**INFLUENCE DE LA VITESSE DU COURANT
SUR L'ACTIVITÉ DE LOCOMOTION DES
LARVES DE *MICROPTERNA TESTACEA* (GMEL.)
(TRICHOPTERA, LIMNEPHILIDAE)**

par M. BOURNAUD^{1*}.

SOMMAIRE

1. Introduction	142
2. Méthodes	146
2.1. Matériel biologique	147
2.2. Dispositif expérimental	149
2.3. Processus expérimental	156
3. Paramètres utilisés pour mesurer l'activité des larves de <i>M. testacea</i>	161
4. Activité des larves de <i>M. testacea</i> en eau très lente	162
4.1. Mesure du taux d'activité : le temps d'activité	163
4.2. Répartition spatiale le long des goulottes	165
4.3. Mesure de l'intensité de l'activité : vitesse de locomotion des larves	167
4.4. Conclusion : Comparaison entre le taux et l'intensité d'activité	172
5. Activité locomotrice des larves de <i>M. testacea</i> dans le courant : étude en fonction de la vitesse du courant	173
5.1. Effet de la provenance des larves et de la durée d'élevage..	175
5.2. Action du courant sur le taux d'activité (T)	176
5.3. Action du courant sur la distance parcourue, autre mesure de la quantité d'activité	181
5.4. Action du courant sur la vitesse de locomotion, mesure de l'intensité de l'activité	183
5.5. Répartition spatiale des larves le long des goulottes : centre de gravité en fonction de la vitesse du courant	192

1. Département de Biologie animale et Zoologie, Université Lyon-I, 69621-Villeurbanne.

* Ce mémoire constitue une partie d'une thèse présentée devant l'Université de Lyon-I en vue d'obtenir le Doctorat ès Sciences naturelles.

6. Activité locomotrice des larves de <i>M. testacea</i> dans le courant : intervention de la force de poussée du courant	199
6.1. Puissance développée dans le courant : rhéocinèse	199
6.2. Energie dépensée par la population : rhéocinèse globale ..	204
7. Comportement et écologie de <i>M. testacea</i> vis-à-vis de la vitesse et de la force du courant	206
7.1. Rhéocinèse, preferendum, maximum	206
7.2. Rôles de la vitesse et de la force du courant	207
7.3. Importance écologique des données précédentes	208
8. Résumé et conclusions	209
9. Summary	213
10. Travaux cités	215

1. — INTRODUCTION

Les déplacements vers l'amont semblent revêtir une grande importance chez les organismes d'eaux courantes, par le rôle qu'ils jouent à la fois dans la compensation de la dérive (HYNES 1970; BOURNAUD et THIBAUT 1972) et dans les migrations liées à la recherche de la nourriture (BEAUCHAMP 1933, HUGHES 1970) ou aux cycles biologiques des espèces (DENNERT *et al.* 1969). Ces mouvements sont techniquement très difficiles à saisir et mesurer dans la nature, d'où la reconnaissance récente de leur importance. Nous analysons ailleurs (BOURNAUD et THIBAUT 1972) quelques travaux sur ce sujet, portant sur des groupes très divers d'insectes aquatiques et sur les Gammares (en particulier SCHUMACHER 1969; HULTIN *et al.* 1969; BISHOP et HYNES 1969). Si ces études donnent l'assurance d'une remontée active vers l'amont, elles ne permettent pas d'en connaître les modalités, notamment vitesse et durée de remontée d'un individu donné, et de distinguer le rôle du courant de celui des nombreux autres facteurs agissant dans un cours d'eau.

Aussi avons-nous cherché à étudier au laboratoire les modalités précises de la locomotion, en liaison avec le courant, chez une larve de Trichoptère à fourreau, *Micropterna testacea* (Gmel.) (Limnephilidae). Cette larve occupe en grand nombre la face supérieure des pierres exposées au courant; omnivore, elle peut être facilement nourrie en élevage (BOURNAUD *et al.* 1961 ab, 1962) et accomplir normalement tout son cycle au laboratoire (BOURNAUD 1971); elle est donc particulièrement indiquée pour une étude en milieu artificiel, le fond des canaux d'élevage ne s'éloignant ainsi

pas trop du substrat naturel pierreux. Les capacités rhéotaxiques maximales pourront ainsi s'exprimer et être mesurées.

Une discussion générale sur l'insertion du comportement de cette espèce dans les théories générales des taxies ne sera pas abordée ici, mais dans une étude ultérieure incluant d'autres expériences. Nous utiliserons simplement la terminologie de VIAUD (1951) reprise de FRAENKEL et GUNN (1940) que SOULAIRAC (1949) résume dans un tableau général. Ainsi, la *rhéocinèse* sera la composante « activité locomotrice » prise indépendamment de toute orientation et la *rhéotaxie* sera le comportement locomoteur orienté par le courant. Enfin la *rhéopathie* doit mesurer la fuite devant le stimulus courant.

La conformation d'une larve de Trichoptère à étui (*fig. 1*) est

FIG. 1 a. — Larve de *Micropterna testacea* vue de dessus. La position antérieure des pattes permet d'expliquer l'effet girouette : une force oriente l'étui.

FIG. 1 b. — *Idem*, vue de profil. Remarquer la forme arquée de l'étui, touchant le substrat seulement au niveau de l'extrémité postérieure, et sa forme cylindro-conique, avec un « avant-toit » au-dessus du thorax.

telle que le dispositif d'accrochage au substrat (les trois paires de pattes) est disposé à l'une des deux extrémités de l'étui. L'ensemble fonctionne alors comme une *girouette* s'orientant sous l'action de la force du vent. La larve peut se trouver ainsi orientée la tête vers le haut (si c'est la force de la pesanteur qui agit) ou contre le courant (si c'est la force du courant qui agit).

Des expériences de géotaxie donneront ailleurs des indications sur le rôle de la pesanteur dans les déplacements et l'orientation de ces animaux.

Nous nous attacherons ici plus spécialement au rôle du courant.

L'effet orienteur possible du courant peut jouer de façon à entraîner les animaux, par remontées successives vers l'origine du courant, dans des zones de plus en plus exposées, et ceci à deux conditions :

- 1) que la force soit suffisante pour exercer son effet orienteur (*girouette*), par conséquent pour interdire la progression dans le sens opposé (*rhéonégatif*),

- 2) que la larve soit capable de résister à la poussée en s'accrochant suffisamment au substrat (résistance au courant) et soit engagée à progresser encore contre cette poussée (*rhéocinèse*).

Nous avons déjà vérifié que ces deux conditions étaient remplies pour *M. testacea*, lors d'expériences d'orientation et de vitesse maximale supportée (BOURNAUD 1965). Il faut ensuite examiner si, en l'absence de possibilités d'orientation par d'autres facteurs du milieu (nourriture, gravité, lumière), les larves de *M. testacea* sont en fait amenées à séjourner plus spécialement dans les zones à courant rapide. C'est le but d'expériences de *preferendum* qui permettent de tester le rôle du facteur « courant » pris isolément. Ces expériences nous renseignent sur la composante écologique du comportement de l'espèce.

Nous nous attacherons plus spécialement dans ce travail au comportement locomoteur dans le courant sur le plan de l'*énergie mécanique dépensée*, en étudiant la *rhéocinèse*. Celle-ci correspond simplement à l'*activité locomotrice* dans le courant. Cette activité peut être orientée quand l'effet *girouette* cité plus haut se manifeste. Il s'agit alors d'une *rhéotaxie positive* (locomotion vers l'amont) suivant la terminologie de VIAUD (1951). La méthode utilisée consistera donc essentiellement à offrir aux larves des courants de vitesse uniforme connue afin de mesurer leur activité (temps, vitesse et sens des déplacements). Le facteur courant est constitué de deux composantes (BOURNAUD 1963) : la force de

poussée qu'il exerce sur un obstacle et la vibration produite par le frottement de l'eau. Ces deux composantes peuvent chacune agir en tant que stimulus de la rhéocinèse. L'action de différentes vitesses de courant sur l'activité de larves de tailles différentes permettra déjà ici de décrire l'effet global du facteur courant sur l'activité locomotrice.

La mesure de la rhéocinèse au moyen de l'activité locomotrice permettra enfin d'établir sur le plan de l'énergie mécanique dépensée un tableau du comportement de *M. testacea* vis-à-vis du courant et des forces auxquelles ces larves peuvent être soumises.

Remerciements. — Je remercie ici bien sincèrement Monsieur le Professeur J. MEDIONI et Monsieur H. DÉCAMPS qui ont bien voulu lire le manuscrit de ce travail et l'améliorer de leurs conseils.

Abréviations utilisées

Statistiques

$\underline{N}$	= effectif
$\bar{x}$	= moyenne arithmétique
σ	= écart-type
σ^2	= variance
σ_D	= $\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$ = erreur-standard
λ	= coefficient de sécurité (95 ou 99 %)
+	= résultat significatif (sécurité de 95 à 99 %)
++	= résultat hautement significatif (sécurité > 99 %)
F	= coefficient de Snédécour (différence significative si $F > \text{seuil}$)
t	= coefficient de Student (différence significative si $t > \text{seuil}$).

Rhéotaxie

+	= sens rhéopositif (contre le courant)
—	= sens rhéonégatif (dans le sens du courant)
V	= vitesse du courant en cm/s
F	= force du courant en mgf
t	= temps d'activité (en nombre d'unités de 5 minutes)
T	= taux d'activité (en %)
D	= distance parcourue en cm
L	= vitesse de locomotion en cm/5 mn
R	= rhéocinèse = puissance développée en mgf/cm/5 mn

R_p = rhéocinèse pondérée = rhéocinèse par mg de poids frais en mgf/cm/5 mn/mg

E = rhéocinèse globale = énergie dépensée par une population, en mgf/cm/5 mn/mg

FIG. 2. — Appareil à circulation d'eau.

Vue de profil.

- B : bacs de trop plein.
- C : canal d'élévation.
- G1 à V : goulottes expérimentales.
- N : nourrice.
- P1, P2 : pompes.
- R : réservoir d'eau.
- T : tuyau métallique.
- Té : tuyau d'évacuation.
- ts : tuyau souple (plastique).
- Vc : vanne du canal d'élévation C.
- Vg : vanne des goulottes G.

2. — MÉTHODES

Nous voulons tester l'effet de courants les plus homogènes possible, dont les vitesses vont de 5 à 160 cm/s, sur les déplacements des larves de *M. testacea*. Toutes les autres conditions doivent être maintenues égales, et en particulier l'éclairciment. Les déplacements seront donc enregistrés automatiquement dans l'obscurité.

2. 1. — Matériel biologique.

Nous avons décrit précédemment (BOURNAUD *et al.* 1961 a, b, 1962) les larves de *Micropterna testacea* (Gmel.) 1789 (Trichoptera, Limnephilidae, Stenophylacini). Ces larves sont munies d'un étui minéral (*fig. 1*), mesurant 10 à 20 mm de longueur au dernier stade larvaire. Elles vivent en eau courante et se tiennent sur la *face supérieure* des pierres. Elles raclent les substrats pour se nourrir en particulier des algues croissant sur les pierres et de débris organiques divers. Du point de vue éthologique, plusieurs facteurs de milieu sont susceptibles de les inciter à se tenir sur la face supérieure des pierres : la *recherche de la nourriture* peut faire qu'elles se tiennent là où les algues croissent en plus grande abondance, c'est-à-dire précisément sur la face la plus éclairée de la pierre; le facteur *éclairage* lui-même peut aussi guider les larves vers le haut, par phototaxie positive; de même la *pesanteur* peut provoquer le même résultat par *géotaxie négative*; enfin le *facteur courant*, dont l'intensité est maximale sur les pierres, peut orienter les déplacements des larves et accroître leur densité dans cette zone, par une *rhéotaxie positive* et un *rhéopreferendum élevé*.

Ces larves ne craignent pas en effet de s'exposer à des courants de 50 à 80 cm/s (maximum mesuré : 98 cm/s), mais on les trouve aussi souvent dans des zones plus lentes. L'essentiel de leur exigence semble être une surface éclairée sur laquelle elles peuvent racler les substances nutritives. Très actives, elles s'élèvent bien, *même en eau calme* aérée. On peut alors observer leurs déplacements incessants sur le fond et les parois de l'aquarium.

TABLEAU 1. — Caractéristiques des stations de récolte des larves de *M. testacea*.

	Grézieux-la-Varenne		Mornant		Paladru		Crémieux	
Département	Rhône		Rhône		Isère		Isère	
Ruisseau	le Ratier		le Mornantet		affluent lac		caniveau	
Altitude (m)	310		285		495		219	
Largeur (m)	1,5 - 2,0		0,5 - 0,8		3		0,5 - 0,8	
Fond	cailloux		cailloux		cailloux + dalle		cailloux + dalle (caniveau)	
Roche	cristallin		cristallin		calcaire		très calcaire (eaux incrustantes)	
Dates récoltes	1/3/66	8 $\frac{3}{4}$	18/3/66	4 $\frac{3}{4}$	23/3/66	10	10/3/66	12 $\frac{1}{4}$
et	18/3/66		15/4/66	10 $\frac{1}{2}$			25/4/66	12
températures	15/4/66							
eau (°C)

FIG. 3. — Canal d'élevage.

a) Vue de dessus. La flèche indique le sens du courant.

E : écran de séparation (grillage).

G : goulottes expérimentales.

IH : interrupteur horaire.

S : substrat de cailloux.

t : tube fluorescent, légèrement décalé à droite.

ts : tuyau souple (plastique).

b) Vue de côté (partielle).

On observe des touffes de *Fontinalis* sur cailloux, des tranches de carottes C (nourriture) et quelques larves (L) de *M. testacea*.

Les larves utilisées proviennent de quatre stations de la région lyonnaise dont les caractéristiques sont résumées dans le tableau 1.

2.2. — Dispositif expérimental.

Le dispositif comprend trois séries d'appareils :

- un bac d'élevage et cinq goulottes d'expériences avec un système d'eau courante,
- des appareils de mesure de la vitesse du courant,
- un système d'enregistrement de l'activité des animaux (actographe photographique).

2.2.1. — BAC D'ÉLEVAGE ET GOULOTTES EXPÉRIMENTALES (*fig. 2 à 4*).

2.2.1.1. — *Vue d'ensemble (fig. 2 et 3).*

L'ensemble du dispositif utilisé ici a été mis au point pour satisfaire à plusieurs impératifs. Il permet d'abord d'expérimenter dans l'eau qui sert à l'élevage, de manière à réduire au minimum le choc dû aux changements de conditions lorsque les animaux passent de leur bac d'élevage aux goulottes expérimentales, en particulier au point de vue température. Ensuite la disposition des cinq goulottes expérimentales, G I à G V (*fig. 2*), doit permettre l'observation précise et la photographie des larves qui se déplacent sur leur substrat. Cette observation est difficile par dessus, du fait des déformations de la surface de l'eau en mouvement et des réactions skioptiques de ces animaux qui, lorsqu'ils perçoivent une ombre au-dessus d'eux, en l'occurrence celle de l'observateur, rentrent dans leur étui, lâchent prise et sont ainsi emportés par le courant. Les cinq goulottes expérimentales de plexiglas ont donc été placées dans un même plan vertical, l'une au-dessus de l'autre, de façon à permettre l'observation et la photographie *par leur face latérale*. Il est ainsi possible d'observer de très près sans les perturber le comportement et la locomotion, notamment les différents points d'appui et d'ancrage sur le fond.

