés se sont reproduits. DAHM [1958] donne, pour cette durée, une valeur qui semble peu vraisemblable : à 8°, il voit les individus à reproduction sexuée atteindre la maturité et produire des cocons *en un mois*. La valeur la plus faible mesurée ici (« durée minimum », 9^e ligne) est de 351 jours. Même si l'on retranche la durée d'incubation, cette valeur n'est pas inférieure à 285 jours. Le temps de développement post-embryonnaire le plus bref qu'il m'ait été donné de mesurer chez les Planaires est de 70 jours environ : c'est le temps moyen que met à se reproduire un individu de *Polycelis nigra* élevé à 20°. Peut-être faudrait-il plutôt lire, dans le texte de DAHM relatif à *Crenobia* : « la maturité est atteinte *en un an* ».

La durée d'une génération n'a pu être établie pour la reproduction asexuée à 10°, par suite du décès accidentel de la population concernée et des délais considérables (plus de 2 ans) qui auraient été nécessaires à son remplacement. Mais cette durée ne saurait guère être inférieure à 134 jours, valeur qu'elle atteint à 15°. Dans ces conditions, le taux d'accroissement intrinsèque relatif au mode asexué (ligne 10) a été calculé à partir de la formule (4), en posant pour 10°, $a = 361$ jours, $b \geq 134$ jours et $n = 1$.

Pour fixer les idées, on a porté, à la 11^e ligne, le nombre par lequel se trouve multiplié, chaque année, l'effectif de la population, c'est-à-dire la raison annuelle $\lambda = e^r$ de sa progression, ou encore l'effectif théorique atteint après un an par une population comportant un seul individu au départ, dans un milieu à ressources illimitées. Cet indice est établi, grâce à la formule (2), à partir des valeurs obtenues pour le taux intrinsèque d'accroissement de la population.

Il est évident que la reproduction sexuée de *Crenobia* doit être considérée, dans cette première approche, comme celle qui présente de loin le meilleur rendement, voire même comme la seule efficace. L'étude expérimentale confirmerait donc les vues anciennes de STEINMANN (1907), assez peu admises depuis, selon lesquelles la scissiparité représente, chez *Crenobia*, un phénomène pathologique, témoignant de conditions défavorables. Le terme de *défavorable* convient effectivement, dans la mesure où la scissiparité se montre inefficace et où elle inhibe la reproduction sexuée.

Cette dernière nous apparaît avec les traits caractéristiques suivants :

— Elle consiste en la production, à intervalles éloignés, de gros cocons renfermant un nombre considérable de jeunes.

— Elle intervient à 5 et 10°. Sauf pour le nombre de jeunes par cocon, les différents coefficients prennent une valeur plus favorable à 10° et situent nettement l'optimum à cette température. Lorsque l'on passe de 10 à 5°, la durée de plusieurs phénomènes importants, plus ou moins liés au développement et à la croissance, se trouve multipliée suivant un Q_{10} de valeur élevée ($Q_{10} = 3,0$ pour la durée d'incubation, 2,9 pour la durée médiane d'une génération, 3,4 pour le temps de régénération des fragments). Le froid a moins d'influence sur le taux de ponte ($Q_{10} = 1,7$ pour la périodicité moyenne de production des cocons). On voit donc que, dans l'ensemble, l'activité de l'animal persiste au froid, tout en s'atténuant.

5. — Le taux d'accroissement de *Polycelis felina*

La population considérée se reproduit uniquement par voie asexuée, selon le mode le plus fréquemment décrit [DAHM 1958]. En 4 ans d'élevage, un seul cocon a été produit; ce dernier était stérile.

Le tableau IV donne les principaux coefficients mesurés.

Comme chez *Crenobia*, mais dans une proportion bien plus faible, certains des fragments détachés meurent avant d'avoir pu régénérer les parties manquantes. Cette mortalité (ligne 3) explique la différence entre périodicité de fragmentation (ligne 2) et périodicité moyenne de production d'un jeune viable (ligne 4). En ce qui concerne la durée d'une génération (lignes 6 et 7), pratiquement tous les individus « adultes » s'étant reproduits en élevage, l'indice retenu ici et qui le sera aussi pour les espèces suivantes, est la moyenne des durées pour les différents individus. A titre de comparaison, figure également la durée médiane, temps que met 50 % de la population à se reproduire.

La multiplication de *Polycelis felina* est possible à partir de 5°. Elle est cependant très faible à cette température, certains indivi-

TABLEAU IV. — La reproduction de *Polycelis felina*.

