**COEFFICIENTS THERMIQUES
ET ECOLOGIE
DE QUELQUES PLANAIRES D'EAU DOUCE**

5. — LA REPRODUCTION DES ESPÈCES JUMELLES
POLYCELIS NIGRA* ET *POLYCELIS TENUIS

par E. PATTEE¹.

Les eaux calmes de nos régions renferment très souvent de petites Planaires noires, atteignant une dizaine de millimètres de longueur, à l'extrémité antérieure obtuse et pourvue de nombreuses taches oculaires. Il s'agit des espèces limnophiles du genre *Polycelis*. Main-tes fois confondues sous un même nom spécifique, elles doivent en réalité être réparties entre les deux espèces *Polycelis nigra* (O. F. MÜLLER 1773) et *Polycelis tenuis* Ijima 1884. Plusieurs auteurs (KOMAREK 1927, REYNOLDSON 1948, LEPORI 1955, LENDER et LE MOIGNE 1960, BENAZZI 1963, entre autres), ont en effet souligné à juste titre les caractères anatomiques de l'appareil génital qui les distinguent incontestablement.

L'absence d'organes musculo-glandulaires, ainsi que la formule chromosomique ont donné lieu, en 1954, à la création d'une troisième espèce, *P. hepta*, par MELANDER, MELANDER et REYNOLDSON. Mais, à la suite des travaux de LE MOIGNE (1962), le statut spécifique de *P. hepta* n'est plus admis actuellement (REYNOLDSON 1967), les individus en question devant être considérés comme une forme particulière de *P. tenuis*.

Malgré l'insistance justifiée des auteurs qui ont été mentionnés, la distinction entre *P. nigra* et *P. tenuis* n'a pas reçu l'audience nécessaire. Comme le souligne LEPORI (1955), les travaux écologiques qui signalent la présence de l'une des deux espèces sans mentionner de façon explicite leurs caractères distinctifs (l'animal étant généralement dénommé *P. nigra*) ne fournissent, de ce fait, que des renseignements de portée limitée.

1. Equipe d'Ecophysiologie, Biologie Animale, Université Claude-Bernard - Lyon I, boulevard du 11-novembre, 69-Villeurbanne.

Nous examinerons d'abord les documents appartenant à cette dernière catégorie et dont il est seulement possible de déduire l'habitat des deux *Polycelis*, prises ensemble. Cet habitat peut se caractériser par deux traits différents. En premier lieu, nos Planaires semblent occuper le cours inférieur de certains ruisseaux, à partir du point où ceux-ci débouchent dans la plaine. Dans la région lyonnaise, c'est le cas de l'Yzeron (FIASSON 1964) ou de l'Amby. BECKER (1960) note un phénomène semblable au Wurtemberg. Dans la série qu'il décrit, VAILLANT (1967) signale ces Planaires au niveau le plus bas, correspondant à la portion aval de la zone à Barbeau. *Polycelis nigra* et *P. tenuis* semblent alors prolonger l'étagement des trois espèces montagnardes *Crenobia alpina*, *Polycelis felina* et *Dugesia gonocephala*, en leur succédant et en occupant donc la quatrième zone de la série. Ceci montre, du point de vue de l'écologie causale, l'intérêt d'une étude comparée concernant l'influence de la température sur leurs différentes fonctions. D'une publication antérieure, il ressort déjà que la tolérance thermique de *P. nigra* est supérieure à celle des trois espèces montagnardes (PATTEE 1966 et 1968).

Le second trait de l'écologie de *P. nigra* et *P. tenuis* est leur limnophilie manifeste. DORIER et VAILLANT (1954), puis PATTEE et BOURNAUD (1970) ont montré que, de toutes les Planaires testées, ce sont elles qui opposent la résistance la plus faible au courant. Elles apparaissent, en Angleterre, dans le delta de certains affluents de lacs, aux endroits où l'eau est calme (BEAUCHAMP 1932). En ce qui concerne les lacs eux-mêmes, REYNOLDSON (1956, 1958 a et b, 1966) a recensé, en Grande-Bretagne, un nombre considérable de stations à *Polycelis*. En Pologne, CHODOROWSKI (1959) les rencontre dans les zones marécageuses peu profondes et envahies de végétation. Il en est de même dans la région lyonnaise. Outre les cours inférieurs déjà signalés, elles y colonisent, en plaine ou en altitude moyenne (jusqu'à 500 m), les petites collections d'eau stagnante, mares, fossés, ou même bassins calmes sur le cours supérieur de certains ruisseaux (LASCOMBE 1971). En conséquence, leur habitat s'élève, dans de tels milieux, jusqu'au niveau des espèces montagnardes *D. gonocephala* et *P. felina* qui se cantonnent dans les eaux courantes. VAN OYE (1941), lui aussi, relève chez elles des signes d'indépendance à l'égard de la zonation thermique.

En résumé, *P. nigra* et *P. tenuis* se montrent donc capables d'exister à la fois à des températures qui doivent être identiques et à des températures qui doivent être supérieures à celles que réclament les deux dernières espèces rhéophiles.

Si nous examinons maintenant les publications qui comportent une comparaison entre *P. nigra* et *P. tenuis*, nous constatons que, pour les raisons taxonomiques déjà signalées, elles sont peu nom-

breuses. Etudiant avec soin les rapports des divers auteurs, LEPORI (1955) avait cru pouvoir distinguer une zone méditerranéo-atlantique occupée par *P. nigra* et une zone continentale (centre et nord de l'Europe) réservée à *P. tenuis*. D'après la carte qu'il établit, la limite des deux zones traverserait la France et en particulier la région lyonnaise.

Dans la partie occidentale de la Grande-Bretagne étudiée par REYNOLDSON (1966) et REYNOLDSON et DAVIES (1970), *P. nigra* colonise seule les lacs pauvres et les lacs les plus élevés, d'altitude 400 à 800 m. *P. tenuis* apparaît cependant à côté d'elle lorsque la productivité des eaux augmente. LENDER et LE MOIGNE (1960) signalent aussi la coexistence des deux espèces en France, de la Bretagne à l'Alsace. Pour DAHM (in ILLIES 1967), cette coexistence s'étend pratiquement à toute l'Europe, la différence relevée par LEPORI ne se traduisant plus que par la présence solitaire de *P. tenuis* en Scandinavie et de *P. nigra* dans la péninsule ibérique. L'absence apparente de *P. tenuis* dans la plaine russe était bien due, comme le supposait DAHM, à l'insuffisance de nos connaissances, car, au mois d'août 1971, j'ai trouvé cette espèce en grande abondance sur les rives du lac Plechtcheyevo. Le lac baigne la ville de Pereslavl-Zalesski, à 140 km au nord de Moscou.