Un dispositif coulissant permet d'incliner indépendamment chacune des cinq goulottes, de manière à en faire varier à volonté la pente et faire ainsi varier la vitesse de l'eau. On règle le débit à l'aide des vannes Vg (*fig. 2*). Un canal d'élevage (C), construit sur le même principe, est placé derrière les cinq goulottes.

Un courant d'eau permanent est assuré par 2 pompes pouvant se relayer, ce qui permet un fonctionnement continu indéfini.

Le dispositif est placé dans un local en sous-sol, où la température est relativement constante (16 à 17,5 °C) pendant la durée de l'expérimentation (mars à mai). Cependant cette température

est encore trop élevée et l'apport continu d'eau du robinet (9-10 °C) dans le réservoir R muni d'un trop plein permet de maintenir l'eau à une température constamment voisine de 13 °C ($\pm 0,5$ °C), compatible avec la vie normale de ces animaux (zone de palier du métabolisme, d'après Roux 1969).

L'éclairage est assuré par deux tubes fluorescents (blanc Z, type lumière du jour) de 2 mètres de long, dont la distance et la position sont réglables par rapport aux cinq goulottes. Un troisième tube fluorescent (t), également mobile, se place au-dessus du canal d'élevage (fig. 3 a). L'éclairement dépend uniquement de ce dispositif, la photopériode désirée pouvant être obtenue à l'aide d'un interrupteur horaire (IH).

L'eau utilisée est celle du circuit urbain; elle permet l'élevage des larves de *M. testacea* jusqu'à la métamorphose. Actuellement l'adjonction d'un déchlorureur élimine la présence, en quantité variable, du chlore. L'oxygénation est toujours maximale, du fait du mouvement incessant de l'eau.

En résumé, l'eau est amenée par l'une des pompes, P1 ou P2 (fig. 2), depuis le réservoir R (2 300 litres) jusqu'à la nourrisse verticale N, au moyen de tuyaux métalliques T. La nourrisse N alimente les cinq goulottes G et le canal d'élevage C. L'eau revient ensuite au réservoir par les tuyaux d'évacuation T'E. Des bacs B, disposés au-dessous des goulottes et du canal d'élevage, recueillent les débordements éventuels.

2.2.1.2. — Description des canaux d'élevage et d'expérience (fig. 4 et 5 a).

Les canaux sont en plexiglas; leur fond est recouvert d'une plaque de fibrociment (pf) constituant un substrat solide où les animaux se déplacent et s'agrippent facilement. Des grilles plastiques (vide de maille 1 mm) préviennent les évasions.

Le canal d'élevage C (longueur 200 cm, largeur 20 cm, hauteur 15 cm) peut recevoir du sable, des cailloux provenant du cours d'eau et des plantes aquatiques (fig. 3 b) de manière à reconstituer un milieu le moins artificiel possible. Des grilles (fig. 3 a) peuvent délimiter plusieurs compartiments.

Les goulottes expérimentales (longueur 200 cm, largeur interne 2,5 cm, profondeur 5 cm) doivent permettre un écoulement de l'eau aussi régulier que possible. Ainsi leurs extrémités (fig. 4) sont aménagées de façon à diminuer le plus possible l'influence perturbatrice due à l'accumulation des larves contre les grilles aval ou amont. En effet celles-ci, poussées par le courant, peuvent laisser plaquer leur étui contre la grille aval et obturer en partie

FIG. 4. — Extrémité des goulottes.

a) Extrémité amont.

b) Extrémité aval.

bsG : bord supérieur de la goulotte (plexiglas).

f pl : fond de plexiglas.

f pl p : fond de plexiglas perforé.

gr : grille.

n : niveau de l'eau.

pf : plaque de fibrociment.

pl : plaque métallique dérapante.

ti : tuyau métallique intérieur.

tsa : tuyau souple d'arrivée.

tsé : tuyau souple d'évacuation.

Les flèches indiquent le sens de circulation de l'eau.

le canal, ce qui a pour effet de modifier considérablement la vitesse du courant le long de la goulotte et d'empêcher les larves de reprendre facilement pied sur le substrat de fibrociment. De plus des grilles disposées verticalement leur offrent le moyen de grimper et de s'échapper par-dessus bord. Ces divers inconvénients ont été pratiquement supprimés par la disposition très oblique des grilles amont et aval (*fig. 4*). Les larves ont alors moins tendance à grimper, et surtout elles ne peuvent s'accumuler en aval que dans l'angle aigu inférieur, ce qui ménage toujours au-dessus un espace suffisant pour l'écoulement de l'eau. Ce petit problème a été important à résoudre pour assurer la cohérence et la constance des conditions d'expérience. Enfin l'écoulement de l'eau se fait plus progressivement, en aval, au travers de perforations du plancher de plexiglas (f. pl. p., *fig. 4 b*), sur lequel une

deuxième grille oppose une seconde barrière à l'évasion des animaux. En amont, l'accès à la grille est rendu difficile par la présence sur le plancher d'une plaque lisse « dérapante » en aluminium (pl. *fig. 4 a, 5 a*). Enfin le repérage spatial longitudinal est assuré par une plaque blanche (g. *fig. 5 a*) graduée en centimètres, placée derrière la paroi de la goulotte.

2.2.2. — MESURE DE LA VITESSE DU COURANT.

On sait (AMBUHL 1959; BOURNAUD 1963; TRIVELLATO et DÉCAMPS 1968; DÉCAMPS *et al.* 1972) que la vitesse du courant varie dans une très large mesure avec la distance au fond et aux parois d'un canal, même en l'absence d'obstacles (phénomènes tourbillonnaires, frottements, couches-limites). Aussi est-il indispensable, dans les goulottes expérimentales, de mesurer la vitesse du courant à l'endroit précis où évoluent les larves de Trichoptères, c'est-à-dire contre le fond, dans une couche d'eau de 3 à 5 mm d'épaisseur. La sensibilité des appareils de mesure précédemment cités (BOURNAUD 1963) doit donc être réduite à ces quelques millimètres.

FIG. 5 a. — Tube de Pitot P et balancier B pour la mesure de la vitesse du courant, disposés en amont d'une goulotte.

g : graduation en cm.

V : vis de réglage de position.

autres légendes : voir *fig. 4 et 5 b*.

FIG. 5 b. — Schéma de fonctionnement du balancier étalonné pour la mesure de la vitesse du courant.

e : échelle.

r : roues dentées.

s : sphère.

tc : tige compensatrice.

ts : tige porteuse de la sphère.

autres légendes : voir fig. 4 et 5 a.

Nous avons utilisé un *tube de Pitot* dont la tige mesure 3 à 4 mm de diamètre. La figure 5 a montre les tailles relatives des larves de *M. testacea* et de l'extrémité du tube de Pitot posée sur le fond. En fait, l'orifice d'entrée de ce dernier est situé à 1,7 mm du fond, soit exactement au niveau de la tête et du thorax de la larve, dont l'étui mesure 3 à 5 mm de diamètre antérieur. Mais on sait que la dénivellation dans le tube manométrique devient trop faible (inférieure à 2 mm au-dessous de 20 cm/s) pour les vitesses lentes.

Nous avons dû alors mettre au point un dispositif inspiré du balancier précédemment décrit (BOURNAUD 1963), mais de taille bien plus petite (fig. 5). La force exercée par le courant sur une sphère immergée, de diamètre 4,0 ou 6,8 mm, fait dévier une aiguille devant une échelle (e) que l'on peut étalonner directement en vitesse de courant. Une seconde tige (tc), de mêmes diamètre et longueur que celle portant la sphère, permet de compenser,

par l'intermédiaire de deux roues dentées (r), la force exercée par l'eau sur la tige porteuse de la sphère (ts). On mesure ainsi la force exercée uniquement sur la sphère, force proportionnelle au carré de la vitesse du courant. Un système de crémaillères permet d'amener la sphère très près du fond, à l'endroit même où se déplacent les larves (*fig. 5 a*). Ce dispositif a son maximum de précision pour les vitesses les plus lentes (0-15 cm/s) et relaie ainsi le tube de Pitot.

2.2.3. — ENREGISTREMENT DE L'ACTIVITÉ DES ANIMAUX.

L'activité à enregistrer est essentiellement une activité locomotrice, un déplacement linéaire orienté positivement ou négativement par le courant (et ultérieurement par la pesanteur ou une force de traction), le long des 2 mètres de chaque goulotte. Cette longueur est un minimum nécessaire pour assurer une certaine continuité dans la mesure, l'arrivée d'un individu en bout de circuit amenant une interruption plus ou moins longue avant que celui-ci ait recommencé un nouveau trajet. Cet « encombrement » (5 fois 2 mètres) du champ d'évolution des animaux rendrait complexe et surtout très onéreuse l'installation d'un système d'actographie photoélectrique ou électronique. Aussi avons-nous préféré utiliser un système photographique qui permet par ailleurs de suivre individuellement les larves dans leur progression, et non pas seulement de savoir si elles sont en activité ou non. Bien entendu, le dépouillement d'un tel enregistrement est long et fastidieux; c'est la rançon de la précision. Enfin l'autonomie du dispositif doit pouvoir dépasser 24 heures, notamment dans l'étude du rythme nyctéméral.

Un appareil photographique *Robot*, muni d'un réservoir de 60 mètres de film 24 mm, permet des prises de vues automatiques à intervalles réguliers, pouvant aller de 0,5 seconde à 3 heures. La fréquence des prises de vues dépend bien entendu de la vitesse de déplacement des animaux. Pour les larves de *M. testacea*, elle était de 12, 24 ou 48 images/heure, soit respectivement une image toutes les 5 ou 2,5 ou 1,25 minutes.

Nous avons évité l'effet perturbateur ou orientant de l'éclairage, très difficile à rendre homogène le long d'un canal de deux mètres, en opérant les prises de vues de nuit, à l'aide d'un flash électronique. Des essais préalables ont montré que les éclairs n'avaient aucun effet décelable sur le comportement des larves étudiées.

Lors du dépouillement, le film négatif est projeté sur une feuille blanche comportant l'échelle centimétrique de chaque goulotte (visible sur la figure 5 a), ce qui permet de repérer la position de chaque sujet le long de la goulotte qu'il parcourt. Ce repérage

Fig. 6. — Exemple de transcription des déplacements de membres d'un groupe de 6 larves de *M. testacea* d'après un enregistrement photographique. Dans cet exemple jamais plus de 4 larves (n° 1 à 4 cerclés) ne sont en activité en même temps. Les autres ne sont pas visibles (plaquées contre les grilles).

est reporté sur un tableau comportant en ordonnée la distance (échelle centimétrique des goulottes) et en abscisse le temps (unités de 5 ou 2,5 ou 1,25 minutes) (*fig. 6*). On trace alors une courbe espace/temps qui permet de reconstituer les trajets individuels et fournira tout renseignement sur le sens du parcours, le temps d'activité, la distance parcourue, la vitesse de déplacement, etc... L'évaluation de ces paramètres se fait à partir de *parcours élémentaires* à peu près homogènes (soit des segments de droite sur la courbe espace/temps) ce qui permet d'évaluer la variabilité des réactions.

2.3. — Processus expérimental.

L'étude de la rhéocinèse des larves de *M. testacea* est basée sur la mesure de leurs vitesses de déplacement. Nous testons dans ce but les modalités d'action de la vitesse du courant pour 3 tailles de larves et 10 vitesses de courant (de 5 à 160 cm/s). Chaque *essai* comprend l'exposition pendant 12 heures à une vitesse de courant de 6 individus de mêmes caractéristiques. Il est repris 4 fois : 24 individus sont ainsi testés dans chaque condition.

2.3.1. — TAILLE DES LARVES.

La taille des larves est évaluée au moyen du plus grand *diamètre de l'étui*, c'est-à-dire sa largeur antérieure. En effet, ce diamètre permet de calculer la surface du maître-couple, et nous savons (BOURNAUD 1963) que, à vitesse *égale*, la force de poussée du courant est proportionnelle à cette surface. Cette donnée est indispensable pour étudier le mode d'action du courant. Elle a aussi l'avantage d'être facilement mesurable sur des larves vivantes, qu'il faut trier et calibrer *avant* l'expérience, très rapidement et délicatement pour ne pas les léser et amener un choc modifiant leur comportement locomoteur. La mesure se fait aisément au pied à coulisse, avec une précision de 0,5 mm. Cette valeur nous informe en outre sur le poids de la larve et celui de son étui (*fig. 7*), puisqu'elle est proportionnelle à ces poids, à l'intérieur d'un même stade larvaire. En effet les pentes des droites $D = f/P$ sont significativement différentes entre les larves de stade 4 (diamètre antérieur de l'étui voisin de 3 mm) et celles de stade 5 (diamètre 4 à 5 mm).

2.3.2. — CONDITIONS D'ÉLEVAGE.

Aussitôt après récolte, les larves sont placées en eau courante dans le canal d'élevage (*fig. 2 b* et 3); elles sont nourries à l'aide

FIG. 7. — Relation entre le diamètre antérieur D (en mm) de l'étui de *M testacea* et le poids frais P_1 de la larve (croix et courbe a) ou le poids P_e de l'étui (points et courbe b).

Les droites de régression $D = f/P_1$ et $D = f/P_e$ sont tracées.

Effectif	D mm	Equations	r	F	seuils 0,95 0,99		d/ σ_d
a) larves							
35	< 3,7	D = 0,0500 P ₁ + 2,056	0,79	3,24	2,30	3,25	3,1 ++
109	> 3,7	D = 0,0269 P ₁ + 2,797	0,80	0,85	1,18		
b) étuis							
35	< 3,7	D = 0,0429 P _e + 0,969	0,71	1,21	2,30		3,8 ++
108	> 3,7	D = 0,0109 P _e + 3,097	0,82	0,67	1,88		

r : coefficient de corrélation.

F : coefficient de Snédécór testant la linéarité de la courbe (linéarité admise si $F < \text{seuil}$).

d : différence entre les pentes.

σ_d : écart-type de cette différence.

Si $d/\sigma_d > 2,56$, les pentes des 2 droites sont significativement différentes ($\lambda = 0,99$).

de rondelles de carotte et de morceaux de viande de porc renouvelés périodiquement, aliments choisis en raison de la lenteur de leur décomposition dans l'eau. La photopériode adoptée est 12 h-12 h, avec un éclairage de 400 lux environ de 7 h à 19 h.

2.3.3. — PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL.

L'enregistrement de l'activité dure 12 heures, de 19 h à 7 h, pendant la période d'obscurité. Lors de chaque essai, un groupe de 6 larves de mêmes tailles est placé dans chaque goulotte, après mensuration. Ces larves sont issues directement du canal d'élevage. Leur comportement est enregistré dès 19 h. L'intervalle des prises de vue est de 5 minutes pour la première série (courants rapides, 85 à 160 cm/s) où les larves se déplacent lentement et de 2,5 minutes pour la deuxième série (courants faibles et moyens, 5 à 70 cm/s) où les larves se déplacent relativement rapidement.

2.3.4. — VITESSES DE COURANT (*fig. 8*).