Mêmes légendes qu'au tableau III.

	5°	10°	15°	17,5°
1. — Nombre d'individus étudiés	60	70	47	55
2. — Périodicité de fragmentation	> 265 j	38 j	35 j	63 j
3. — % de fragments non viables	18 %	20 %	6 %	54 %
4. — Périodicité moyenne de production d'un jeune viable	> 323 j	47 j	38 j	117 j
5. — Temps de régénération des fragments spontanés	45 j	24 j	16 j	13 j
6. — Durée moyenne d'une génération	175 j	67 j	42 j	61 j
7. — Durée médiane d'une génération	136 j	77 j	43 j	61 j
8. — Taux intrinsèque d'accroissement	0,0005	0,0120	0,0190	0,0090
9. — Accroissement annuel de la population	× 1,2	× 80	× 1028	× 27

dus ne donnant guère plus d'un fragment pendant toute leur vie. Dans ces conditions, le calcul d'une périodicité de fragmentation est aléatoire. Entre 5 et 10°, le Q_{10} est voisin de 50 pour le taux de fragmentation et de 7 pour la durée d'une génération. Des valeurs aussi élevées traduisent l'inhibition presque complète de ces phénomènes par le froid. Comme le notait VANDEL [1921], la taille des individus qui se fragmentent est petite. A 5°, la ou les divisions éventuelles ont généralement lieu pendant que l'animal est encore de dimensions modestes. Par la suite, alimentées à l'excès, les Planaires deviennent géantes (16×4 mm et au-delà) et ne se fragmentent pratiquement plus. Les deux phénomènes sont liés, sans qu'il soit actuellement possible de préjuger si l'un quelconque d'entre eux représente la cause de l'autre. La valeur minimale du taux intrinsèque d'accroissement dans ces conditions (ligne 8) traduit la faible supériorité du taux de natalité, dû aux individus jeunes, sur le taux de mortalité des individus géants et plus âgés.

A 17,5°, la limite supérieure, sur les 40 individus originellement mis en observation, seulement 5 ont survécu [PATTEE 1966]. Les

données du tableau ont été établies principalement à partir des clones issus de ces 5 individus, ainsi qu'à partir de quelques fragments qu'il a été possible d'acclimater par la suite. Cette température montre un effet défavorable sur tous les coefficients mesurés : non seulement la mortalité des fragments est élevée, mais l'intervalle entre deux fragmentations successives s'allonge, et même la durée d'une génération est supérieure à ce qu'elle était à 15°. Traduisant cet amoindrissement général des facultés reproductrices, le taux intrinsèque retombe à une valeur plus faible qu'à 10°.

Les limites ainsi marquées semblent identiques à celles données par VANDEL [1921], ou légèrement plus basses. Cet auteur constate une vie normale des animaux entre 7 et 17°. Il qualifie de zone sensible celle qui est comprise entre 17 et 20°. Au-delà, si certains individus se montrent encore viables, interviennent cependant des dégénérescences rapides d'organes : on a certainement affaire, en fait, à la zone létale.

Dans les élevages du même auteur, les scissions se succédaient à des intervalles de 1 à 4 semaines suivant la température. Les intervalles moyens établis ici vont de 38 à 63 jours entre 10 et 17,5° et sont donc de durée supérieure.

Les données du tableau situent nettement l'optimum aux environs de 15°.

6. — Comparaison entre les deux espèces : taux d'accroissement et écologie.

Seul, nous l'avons vu, le taux intrinsèque d'accroissement de la population permet de comparer les deux modes de reproduction. La valeur de ce coefficient a une importance considérable, tant du point de vue physiologique que du point de vue écologique.

Du point de vue physiologique, il permet d'évaluer, de façon expérimentale et particulièrement synthétique, l'action de divers facteurs (la température dans le cas présent) sur l'activité générale de l'organisme : sur son développement et sa croissance, sur les chances qu'il a de vivre ou de mourir, sur le nombre de descendants qu'il est susceptible de produire. Comme le soulignent LESLIE et PARK [1949], la valeur qu'il prend dans chaque circonstance indique la mesure dans laquelle les conditions environnantes conviennent à l'animal.

Du point de vue écologique, cette valeur témoigne d'abord de la vitesse avec laquelle une espèce peut coloniser un milieu favorable dont elle était absente, soit qu'elle envahisse un territoire nouveau, soit qu'elle se rétablisse dans d'anciennes limites dont elle avait été chassée par des conditions passagèrement létales (assèchement ou

échauffement du milieu, par exemple). Le taux d'accroissement permet, dans ce deuxième cas, d'évaluer la capacité de l'espèce à surmonter les circonstances défavorables en comblant chaque fois les vides creusés dans ses rangs.