L'étude approfondie de LASCOMBE (1971) dans la région lyonnaise montre que les deux espèces s'y rencontrent dans des stations nombreuses, mais assez souvent distinctes. Le trait le plus important de leur distribution est la plus forte représentation de *P. tenuis* et sa capacité à s'élever quelque peu en altitude, alors que *P. nigra* n'occupe que le fond de la cuvette et des thalwegs.

Le présent travail doit fournir quelques premiers éléments de comparaison entre nos deux *Polycelis* limnophiles, mais son but est avant tout de situer leurs exigences thermiques par rapport à celles des trois espèces rhéophiles étudiées dans les articles précédents (PATTEE 1969 et 1970).

1. — Matériel

Pour réaliser cette comparaison, j'ai expérimenté, de façon identique, sur des représentants de plusieurs populations :

— Une population de plaine et de milieu relativement chaud, milieu dont la température moyenne estivale est supérieure à 19 °C. Cette population appartient à l'espèce *Polycelis nigra*. Les premiers exemplaires en ont été rapportés du cours inférieur de l'Yzeron, petite rivière coulant au S-O de Lyon (Carte IGN Lyon 83,2 × 790,3 altitude 180 m), avant que le milieu ne soit dévasté par la pollution.

Les conditions qui régnaient à l'époque sont décrites par FIAS-SON (1964) et PATTEE (1965). Pendant plusieurs années, cette population s'est maintenue d'elle-même et multipliée aux dépens d'Aselles et d'Oligochètes, dans une grande auge de pierre située dans un local vitré mais non chauffé annexé au laboratoire (altitude 180 m également). Les sujets d'expérience ont été prélevés dans cette auge.

— Deux populations d'altitude supérieure et de milieux relativement plus froids, appartenant à l'espèce *Polycelis tenuis*. L'une a été récoltée dans le lac des Bordes, situé à environ 10 km au sud de Besse-en-Chandesse, dans le Puy-de-Dôme (carte IGN Besse, $374 \times 649,8$, altitude 1 185 m). Les ruisseaux de la région sont habités par l'espèce rhéophile et montagnarde *P. felina*. L'autre population provient du cours supérieur du ruisseau l'Amby qui, à l'est de Lyon, descend de l'Île Crémieu vers le Rhône (carte IGN Montluel, $88,6 \times 832,9$ altitude 282 m). Cette dernière station correspond au confluent de l'Amby et d'un de ses petits affluents de rive droite. Un bassin calme y est habité par *Polycelis tenuis* qui y côtoie *Polycelis felina*, laquelle est cependant beaucoup plus abondante dans les zones rapides du voisinage. La moyenne estivale enregistrée pour la station en 1970 est de 15,7 °C.

L'étude intéresse donc, d'une part, une population de *P. nigra* issue de la zone la plus basse et la plus chaude et, d'autre part, deux populations de *P. tenuis* issues de milieux situés au niveau de la zone à *P. felina* et relativement plus froids. Les conditions de vie extrêmes du groupe *nigra-tenuis* sont ainsi représentées.

2. — Méthodes

Les techniques d'élevage aux différentes températures sont les mêmes que celles utilisées précédemment pour les autres espèces (PATTEE 1969 et 1970). Les résultats pourront donc être comparés en toute rigueur.

Les individus de *P. nigra* et *P. tenuis* ne peuvent être distingués sur le vivant. Mais les populations de l'Amby et de l'auge de pierre du laboratoire sont bien connues, l'examen d'une cinquantaine d'exemplaires ayant montré chaque fois qu'une seule des espèces est présente. Les sujets du lac des Bordes sont issus de parents dont on a déterminé la partie postérieure et qui l'ont régénérée. En outre, la détermination de tous les individus en fin d'expérience permet de valider cette dernière a posteriori.

Les élevages, étalés sur plusieurs années, ont été effectués à des saisons variées, dépendant en particulier du degré d'occupation des enceintes thermiques. Comme pour les espèces précédentes

tes, la saison n'a pas d'influence apparente sur la reproduction, dans la mesure où la température et l'alimentation sont stables.

BENAZZI (1963) a montré que, chez *P. nigra*, la fertilité varie avec le caryotype des deux parents. En particulier, celle des croisements diploïde x polyplôïde n'est pas la même suivant que le sujet maternel appartient à l'une ou à l'autre forme. Les Planaires de la présente étude sont groupées par 10 dans un bol. Il y a 3 de ces bols, soit une trentaine d'individus pour chacune des températures auxquelles la reproduction a lieu. Ces conditions devraient offrir aux animaux des possibilités de combinaison suffisamment proches de celles qui existent dans la nature.

3. — Reproduction de *P. nigra* (tableau I)

Les paramètres mesurés sont les mêmes que dans les études précédentes. Le cycle reproductif complet peut se dérouler de 10 à 22,5°. En dehors de ces limites, la reproduction est inhibée par la température.

Les nouveaux-nés que l'on place à 5° se développent, parviennent à la taille adulte en un temps moyen de 396 jours et pondent. Mais leurs cocons se révèlent toujours stériles (1^{re} colonne du tableau). On peut donc supposer que le froid perturbe soit la maturation et la gamétogénèse, soit les phénomènes ultérieurs de fécondation et de développement embryonnaire. La 2^e colonne se rapporte à des adultes que l'on place à 5° après qu'à des températures plus élevées ils aient produit des jeunes viables. La destruction fortuite de la population n'a malheureusement pas permis l'étude de plus de 10 individus dans ces conditions. J'ai alors fait appel à 10 autres individus provenant d'une population différente de *P. nigra* et qui, de ce fait, ne figurent pas dans ce tableau. Les résultats ont toujours été les mêmes : les adultes transférés à 5° demeurent fertiles pendant plus d'un an, démontrant que la fécondation et le développement embryonnaire sont possibles à 5°. L'action inhibitrice de cette température s'exerce donc sur la gamétogénèse, et c'est par son intermédiaire qu'elle interrompt le cycle vital de l'animal.