Les vitesses des 10 courants proposés (5 dans chaque série) sont mesurées contre le fond des goulottes, tous les 20 cm, au centre et près des deux parois latérales, soit en tout 24 points de mesure par goulotte. Les mesures ont été répétées deux fois dans la première série. La vitesse varie dans le sens transversal (le courant, freiné par les parois latérales, est maximal au centre) et dans le sens longitudinal, où les influences de la pente, des grilles amont et aval, du débit, agissent de façons diverses sur les effets tourbillonnaires et par conséquent sur les vitesses. Pour les courants rapides (1^{re} série) le courant s'accélère en aval (*fig. 8 a*) du fait de la forte pente des goulottes (20-40°). Dans les canaux I et II, la partie aval est seule utilisée, car les larves n'atteignent jamais l'amont dans des vitesses de courant aussi élevées. Pour les courants faibles et moyens (2^e série), la vitesse est moins variable mis à part un ralentissement dû à la grille dans les 20 cm aval; ce dernier segment n'est pas utilisé non plus dans les dépouillements. La figure 8 b montre, sous forme d'histogrammes donnant les fréquences des mesures dans les classes de vitesses observées (de 5 en 5 cm/s), l'amplitude des variations de cette dernière; cette amplitude augmente avec la vitesse du courant, puisque l'écart type σ passe de 1,5 à 16,7 lorsque la vitesse moyenne passe de 5 à 157 cm/s. Le courant est en effet de plus en plus tourbillonnaire, donc irrégulier, au fur et à mesure que sa vitesse augmente.

Il résulte de cette analyse des vitesses qu'il est impossible, malgré la disposition rectiligne des goulottes, d'établir un courant

FIG. 8 a. — Répartition des vitesses de courant le long des goulottes. Chaque point représente la moyenne de 3 mesures (1 au centre et 1 près de chaque paroi latérale). La flèche indique le sens du courant. Les chiffres romains donnent les numéros des goulottes. Les zones de vitesses représentées par des cercles et des pointillés ont été éliminées pour les observations.

Pour le canal n° V (1^{re} série), l'étendue des variations transversales est donnée par les valeurs des 2 vitesses extrêmes.

Pour le canal n° II (2^e série), un deuxième groupe de mesures est donné (courbe en pointillés serrés).

homogène sur toute la surface de substrat offerte aux animaux. On ne peut qu'offrir à ceux-ci un éventail de vitesse, d'autant plus large d'ailleurs que le courant est plus rapide. Un courant à peu près régulier ne pourrait s'instaurer que dans un canal à fond uni de dimensions importantes, de façon à éliminer les effets des parois latérales et surtout l'accélération due à la pente et le freinage dû aux grilles. De telles dimensions (plusieurs dizaines de mètres de longueur) interdiraient alors l'observation précise. Les moyennes indiquées sur la figure 8 b et le tableau 2 permettent de caractériser, avec leurs écarts-types, les conditions d'expériences. L'ampleur des éventails de vitesses, qui se recou-

FIG. 8 b. — Distribution de fréquences des mesures de la vitesse du courant (V) dans chaque goulotte. Les chiffres cerclés représentent les moyennes. Les 24 mesures effectuées le long des goulottes sont répétées 2 fois dans la 1^{re} série.

Pour 55 cm/s (canal II, 2^e série), les pointillés indiquent les résultats lors d'un deuxième groupe de mesures.

vrent largement d'une goulotte à l'autre, notamment dans la première série, laisse déjà prévoir une certaine variabilité de réponse de la part des larves testées dans chaque canal.

L'analyse des enregistrements et l'observation directe montrent que les larves parcourent suffisamment toute la largeur et la longueur offertes dans une goulotte pour que l'on puisse adopter la moyenne des vitesses mesurées dans les zones retenues (tabl. 2 et fig. 8) comme caractéristique suffisante des conditions supportées. C'est cette valeur qui sera utilisée pour les évaluations de la force de poussée du courant. Les conditions sont facilement reproductibles puisque, lors de la répétition des expériences concernant 55 cm/s, la moyenne des mesures de vitesse était strictement identique et que son écart-type passait de 5,7 à 5,9.

2.3.5. — FORCE DE POUSSÉE DU COURANT (tabl. 2).

Ainsi que nous l'avons mesuré antérieurement (BOURNAUD 1963), la force de poussée F exercée par le courant sur une larve de Trichoptère à fourreau subcylindrique est proportionnelle à la surface du maître-couple (soit la surface d'un cercle de diamètre d égal au diamètre antérieur de l'étui) et au carré de la vitesse du courant V , soit :

$$F = k d^2 V^2 \quad (1)$$

k étant un coefficient dépendant notamment de la viscosité de l'eau et du nombre de Reynolds.

Le tableau 2 donne les forces exercées sur les larves de *M. testacea* par les courants utilisés, pour les 3 tailles d'étui choisies (3, 4 et 5 mm de diamètre antérieur).

TABLEAU 2. — Vitesses moyennes du courant (V cm/s) et forces de poussée (F_3 , F_4 , F_5 , en mgf) exercées par ces courants sur des larves de *M. testacea* dont l'étui mesure respectivement 3, 4 ou 5 mm de diamètre antérieur. Valeurs entre parenthèses = écarts-types des vitesses moyennes V .

canaux		I	II	III	IV	V
1 ^{re} série						
	$\bar{V}$ cm/s	157 (16,7)	147 (9,3)	125 (14,0)	110 (9,0)	86 (8,4)
force en mgf	F_3	700	605	430	310	195
	F_4	1270	1120	780	575	360
	F_5	2100	1820	1270	925	575
2 ^e série						
	$\bar{V}$ cm/s	71 (9,3)	55 (5,7)	44 (5,9)	19 (2,5)	5 (1,5)
force en mgf	F_3	130	80	52	10	1,2
	F_4	245	155	90	18	1,8
	F_5	385	225	145	28	2,0

3. — PARAMÈTRES UTILISÉS POUR MESURER L'ACTIVITÉ DES LARVES DE *M. TESTACEA*

Une expérience où les organismes se déplacent *librement* dans un courant fournit plusieurs catégories de renseignements concernant la *quantité* d'activité (temps passé en mouvement, distance parcourue) et l'*intensité* de cette activité (vitesse de déplacement et énergie dépensée).

On s'intéresse habituellement à l'activité d'un animal, notamment pour mettre en évidence des périodes d'activité et un

rythme nycthémeral. On se base alors le plus souvent sur la présence ou l'absence d'activité locomotrice, signalée sur un actogramme. On peut introduire une idée quantitative en comptant les déplacements ou en mesurant le temps de ces déplacements. Cette dernière mesure peut s'exprimer en pourcentage de l'activité maximale, qui correspond à 100 % du temps passé en mouvement. On peut aussi relever le pourcentage d'individus en activité. Dans tous les cas se dégage alors une notion de quantité d'activité : nous l'appellerons *taux d'activité*.

A un stade plus avancé de l'analyse on peut considérer la longueur des déplacements effectués; cette notion, jointe au facteur temps, donnera la vitesse de déplacement et introduira la notion d'*intensité de l'activité*. En effet, des animaux effectuant la même quantité de déplacements (mesurée en longueur, ou nombre, ou temps) n'ont pas forcément la même rapidité : leur réaction est donc alors d'une intensité différente.

Enfin, dans le cas particulier d'un déplacement dans le courant, la force de poussée de celui-ci s'oppose à la progression des larves : un déplacement, à vitesse constante, sera donc beaucoup plus pénible dans des courants rapides que dans les courants lents. La notion d'*énergie* dépensée sous forme de travail prendra alors une importance primordiale dans la mesure de l'activité.

Ces différentes mesures de l'activité de *M. testacea* sont complémentaires et nous révéleront chacune un aspect du comportement de cette espèce dans le courant.

4. — ACTIVITÉ DES LARVES DE *M. TESTACEA* EN EAU TRÈS LENTE

On ne peut étudier l'activité dans le courant sans connaître le comportement locomoteur de *M. testacea* en l'absence des principales caractéristiques de ce facteur, c'est-à-dire en eau très lente.

Un enregistrement de l'activité en eau presque calme a donc été opéré pendant 12 heures de nuit, dans les mêmes conditions que pour l'étude du courant, dans 5 goulottes placées horizontalement contenant chacune 6 larves dont l'étui avait de 3 à 6 mm de diamètre antérieur. La stabilité de la température était assurée par un renouvellement d'eau qui traverse les goulottes de bout en bout, le trop plein s'échappant par une extrémité. Ce dispositif, rendu obligatoire par la température ambiante, a l'inconvénient de créer un léger gradient de température (de 13 à 14 °C) ainsi qu'un léger mouvement de l'eau (1 à 1,5 cm/s) dans les goulottes,

introduisant ainsi une possibilité d'orientation pour les larves. Le sens positif sera donc celui des déplacements dirigés vers l'arrivée de l'eau. Toutefois, le courant est ici laminaire et n'induit par conséquent aucune vibration de l'étui des larves; de plus, il exerce une poussée à peu près négligeable (quelque 1/10 de mgf au maximum). L'activité mesurée dans ces conditions est ainsi probablement très proche de celle qui aurait lieu en l'absence de deux composantes essentielles du courant : force de poussée et vibration.

4.1. — Mesure du taux d'activité : le temps d'activité T.

On observe d'abord (*fig. 9*) que ces larves passent une bonne partie de leur temps contre les grilles amont ou aval où elles échappent à l'observation. Ce temps varie significativement suivant le canal considéré et l'heure (*fig. 9 b, gr*) : les arrêts contre les grilles sont un peu moins prolongés pendant les 3 premières heures; ils varient dans l'ensemble de 38 à 64 % du temps. Ils comprennent également de petites allées et venues de faible amplitude, surtout à proximité des grilles, ou de durée inférieure à l'intervalle de prise de vue (1,25 minute). Le reste de l'activité est observable sur les enregistrements; il comporte (*fig. 9*) des stationnements complètement immobiles le long du parcours (en moyenne 13,3 % du temps, avec $\sigma_n = 2,4$ %) et des périodes de locomotion (en moyenne 37,2 % du temps, avec $\sigma_n = 2,3$ %).

Conformément à la figure 9, les temps passés en déplacement dans le sens positif et dans le sens négatif varient avec le lot d'animaux considéré (sans relation avec la taille des larves); ils diminuent tout au long des 12 heures d'expérience (de 46 à 30 % du temps total), mais de façon beaucoup plus importante pour les déplacements positifs que pour les négatifs (interaction temps-sens de déplacement). Cette diminution varie toutefois considérablement suivant les lots (*fig. 9 a*), les lots IV et V voyant même leur temps de locomotion négative plutôt augmenter en deuxième moitié de nuit (interaction lots-temps). Enfin le rapport taux d'activité positive/taux d'activité négative tend à diminuer avec le temps (interaction temps - sens de déplacement), ce qui traduit une certaine accoutumance au facteur « source d'eau fraîche ». Le taux d'activité positive est dans l'ensemble un peu plus faible que le taux d'activité négative (17 contre 20 %), surtout en fin d'expérience (*fig. 9 b*); cela se traduira par des vitesses de locomotion différentes (§ 4.3.).

En résumé, d'après cette expérience portant sur 30 larves, *M. testacea* passe plus du 1/3 de son temps en activité locomotrice

FIG. 9 a. — Taux d'activité T (en %) lors des déplacements positifs (pointillés) et négatifs (traits pleins) pour 5 lots (I à V) de 6 larves de *M. testacea* pendant 12 heures de nuit, en eau très lente (1-1,5 cm/s).

FIG. 9 b. — *Idem* pour 30 larves.
 + : déplacements positifs.
 — : déplacements négatifs.

régulière, mais ce taux d'activité, variable suivant les lots, tend à diminuer au cours des 12 heures d'expérience. Cette diminution peut être due soit à un phénomène de fatigue, soit à la présence d'un rythme d'activité, question étudiée par ailleurs. Seul le lot I présente une activité plus faible : il s'agit de 6 larves de stade 4, nettement plus petites que celles des autres lots (diamètre antérieur de l'étui : 3,5 à 4,0 mm).

L'effet girouette ne joue pas ici : les larves se déplacent en tous sens et explorent ainsi rapidement tout l'espace disponible.

4.2. — Répartition spatiale le long des goulottes (fig. 10).

Certaines des différences d'activité qui viennent d'être mises en évidence sont imputables au facteur « source d'eau fraîche » qui a tendance à orienter le milieu offert aux larves. Si celui-ci était parfaitement homogène, les animaux se déplaceraient et se répartiraient au hasard dans tous les compartiments le long des goulottes. Elimination faite des 10 cm les plus proches des grilles amont et aval (zones de stationnements plus ou moins longs), l'examen de la répartition des larves *en mouvement* montre qu'il n'en est rien (fig. 10) et que, dans tous les cas, ces dernières ont tendance à fréquenter davantage la zone amont. La répartition longitudinale ne peut plus être considérée comme aléatoire au moins en amont du compartiment « 130 cm » (fig. 10 a), quelquefois dès le « 100 cm » (test d'accord avec une distribution de Poisson, d'après ELLIOTT 1971). De plus, certaines irrégularités des courbes de distribution sont dues à la lenteur des déplacements dans certaines zones, notamment où des individus séjournaient immobiles et créaient un obstacle et une hétérogénéité dans le milieu. Ces variations rendent la répartition différente dans

o : immobilité.

gr : contre les grilles amont ou aval.

Une analyse de la variance (par le test F) du temps passé en fonction de 3 facteurs donne les résultats suivants :

facteurs	F	seuils		résultats
		$\lambda = 0,95$	$\lambda = 0,99$	
lots (I à V)	13,57	3,26	5,41	++
temps d'expérience	16,50	3,49	5,95	++
sens de déplacement	11,42	4,75	9,33	++
interaction lots-temps	5,19	2,69	4,16	++
interaction lots-sens du déplacement	1,65	3,26	5,41	non
interaction temps-sens du déplacement	5,43	3,49	5,95	+

les 5 goulottes, mais elles sont cependant très faibles vis-à-vis de l'augmentation massive de la fréquentation en amont.

La répartition des 30 individus testés ne se fait pas au hasard, même en ne considérant que la moitié aval ($\chi^2 = 31,45$ supérieur au seuil de 2,58), ce qui implique que l'action de la source d'eau fraîche se fait sentir jusqu'à l'extrémité aval (fig. 10 b). Le mécanisme peut être le suivant : une vitesse de locomotion plus rapide (voir § 4.3.) dans le sens positif amène les larves dans la zone amont plus vite que celles-ci n'en repartent. Peut s'ajouter à cela le facteur gradient thermique; mais cette expérience ne permet pas de distinguer la part respective des 2 facteurs.

Cette polarisation de l'activité est mesurée de façon simple par la position du *centre de gravité* de la population (= position moyenne des larves le long de la goulotte, en pourcentage de la longueur de celle-ci). Les centres de gravité des 5 lots (fig. 10 c) sont tous déplacés du côté de l'amont (moyenne générale = 58 %, avec $\sigma_p = 1,2$ %) de façon significative.

4.3. — Mesure de l'intensité de l'activité - Vitesse de locomotion des larves (fig. 11).

4.3.1. — DEUX REPRÉSENTATIONS POSSIBLES PAR DISTRIBUTIONS DE FRÉQUENCE.

La vitesse de déplacement (L) des larves, soit l'intensité de l'activité, est mesurable sur chaque trajet élémentaire *homogène* de la courbe espace-temps tirée des enregistrements (fig. 6). L'unité adoptée, par commodité par rapport au rythme des prises de vues (1, 2 ou 4 par période de 5 minutes) est le *centimètre/5 minutes* (cm/5 mn). La variabilité est très grande, puisque la vitesse varie de 0 à 165 cm/5 mn (fig. 11). Par moment, certains individus ont un trajet hésitant, s'arrêtent, changent constamment de vitesse et obligent ainsi à diviser leur parcours en plusieurs tronçons à peu près homogènes. Toutefois, la discontinuité de

FIG. 10. — Répartition de 30 larves de *M. testacea* le long des 5 goulottes (I à V) en eau très lente (1-1,5 cm/s) avec une source d'eau fraîche (côté droit des figures). Les compartiments ont 10 cm de long.

d : échelle centimétrique de longueur des goulottes.

a) Répartition dans chacune des 5 goulottes (temps passé dans chaque compartiment en minutes). Les zones en trait plein sont celles où la répartition des temps de passage est compatible avec une distribution de Poisson (au hasard).

b) Répartition globale pour les 30 larves.

c) Centre de gravité G des 5 lots (intervalles de sécurité pour $\lambda = 0,95$).

m : moyenne des 5 goulottes.