Mais ce taux d'accroissement intervient aussi dans la compétition entre les espèces. Le principe d'exclusion compétitive [HARDIN 1960] révèle toute son importance : si deux espèces occupent la même niche écologique dans la chaîne alimentaire et qu'elles entrent en compétition, la mortalité frappant indistinctement les deux camps, celui dont la reproduction est la plus rapide en viendra fatalement à éliminer l'autre.

Chez les Planaires, les relations écologiques semblent particulièrement simples, par suite de l'absence de prédateurs : la quantité de ressources disponibles détermine directement la taille des populations [REYNOLDSON et YOUNG 1965]. Très discuté d'un point de vue général [MACAN 1963], le principe d'exclusion compétitive a l'avantage de mettre l'accent sur le phénomène qui semble déterminant, au moins dans l'écologie des Planaires : la capacité de l'espèce à transformer en descendants les ressources alimentaires puisées dans le milieu. Cette capacité dépend, d'une part, de l'aptitude à repérer les proies, à les capturer, à les maîtriser etc., et, d'autre part, du rendement d'utilisation et de transformation de la nourriture obtenue. C'est une appréciation de ce rendement que fournit le taux intrinsèque d'accroissement de la population, établi dans des conditions alimentaires optimales. A capacité égale pour capturer les proies, la valeur de ce taux semble devoir déterminer l'issue de la compétition entre deux espèces voisines.

La figure 1 permet de comparer ces valeurs chez nos deux Planaires montagnardes. Toutes choses égales d'ailleurs, *Crenobia* se montre victorieuse à 5°, *Polycelis* à 10°.

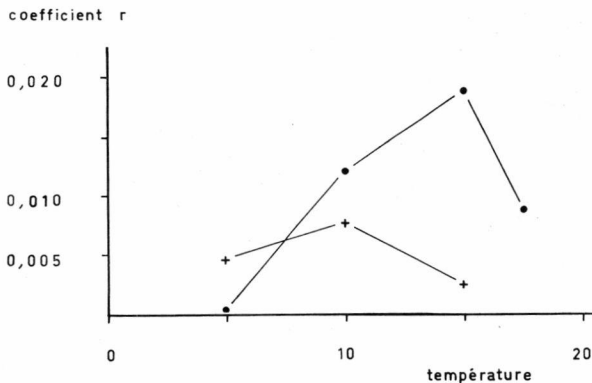


FIG. 1. — Variation du taux intrinsèque d'accroissement r en fonction de la température. + *C. alpina*, ● *P. felina*.

Il est donc possible de voir ici une des causes fondamentales de l'étagement dans l'habitat de ces espèces. Dans la mesure où toutes deux exploitent les mêmes ressources alimentaires, *Crenobia* élimine sa rivale des eaux les plus froides, où elle est seule capable d'une reproduction appréciable; plus le milieu se réchauffe, plus l'avantage va à *Polycelis*, dont la capacité reproductive augmente rapidement. Dans ces conditions, *Crenobia* se trouve donc cantonnée en dehors de son *optimum physiologique*, lequel se situe vers 10°. Ainsi, l'*optimum* de 5-6° que déterminait STEINMANN [1907] dans la nature doit être considéré comme un *optimum écologique*, qui tiendrait compte, non seulement des facteurs physico-chimiques mais aussi des facteurs biotiques.

En réalité, la température de la plupart des milieux naturels varie au cours de l'année. Dans des conditions également favorables par ailleurs, la limite entre nos deux Planaires devrait se situer au niveau où le réchauffement estival atteint et dépasse 10° de façon assez durable pour que le rendement annuel de la reproduction de *Polycelis* devienne supérieur à celui de *Crenobia*. C'est dire la difficulté avec laquelle il faut s'attendre à localiser cette limite de façon précise. On la situe communément au point où l'eau atteint, en se réchauffant, un maximum estival de 14 à 15° [THIENEMANN 1913, DAHM 1958, VAILLANT 1967, par exemple]. Mais ce niveau peut être dépassé dans une large mesure. VANDEL [1919] trouve des Planaires alpines dans une eau à 20°, STEINBÖCK [1942], puis PATTEE [1965] mesurent même, dans la zone à *Crenobia*, une température atteignant passagèrement 22 à 24° ! A la lumière des résultats présentés ici, la moyenne annuelle constituerait un indice de valeur beaucoup plus générale que le maximum.