A 25°, la ponte des cocons est encore possible, mais la stérilité de ces cocons est totale. Cette température n'a pas fait l'objet d'une étude plus approfondie, car elle est incluse dans la zone létale de *P. nigra* : les adultes n'y survivent qu'une centaine de jours en moyenne (PATTEE 1966).

Les limites thermiques ainsi mises en évidence pour la zone « vitale » ne semblent pas, à première vue, correspondre exactement à celles qu'ont déterminé REYNOLDSON, YOUNG et TAYLOR en 1965

TABLEAU I. — Paramètres de la reproduction chez *P. nigra*.

— A 5°, les résultats sont différents selon que l'on part de nouveaux-nés placés d'emblée à cette température, ou d'adultes qui se sont auparavant révélés fertiles à une température plus élevée.

— Périodicité moyenne de ponte des cocons : intervalle moyen entre la ponte de deux cocons successifs par le même individu.

— Durée moyenne d'une génération : temps moyen qui sépare l'éclosion d'un nouveau-né de l'éclosion de son premier descendant.

— Les temps sont exprimés en jours.

	Nouveaux-nés mis à 5°	Adultes mis à 5°	10°	15°	17,5°	20°	22,5°	25°
1. Nombre d'individus étudiés	16	10	47	47	37	34	31	10
2. Périodicité moyenne de ponte des cocons	253 j 100 %	82 j 65 %	23 j 15 %	13 j 7 %	9 j 6 %	10 j 17 %	12 j 73 %	38 j 100 %
3. % de cocons stériles								
4. Nombre moyen de jeunes par cocon fertile	0	2,6	5,8	5,1	4,4	3,6	2,1	0
5. Périodicité moyenne de production d'un jeune	—	90 j	4,7 j	2,7 j	2,0 j	3,2 j	21,9 j	—
6. Durée d'incubation	—	103 j	42,1 j	22,6 j	18,9 j	17,4 j	17,1 j	—
7. Durée moyenne d'une génération	∞ ^(a)	—	171 j	108 j	106 j	94 j	94 j	—
8. Taux intrinsèque d'accroissement	< 0	< 0	0,016	0,026	0,027	0,028	0,017	< 0
9. Accroissement annuel de la population	—	—	× 344	× 13 200	× 19 100	× 27 500	× 495	—

(a) Si l'on ajoute le temps que mettent les nouveaux-nés à produire des cocons stériles et la durée d'incubation des cocons fertiles pondus par les adultes de la 2^e colonne, on obtient la valeur théorique de 499 jours.

pour des populations originaires de l'Île d'Anglesey (Pays de Galles). Ces auteurs notent que le cycle complet peut se dérouler à 5° et peut-être même à 3,5°. Une opposition formelle entre leurs résultats et les miens, qui permettrait de conclure à l'existence de deux races différentes, n'est cependant pas démontrée dans le cas présent. REYNOLDSON, YOUNG et TAYLOR étudient la reproduction d'individus prélevés dans la nature, donc assimilables aux « adultes mis à 5° » du tableau I, et les trouvent fertiles. Mais, ainsi qu'il ressort du texte et d'une communication personnelle de REYNOLDSON, ils ne suivent pas la maturation de la génération suivante F_1 , celle qui correspond aux « nouveaux-nés mis à 5° » du tableau. Or c'est la gamétogénèse de cette génération qui, chez les Planaires lyonnaises, se montre bloquée, les cocons F_2 *demeurant stériles*.

A l'autre extrême, les auteurs britanniques notent un arrêt de la reproduction à 23°, valeur assez peu inférieure aux 25° mesurés ici.

L'examen des données à l'intérieur de la zone de tolérance permet de repérer les divers effets de la température et de comprendre comment ceux-ci se combinent pour déterminer, en définitive, la capacité reproductrice de l'animal.

La périodicité de ponte (ligne 2) passe par un minimum à 17,5 et 20°. C'est donc à ces deux températures que les cocons sont produits en plus grand nombre. Mais certains de ces cocons avortent (ligne 3) : c'est à des températures légèrement plus basses que se situe le maximum de fertilité. Notons dès maintenant le niveau important de ce maximum : le développement de 93 à 94 % des cocons pondus constitue un record inégalé chez les espèces étudiées jusqu'à présent (PATTEE 1969 et 1970).

Une action toute différente de la température apparaît à la 4^e ligne. A 5°, où le cycle vital est interrompu, le nombre d'œufs qui se développent dans chaque cocon se trouve également perturbé. Certains jeunes sont malformés. Mais entre 10 et 22,5°, ce nombre d'œufs va en diminuant très régulièrement. Contrairement à toutes les autres, cette action tend à accroître l'intensité de la reproduction aux températures les plus basses de la zone vitale.

La résultante de tous ces phénomènes se traduit dans la 5^e ligne. Obtenue par calcul à partir des lignes précédentes, la périodicité moyenne de production d'un jeune par un même parent montre un minimum assez peu accusé vers 17,5°. C'est donc à cette température que sont produits le plus grand nombre de descendants. Les possibilités de reproduction beaucoup plus faibles à 22,5° s'expliquent par le nombre élevé de cocons stériles à cette température.

La chaleur semble accélérer de façon assez régulière le développement embryonnaire (6^e ligne) et, avec quelques à-coups, le déve-

loppement complet jusqu'à la maturité génitale (7^e ligne). La durée de ce développement complet est appelée durée d'une génération, ou temps de génération; elle inclut la durée d'incubation. Ici l'optimum se situe aux températures les plus élevées : l'image est donc différente de celle qui ressort du paragraphe précédent.