FIG. 11. — Distributions de fréquence des vitesses de locomotion (L en cm/5 mn) de 30 larves de *M. testacea* pendant 12 heures en eau très lente (1-1,5 cm/s).

a) Déplacements positifs.

b) Déplacements négatifs.

t (en minutes) : distance parcourue dans chaque classe de vitesse (histogramme en hachures).

D (en cm) : distance parcourue dans chaque classe de vitesse (histogramme en blanc).

Pour les déplacements négatifs (b), sont tracées à titre indicatif des valeurs théoriques proches des données; distribution de Poisson pour la distribution des temps passés (points noirs), distribution normale pour la distribution des distances parcourues (cercles).

l'enregistrement fait que les arrêts de durée inférieure à l'intervalle des prises de vues, s'ils ne provoquent pas une inflexion nette de la courbe espace-temps, ne sont pas décelables et se traduisent seulement par une baisse de la vitesse sur le trajet correspondant. Les parcours les plus lents sont ceux qui risquent le plus de cacher de tels arrêts ou ralentissements. Ceci apparaît dans la comparaison des 2 histogrammes de la figure 11, donnant les fréquences dans chaque classe de vitesse L . Le premier donne les fréquences en nombre d'unités de temps (ici périodes de 5 minutes) passées dans chaque classe de vitesse L par 30 larves en 12 heures. Le deuxième prend comme fréquence la somme des distances parcourues (en cm) dans chaque classe de vitesse L . La première représentation fait apparaître un temps important passé dans la zone 10-60 cm/5 mn (fréquences élevées), précisément là où les arrêts ou irrégularités de parcours sont les plus fréquents. Par contre les classes de vitesse élevée sont basses, car les animaux se déplaçant rapidement (et de façon continue) passent peu de temps dans cet état de rapidité de déplacement. Par contre la deuxième représentation, en utilisant comme fréquence les distances parcourues, valorise les classes de vitesse élevées, où les animaux font beaucoup de chemin, et abaisse les fréquences dans les classes de vitesses faibles. Les coefficients donnés dans le tableau 3 précise les différences entre ces deux distributions de fréquence.

TABLEAU 3. — Paramètres caractérisant deux représentations de la distribution des fréquences des vitesses de déplacement (L) de 30 larves de *M. testacea* pendant 12 heures (eau très lente).

a) fréquences calculées en temps passé dans chaque classe (unité = 5 minutes)

b) fréquences calculées en distances parcourues (unité = cm)

N = effectif = nombre d'unités (5 mn en a, 1 cm en b)

L = vitesse moyenne de locomotion (cm/5 mn)

σ^2 = variance (= moment de 2^e ordre)

v = coefficient de variation

m_3 = moment de 3^e ordre.

β_1, β_2 = coefficients de Pearson

+ = déplacements positifs

— = déplacements négatifs

T = total des déplacements

		N	L	σ^2	$v = \frac{\sigma}{L}$	m_3	β_1	β_2
a) temps								
	+	743	51,8	1035,9	0,62	+ 18785	0,31	2,67
	—	869	44,0	511,8	0,51	+ 3924	0,11	2,46
	T	1612	47,6	767,9	0,58	+ 13818	0,42	3,15
b) distance								
	+	38204	71,2	1016,0	0,44	+ 6748	0,04	2,63
	—	37768	55,6	465,6	0,38	+ 1228	0,01	2,64
	T	75972	63,5	803,6	0,44	+ 10440	0,21	3,11

Les caractéristiques d'une distribution normale sont les suivantes :

$\beta_1 = 0$, $\beta_2 = 3$. Plus β_1 s'écarte de 0, plus la distribution est asymétrique décalée vers la droite si $m_3 > 0$). Enfin, la distribution est plus aplatie qu'une distribution normale si $\beta_2 < 3$, moins aplatie si $\beta_2 > 3$ (VESSEREAU, 1960).

On constate alors que les distributions basées sur les distances parcourues *se rapprochent davantage de la distribution normale* surtout par leur plus grande symétrie ($\beta_1 \simeq 0$) et fournissent des moyennes de vitesses de locomotion ($\bar{L}$) plus élevées, attestant la plus grande importance donnée aux déplacements rapides. De plus la variabilité de la vitesse L , mesurée par le coefficient de variation $v = \sigma/\bar{L}$ est toujours plus faible avec la 2^e méthode (tabl. 3).

Enfin, par rapport aux déplacements négatifs, les déplacements positifs sont toujours plus rapides; leur variance σ^2 est double, notamment par suite de l'extension des mesures assez loin du côté des fortes vitesses de locomotion. Les deux distributions (+ et —) ne sont que peu décalées, d'où l'aplatissement moins prononcé ($\beta_2 > 3$) de la distribution globale. Ces données demeurent valables quel que soit le procédé adopté.

Les principales différences alors apportées par la 2^e représentation résident par conséquent dans la symétrie plus grande de la distribution, un coefficient de variation plus faible et une moyenne plus élevée.

4.3.2. — CALCUL DE LA VITESSE MOYENNE DE LOCOMOTION.

Cette 2^e représentation, basée sur la distribution des distances parcourues, sera donc désormais adoptée pour calculer les vitesses moyennes de locomotion. Celles-ci seront en effet plus représentatives à la fois à cause de la plus grande symétrie de la distribution et à cause de l'importance donnée aux trajets plus réguliers et moins sujets aux « accidents de parcours », donc les plus caractéristiques des conditions étudiées.

Nous définirons alors les variables de la façon suivante :

D = longueur d'un trajet élémentaire homogène (en cm),

t = nombre d'unités de temps (de 5 mn) utilisées pour parcourir un trajet élémentaire D ,

L = vitesse de locomotion sur le trajet élémentaire, soit :

$$L = \frac{D}{t} \quad (2)$$

$\bar{L}$ = vitesse moyenne de locomotion, calculée à partir de la distribution de fréquences-distances parcourues (fig. 11 b), soit :

$$\bar{L} = \frac{\sum (D L)}{\sum D} \quad (3)$$

4.3.3. — CAS DES LARVES IMMOBILES.

Remarquons enfin que la moyenne $\bar{L}$ ainsi définie a l'avantage d'éliminer les individus *immobiles* pour lesquels la fréquence $D = 0$. Cela ne serait pas le cas dans un calcul de la moyenne d'après

les fréquences - temps $L = \frac{\sum (t L)}{\sum t}$ où les vitesses de locomotion nulles seraient représentées par des fréquences - temps plus ou moins importantes.

L'élimination des stations immobiles nous semble importante pour deux raisons : d'abord parce que nous recherchons une mesure d'*intensité* de l'activité, où l'immobilité n'a pas à intervenir (elle est intervenue dans la mesure de la *quantité* d'activité), ensuite parce que le temps passé dans l'immobilité est une mesure très aléatoire, fortement influencée par les petites irrégularités du fond des goulottes, et surtout des grilles, indépendamment des facteurs testés.

4.3.4. — RÉSULTATS : FACTEUR TEMPS, SENS DU DÉPLACEMENT.

Comme le laissaient prévoir les différences trouvées dans les temps de locomotion (§ 4.1.), les vitesses moyennes de locomotion positive sont plus élevées que les négatives (64,8 cm/5 mn contre 50,6 cm/5 mn, tabl. 4).

TABLEAU 4. — Vitesses moyennes de locomotion ($\bar{L}$ en cm/5mn) calculées sur 30 larves de *M. testacea* en eau très lente (1-1,5 cm/s).

Sens positif				Sens négatif			
temps (heure)	L_+	lot	L_+	temps (heure)	L_-	lot	L_-
1 ^{re}	53,3	I	29,5	1 ^{re}	46,1	I	28,9
2 ^e	59,6	II	93,4	2 ^e	52,9	II	63,9
3 ^e	62,3	III	65,9	3 ^e	51,8	III	50,8
4-6 ^e	64,8	IV	60,6	4-6 ^e	53,2	IV	48,3
7-9 ^e	67,8	V	74,5	7-9 ^e	49,8	V	61,2
10-12 ^e	67,8			10-12 ^e	47,6		
moyenne	64,8		64,8	moyenne	50,6		50,6

Action des facteurs (test F de Snédécov)

Facteurs	F	Seuils		résultats
		0,95	0,99	
lot	154,1		5,4	++
temps	1,6	3,5		
sens du déplacement	113,3		9,3	++
<i>interactions</i>				
lot-temps	2,7	2,6	4,2	+
lot-sens déplacement	12,0		5,4	++
temps-sens déplacement	5,2	3,5	6,0	+

Une analyse de la variance montre que cette différence est hautement significative et qu'elle varie suivant le lot et le temps (elle est plus nette en fin d'expérience). Par contre la vitesse de locomotion ne varie pas significativement avec le temps, même dans les 3 premières heures, où l'on pouvait s'attendre à un effet d'accoutumance aux conditions d'expérience.

En résumé on observe déjà ici une orientation due à la source fraîche qui fait que les larves se déplacent plus rapidement vers cette source. L'expérience ne permet pas de déterminer si ce phénomène est dû à la présence d'un faible courant ou à celle d'un gradient thermique. Par contre aucune variation significative n'est décelable au cours des 12 heures de nuit que dure l'expérience.

4.4. — Conclusion : comparaison entre le taux et l'intensité d'activité.

Des différences apparaissent désormais entre taux et intensité d'activité : le taux (mesuré par le temps d'activité) dépend du facteur temps, car il diminue au cours des 12 heures d'expérience (surtout pour les déplacements négatifs, *fig. 9*), tandis que l'intensité est relativement stable. De plus, si le taux d'activité est relativement plus élevé pour les déplacements négatifs, c'est l'inverse qui se produit pour l'intensité de cette activité (*fig. 9* et *11*). Enfin l'effet orienteur de la « source d'eau fraîche » se traduit dans la répartition spatiale des larves (*fig. 10*) et dans l'intensité d'activité (*fig. 11*, tabl. 4).

Apparaissent ainsi déjà les nuances apportées par ces deux façons de mesurer l'activité, l'intensité donnant une valeur plus stable avec le temps et plus riche en explications concernant la répartition spatiale des individus.

Nous n'avons pas recherché l'énergie dépensée qui, du fait des valeurs très faibles (inférieures à 0,3 mgf) des forces cumulées dues aux frottements et à la poussée de l'eau, ne sont pas mesurables ici.

FIG. 12. — Taux d'activité T , en unités de 5 minutes ou en pourcentage, de 72 larves de *M. testacea* pour 12 heures de nuit, en fonction de la vitesse du courant (V) en cm/s.

points : déplacements positifs.

cercles : déplacements négatifs.

croix (courbes pointillées) : total des déplacements.

Intervalles de sécurité donnés pour $\lambda = 0,95$.

5. — ACTIVITÉ LOCOMOTRICE DES LARVES DE *M. TESTACEA* DANS LE COURANT :

ÉTUDE EN FONCTION DE LA VITESSE DU COURANT

Examinons l'action de 10 vitesses de courant (de 5 à 157 cm/s) sur l'activité locomotrice de 3 séries de larves de tailles différentes (diamètre antérieur de l'étui : 3, 4 et 5 mm).

Les 10 vitesses de courant testées recouvrent toute l'étendue du domaine fréquenté par l'espèce. L'étude de l'activité locomotrice nous permettra de mettre en évidence l'action de la vitesse et de la force de courant.

FIG. 13. — Taux d'activité T de 24 larves de *M. testacea* pour 12 heures de nuit, en fonction de la vitesse du courant.

a) larves à étui de 5 mm (diamètre antérieur).

b) *idem*, 4 mm

c) *idem*, 3 mm.

Même légende que pour la figure 12.

5.1. — Effet de la provenance des larves et de la durée d'élevage.

Nous avons vu (§ 2.3) que chaque essai (pour une vitesse donnée du courant et pour une taille donnée des larves) est repris 4 fois à des dates différentes avec des individus différents, provenant souvent de stations différentes (tabl. 1) et surtout ayant séjourné dans le canal d'élevage de 0 à 27 jours. Examinons d'abord si les 4 milieux d'origine, ainsi que les temps d'élevage au laboratoire, n'influent pas sur l'activité.

Des coefficients de comparaison α_t et α_L sont établis.

$$\alpha_t = \frac{t_o}{\bar{t}} \quad \text{et} \quad \alpha_L = \frac{L_o}{\bar{L}}$$

avec t_o = temps moyen d'activité pour l'essai considéré

$\bar{t}$ = temps moyen d'activité pour les 4 essais

L_o = vitesse moyenne de déplacement pour l'essai considéré

$\bar{L}$ = vitesse moyenne de déplacement pour les 4 essais.

Ces coefficients permettent de juger grossièrement de l'effet de la provenance et du temps d'élevage des larves de l'essai considéré par rapport aux autres. Un coefficient α inférieur à 1 traduit une activité plus faible, un coefficient supérieur à 1, une activité plus forte que la moyenne dans les mêmes conditions. Ces coefficients et leur signification sont donnés sur le tableau 5.

Ce tableau montre que la provenance influe seulement sur la vitesse de locomotion : notamment les larves provenant de Mornant sont un peu plus rapides que les autres ($\bar{\alpha}_t = 1,12$). Par contre la durée de l'élevage n'influence significativement, ni l'intensité de l'activité (α_L), ni encore moins la quantité d'activité (α_t).

En définitive ces facteurs, du fait du renouvellement des individus utilisés pour chaque série d'essais, n'ont pas d'influence très sensible sur les résultats, et nous pouvons entreprendre l'examen de l'effet du facteur courant en incluant les variations produites dans la variabilité générale des mesures. Il faut retenir toutefois que c'est l'intensité d'activité qui se trouve la plus sensible à la provenance et à la durée d'élevage.

Tableau des valeurs prises par le coefficient F, testant l'action des 3 facteurs envisagés :

facteurs	F					
	T ₊	résultats	T ₋	résultats	T total	résultats
taille	25,48	+	7,65	++	3,24	+
vitesse du courant	4,22	++	29,80	++	8,94	++
interaction	1,41	non	2,44	+	2,09	non

5.2. — Action du courant sur le taux d'activité (fig. 12-15).

Nous étudions ici le temps pendant lequel les larves se déplacent le long des goulottes. La distinction entre déplacements *positifs* (dirigés contre le courant) et *négatifs* (dans le sens du courant) est évidente.

Quel que soit le diamètre de l'étui, les *déplacements négatifs* deviennent *négligeables au-dessus de 50 cm/s*, où ils représentent moins de 10 % du temps d'activité. On retrouve là le phénomène de la girouette (BOURNAUD 1964) : au-dessus de cette vitesse de courant il est impossible aux larves de se retourner sans être emportées; elles ne se déplacent donc pratiquement que dans le sens positif (fig. 12).

5.2.1. — FLUCTUATIONS DU TAUX D'ACTIVITÉ SUIVANT LA VITESSE DU COURANT (fig. 12-13).

Le *taux d'activité* (= temps d'activité locomotrice) est maximal justement dans la zone 40-70 cm/s où les déplacements commencent à être seulement rhéopositifs, et ceci quelle que soit la taille de l'étui (diamètre antérieur 3, 4 et 5 mm) comme le montre la similitude des courbes de la figure 13.