Jointes à la différence de rhéophilie qui existe entre les deux espèces, ces relations thermiques permettent d'ébaucher une explication de l'habitat si spécial de la Planaire alpine et de concilier les exigences apparemment opposées de ses populations de plaine et de montagne [PATTEE 1969].

La différence entre *Crenobia* et *Polycelis* ne semble pas être une différence de sténothermie impliquant des limites thermiques plus étroites pour l'une que pour l'autre : les deux tracés de la figure 1 ne diffèrent pas nettement par la longueur d'abscisses qu'ils semblent capables de couvrir. La vraie différence est plutôt une différence de psychophilie ou affinité pour le froid. A 5°, nous l'avons vu, l'activité de développement et de reproduction persiste chez *Crenobia*; il y a seulement *diminution* avec la température selon un Q_{10} assez élevé. Au contraire, cette activité cesse pratiquement chez *Polycelis*, le froid ayant un effet *d'inhibition* caractérisé.

Cette inhibition semble propre à la reproduction : les durées de régénération après fragmentation spontanée sont pratiquement

identiques chez les deux espèces montagnardes, ainsi qu'en témoigne la figure 2, et suivent une toute autre loi. D'autre part, la différence de capacité reproductive à 5° ne doit vraisemblablement pas être attribuée à l'utilisation d'un mode asexué par *Polycelis felina* : les espèces dont feront état les publications suivantes utilisent, elles, un mode sexué mais n'ont jusqu'à présent donné naissance à aucun descendant dans de telles conditions. C'est donc en *Crenobia* que réside l'adaptation particulière, et vers cette espèce qu'il convient d'orienter les recherches futures sur le phénomène.

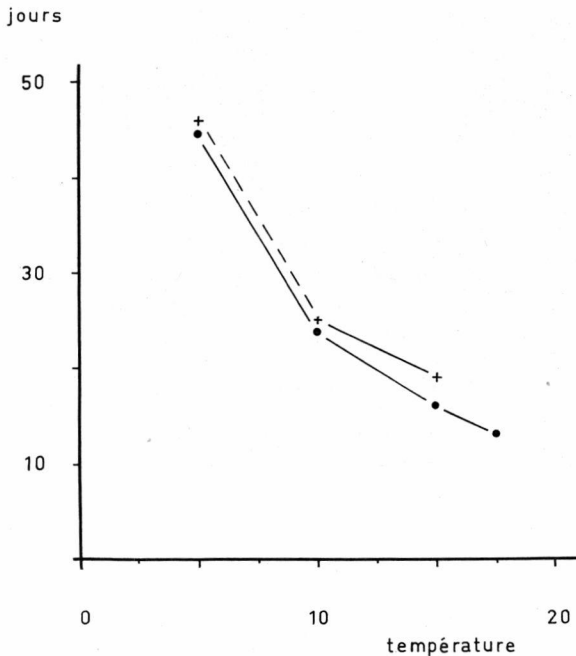


FIG. 2. — Influence de la température sur le temps de régénération des fragments postérieurs détachés spontanément par l'animal. La régénération est considérée comme achevée à l'apparition des taches oculaires et des tentacules. + *C. alpina*, ● *P. felina*. Un seul fragment spontané chez *C. alpina* à 5°.

7. — Conclusions

D'un point de vue qualitatif, les limites de tolérance établies au cours de cette étude correspondent absolument à celles qu'avaient données, en 1966, les investigations sur les individus adultes : 15° pour *Crenobia alpina*, 17,5° pour *Polycelis felina*. Les sujets sont donc aptes à se reproduire jusqu'à la limite de leurs capacités de survie. Il y a coïncidence entre tolérance de l'individu et tolérance de l'espèce. Mais cette coïncidence est seulement rendue possible

par la faculté de multiplication asexuée, qui persiste aux températures élevées. La faculté de reproduction sexuée disparaît au-dessus de 10° chez *Crenobia*, soit à une température bien inférieure.

Les résultats quantitatifs montrent comment, à l'intérieur des limites vitales ainsi définies, le jeu de la concurrence interspécifique est susceptible de déterminer la zone plus restreinte qu'occupe, en définitive, l'espèce dans la nature.

RÉSUMÉ

La capacité reproductrice, dont dépend en grande partie l'issue de toute compétition interspécifique, est mesurée à différents niveaux de température dans des élevages de *Polycelis felina* et de *Crenobia alpina*. La première domine à 10°, la seconde seulement à 5°, soit en dehors de son optimum, qui se situe à une température plus élevée. Une telle différence est susceptible d'expliquer, dans la nature, l'étagement de l'habitat de ces deux espèces.