En 1928, VOIGT donnait les durées d'incubation pour une espèce qu'il nommait *P. nigra*. A des températures de 16 à 18°, l'incubation durait 19 à 26 jours et à des températures de 19 à 22°, elle durait 15 à 22 jours. Ces valeurs correspondent assez bien à celles de notre tableau. Le travail de REYNOLDSON, YOUNG et TAYLOR (1965) fournit d'autres éléments de comparaison concernant ces paramètres : les durées moyennes d'incubation de *P. nigra* mesurées à 5, 10, 15, 20 et 23° sont respectivement de 108, 30, 30, 21 et 18 jours. De telles valeurs sont assez voisines de celles du tableau, tout en se montrant plus irrégulières. Ces auteurs évaluent aussi les durées totales de développement, correspondant aux durées de génération qui figurent à la ligne 7 du tableau. Leurs valeurs à 10, 15 et 20° sont respectivement de 261, 287 et 215 jours et atteignent pratiquement le double des miennes. Une telle différence est à retenir : il est possible que nous ayons affaire à deux races à capacités physiologiques différentes. Mais l'alimentation offerte aux Planaires peut aussi entrer en ligne de compte. Les sujets élevés par les auteurs britanniques reçoivent, une fois par semaine, des fragments de ver de terre; les miens reçoivent, à un rythme légèrement plus fréquent, une nourriture composée en majorité de Gammarus, mais comportant aussi, à intervalles réguliers, des fragments de Lombrics.

Les deux phénomènes, rythme de production des descendants et temps de génération se combinent pour déterminer le taux d'accroissement de la population (lignes 8 et 9). Ce taux varie relativement peu entre 15 et 20°, et y est important. A 15°, l'accroissement est favorisé par le grand nombre de cocons fertiles et le nombre assez important de jeunes dans chacun de ceux-ci; à 20°, il est favorisé par la rapidité plus grande du développement. En dehors de cette zone optimale se trouvent les températures de 10 et 22,5°, où l'accroissement est beaucoup plus faible et qui établissent une transition avec les zones d'inhibition précédemment mentionnées. A 10°, la lenteur des processus de ponte et de développement apparaît comme le phénomène déterminant. A 22,5°, il s'agit au contraire du nombre important de cocons stériles et du faible nombre de jeunes dans chaque cocon fertile.

L'un des tracés de la figure reproduit ces variations du taux d'accroissement en fonction de la température chez *P. nigra*.

4. — Reproduction de *P. tenuis* et comparaison entre les deux espèces

Les résultats concernant *P. tenuis* sont portés au tableau II. Aucune différence nette n'ayant pu être mise en évidence entre les individus du lac des Bordes et ceux de l'Amby, les chiffres relatifs aux deux populations ont été groupés.

Dans l'ensemble, la température influence *P. tenuis* et *P. nigra* de façon assez semblable. La signification des différences qui apparaissent cependant entre elles a fait l'objet de nombreux tests statistiques (voir légendes du tableau III), dont le détail serait fastidieux à reproduire ici. Les valeurs qui diffèrent de façon hautement significative d'une espèce à l'autre sont seulement signalées par 2 astérisques dans le tableau, mettant ainsi en évidence les particularités incontestables présentées par *P. tenuis* vis-à-vis de sa forme jumelle.

Nous envisagerons d'abord les températures extrêmes auxquelles la reproduction se trouve inhibée.

Malgré une stérilité également complète chez les individus qui ont passé toute leur vie à 5°, *P. tenuis* produit à cette température un nombre de cocons bien plus important : chaque individu en dépose, en moyenne, un tous les 30 jours, contre un tous les 253 jours chez *P. nigra*. Une différence de même sens, quoique d'importance moindre, se retrouve dans la ponte des adultes transférés à 5°, les chiffres respectifs étant 39 et 82 jours. L'analyse statistique montre que ces différences ont toutes deux une valeur hautement significative. L'inhibition causée par le froid est donc, par certains côtés, moins sévère chez les populations de *P. tenuis* que chez la population de *P. nigra*.

Aux températures élevées apparaît un décalage encore plus net entre elles. C'est dès 22,5° que se manifeste, chez *P. tenuis*, une stérilité comparable à celle de *P. nigra* à 25°.

En ce qui concerne *P. tenuis*, REYNOLDSON, YOUNG et TAYLOR (1965) indiquent que le cycle vital peut se dérouler de 5 à 20°. Ils précisent ici que la *maturation effective*, c'est-à-dire la ponte de cocons fertiles par la génération F_1 a bien lieu à ces températures. Si la limite supérieure correspond à celle que nous venons de mettre en évidence, la limite inférieure s'avère donc plus basse : les populations du Pays de Galles se montrent plus tolérantes au froid que celles du sud-est français.

Examinons maintenant la zone intermédiaire, celle des températures « vitales ».

L'avantage que semblait prendre *P. tenuis* au froid se prolonge à 10°, où la ligne 2 montre que le nombre de cocons produits par elle est toujours plus important (périodicité 13 jours, contre 23

TABLEAU II. — Paramètres de la reproduction chez *P. tenuis*.

Mêmes légendes que le tableau I. En outre, les valeurs qui diffèrent statistiquement de celles du tableau I au seuil de probabilité de 99 % sont suivies de 2 astérisques. L'étude des lignes 2, 4, 6 et 7 a été faite par l'analyse de variance, celle de la ligne 3 par le coefficient χ^2 , selon Lison (1958). Les valeurs de la ligne 5 sont obtenues par calcul à partir de celles des lignes 2, 3 et 4; elles n'ont pas fait l'objet de test statistique. Pour le test des lignes 8 et 9, voir le texte.

	Nouveaux nés mis à 5°	Adultes mis à 5°	10°	15°	17,5°	20°	22,5°
1. Nombre d'individus étudiés	39	23	29	31	31	27	23
2. Périodicité moyenne de ponte des cocons	30 j ⁺⁺	39 j ⁺⁺	13 j ⁺⁺	15 j ⁺⁺	10 j	10 j	27 j ⁺⁺
3. % de cocons stériles	100 %	44 %	19 %	30 % ⁺⁺	52 % ⁺⁺	76 % ⁺⁺	100 %
4. Nombre moyen de jeunes par cocon fertile	0	8,2 ⁺⁺	4,7 ⁺⁺	3,6 ⁺⁺	3,3 ⁺⁺	4,3 ⁺⁺	0
5. Périodicité moyenne de production d'un jeune	—	8,7 j	3,7 j	5,7 j	6,0 j	9,2 j	—
6. Durée d'incubation	—	77,4 j ⁺⁺	40,6 j	23,7 j	19,7 j	15,9 j	17,7 j
7. Durée moyenne d'une génération	$\infty^{(a)}$	—	181 j ⁺⁺	131 j ⁺⁺	133 j ⁺⁺	100 j ⁺⁺	—
8. Taux intrinsèque d'accroissement	< 0	< 0	0,017	0,018	0,016	0,017	< 0
9. Accroissement annuel de la population	—	—	× 495	× 714	× 344	× 495	—

(a) Si l'on ajoute le temps que mettent les nouveaux-nés à produire des cocons stériles et la durée d'incubation des cocons fertiles pondus par les adultes de la 2^e colonne, on obtient la valeur théorique de 429 jours.