TABLEAU 5. — Coefficients de comparaison (α) renseignant sur les effets de la provenance des larves et de la durée de leur élevage sur leur temps d'activité (α_t) et sur la vitesse de déplacement (α_L).

$\bar{\alpha}_t$ et $\bar{\alpha}_L$ sont les moyennes de ces coefficients pour les essais concernés.

σ_D = erreur standard.

test F (coefficient de Snédécour) = voir légende fig. 9.

Provenance	$\bar{\alpha}_t$	(σ_D)	$\bar{\alpha}_L$	(σ_D)	nombre d'essais
Paladru	0,88	(0,14)	0,85	(0,08)	10
Grézieux	1,05	(0,06)	0,93	(0,04)	30
Mornant	0,92	(0,06)	1,12	(0,03)	20
Crémieux	1,06	(0,07)	0,95	(0,03)	30
F	1,32		5,98		
seuils 0,95	2,71		2,71		
0,99	4,02		4,02		
résultat	non		++		
durée d'élevage					
0 - 6 jours	0,99	(0,04)	1,00	(0,02)	65
7 - 27 jours	0,99	(0,07)	0,92	(0,05)	25
F	0,004		3,49		
seuils 0,95	3,96		3,95		
0,99	6,96		6,93		
résultat	non		non		

Au-dessus de 70 cm/s, les larves de *M. testacea* ont de plus en plus de difficulté à se maintenir dans le courant, elles sont de plus en plus souvent emportées (voir l'expérience de résistance maximale, BOURNAUD 1964) et par conséquent demeurent de plus en plus longtemps contre la grille aval. Le temps pendant lequel elles se déplacent dans le courant diminue donc jusqu'à tendre vers 0 aux alentours de 160 cm/s. Ces limites inférieures (70 cm/s) et supérieures (160 cm/s) à l'intérieur desquelles les larves sont emportées de plus en plus fréquemment par le courant correspondent tout à fait aux limites de résistance trouvées précédemment (BOURNAUD 1964). En période d'équilibre (c'est-à-dire après plus de 5 essais successifs d'exposition au courant), à peine 1 % des individus résistaient à 170 cm/s et la vitesse moyenne d'arrachement était de 75-80 cm/s. Dans les cas les plus favorables (1^{er} essai d'exposition au courant) la vitesse moyenne d'arrachement était de 156 cm/s.

160 cm/s représente donc bien une limite très exceptionnellement et temporairement atteinte par cette espèce; et le fait que,

FIG. 14. — Taux moyen d'activité T (en %), pour l'ensemble de 10 vitesses de courant, de larves de *M. testacea* en fonction du temps passé dans le courant, pour 4 périodes consécutives de 3 heures.

+ : déplacements positifs.

— : déplacements négatifs.

Les points du centre donnent les moyennes pour les 12 heures.

3, 4 et 5 mm : diamètre antérieur des étuis larvaires.

dans l'expérience présente, les larves sont en *activité libre* montre que ces animaux *se déplacent jusqu'à la limite extrême de leurs possibilités de résistance*.

Si l'on considère maintenant le domaine des courants lents (5-40 cm/s) on assiste de façon assez inattendue à un net *abaissement du taux de l'activité* positive (de plus de la moitié par rapport au maximum), quelle que soit la taille des larves (*fig. 12-13*). Cette baisse de l'activité positive ne se produit pas au profit d'une activité négative, de plus en plus importante en milieu lent, puisque l'activité totale (positive et négative) subit une baisse encore hautement significative ($F = 8,94$ pour un seuil de 3,77 avec $\lambda = 0,99$).

Il faut remarquer enfin que, pour le lot de larves à étui de 5 mm où la comparaison est possible, le taux d'activité est bien plus élevé en courant très lent (1 cm/s) qu'en courant lent (5 et 19 cm/s), qu'il s'agisse des déplacements positifs ($F = 13,97$)¹ ou totaux ($F = 17,44$)¹. Et même, si l'on considère le taux de l'activité totale (*fig. 13 a*) positive et négative, on constate que ce dernier est du même ordre en eau très lente qu'en eau relativement rapide (autour de 70 cm/s), dans la zone d'activité maximale.

En résumé, les larves de *M. testacea*, du lot de taille 5 mm, ont un taux d'activité totale qui passe par 2 maximums, sensiblement de même grandeur (eaux très lentes et zone 40-70 cm/s) séparés par un minimum en eau lente (5-20 cm/s). Au-dessus de 70 cm/s, le taux d'activité diminue graduellement jusqu'à extinction vers 160 cm/s. Il en est de même pour l'activité positive. Quant à l'activité négative, elle devient très faible ($T \leq 2\%$) à partir de 50 cm/s. Ces observations sont aussi vérifiées pour les 2 autres lots de taille (3 et 4 mm), pour lesquels toutefois l'activité en milieu très lent (1 cm/s) n'a pas été étudiée suffisamment pour permettre une évaluation précise.

5.2.2. — INFLUENCE DE LA TAILLE DES LARVES ET DE LA DURÉE DE L'EXPÉRIENCE (*fig. 14-15*).

La figure 13 montre des courbes taux d'activité/vitesse de courant de forme générale semblable pour les 3 tailles de larves. Des différences significatives (voir légende *fig 13*) apparaissent toutefois; elles se traduisent surtout par la position du maximum d'activité qui, chez les larves plus petites, a tendance à s'abaisser (passant de 35 à 25 %) et à s'élargir en se décalant progressivement

1. — seuil 8,02 pour $\lambda = 0,99$.

FIG. 15. — Taux d'activité positive T de 24 larves de *M. testacea* (moyennes des 3 lots de taille) en fonction de la vitesse du courant; mise en évidence de l'interaction entre les effets du temps et de la vitesse du courant. Seules les courbes correspondant au début (3 premières heures) et à la fin de l'expérience (3 dernières heures) sont données. Les 2 autres sont intermédiaires.

du côté des courants lents. La différence est sur/out marquée entre les lots à étuis de 5 et 4 mm (larves toutes du stade 5) d'une part et le lot à étui de 3 mm (correspondant le plus souvent à des larves de stade 4) d'autre part.

La figure 14 montre également que les larves du lot de 3 mm se distinguent nettement des autres par un taux moyen d'activité positive plus faible. De plus ce dernier diminue partout assez fortement pendant les 12 heures d'expérience. Une analyse de la variance du taux d'activité en fonction des 3 facteurs taille, temps et vitesse du courant montre (tabl. 6) que le taux d'activité négative ne subit aucune variation significative (sauf bien sûr en fonction de la vitesse du courant) et que par contre les variations du taux d'activité positive en fonction des 3 facteurs cités sont hautement significatives. On observe de plus une interaction entre les effets du facteur vitesse de courant d'une part et ceux du temps et de la taille d'autre part. Cela signifie que l'action de la vitesse du courant change suivant le temps d'expérience et la taille de l'étui : cette action est un peu moins importante en fin d'expérience (fig. 15) et chez les larves les plus petites (fig. 13), ce qui est traduit par l'aplatissement plus grand des courbes de taux d'activité.

TABLEAU 6. — Analyse de la variance des taux d'activité (T₁ et T₂) de larves de *M. testacea* en fonction de 3 facteurs (test F). Valeurs de F avec, entre parenthèses, les seuils de signification pour $\lambda = 0,95$
 $\lambda = 0,99$ (italique)

Facteurs	T ₁ seuils	résultats	T ₂ seuils	résultats
heure	0,17 (2,86)	non	14,05 (4,16)	++
vitesse du courant	4,05 (3,35)	++	95,91 (2,75)	++
diamètre de l'étui	1,05 (3,26)	non	19,10 (5,01)	++
<i>interactions</i>				
heure-vitesse	0,07 (1,90)	non	2,62 (2,10)	++
vitesse-diamètre	0,33 (2,03)	non	3,97 (2,28)	++
heure-diamètre	0,03 (2,36)	non	1,13 (2,27)	non

On assiste donc à un phénomène de « fatigue » qui tend à diminuer le temps d'activité locomotrice positive au cours des 12 heures d'expérience (de la même façon que dans l'expérience témoin — *fig 9* —). Ce phénomène sera discuté plus loin, à propos de la vitesse de locomotion des larves. Une cause (partielle seulement) pourrait être l'évasion de certains individus en cours d'expérience, ce qui diminuerait évidemment le total des temps de parcours observés, par exemple pour l'essai à 55 cm/s.

5.2.3. — CONCLUSIONS.

L'étude du taux d'activité met en évidence trois éléments importants du comportement de *M. testacea* dans le courant. D'abord la capacité exploratrice de cette espèce s'exprime par une activité locomotrice libre importante, jusqu'à la limite des possibilités de l'espèce. Ensuite une orientation *autonome* par rapport au sens du courant n'existe pas puisque l'activité locomotrice se manifeste aussi bien dans le sens positif que dans le sens négatif tant que l'effet girouette ne se fait pas sentir impérativement (courants faibles). Enfin deux maximums d'activité apparaissent : le premier en activité non orientée en eau très lente (rhéocinèse), le second en activité orientée positivement par le phénomène de la girouette en eau rapide (rhéotaxie).

5.3. — Action du courant sur la distance parcourue, autre mesure de la quantité d'activité (*fig. 16 et 17*).

Le total des parcours individuels enregistrés pendant cette expérience atteint 3313,70 m. Cette façon de mesurer l'activité est voisine de celle utilisée dans les actographes où l'on dénombre les

FIG. 16. — Distances moyennes parcourues par 6 larves de *M. testacea* en 12 heures (moyenne des 3 lots : 3, 4 et 5 mm) en fonction de la vitesse du courant.

Intervalle de sécurité pour $\lambda = 0,95$.

Echelle de droite : distance moyenne parcourue par un individu.

déplacements. Les conclusions sont semblables à celles tirées de l'examen des temps d'activité (§ précédent 5.2). Notamment l'activité diminue avec le temps exactement comme sur la figure 14. Toutefois on peut observer un plateau dans l'activité globale, positive + négative (fig. 16) de 5 à 55 cm/s, la longueur des déplacements ne commençant à diminuer qu'au-dessus de cette vitesse de courant. Le creux de l'activité est identique dans la zone de faible courant, mais le niveau d'activité globale en eau très lente pour le lot de 5 mm (fig. 17) est beaucoup plus élevé que le maximum de la zone 50 cm/s (plus du double). Ces phénomènes s'expliqueront facilement lors de l'examen des vitesses de déplacement (§ 5.4.).

Ainsi l'amplitude des déplacements spontanés, de l'ordre de 30 mètres pendant 12 heures pour un individu en eau très lente (fig. 17) diminue à mesure que la vitesse du courant augmente. Cette inhibition des mouvements spontanés, actifs, est alors évidemment compensée par des mouvements d'un autre ordre, involontaires, lorsque l'animal est emporté en dérive, après décrochement du substrat. Ces déplacements (négatifs) ne peuvent être enregistrés par la méthode utilisée ici et, parmi les publications sur la dérive des organismes (BOURNAUD et THIBAUT 1972), seuls Mc LAY (1970) et ELLIOTT (1971) donnent quelques mesures de leur amplitude dans la nature. Quoi qu'il en soit, cette amplitude doit être extrêmement variable suivant le hasard des obstacles du

FIG. 17. — Distance moyenne D parcourue en 12 heures par une larve de *M. testacea* du lot de 5 mm, à partir des données recueillies sur les groupes de 6 larves.

fond et elle ne dépend guère du comportement de l'animal (ULFSTRAND 1968). Ce dernier joue par contre un rôle dans la fréquence des décrochements initiateurs de cette activité involontaire, qui nous sont apparus comme comportement rhéopathique (BOURNAUD 1964).

5.4. — Action du courant sur la vitesse de locomotion des larves, mesure de leur intensité d'activité (fig. 18, 19).

Cette mesure de l'activité intègre les 2 mesures précédentes (temps et distance) et apporte la notion d'intensité d'activité. La vitesse de locomotion L des larves s'abaisse graduellement, mais de moins en moins vite, lorsque la vitesse du courant augmente (fig. 18, 19).

5.4.1. — VITESSES DE LOCOMOTION POSITIVES.

La transformation en logarithmes des mesures de vitesses de locomotion positives L_+ (remontée) montre un alignement des points (test de linéarité positif), ce qui révèle une diminution exponentielle. On a en effet :

$$\log L_+ = b V + a \quad (4)$$

avec L_+ = vitesse de locomotion positive (cm/5 mn)

V = vitesse du courant (cm/s)

ce qui peut s'écrire $\log L_+ = V \log c + \log d$, soit :

$$L_+ = d \cdot c^V \quad (5)$$

avec $b = \log c$

$a = \log d$

Il apparaît ainsi que, chaque fois que V augmente d'une unité, L_+ est multiplié par c (progression géométrique).

Les 3 droites de régression de la figure 18 correspondent à l'ajustement des données pour 3 tailles d'étui. Le tableau 7 donne les valeurs des paramètres des équations, à utiliser sous la forme (4), plus commode d'emploi pour le calcul de L_+ à partir de V , ou sous la forme (5), qui fait apparaître le *coefficient de diminution*, c , voisin de 0,98. C'est ainsi qu'une augmentation de V de 1 cm/s multiplie L_+ par 0,98 environ; autrement dit la vitesse de locomotion L_+ diminue de 2 % environ lorsque la vitesse du courant V augmente de 1 cm/s.

Remarquons enfin que le coefficient d représente la valeur que prend L_+ pour $V = 0$, soit l'ordonnée à l'origine de la courbe

$L_+ = d \cdot c^v$, extrapolation qui fournit la vitesse de locomotion en eau calme. Ainsi pour le lot de 5 mm, on a $d = 82,06 \text{ cm} / 5 \text{ mn} = L_+(0)$, valeur pas très éloignée des $73,6 \text{ cm} / 5 \text{ mn}$ observés à 1 cm/s .

TABLEAU 7. — Paramètres et coefficients concernant les courbes des vitesses de locomotion positive de *M. testacea* (L_+ en $\text{cm} / 5 \text{ mn}$), en fonction du courant (V en cm/s), pour les 3 groupes de taille étudiés (voir fig. 18).

a = ordonnée à l'origine (valeurs logarithmiques) (équation 4)

d = *idem* en valeur arithmétique ($\text{cm} / 5 \text{ mn}$) (équation 5)

b = pente (équation 4)

c = coefficient de diminution de L_+

r = coefficient de corrélation entre L_+ et V

F = valeur du coefficient de Snédécour, testant la linéarité des courbes $\log L = f/V$; si $F < \text{seuil}$, la représentation linéaire est valable (équation 4)

test t : t_a = valeur prise par t pour la comparaison des ordonnées à l'origine (a) des droites; si $t > \text{seuil}$, la différence est significative

t_b = *idem* pour la comparaison des pentes (b)

v_a = coefficient de variation (écart-type/moyenne) de a

v_b = *idem* pour b

v_{L_+} = *idem* pour L_+

lot de taille (diamètre antérieur) de l'étui)	3 mm	4 mm	5 mm
a	1,7596	1,8758	1,9141
b (pente)	— 97,96 · 10 ⁻⁴	— 90,26 · 10 ⁻⁴	— 93,94 · 10 ⁻⁴
c (coeff. dimin.)	0,9777	0,9794	0,9786
d	57,49	75,13	82,06
r (coeff. corrél.)	— 0,92	— 0,94	— 0,96
F (test de linéarité)	< 1	1,06	1,78
seuil ($\lambda = 0,95$)	2,57	2,57	2,44
t^*	4,63 ₍₊₊₊₎		1,51
t_b	0,78		0,08
seuils ($\lambda = 0,95$) : 2,02 ($\lambda = 0,99$) : 2,70			
coeff. de variation			
v_a	0,0168	0,0108	0,0080
v_b	0,0831	0,0624	0,0476
v_{L_+}	0,3271	0,2602	0,2337

La comparaison des 3 pentes b par le test t montre qu'aucune d'entre elles ne diffère significativement des autres : les 3 droites peuvent donc être considérées comme parallèles. Le coefficient de diminution c (= antilog b) est donc valable quelle que soit la taille des étuis (de 3 à 5 mm), dans l'intervalle 0,9758-0,9814 (moyenne 0,9786) pour $\lambda = 0,95$. Le taux de diminution de la

vitesse de locomotion positive est le même quelle que soit la taille de l'étui.