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

3. — THE REPRODUCTION OF THE TWO MOUNTAIN SPECIES

Populations of *Polycelis felina* and *Crenobia alpina* were reared at different levels of temperature and their reproductive capacity, on which greatly depends the outcome of interspecific competition, was measured. The former was the winner at 10°, the latter at 5° only, although its optimum was reached at a higher temperature. Such a difference may explain the altitudinal zonation in the range of these two species in the field.

THERMISCHE PARAMETER UND OEKOLOGIE EINIGER SUESSWASSERPLANARIEN 3. — DIE VERMEHRUNG DER BEIDEN GEBIRGSARTEN

Polycelis felina und *Crenobia alpina* werden im Labor gezüchtet und ihre Vermehrungsfähigkeit, von welcher die Erfolg der interspezifischen Konkurrenz gewöhnlich abhängt, wird bei verschiedenen Temperaturstufen gemessen. Von den beiden herrscht die erste um 10°, die zweite aber nur um 5°, dass heisst bei einer tieferen Temperatur als ihr Optimum. Ein solcher Unterschied kann die zwei verschiedenen Höhen der Lebensräume dieser Tiere erklären.

TRAVAUX CITÉS

- BIRCH (L. C.). 1948. — The intrinsic rate of natural increase of an Insect population. *J. Anim. Ecol.*, **17** : 15-26.
 CARPENTER (K). 1928. — On the distribution of freshwater Turbellaria in the Aberystwyth district, with especial reference to two ice-age relicts. *J. Ecol.*, **16** : 105-122.

- COLE (L. C.) .1954. — The population consequences of life history phenomena. *Q. Rev. Biol.*, **29** : 103-137.
- COLE (L. C.). 1960. — A note on population parameters in cases of complex reproduction. *Ecology*, **41** : 372-375.
- DAHM (A. G.). 1958. — Taxonomy and ecology of five species groups in the family Planariidae (Turbellaria Tricladida Paludicola). 241 p., *Malmö*.
- HARDIN (G.). 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, **131** : 1292-1297.
- HOWE (R. W.). 1953. — The rapid determination of the intrinsic rate of natural increase of an Insect population. *Ann. appl. Biol.*, **40** : 134-151.
- LESLIE (P. H.) et PARK (T.). 1949. — The intrinsic rate of natural increase of *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecology*, **30** : 469-477.
- MACAN (T. T.). 1963. — Freshwater ecology. 338 p., *London*.
- PATTEE (E.). 1965. — Sténothermie et eurythermie. Les Invertébrés d'eau douce et la variation journalière de température. *Annls Limnol.* **1** : 281-434.
- PATTEE (E.). 1966. — Coefficients thermiques et écologie de quelques Planaires d'eau douce. 1. Tolérance des adultes. *Annls. Limnol.*, **2** : 469-475.
- PATTEE (E.). 1968. — Coefficients thermiques et écologie de quelques Planaires d'eau douce. 2. Tolérance de *Dugesia gonocephala*. *Annls. Limnol.*, **4** : 99-104.
- PATTEE (E.). 1969. — Contribution expérimentale à l'écologie de la Planaire alpine, *Crenobia alpina* (Dana). *Bull. Soc. zool. Fr.* (sous presse).
- REYNOLDSON (T. B.) et YOUNG (J. O.). 1965. — Food supply as a factor regulating population size in freshwater Triclads. *Mitt. int. Ver. Limnol.*, **13** : 3-20.
- ROOT (R. B.). 1960. — An estimate of the intrinsic rate of natural increase in the Planarian, *Dugesia tigrina*. *Ecology*, **41** : 369-372.
- 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.). 1913. — Der Bergbach des Sauerlandes. Kurze Zusammenfassung der Ergebnisse faunistisch-biologischer Untersuchungen. *Arch. Hydrobiol.*, **8** : 432-445.
- VAILLANT (F.). 1967. — La répartition des *Wiedemannia* dans les cours d'eau et leur utilisation comme indicateurs de zones écologiques. (Diptera Empididae). *Annls. Limnol.*, **3** : 267-293.
- VANDEL (A.). 1919. — Contribution à la connaissance de la faune des eaux douces du Jura. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **44** : 80-94.
- VANDEL (A.). 1921. — Recherches expérimentales sur les modes de reproduction des Planaires Triclades Paludicoles. *Bull. biol.*, **55** : 343-518.

(Section de Biologie Animale et Zoologie,
Faculté des Sciences, Lyon.)