à *P. nigra*), et ceci de façon hautement significative. Mais, à partir de 15°, *P. nigra* l'emporte ou se trouve à égalité avec sa rivale.

La comparaison des 3^{es} lignes des tableaux accentue l'image précédente en faisant apparaître un pourcentage de stérilité significativement plus élevé chez *P. tenuis* à partir de cette même température de 15°. Le degré exceptionnel de fertilité de *P. nigra* dans cette zone a d'ailleurs été signalé plus haut. Le nombre moyen de jeunes produit par cocon (4^e ligne), quoique toujours différent d'une espèce à l'autre, ne modifie pas cette tendance générale, que résume la 5^e ligne : en définitive, chez *P. tenuis*, le plus grand nombre de jeunes est produit à 10° (un jeune en moyenne tous les 3,7 jours). Leur production va s'éspaçant à mesure que la température s'élève : loin d'accélérer le processus, la chaleur ne fait que le ralentir. La cause déterminante réside manifestement dans le pourcentage de cocons stériles de la 3^e ligne, qui suit la même loi. De ce fait, la température de 10° est la seule à laquelle *P. tenuis* produise un plus grand nombre de descendants que *P. nigra* (respectivement un tous les 3,7 jours et un tous les 5,5 jours).

Les durées d'incubation (6^e ligne) vont toujours en décroissant régulièrement avec la température. Elles sont pratiquement identiques dans les deux espèces, sauf à 5° où se traduit de nouveau la meilleure adaptation de *P. tenuis* au froid. LE MOIGNE (1963) signale, pour le développement des cocons d'un groupe mixte *nigra-tenuis* à 18°, une durée de 21 à 40 jours, avec un mode voisin de 25 jours. Ses animaux paraissent donc avoir un développement plus lent que ceux étudiés ici. D'autre part, l'étude de REYNOLDS, YOUNG et TAYLOR (1965) fait apparaître, pour l'incubation de *P. tenuis* à 5, 10, 15 et 20° les durées moyennes respectives de 106, 39, 24 et 18 jours qui, sauf pour la première, concordent assez bien avec celle de notre 6^e ligne.

Les temps de génération de la 7^e ligne vont eux aussi, en diminuant. REYNOLDS, YOUNG et TAYLOR (1965) mesurent à 5, 10, 15 et 20° les valeurs respectives de 650, 265, 204 et 131 jours, toutes supérieures à celles du tableau II. Enfin la comparaison entre populations de *P. tenuis* et *P. nigra* de la région lyonnaise montre que ces temps de génération, bien qu'assez voisins chez les unes et les autres, dénotent cependant à toutes les températures une plus grande vitesse de maturation des jeunes *P. nigra*.

Favorisé au froid par le rythme plus rapide de production des jeunes, à la chaleur par la vitesse plus grande du développement, le taux d'accroissement de *P. tenuis* (8^e ligne) fait preuve d'une stabilité remarquable entre 10 et 20°. Ce taux demeure voisin de celui dont faisait preuve *P. nigra* aux températures limites. Il est dépourvu du large maximum que possédait cette dernière.

5. — Détermination approximative de l'intervalle de confiance du taux d'accroissement

Tant pour évaluer la signification des petites irrégularités que montre le taux de *P. tenuis* que pour effectuer une comparaison valable entre espèces, il a semblé indispensable d'étudier la variabilité de ce coefficient.

Les présentes expériences ne se prêtent pas à une mesure directe de cette variabilité. Cependant le travail de COLE (1960) permet d'appliquer à la reproduction sexuée de nos Planaires la formule suivante, dont il a déjà été fait état dans une publication précédente (PATTEE 1969) :

$$e^{-ra} + ne^{-rb} = 1$$

où e = base des logarithmes népériens

r = taux intrinsèque d'accroissement naturel

a = périodicité moyenne de ponte des cocons fertiles

n = nombre moyen de jeunes par cocon fertile

b = durée moyenne d'une génération.

Cette formule permet d'obtenir rapidement une valeur approchée de r à partir des coefficients a , b et n . Or la variabilité de ces coefficients nous est connue grâce aux mesures d'où sont tirées les moyennes des tableaux I et II. A partir de l'intervalle de confiance de chacun d'entre eux, il est possible de calculer une valeur de r correspondant à leur niveau minimum et une valeur de r correspondant à leur niveau maximum (ou plus exactement le minimum pour a et b associé au maximum pour n qui agit en sens inverse, et vice-versa). Les limites ainsi obtenues pour r seront des limites nettement plus distantes que celles de l'intervalle de confiance réel, car le calcul nous a placés dans des conditions particulièrement défavorables : celles où les 3 coefficients a , b et n se trouvent *ensemble* à leur même limite supérieure et inférieure, phénomène qui, selon les lois du hasard, a de très faibles chances de se produire. J'ai utilisé pour a , b et n l'intervalle de confiance au seuil de 95 %. L'intervalle calculé pour r correspond donc à un degré de confiance plus élevé.

Les calculs ont été faits pour la température de 10° qui présente une importance particulière dans l'écologie de ces animaux. Les résultats sont portés au tableau III d'où se dégagent les conclusions suivantes :

1) Malgré ses imperfections, la formule de COLE donne, pour la reproduction sexuée des deux *Polycelis* à 10°, des valeurs compatibles avec celles de la méthode exacte. Un résultat analogue avait

déjà été constaté pour *Crenobia alpina* et *Polycelis felina* à diverses températures (PATTEE 1969).

TABLEAU III. — Calcul de l'intervalle de confiance du taux d'accroissement à 10°, au moyen de la formule de COLE (explications dans le texte).