Par contre la comparaison des ordonnées à l'origine (a) montre que seul le lot de 3 mm se distingue ($t_a = 4,63$) des 2 autres, qui

FIG. 18. — Vitesse de locomotion positive (L_+ de *M. testacea* en fonction de la vitesse du courant V . Les droites de régression $\log L_+ = bv + a$ sont tracées pour 3 groupes de taille.

. : diamètre antérieur de l'étui : 3 mm.

o : diamètre antérieur de l'étui : 4 mm.

x : diamètre antérieur de l'étui : 5 mm.

Voir tableau 7.

sont donc confondus (*fig. 18*). Les lots de 4 et 5 mm ont toujours le même niveau d'activité, tandis que celui du groupe de 3 mm est constamment inférieur. Cela s'explique par le fait que les larves du lot de 3 mm sont le plus souvent du stade 4, tandis que celles des lots 4 et 5 mm sont toujours du stade 5. Cela rejoint les observations déjà effectuées sur le taux d'activité (*fig. 14*).

Enfin, les *coefficients de variation* $v (= \sigma/\bar{x})$ des différents paramètres (pente b , ordonnée à l'origine a , vitesse de locomotion L) diminuent tous régulièrement lorsque la taille augmente (*tabl. 7* et *8, fig. 20*). La progression des larves dont l'étui est plus gros est plus régulière, celui-ci étant plus stable.

5.4.2. — VITESSES DE LOCOMOTION NÉGATIVE. COMPARAISON AVEC LA LOCOMOTION POSITIVE.

Le même traitement appliqué aux vitesses de locomotion négative (*fig. 19, tabl. 8*) permet la comparaison avec ce qui précède et amène plusieurs remarques.

D'abord les déplacements négatifs sont trop rares au-dessus de 70 cm/s pour que nous puissions en tirer des vitesses de locomotion utilisables (voir *fig. 12, 16, 17*). De toute façon plus aucune larve ne se déplace dans le sens négatif à partir de 125 cm/s. Les courbes $L_- = f/V$ seront donc basées uniquement sur la gamme de vitesses 1-71 cm/s.

La linéarité est encore valable pour les 3 tailles (test F , *tabl. 8*) ainsi que les équations des courbes de forme (4) et (5). Mais aucune différence significative n'apparaît entre les 3 courbes (test t), du fait de la variabilité plus grande des mesures. En effet les coefficients de variation des paramètres a et b sont ici 2 à 5 fois plus grands que pour les déplacements positifs (*fig. 20, tabl. 7* et *8*). La corrélation entre L_- et V est ici moins nette (coefficient r plus faible), notamment à cause d'une chute importante de L_- entre 19 et 44 cm/s. En effet, si les larves peuvent encore se déplacer en conservant une orientation négative un peu au-dessus de 20 cm/s, le phénomène girouette n'intervenant pas encore, cette marche rapide, poussée par le courant, n'est plus possible au-dessus de 44 cm/s, car le phénomène girouette devient de plus en plus impérieux et les déplacements négatifs s'opèrent le plus souvent la larve étant orientée positivement. Cette marche à reculons, plutôt « inconfortable », l'animal souvent à demi tourné hors de son étui, est alors plus lente et saccadée, donc plus aléatoire. La fréquence des décrochements augmente, jusqu'à faire complètement disparaître la locomotion négative.

On constate par ailleurs que les pentes ne diffèrent pas significativement ($t < 1$) entre les déplacements positifs et négatifs, à l'intérieur du même lot de taille. Par contre les ordonnées à l'origine sont légèrement plus basses en locomotion négative (respectivement $t = 2,83$ et $3,34$ pour les lots de 4 et 5 mm), ce qui traduit un niveau d'activité un peu plus bas pour ces groupes. Le lot de 3 mm ne diffère pas significativement.

Les variations des vitesses de locomotion en fonction du courant sont donc de même ordre quel que soit le sens du déplacement et l'activité locomotrice apparaît comme un comportement qui conserve *une dynamique relativement indépendante du sens de progression*. Les déplacements négatifs ne sont alors guère

FIG. 19. — *Idem* figure 18 pour les vitesses de locomotion *négatives*. Voir tableau 8.

TABLEAU 8. — Paramètres concernant les vitesses de locomotion *negatives* de *M. testacea* (voir légende du tableau 7).

Lot de taille (diamètre antérieur de l'étui)	3 mm	4 mm	5 mm
a	1,8300	1,7311	1,8112
b (pente)	— $123,37 \cdot 10^{-4}$	— $174,69 \cdot 10^{-4}$	— $86,10 \cdot 10^{-4}$
c (coeff. diminution)	0,9720	0,9830	0,9840
d	67,61	53,84	64,74
r (coeff. corrélation)	— 0,72	— 0,65	— 0,86
F (linéarité)	< 1	< 1	1,69
seuil ($\lambda = 0,95$)	(4,66)	(3,41)	(3,01)
t_a	1,25	0,46	
t_b	1,16	1,48	
seuil ($\lambda = 0,95$)	(2,04)	(2,02)	
v_a	0,035	0,027	0,015
v_b	0,290	0,294	0,133
v_L	0,208	0,172	0,152

assimilables à un comportement différent de celui qui se traduit par des mouvements de sens positif, ainsi qu'il est d'usage de le faire pour les taxies de type classique comme la phototaxie (VIAUD 1951), où la fuite à la lumière est considérée comme une photopathie (négative) de caractère très différent de la phototaxie proprement dite (positive). Comme nous l'avons proposé ailleurs (BOURNAUD 1964), la *rhéopathie* serait plutôt représentée par la proportion d'individus abandonnant toute résistance en se laissant emporter par le courant.

Mais ici en locomotion négative l'orientation passive par le phénomène de la girouette vient se surimposer à un comportement locomoteur ordinaire. En effet, nous venons de voir qu'en courant faible l'animal se déplace en général en progression normale (tête et étui dirigés dans le sens de la progression, c'est-à-dire en position négative), puis, lorsque l'effet girouette se fait sentir plus fortement (à partir de 60 cm/s), l'étui est quelquefois retourné de 180° par la force du courant et la larve à demi hors de son étui, progresse en position rhéonégative, alors que l'étui est maintenu en position positive. Lorsque la force du courant est trop grande, la larve arrive à progresser à reculons, corps et étui en position rhéopositive. Cette rétroprogression n'est qu'une « velléité » de progression en sens rhéonégatif que la force mécanique du courant fait rapidement avorter. Elle ne traduit pas du tout forcément une fuite devant le stimulus courant (rhéopathie), mais exprime plutôt une progression au hasard, rendue difficile dans ce sens par l'effet mécanique du courant et nécessitant une réor-

FIG. 20. — Coefficient de variation (= écart-type/moyenne) v pour différents paramètres de l'activité de *M. testacea* et 3 groupes de taille d'étui (3, 4 et 5 mm).

— : déplacements négatifs.

+ : déplacements positifs.

T : taux d'activité (= temps en mouvement).

L : vitesse de locomotion.

b : pente de la droite $\log L = bV + a$ (fig. 18-19).

a : ordonnée à l'origine (soit la vitesse de locomotion en eau calme).

ganisation de la locomotion. Ceci confirme l'absence d'orientation autonome de l'animal par rapport au courant et l'indépendance des deux phénomènes d'orientation et de locomotion. Les essais en sens négatif étant voués de plus en plus à l'échec au fur et à mesure que le courant est plus fort, la progression en sens positif finit par prédominer largement. On aurait ainsi finalement une progression par essais et erreurs au point de vue de l'orientation. La vitesse de locomotion apparaît alors comme le facteur comportemental principal intéressant à étudier dans son ensemble, quel que soit son sens par rapport au courant.

5.4.3. — COMPARAISON DES VARIABILITÉS DU TAUX ET DE L'INTENSITÉ DE L'ACTIVITÉ (fig. 20).

La figure 20 donne les valeurs du *coefficient de variation* ($v = \frac{\sigma}{\bar{x}}$), mesure de la variabilité, pour différents paramètres concernant les mesures de l'activité.

Ce coefficient est toujours plus élevé pour les mesures de taux d'activité (en temps) surtout pour les déplacements négatifs qui sont très variables en durée. Ensuite, la variabilité de tous les paramètres (sauf T-) tend à diminuer quand la taille de l'étui augmente. Il en résulte que les résultats les plus précis sur l'activité seront donnés par l'intensité d'activité des larves du groupe de 5 mm.

Enfin, si la corrélation entre activité et courant est moins bonne pour les déplacements négatifs (coefficients de variation v_{a-} et v_{b-} plus élevées que v_{a+} et v_{b+} , et coefficients de corrélations plus faibles), la variabilité des mesures elles-mêmes de l'intensité d'activité négative (v_{L-}) est plus faible que celles de l'intensité d'activité positive (v_{L+}). En effet la locomotion positive s'étend beaucoup plus du côté des fortes vitesses du courant.

5.4.4. — EFFETS DE LA DURÉE D'EXPÉRIENCE.

Une analyse plus précise de la variance de la vitesse de locomotion vis-à-vis de la durée d'exposition au courant (valeurs trouvées pour les 4 périodes consécutives de 3 heures) montre l'action significative de ce facteur dans les déplacements positifs, qui se ralentissent en général au cours du temps (fig. 21). Les variations dépendent d'ailleurs du lot et de la vitesse du courant (interactions de facteurs) le ralentissement étant d'autant plus net que le courant est plus faible. Par contre aucune variation significative n'est décelable pour les vitesses de locomotion négatives (fig. 22). La diminution de L_+ ne peut être mise en doute par l'éventualité d'une évaison des larves en fin d'expérience, car il s'agit d'une « intensité » d'activité s'exprimant par la même valeur quel que soit le nombre d'individus concernés, et non de la « quantité » d'activité, qui était proportionnelle au nombre d'individus présents (§ 5.2.2.). La « fatigue » déjà observée dans le temps d'activité (temps en mouvement) se vérifie donc ici pleinement. Par ailleurs la figure 22 confirme de façon très évidente le décrochement qu'il y a entre les courants faibles (jusqu'à 19 cm/s) et les courants moyens à forts (à partir de 44 cm/s), déjà visible sur la figure 19 et expliqué plus haut (§ 5.4.2.).

FIG. 21. — Vitesse de locomotion *positive* moyenne L_+ pendant 4 périodes consécutives de 3 heures pour 10 vitesses de courant et 3 groupes de taille (3, 4 et 5 mm).

cercles : moyenne des 12 heures.

1-3, 4-6, 7-9, 10-12 : périodes de 3 heures (de la première à la douzième heure).

Analyse de la variance (par le test F) de L_+ en fonction des 3 facteurs considérés.

Facteurs	F	Seuils		Résultats
		$\lambda = 0,95$	$\lambda = 0,99$	
Taille de l'étui (3, 4 et 5 mm)	125,9	5,15		++
Temps d'expérience	24,3	4,29		++
Vitesse du courant	1 048,5	3,10		++
<i>Interactions :</i>				
Temps-courant	2,66		2,35	++
Temps-taille	0,33	2,32		non
Courant-taille	17,4		2,54	++

FIG. 22. — Idem figure 21 pour les vitesses de locomotion *negatives* L_- .

Facteurs	F	Seuils		Résultats
		$\lambda = 0,95$	$\lambda = 0,99$	
Taille de l'étui (3, 4 et 5 mm)	5,01	3,88	6,93	+
Temps d'expérience	2,71	3,49		non
Vitesse du courant	163,04		6,93	++
<i>Interactions :</i>				
Temps-courant	2,04	3,00		non
Temps-taille	2,81	3,00		non
Courant-taille	1,04	3,26		non

A partir de 55 cm/s, le faible nombre des mesures ne permet plus de différencier les 4 périodes de 3 heures : seule la moyenne des 12 heures est alors représentée.

5.4.5. — CONCLUSION : SIGNIFICATION DE L'INTENSITÉ D'ACTIVITÉ.

Nous avons vu (§ 5.2.1. et *fig. 12*) que le taux d'activité était plus faible dans la zone des courants assez lents que dans la zone des courants moyens (50-70 cm/s). Une explication partielle peut être trouvée dans le fait que les larves se déplacent plus rapidement dans les courants lents et parcourent alors plus rapidement la longueur des goulottes; et ainsi les temps morts passés près des grilles augmentent. Toutefois ce phénomène ne joue pas pour l'eau très lente (1 cm/s) où le taux d'activité est élevé. Son rôle doit donc être limité.

Il est en fait surtout important de noter le parallélisme des courbes d'intensité d'activité en fonction de la vitesse du courant, en particulier l'identité pratiquement complète des résultats pour les groupes de 4 et 5 mm (*fig. 18*). Cela est d'autant plus remarquable que la force de poussée du courant est très différente pour les 2 groupes, puisqu'elle est proportionnelle à la surface du maître-couple, soit au carré du diamètre antérieur de l'étui (BOURNAUD 1963), soit ici à 3², 4² et 5² (9, 16, 25). Ainsi, entre les larves à étui de diamètre 3 et 5 mm, la poussée est presque multipliée par 3, et ceci, *dans un même courant*. Il est ainsi a priori assez étonnant de ne pas rencontrer entre les 3 groupes de tailles d'autres différences que celles imputables au stade larvaire (§ 5.4.1.). Remarquons à ce propos que ce sont les larves les plus petites (étui 3 mm), recevant la poussée la plus faible, qui se déplacent le moins vite. Cela nous amènera à considérer l'effet de la force du courant sur l'activité (chapitre suivant 6).

Ainsi se confirme ici le phénomène déjà observé dans l'expérience en courant très lent : l'intensité d'activité positive est légèrement plus forte que la négative, tout au moins dans les courants assez lents où les déplacements négatifs existent en quantité suffisante (§ 5.4.2.). Cela pourrait engendrer un déplacement du centre de gravité vers l'amont, phénomène qui va être examiné maintenant.

5.5. — Répartition spatiale des larves le long des goulottes : centre de gravité en fonction de la vitesse du courant (*fig. 23*).

La répartition des larves le long de la goulotte dans les 130 cm étudiés (cases n° 5 à 18) montre des différences souvent moins marquées qu'en eau très lente (§ 4.2. et *fig. 10*). La figure 23 a donne le temps passé dans chaque segment de 10 cm de parcours par les 72 larves (des 3 tailles) *en mouvement*. Comme plus haut (§ 4.2.), le test d'accord avec une distribution de Poisson permet de connaître les vitesses pour lesquelles la répartition peut être

considérée comme aléatoire (variance $\approx$ moyenne) ou, comme contagieuse (variance $>$ moyenne et $\chi^2 >$ seuil) (tabl. 9). Ce dernier cas correspond à un séjour prépondérant, dans certains secteurs qui sont généralement les parties amont ou aval de la goulotte. Par ailleurs un coefficient de corrélation entre le temps de séjour et la distance depuis l'aval permet de savoir si l'accumulation a lieu en amont (corrélation positive) ou en aval (corrélation négative). Comme les courbes de la figure 23a ont parfois une forme en U, la corrélation a également été testée séparément dans les 2 moitiés amont et aval des goulottes (tabl. 9). Nous avons utilisé le coefficient de corrélation de rang de Spearman (r_s), coefficient non paramétrique applicable lorsque la distribution des données n'est pas normale, comme c'est le cas ici (ELLIOTT 1971). Enfin la position moyenne des larves est évaluée (cf. § 4.2.) en pourcentage par le *centre de gravité* G de la répartition longitudinale du temps passé dans les compartiments des goulottes (fig. 23 b). Si les larves se répartissent indifféremment en aval et en amont, même si cette répartition est par ailleurs inégale (courbe en U par exemple), G est égal à 50 %.