<i>P. nigra</i>	Valeur maximum	$e^{-24,8 r} + 6,4 e^{-162 r} = 1$	$r = 0,0178$
	Valeur minimum	$e^{-28,8 r} + 5,2 e^{-180 r} = 1$	$r = 0,0150$
<i>P. tenuis</i>	Valeur maximum	$e^{-16,2 r} + 5,0 e^{-176 r} = 1$	$r = 0,0172$
	Valeur minimum	$e^{-16,8 r} + 4,4 e^{-186 r} = 1$	$r = 0,0158$

2) La précision du coefficient r apparaît assez bonne. Dans les conditions du calcul, son intervalle de confiance est de $\pm 0,0014$ pour *P. nigra* et de $\pm 0,0007$ pour *P. tenuis*, ce qu'explique la variabilité plus grande de tous les coefficients relatifs à la première espèce.

3) La précision des coefficients a , b et n est identique, sinon meilleure, aux autres températures où les phénomènes sont en général plus rapides. En extrapolant les résultats à ces températures, on peut considérer que, pour montrer une différence significative dans les présentes conditions de mesure, deux taux d'accroissement doivent présenter un écart minimum de l'ordre de 0,002 à 0,003 unités. Les taux des deux espèces indiqués dans les tableaux I et II doivent donc être considérés comme identiques à 10° et nettement différents aux autres températures.

6. — Discussion et conclusions

La figure résume les données et permet les comparaisons avec les trois Planaires rhéophiles étudiées dans les articles antérieurs.

Deux points appelleront successivement notre attention : la forme des tracés, et leur niveau relatif.

a) Forme des tracés :

Le taux d'accroissement de chacune des trois espèces rhéophiles passe par un maximum assez nettement caractérisé et correspondant à une température déterminée. Celui de *P. tenuis* fait au contraire preuve d'une stabilité remarquable entre 10 et 20°. La courbe de *P. nigra* peut paraître intermédiaire entre les précédentes, mais on y remarque aussi une sorte de palier entre 15 et 20°, dont les

FIG. — Variation du taux intrinsèque d'accroissement r en fonction de la température chez diverses espèces de Planaires. — En traits pleins, les deux espèces limnophiles : P. n. = *Polycelis nigra*; P. t. = *Polycelis tenuis*. — En traits interrompus, les trois espèces rhéophiles : P. f. = *Polycelis felina*; D. g. = *Dugesia gonocephala*; C. a. = *Crenobia alpina*.

valeurs extrêmes sont comprises dans l'intervalle de confiance de 0,002 unités évalué précédemment de façon approximative.

Dans ces zones de tracé pratiquement horizontal, les espèces limnophiles font preuve d'une véritable indépendance à l'égard du facteur température. Les mécanismes du phénomène ont été mis en évidence plus haut : il s'agit principalement, pour des températures qui vont croissant, de la relative stabilité du rythme de ponte, de l'augmentation du nombre de cocons stériles et de la diminution du nombre de jeunes dans chaque cocon fertile.

Une telle indépendance peut être rapprochée de celle qui a été reconnue par NEWELL et NORTHCROFT (1967) ou ROUX (1969), par exemple, dans le métabolisme respiratoire de divers invertébrés aquatiques. Si l'on suit l'interprétation de ces auteurs, elle correspondrait à une adaptation particulière de l'animal à la température des milieux dans lesquels il est amené à vivre. Chez nos Planaires, il semble, en effet, y avoir une relation entre la forme de la courbe et l'habitat. Les trois espèces rhéophiles, dont la courbe passe par un maximum bien délimité, occupent un habitat étagé de façon caractéristique, chacune tendant à peupler une zone thermique définie dans le ruisseau. Les espèces limnophiles au maximum beaucoup plus large, sont, nous l'avons vu, plus indépendantes de l'altitude, se trouvant à la fois au niveau des espèces rhéophiles et au niveau inférieur. Mais *P. tenuis* s'élève

plus haut que *P. nigra*, occupant des milieux lénitiques correspondant à l'étage à *P. felina*. Selon la conception de Roux et de NEWELL, le tracé de sa courbe révélerait qu'elle est adaptée aux températures de 10 à 20° C, c'est-à-dire précisément aux mêmes zones que les trois Planaires rhéophiles et à la zone suivante. *P. nigra*, elle, serait adaptée aux températures de 15 à 20° C, c'est-à-dire seulement aux dernières de ces zones.

L'assimilation de ces maximums, larges ou étroits, à des secteurs de fonctionnement optimum de l'organisme nous amène à reprendre, avec un sens un peu différent, la notion d'eurythermie et de sténothermie dont PATTEE (1965 et 1970) et ALAUSE (1968) ont montré qu'elle ne permettait pas de distinguer les Planaires d'eau courante les unes des autres. Mais au lieu de s'appliquer à l'étendue des limites de tolérance, cette notion ne décrit ici que l'étendue des zones où l'organisme fonctionne de la façon la plus efficace, où sa capacité reproductive est la plus élevée. De ce point de vue, les trois Planaires rhéophiles, à la spécialisation thermique nettement marquée, peuvent être qualifiées de sténothermes. Les deux Planaires limnophiles, dont l'optimum est beaucoup plus large, peuvent être qualifiées d'eurythermes, ce caractère étant le plus développé chez *P. tenuis*.

Que les deux notions, largeur de l'optimum et largeur de la zone de tolérance, soient liées ou non, notre graphique ne permet pas d'en décider, en particulier par suite de l'absence de mesures à 7,5°. Une prochaine publication de LASCOMBE viendra préciser ce point.

b) Niveau relatif du taux d'accroissement :

La capacité reproductive des populations de *P. nigra* et *P. tenuis* doit être considérée comme identique à 10°. *P. nigra* prend l'avantage à toutes les températures supérieures.

Cependant, cette comparaison n'était pas le but de la présente étude, et sa signification écologique est assez réduite. Il est en effet important de retenir que les populations étudiées ici proviennent de milieux géographiques bien différents, l'une de plaine et d'un milieu chaud, les autres d'une certaine altitude et de milieux plus frais. Elles ne sont pas sympatriques et, telles qu'elles se sont révélées dans cette étude, pas nécessairement susceptibles de se rencontrer et d'entrer en compétition.

Or, certains écarts flagrants avec les résultats de REYNOLDSON et de ses collaborateurs ont justement été mis en évidence lors de l'examen des divers paramètres de la reproduction. Nous avons été, d'autre part, amenés à étudier des populations de ces *Polycelis* issues d'autres stations de la région lyonnaise, et pour lesquelles

les limites supérieures de la zone vitale se sont montrées quelque peu différentes (LASCOMBE, 1971). Une certaine variabilité semble donc effectivement exister au sein de chacune des espèces, en fonction du milieu d'origine. C'est pourquoi l'étude complète d'autres populations est nécessaire pour pouvoir comparer les deux ensembles spécifiques *nigra* et *tenuis*. Cette étude est en cours.