Tous ces coefficients font apparaître l'effet de la vitesse du courant sur la répartition longitudinale. A 5 cm/s, la répartition se fait au hasard à l'intérieur de chaque moitié de parcours, mais la moitié amont est plus fréquentée ce qui se traduit par une corrélation globale positive significative. Malgré une très faible différence de vitesse de courant, on est très loin de la répartition observée à 1 cm/s, où le taux de fréquentation s'accroissait régulièrement vers l'amont (fig. 10 et 23 a). Le centre de gravité s'abaisse d'ailleurs considérablement, atteignant presque les 50 % (fig. 23 b). Le courant homogénéise donc très rapidement la répartition, en faisant disparaître le gradient de température qui s'était instauré en eau très lente. Par ailleurs, la vitesse des déplacements vers l'amont étant légèrement supérieure (§ 5.4.2.) à celle des déplacements vers l'aval, il en résulte une occupation un peu plus durable du côté amont du fait que les larves y arrivent légèrement plus vite qu'elles n'en repartent, en l'absence encore de tout transfert passif vers l'aval.

Pour les *courants moyens* (19 et 44 cm/s) si la répartition ne peut plus être considérée comme aléatoire (tabl. 9), ce n'est pas seulement à cause d'une accentuation du séjour en aval. En effet, les 2 courbes sont en U, avec une forte prédominance de fréquentation à la fois en aval et en amont, ce qui se traduit très bien par la corrélation, négative en aval et positive en amont. Cela correspond à une plus grande hésitation à changer de direction lorsqu'un animal est arrivé à une extrémité des goulottes; celui-ci

FIG. 23 a. — Répartition spatiale de 72 larves de *M. testacea* (3 tailles) le long de 130 cm de goulottes parcourues par un courant (vitesse donnée par les nombres cerclés) pendant 12 heures.

t : nombre d'unités-temps (5 mn) passées dans chaque segment de 10 cm de longueur. La répartition des 30 larves expérimentées à 1 cm/s est rappelée en tracé pointillé (cf. fig. 10).

TABLEAU 9. — Paramètres concernant la répartition longitudinale de 72 larves de *M. testacea* le long des goulottes, pour 10 vitesses de courant V (fig. 23). Le $\chi^2 = \frac{(n-1) \sigma^2}{\bar{x}}$ teste l'accord avec une distribution de Poisson, par comparaison de la variance avec la moyenne.

V cm/s	5	19	44	55	71	86	108	125	147	157
χ^2 (seuils 4,40 et 23,94)	18,98	107,87	75,44	15,91	23,22	21,20	119,05	75,64	281,57	137,06
répartition aléatoire	oui			oui	oui	oui				
répartition contagieuse		oui	oui				oui	oui	oui	oui
coefficient de Spearman (corrélation de rang) (seuil 0,56) total	+ 0,76	+ 0,18	- 0,03	- 0,87	- 0,23	- 0,10	- 0,84	- 0,83	- 0,94	- 0,69
(seuil 0,75) } aval	+ 0,46	- 0,92	- 0,93	- 0,49	- 0,23	- 0,10	- 0,64	- 0,57	- 0,86	
(seuil 0,75) } amont	- 0,07	+ 0,76	+ 0,86	+ 0,58	- 0,13	+ 0,58	- 0,32	- 0,78	- 0,78	
G (= centre de gravité)	51,43	51,81	49,74	48,87	49,95	49,84	43,97	43,27	24,03	24,49
erreur standard	0,47	0,45	0,42	0,47	0,40	0,48	0,65	0,92	1,25	1,27
nombre de positions relevées	3 675	4 668	5 168	3 851	5 260	3 792	1 848	896	220	98
test F (action de la vitesse du courant sur la position de G)				non 1,65 (seuils 5,63 et 13,46)						
		(+)	6,98 (seuils 4,36 et 9,02)							

voit alors sa vitesse de progression diminuer et par conséquent son temps de séjour augmenter vers les 2 extrémités. Cet effet est d'ailleurs fortement atténué par l'élimination des observations du voisinage immédiat des grilles (où le courant est d'ailleurs différent, § 2.3.4.), mais il reste cependant sensible jusqu'au centre de la goulotte. Par ailleurs le centre de gravité se rapproche de 50 %, indifférence de répartition qui va se prolonger jusqu'à 86 cm/s.

La répartition aléatoire qui s'instaure à partir de 55 cm/s et jusqu'à 86 cm/s traduit l'homogénéisation parfaite due au courant qui balaie vers l'aval les larves au fur et à mesure qu'elles ont atteint l'extrémité amont. Celles-ci recommencent alors une remontée active, *régulière* (sinon on verrait s'établir un maximum de fréquentation quelque part). Seule une corrélation négative générale existe à 55 cm/s, traduisant une certaine difficulté qu'ont les larves à reprendre pied en aval au début de leur remontée. Mais là il peut s'agir aussi de l'effet de tourbillons locaux rendant la progression plus lente dans certains secteurs sans qu'on puisse le savoir ou le mesurer.

Par contre, à partir de 108 cm/s, et de plus en plus jusqu'à 157 cm/s, s'instaure un régime où la corrélation globale est négative, la prédominance de séjour se portant nettement vers l'aval, du fait des difficultés de plus en plus grandes rencontrées pour atteindre les zones amont, les chances d'être emporté augmentant régulièrement avec la distance parcourue depuis l'aval. D'ailleurs, de 1 à 157 cm/s, le déplacement du centre de gravité vers l'aval se fait par paliers (*fig. 23 b*). Très légèrement en amont (51,4 et 51,8 %) de 5 à 19 cm/s, il demeure stable à 50 % de 44 à 86 cm/s, puis descend rapidement vers 43 puis 24 % aux fortes vitesses.

Ces observations montrent que l'occupation du milieu n'est pas polarisée par le sens du courant dans des courants moyens à assez forts (40-90 cm/s). Par contre, dans les courants lents, la différence des vitesses de locomotion positive et négative et l'absence de décrochement (rhéopathie) provoque un léger afflux des animaux en amont. Dans les courants rapides (> 90 cm/s), la rhéopathie prépondérante empêche les larves d'atteindre les zones amont.

Il faut insister sur le fait que cette répartition spatiale concerne les seuls individus *en mouvement*, à l'exclusion de ceux séjournant contre les grilles ou à proximité. Les mouvements de ces derniers dépendent beaucoup plus de la conformation topographique (effets thigmotaxiques des recoins créés par les grilles et les congénères, effet géotaxiques des grilles elles-mêmes où il est

Fig. 23 b. — Centre de gravité G de la position des larves pour 10 vitesses de courant (intervalle de sécurité pour $\lambda = 0,95$).

Les valeurs du coefficient F testent l'action du facteur vitesse de courant dans les intervalles indiqués.

possible de grimper, tourbillons contrariant les déplacements normaux, etc.) et de phénomènes de *preferendum* que du sens général du courant. C'est ainsi que les observations classiques montrent l'accumulation en aval d'organismes pourtant rhéotaxiques positifs. En fait, si on élimine comme ici l'effet piège dû aux grilles et si on considère la répartition en courant uniforme (élimination du *preferendum*), seuls les courants extrêmes ont un effet polarisateur sur la répartition longitudinale; les courants moyens ont au contraire un effet *régulateur* sur cette répartition. Dans ce cas, bien que les déplacements soient en pratique le plus souvent orientés par l'effet girouette, la combinaison des mouvements positifs (rhéotaxie) et du transport passif qui suit la rhéopathie (dérive) conduit à une homogénéisation de la répartition spatiale des larves. Les concentrations en certaines zones, dans la nature ou au laboratoire, peuvent venir soit de causes extérieures au courant lui-même, soit des valeurs extrêmes prises par le facteur courant. Ce dernier fait est à rapprocher de l'augmentation de la dérive qui peut survenir aussi bien par un ralentissement artificiel du courant que par une crue (MINSHALL, WINGER 1968; BOURNAUD, THIBAUT 1972).

6. — ACTIVITÉ LOCOMOTRICE DES LARVES DE *M. TESTACEA* DANS LE COURANT : INTERVENTION DE LA FORCE DE POUSSÉE DU COURANT.

6.1. — Puissance développée dans le courant^o: rhéocinèse.

6.1.1. — MÉTHODE.

Les observations exposées ci-dessus montrent que les larves de *M. testacea* ont la possibilité de se maintenir exposées au courant jusqu'à 160 cm/s et que leur intensité d'activité baisse considérablement lorsque la vitesse du courant augmente. Est-ce à dire que l'intensité de la réaction diminue ? Une larve parcourant 5 cm en 5 minutes dans un courant de 125 cm/s a-t-elle une réaction locomotrice vis-à-vis du facteur courant 10 fois plus faible qu'une larve parcourant 50 cm en 5 minutes dans un courant de 15 cm/s ? C'est fort peu probable, car elle aura à vaincre une force environ 85 fois plus grande et l'effort déployé, même en progressant 10 fois plus lentement, sera très important. La mesure de cet effort, énergie dépensée pour avancer dans le courant, doit être exprimée, non en intensité d'activité L_+ , mais au moyen du *travail effectué par l'animal en un temps donné*, soit sa *puissance* R_+ . Cette puissance est donnée par le produit de la force F supportée (§ 2.3.5., tabl. 2) par la vitesse de locomotion L_+ (§ 5.4.1., formule 5 et fig. 18). La force supportée dépend (§ 2.3.5. et BOURNAUD 1963) du diamètre D de l'étui (maître-couple) et de la vitesse du courant V . Pour chaque lot de taille, la puissance moyenne développée par une larve se déplaçant dans le sens positif s'obtient donc facilement à partir de F et de L_+ (fig. 24) pour chaque vitesse de courant. C'est cette valeur que nous prendrons comme *mesure du niveau de la rhéocinèse*, indiquant par là que la rhéocinèse est une dépense d'énergie induite par le facteur courant. Nous l'exprimerons en mgf/cm/5 mn, par

$$R_+ = F L_+ \quad (6)$$

F en mgf, L_+ en cm/5 mn.

6.1.2. — ÉVOLUTION DU NIVEAU DE LA RHÉOCINÈSE LORSQUE LE COURANT AUGMENTE (fig. 24).

Les courbes $R_+ = f/B$ (fig. 24) apparaissent d'emblée comme très différentes de celles des vitesses de locomotion $L_+ = f/V$ (fig. 18). En effet la puissance développée (= rhéocinèse) augmente d'abord très fortement jusque vers 70-80 cm/s pour atteindre alors un palier et plutôt s'abaisser ensuite au niveau des courants forts, alors que la vitesse de locomotion (= intensité d'activité)

diminuait de façon exponentielle avec la vitesse du courant (§ 5.4.1.). Ici, pour la rhéocinèse, il est important de constater que les plateaux sont situés *dans la même zone de vitesse* 70-110 cm/s environ) quelle que soit la taille des larves. Tout au plus celui du lot de 3 mm se prolonge-t-il un peu plus du côté des courants élevés.

Ce maximum en plateau diffère du maximum en pic qui caractérisait le taux d'activité (fig. 12-13) et qui se trouvait atteint plus tôt, vers 60-70 cm/s.

FIG. 24. — Puissance moyenne développée R_+ (= rhéocinèse) par une larve de *M. testacea*, en mgf/cm/5 mn. Déplacement dans le sens positif. Chaque point représente la moyenne de 4 essais. Le diamètre antérieur de l'étui est indiqué (3 à 5 mm). Les courbes en pointillés sont calculées à l'aide des valeurs théoriques de L_+ données par les courbes ajustées de la figure 18. Les points représentent les puissances calculées pour chaque vitesse de courant à l'aide des valeurs moyennes observées de L_+ .

6.1.3. — RHÉOCINÈSE ET POIDS DES LARVES.

On constate sur la figure 24 un étagement des courbes de rhéocinèse suivant la taille des larves, les plus grosses développant naturellement une puissance supérieure à celle des plus petites. Par ailleurs les courbes de la figure 7 permettent d'avoir une idée du poids frais des larves nues connaissant le diamètre antérieur de l'étui. Ces poids moyens sont respectivement de 19, 44 et 92 mg pour des diamètres de 3, 4 et 5 mm. Il est alors possible que la puissance développée soit proportionnelle au poids des larves. S'il en est ainsi, les 3 courbes de la figure 24 doivent se confondre quand on prend comme unité la puissance R par unité de poids, soit :

$$R_p = \frac{R}{p} \quad (7)$$

avec R_p = rhéocinèse pondérée (en mgf/5 mn/cm/mg)

R = rhéocinèse moyenne (en mgf/5 mn/cm)

p = poids frais moyen (en mg).

Or les mesures tendent bien à se confondre (*fig. 25*) jusqu'à 50 cm/s (test $F = 1,25$ seuil 3,35 pour $\lambda = 0,95$), mais divergent légèrement par la suite, surtout pour le lot de 4 mm dont le palier se situe un peu au-dessus des deux autres ($F = 10,45 >$ seuil 5,09 pour $\lambda = 0,99$). Un ajustement des données observées pour

$$F L_*$$

chaque vitesse de courant ($R_{p*} = \frac{F L_*}{p}$, avec L_* = moyenne des

4 valeurs observées, 1 par essai) permet de considérer dans tous les cas l'augmentation de la rhéocinèse comme *linéaire* jusqu'à 70 cm/s (*fig. 25*), donc en pratique jusqu'au palier. A partir du palier et au-dessus les points divergent davantage par rapport aux courbes théoriques, du fait de la variabilité plus grande de l'intensité d'activité (le coefficient de variation augmente à partir de 100 cm/s, passant de 0,20 - 0,25 à 0,60 - 0,70) et aussi du petit nombre de mesures possible à ce niveau. De plus l'échelle des ordonnées (R_{p*}) de la figure 25 est très grande, ce qui accentue l'étendue des variations apparentes.

On peut donc considérer la rhéocinèse R comme proportionnelle au poids frais des larves *entre les lots de 3 et 4 mm* et jusqu'à 50 cm/s. Par contre le lot de 5 mm présente une rhéocinèse R légèrement inférieure : la règle de proportionnalité ne semble plus jouer. Or le poids frais est évidemment constitué en grande partie par l'abdomen dont les téguments mous permettent une croissance entre les mues, alors que les muscles du thorax et des pattes n'entrent que pour une faible part dans le poids total. C'est ce qui doit se passer pour les lots de 4 à 5 mm, tous deux du même stade larvaire : l'augmentation de poids entre les lots ne correspond vraisemblablement pas uniquement à la masse musculaire; elle n'induit pas par conséquent une augmentation proportionnelle de la rhéocinèse R . C'est pourquoi le niveau de la rhéocinèse pondérale R_p des larves du lot de 5 mm se situerait légèrement plus bas. Par contre, le changement de stade larvaire (de 4 à 5) entre les lots de 3 à 4 mm induirait une augmentation de la masse musculaire parallèle à l'augmentation du poids total, d'où son parallélisme avec l'augmentation de la rhéocinèse R .