Dans ces conditions, le présent travail doit être considéré comme une étude préliminaire, permettant de situer les limites entre lesquelles évolue, par rapport aux autres Planaires, l'ensemble *nigra-tenuis*. Ces limites apparaissent assez précises à 10°, mais la variabilité est beaucoup plus importante aux températures supérieures.

D'un point de vue général, l'examen de la figure nous permet de distinguer plusieurs zones thermiques :

1) L'une est centrée autour de 5°. *Crenobia alpina* est pratiquement seule à s'y reproduire, n'ayant donc aucune concurrence à affronter. Or, en haute montagne, l'animal occupe non seulement de très nombreux ruisseaux, mais aussi des milieux stagnants, lacs ou marécages.

2) Viennent ensuite des zones où l'espèce limnophile montre un taux d'accroissement supérieur à celui de l'espèce rhéophile qui occupe le même niveau dans la nature. C'est notamment le cas aux environs de 10°, où *P. tenuis* surclasse *P. felina* de 0,005 unités. Les deux espèces coexistent dans la région de Besse-en-Chandesse et dans le cours supérieur de l'Amby, d'où proviennent les populations étudiées ici. Dans l'Amby, la première occupe, nous l'avons vu, les secteurs calmes, alors que la seconde peuple surtout, en grand nombre, les zones plus courantes. Entrent sans doute en jeu des mécanismes liés au comportement naturel des animaux envers le courant et que n'a pas mis en évidence l'étude de PATTEE et BOURNAUD (1970) conduite au laboratoire, ainsi peut-être que d'autres mécanismes d'ordre alimentaire, comme le pense généralement REYNOLDSON. Mais il est permis de supposer qu'ils sont doublés ou renforcés par l'effet d'une compétition interspécifique, probablement intense entre ces deux espèces congénériques. Au laboratoire, *P. felina* vit et se reproduit parfaitement en eau stagnante. Elle tolère des tensions d'oxygène très basses, sa limite létale étant voisine de 0,3 mg d'oxygène par litre (RUSSIER, 1971). Dans l'Amby, on la voit cotoyer *P. tenuis* dans les bassins calmes voisins des rapides. Cependant, elle ne s'éloigne jamais à plus de quelques mètres de ces zones courantes : elle disparaît dans les retenues d'une certaine étendue et n'habite jamais les fossés d'eau

stagnante ni les mares de la région. La supériorité reproductrice de *P. tenuis* n'en serait-elle pas la cause, permettant à cette dernière d'exploiter le milieu avant sa rivale et ainsi de l'éliminer par compétition ? Les eaux courantes constitueraient alors le refuge de l'espèce « rhéophile », refuge auquel n'aurait pas accès la limnophile *P. tenuis*. Parvenu à un point de vue analogue par des observations sur le terrain, BEAUCHAMP (1932) conclut aussi à l'intervention de la compétition lors de l'élimination de la rhéophile *C. alpina* devant la limnophile *P. nigra* dans les zones calmes des lacs anglais.

C'est là une hypothèse de travail, peut-être applicable aussi au niveau suivant caractéristique de *D. gonocephala* toutes les fois où celle-ci se trouve en présence de *P. nigra*, en plaine. Il conviendra maintenant de vérifier cette hypothèse par d'autres voies.

3) Après les zones précédentes, la figure en montre une dernière, située à l'extrémité la plus chaude, aux environs de 20°, réservée aux Planaires limnophiles seules capables de s'y reproduire de façon efficace, et en particulier à la population de *P. nigra* étudiée ici. Cette zone doit correspondre aux eaux stagnantes et ensoleillées de plaine dont le réchauffement estival est important.

Les deux notions qui ont été discutées successivement sont donc celle de l'optimum reproductif et celle du niveau relatif de la capacité reproductrice. Toutes deux se prêtent à l'établissement de correspondances avec l'habitat des animaux. Mais l'une et l'autre ne sont pas nécessairement complémentaires. Une espèce peut faire preuve d'un taux d'accroissement supérieur à celui des autres sans pour cela se trouver à son optimum. Le cas le plus net est sans doute celui de *Crenobia alpina*, dominant les autres espèces à 5° mais n'atteignant son optimum qu'à 10°.

On peut se demander à laquelle de ces notions revient l'importance écologique la plus grande. Des enregistrements du cycle annuel de température sont en cours dans les différentes zones et permettront, faut-il espérer, d'apporter quelques éléments de réponse à cette question.

RÉSUMÉ

L'étude de la reproduction et du cycle de développement de certaines populations des deux espèces jumelles *P. nigra* et *P. tenuis* a permis de déterminer leur taux intrinsèque d'accroissement naturel. Par rapport aux trois espèces rhéophiles précédemment examinées, celui-ci révèle chez ces Planaires limnophiles, d'une part une eurythermie plus grande et d'autre part une capacité reproductrice plus élevée en milieu stagnant. Ces propriétés semblent être en relation avec les conditions d'habitat des animaux.

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

5. — THE REPRODUCTION OF THE SIBLING SPECIES
POLYCELIS NIGRA AND *P. TENUIS*.

The reproduction and life-cycles of certain populations of these two species were studied and their intrinsic rate of natural increase computed. They were found to be more eurythermous and to possess a greater reproductive capacity in stagnant water than the three rheophilous Triclad s which were previously examined. Some relationships appear between these features and the conditions prevailing in the animals' habitat.

THERMISCHE PARAMETER UND ÖKOLOGIE EINIGER
SÜSSWASSERPLANARIEN.

5. — DIE VERMEHRUNG ZWEIER NÄCHSTVERWANDTER ARTEN,
POLYCELIS NIGRA UND *P. TENUIS*.

Das Studium von Reproduktion und Lebenszyklus ermöglichte es, die artspezifische Größe des natürlichen Wachstums zu bestimmen. Im Vergleich zu den drei früher untersuchten rheophilen Arten, sind diese limnophilen Planarien eurytherm und außerdem in stehendem Wasser von höherer Vermehrungsfähigkeit. Diese Eigenschaften stehen mit den Bedingungen, wie sie am natürlichen Habitat vorherrschen, in Beziehung.

TRAVAUX CITÉS

- ALAUZE (P.). 1968. — Contribution à l'écologie des Planaires d'eau courante. Observations en Languedoc méditerranéen. Le facteur acidité carbonique. 1 et 2. *Thèse Montpellier*, 550 p. et 179 p.
- BEAUCHAMP (R. S. A.). 1932. — Some ecological factors and their influence on competition between stream and lake-living Triclad s. *J. Anim. Ecol.*, 1 : 175-190.

- BECKER (E.). 1960. — Zur geographischen Verbreitung und Ökologie der tricladen Turbellarien in Württemberg. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, **115** : 267-305.
- BENAZZI (M.). 1963. — Il problema sistematico delle *Polycelis* del gruppo *nigra-tenuis* alla luce di ricerche citologiche e genetiche. *Monitore zool. ital.*, **70-71** : 288-300.
- CHODOROWSKI (A.). 1959. — Ecological differentiation of Turbellarians in Harsz Lake. *Polskie Archiwum Hydrobiol.*, **6** : 33-73.
- COLE (L. C.). 1960. — A note on population parameters in cases of complex reproduction. *Ecology*, **41** : 372-375.
- DORIER (A.) et VAILLANT (F.). 1954. — Observations et expériences relatives à la résistance au courant de divers Invertébrés aquatiques. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble*, **45-46** : 9-31.
- FIASSON (S.). 1964. — Recherches écologiques sur la faune d'une rivière de la région lyonnaise : l'Yzeron. *Thèse, Lyon*, 182 p.
- ILLIES (J.). 1967. — Limnofauna europaea. *Stuttgart*, 474 p.
- KOMAREK (J.). 1927. — Ist die heutige *Polycelis nigra* wirklich nur eine Art? *Zool. Anz.*, **70** : 70-74.
- LASCOMBE (C.). 1971. — Recherches écologiques et biogéographiques sur deux espèces jumelles de Planaires d'eau douce dans la région lyonnaise. *Thèse Doct. Spécial., Lyon*.
- LE MOIGNE (A.). 1962. — Étude des formules chromosomiques de quelques *Polycelis* (Turbellariés Triclades) de la région parisienne. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **87** : 259-270.
- LE MOIGNE (A.). 1963. — Étude du développement embryonnaire de *Polycelis nigra* (Turbellarié Triclade). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **88** : 403-422.
- LENDER (T.) et LE MOIGNE (A.). 1960. — Les organes musculo-glandulaires de *Polycelis tenuis* Jijima (Turbellarié Triclade). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **85** : 90-99.
- LEPORI (N. L.). 1955. — La differenziazione specifica di *Polycelis nigra* Ehrenberg e *Polycelis tenuis* Iijima (Tricladida, Paludicola) e loro distribuzione geografica in Europa. *Memorie Soc. tosc. Sci. nat.*, Ser. B, **62** : 50-71.
- LISON (L.). 1958. — Statistique appliquée à la biologie expérimentale. *Paris*, 346 p.
- MELANDER (E. H.), MELANDER (Y.) et REYNOLDSON (T. B.). 1954. — A new species of fresh-water Triclad belonging to the genus *Polycelis*. *Nature Lond.*, **173** : 354-355.
- NEWELL (R. C.) et NORTHCROFT (H. R.). 1967. — A re interpretation of the effect of temperature on the metabolism of certain marine Invertebrates. *J. Zool. Lond.*, **151** : 277-298.
- OYE (E. L. Van). 1941. — Verbreitung und Ökologie der paludicolen Tricladen in Belgien. *Arch. Hydrobiol.*, **38** : 110-147.
- 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. — Coefficients thermiques et écologie de quelques Planaires d'eau douce. 3. La reproduction des deux espèces montagnardes. *Annls Limnol.*, **5** : 9-24.
- PATTEE (E.). 1970. — Coefficients thermiques et écologie de quelques Planaires d'eau douce. 4. La reproduction de *Dugesia gonoccephala*. *Annls Limnol.*, **6** : 293-304.
- PATTEE (E.) et BOURNAUD (M.). 1970. — Étude expérimentale de la rhéophilie chez des Planaires Triclades d'eau courante. *Schweiz. Z. Hydrol.*, **32** : 181-191.
- REYNOLDSON (T. B.). 1948. — The British species of *Polycelis* (Platyhelminthes). *Nature, Lond.*, **160** : 620.
- REYNOLDSON (T. B.). 1956. — Observations on the fresh-water Triclad of North Wales. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **9** : 612-622.
- REYNOLDSON (T. B.). 1858a. — Triclad and lake typology in northern Britain. Qualitative aspects. *Verh. int. Ver. Limnol.*, **13** : 320-330.
- REYNOLDSON (T. B.). 1958b. — The quantitative ecology of lake-dwelling Triclad in northern Britain. *Oikos*, **9** : 94-138.
- REYNOLDSON (T. B.). 1966. — The distribution and abundance of lake-dwelling Triclad, - Towards a hypothesis. *Adv. ecol. Res.*, **3** : 1-71.
- REYNOLDSON (T. B.). 1967. — A key to the British species of fresh-water Triclad. *Freshwater biol. Ass., Sci. Publ.* **23** : 1-28.
- REYNOLDSON (T. B.) et DAVIES (R. W.). 1970. — Food niche and co-existence in lake-dwelling Triclad. *J. Anim. Ecol.*, **39** : 599-617.
- REYNOLDSON (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.
- ROUX (C.). 1969. — Les variations de la courbe métabolisme-température de *Micropterna testacea* (Trichoptera Limnophilidae) sous l'influence de divers facteurs écologiques. *Annls Limnol.*, **5** : 49-60.
- RUSSIER (R.). 1971. — Étude comparative de la tolérance aux basses tensions d'oxygène de deux Planaires d'eau douce : *Dugesia tigrina* et *Polycelis felina*. *C. R. 96^e Congrès Soc. sav. Toulouse*.
- 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.
- VOIGT (W.). 1928. — Verschwinden des Pigmentes bei *Planaria polychroa* und *Polycelis nigra* unter dem Einfluss ungünstiger Existenzbedingungen. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol.*, **45** : 293-316,