De fait, si le poids larvaire total ne fournit pas une image fidèle de la masse musculaire intervenant dans la locomotion, c'est néanmoins la seule approche que nous en ayons ici. Cette approche est d'ailleurs indirecte, puisque ce ne sont pas les individus expérimentés qui ont été pesés au moment même de l'expérience.

FIG. 25. — Rhéocinèse par unité de poids frais ($R_{p+} = \frac{R+}{p}$) en mgf/cm/5mn/mg.

Courbes pointillées et 3 lots de taille : *idem* figure 24.

Droites A : $R_{p+} = 1,161 V - 3,636$ diamètres 3 et 4 mm.

B : $R_{p+} = 1,625 V - 8,427$ diamètre 5 mm.

L'ajustement linéaire est valable jusqu'à 71 cm/s pour les 3 lots :

3 mm : $F = 0,58$ seuil 3,29 ($\lambda = 0,95$) avec $r = 0,92$.

4 mm : $F = 0,47$ seuil 3,29 ($\lambda = 0,95$) avec $r = 0,94$.

5 mm : $F = 2,80$ seuil 3,29 ($\lambda = 0,95$) avec $r = 0,97$.

Les droites de regression des lots de 3 et 4 mm sont confondues (droite A).

6.1.4. — LIMITES DE LA DÉFINITION ÉNERGÉTIQUE DE LA RHÉOCINÈSE : DÉPLACEMENTS NÉGATIFS ET NULS, COURANT NUL.

6.1.4.1. — Rhéocinèse basée sur les déplacements négatifs.

Lorsque l'animal se déplace dans le sens négatif, la rhéocinèse « change de sens ». Comme c'était le cas pour les intensités d'activité + et - (§ 5.4.2.), il n'y a pas de différence importante entre rhéocinèse calculée sur les déplacements positifs et celle calculée sur les déplacements négatifs : les valeurs absolues des puissances sont de même ordre (tabl. 10).

On pourrait penser qu'une partie de la puissance dissipée vient du courant qui pousse l'animal dans le sens de sa progression. La correction à apporter nous paraît en fait négligeable et hors de portée de la précision atteinte. En effet, l'animal n'aurait plus aucun effort à déployer seulement dans le cas où il descendrait le courant à la même vitesse que celui-ci, la force exercée par le courant sur l'animal étant alors nulle. Si l'animal va moins vite que le courant, la force de poussée par le courant est égale à $k v^2$ (v étant la différence des vitesses du courant V et de l'animal L). Or l'animal se déplace en réalité environ 600 fois plus lentement que l'eau (15 cm/5 mn pour 50 cm/s). La différence v est donc pratiquement égale à la vitesse du courant V et la force contre laquelle la larve lutte « au frein » est bien de même ordre que celle qu'elle affronte dans le sens positif.

TABLEAU 10. — Comparaison des rhéocinèses pondérées en sens positif (R_{p+}) et négatif (R_{p-}) pour 3 vitesses de courant V . R_p est en mgf/cm/5 mn/mg, V en cm/s.

V	Lot 5 mm		Lot 4 mm		Lot 3 mm	
	R_{p+}	R_{p-}	R_{p+}	R_{p-}	R_{p+}	R_{p-}
5	3,0	3,1	2,7	2,1	1,4	1,2
19	18,3	27,6	18,0	16,5	16,8	18,3
44	65,6	64,4	60,7	55,5	55,0	37,7

Il n'y a donc pas lieu de séparer ces deux activités qui sont de même nature. Cependant, il vaut mieux n'utiliser que la rhéocinèse basée sur les déplacements positifs, puisque la mesure basée

sur les déplacements négatifs devient impossible au-dessus de 50 cm/s (phénomène girouette).

6.1.4.2. — Rhéocinèse « nulle ».

La mesure de la rhéocinèse R considère la réaction comme nulle lorsque l'un des 2 membres F (force) ou L (vitesse de locomotion) de la formule $R = FL$ s'annule. La force F du courant s'annule en eau calme et la vitesse de locomotion L s'annule lorsque les larves sont immobiles.

En eau très lente, la force de poussée est très faible (1 à 2 mgf pour 5 cm/s, tabl. 2) et la puissance développée est alors minime (fig. 24). En eau totalement calme la force de poussée est nulle et la force que l'animal doit vaincre est réduite aux forces de frottement de l'étui sur le fond et aux forces de résistance dues à la viscosité de l'eau, l'ensemble ne dépassant pas quelques $1/10^{\circ}$ de mgf. La puissance développée n'est alors en pratique plus mesurable.

Lorsque les larves sont immobiles dans le courant ($L_{+} = 0$), la rhéocinèse devient nulle, bien que l'énergie musculaire dépensée pour résister à la poussée de l'eau puisse être considérable. Peut-on alors considérer cette larve immobile, comme présentant une rhéocinèse nulle? Comme le remarquait déjà BEAUCHAMP (1933) pour les Planaires, le seul fait de demeurer dans le courant, sans avancer, prouve déjà l'existence d'une rhéocinèse. Le phénomène est à rapprocher de celui observé par RIMET (1961) où les Daphnies dans un champ lumineux directionnel horizontal montent et descendent sans progression ni photopositive ni photonégative et sont en état d'équilibre photocinétique. De façon analogue, on pourrait parler ici d'équilibre rhéocinétique, à coup sûr très différent d'un impossible repos immobile en plein courant. Cette difficulté est en fait abolie si l'on considère, comme ici, non la rhéocinèse pratiquement instantanée d'un individu susceptible de s'arrêter dans sa progression, mais la *locomotion moyenne* de cet individu ou celle de la population entière qui, en aucun moment, ne sont totalement immobiles, dans les limites de courant compatibles avec la locomotion (soit au-dessous de 160 cm/s). L'immobilité en plein courant est d'ailleurs relativement peu fréquente chez cette espèce (fig. 9). Son caractère aléatoire nous a en outre amené à l'éliminer dans le calcul des moyennes de vitesse de locomotion (§ 4.3.3.). Il s'agit bien d'un phénomène d'un autre ordre, non traduisible en terme d'activité; il correspond le plus souvent à une fixation sur un point particulier du milieu, comportant par exemple une particule de nourriture.

6.2. — Énergie dépensée par la population : rhéocinèse globale (fig. 26).

La mesure de la rhéocinèse présentée ci-dessus donne, pour chaque vitesse de courant et chaque lot d'animaux, la moyenne des 4 essais effectués. Elle est basée sur les seuls individus en activité. Pour tenir compte de la façon dont la population participe à cette activité locomotrice, il faut faire intervenir la proportion des individus actifs, c'est-à-dire le taux d'activité T (§ 5.2.).

FIG. 26. — Energie E (en mgf/cm/5 mn/mg) dépensée par 3 populations de larves de *M. testacea* (lots de 3, 4 et 5 mm) en fonction de la vitesse du courant V (en cm/s).

Chaque point représente la moyenne de 4 essais.

. x o : idem figure 24.

En pointillés : courbes incluant la rhéocinèse négative.

On peut alors donner une mesure non plus seulement de l'énergie moyenne dépensée par *un individu* lorsqu'il est en mouvement, mais de l'énergie E dépensée par la *population entière*. Il suffit de multiplier la rhéocinèse par un coefficient qui sera le taux d'activité T, en pourcentage. On a :

$$E = R_p T \quad (8)$$

soit, si l'on reprend les définitions des différents termes (T : § 4.1.; L : § 4.3.2.; formule 2)

$$E = \frac{F L T}{p} \quad (9)$$

E est toujours exprimé en mgf/cm/5 mn/mg.

La figure 26 montre les variations de cette énergie globale pour les 3 lots de taille. Le facteur taille agit d'ailleurs de façon juste significative ($F = 3,62$; seuils respectivement 3,10 et 4,85 pour $\lambda = 0,95$ et $0,99$), et de façon variée; ce ne sont pas les larves

les plus grosses qui déploient l'énergie la plus grande (cf. explications § 6.1.3.).

La constatation la plus évidente est la parfaite similitude des 3 maximums d'énergie : quelle que soit la taille des larves, le maximum de l'énergie dépensée par la population se situe à 70 cm/s.

7. — DISCUSSION : COMPORTEMENT ET ÉCOLOGIE DE *M. TESTACEA* VIS-A-VIS DE LA VITESSE ET DE LA FORCE DU COURANT

7.1. — Rhéocinèse, *preferendum*, *maximum*.

L'énergie déployée en activité locomotrice est induite par le stimulus courant qui module son intensité : il s'agit bien d'une rhéocinèse.

Le niveau de la rhéocinèse proprement dite atteint un palier assez large à partir de 70-80 cm/s (*fig. 24, 25*), tandis que la rhéocinèse globale comporte un pic très accusé au niveau de 70 cm/s (*fig. 26*). La différence entre les 2 représentations tient au fait que la deuxième courbe prend en compte, par l'intermédiaire du taux d'activité, la rhéopathie qui devient de plus en plus efficace à partir de 70 cm/s et abaisse considérablement la quantité d'énergie produite. Cette représentation intègre par conséquent les différentes composantes d'intensité dans le comportement rhéotaxique : rhéocinèse et rhéopathie.

Quelle que soit la taille des larves, le domaine de vitesse de courant fréquenté par *M. testacea* peut alors être divisé en 3 zones :

— *au-dessous de 70 cm/s*, la rhéocinèse, d'abord pratiquement nulle, augmente graduellement proportionnellement à la vitesse du courant, au moins jusque vers 50 cm/s. La rhéopathie reste basse (moins de la moitié des individus emportés, BOURNAUD 1964). Ainsi les zones de courants faibles, où la rhéocinèse est minimale, coïncident avec le *preferendum* d'après ce que nous avons observé par ailleurs dans des expériences de choix. Ceci est en accord avec la définition de VIAUD (1951) pour qui le *preferendum* est aussi la zone d'activité minimale.

— *autour de 70 cm/s* : la rhéocinèse globale est *maximale* : c'est le niveau où la dépense d'énergie musculaire est maximale ; on a affaire à un *comportement à maximum* (VIAUD 1951).

— *au-dessus de 70 cm/s* : la rhéocinèse globale E diminue, du fait de l'augmentation importante de la rhéopathie. On s'achemine

FIG. 27. — Energie $E+$ (en mgf/cm/5 mn/mg) en fonction de la force du courant F (en mgf). Les maximums sont décalés.
 . x o : idem figure 24.

vers la disparition du comportement au fur et à mesure que le courant devient moins supportable. Vers 150 - 160 cm/s, c'est l'*extinction* de toute activité, rhéocinèse et rhéopathie.

7.2. — Rôles de la vitesse et de la force du courant.

Si les courbes de rhéocinèse globale E en fonction de la vitesse du courant (fig. 26) et celles en fonction de la *force* du courant (fig. 27) montrent une allure générale similaire pour chaque lot de taille, elles diffèrent au contraire par la position des maximums le long des échelles de mesure du courant. Ces maximums s'étagent en effet, proportionnellement à la taille, le long de l'échelle des forces, tandis qu'ils étaient tous les 3 situés au niveau 70 cm/s dans l'échelle des vitesses : il s'ensuit que le comportement rhéotaxique vis-à-vis de la vitesse du courant est identique (à quelques différences minimales près dans le niveau d'activité) *quelle que soit la taille des larves*, tandis que ce comportement varie très nettement suivant la taille des larves si on le rapporte

à la *force* du courant. Or, on pouvait s'attendre exactement à l'inverse : en effet, à courant égal, la force de poussée du courant variant comme le carré du diamètre de l'étui, la force exercée sur un étui de 5 mm de diamètre est près de 3 fois supérieure à celle exercée sur un étui de 3 mm de diamètre. Une même vitesse du courant ayant ainsi une signification très différente pour des animaux de tailles différentes, on pouvait donc logiquement s'attendre à ce que ce soit la poussée réellement supportée et non la vitesse du courant, qui fournisse l'échelle le long de laquelle les comportements des larves de différentes tailles se synchronisent. Comme il n'en est rien, les variations de comportement sont par conséquent liées à des facteurs variant non avec la force mais avec la vitesse du courant, peut-être à rechercher dans l'agitation de l'eau en régime turbulent, dont les variations seraient liées à la vitesse. Cette question fait l'objet d'études en cours.

7.3. — Importance écologique des données précédentes.

Ces observations vont à l'encontre des idées classiquement admises (voir cependant les restrictions de HYNES 1970) donnant la petite taille comme facteur d'adaptation au courant. Ici les larves de petite taille ne résistent pas à des courants plus rapides que les larves de grande taille; elles fournissent à peu de choses près la même énergie dans un même courant, le maximum de cette énergie se situant dans la même zone de vitesse du courant. Voilà qui supprime la possibilité d'une adaptation morphologique de l'espèce à la vie dans le courant : sa petite taille par rapport à des espèces rhéoxènes du même groupe, de morphologie semblable mais de taille plus grande (*Potamophylax rotundipennis* par exemple), ne permet pas d'expliquer son caractère rhéophile.

Ceci concorde d'ailleurs avec les observations sur la répartition des larves de *M. testacea* dans la nature. Ces larves se répartissent dans les microbiotopes naturels vis-à-vis du facteur courant uniquement en fonction de la vitesse de ce dernier. Cela signifie qu'il n'y a pas de sélection par la taille, puisque les larves de petite taille ne sont pas mieux armées pour coloniser les eaux les plus rapides. Les différentes tailles se trouvent ainsi mélangées, malgré les forces de poussée très différentes qu'elles subissent.

La rhénocinèse, telle que nous l'avons définie, fournit donc une mesure valable de la capacité d'une espèce à vivre dans le courant. Elle traduit une certaine compensation établie entre les différents effets de la petite taille sur la vitesse de locomotion. Cette dernière tend à diminuer puisque les pattes sont de petite taille; mais le petit diamètre de l'étui abaisse la force de poussée

du courant et par conséquent fait augmenter la vitesse de locomotion; d'où un comportement équilibré finalement indépendant de la taille des animaux.

Soulignons enfin que les capacités rhéotaxiques élevées de *M. testacea* lui permettent de coloniser pratiquement tous les milieux disponibles qui lui seraient favorables par ailleurs, le courant étant même un facteur de dissémination et d'uniformisation de la répartition de l'espèce le long du cours d'eau.

8. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

8.1. — Matériel et méthodes.

L'effet du courant, caractérisé par sa vitesse et sa force de poussée, sur l'activité de locomotion des larves de *Micropterna testacea* (Gmel.) (Trich. Limnephilidae) est testé au moyen d'enregistrements photographiques; l'étude porte sur 10 vitesses de courant (de 1 à 157 cm/s) et 3 tailles de larves (diamètre antérieur de l'étui : 3, 4 et 5 mm). Chaque enregistrement de 12 heures de nuit, portant sur 6 larves, est répété 4 fois dans les mêmes conditions. On en tire le temps de déplacement, la distance parcourue et la vitesse de locomotion des larves. La force de poussée du courant est calculée en fonction de la vitesse de l'eau et du diamètre de l'étui-obstacle et elle est proportionnelle au carré de ces valeurs.

L'appareil et les méthodes de mesure de l'activité sont décrits en détail (§ 2.2. et 3.). L'activité est dite positive lorsque le déplacement s'effectue contre le courant, négative en sens inverse.

8.2. — Taux d'activité (T).

Le *taux d'activité positif* (= proportion du temps passé en activité de locomotion positive) est de l'ordre de 1/3 dans les conditions d'expérience. Il diminue au cours des 12 heures aussi bien en eau très lente (de 46 à 30 %, *fig. 9*) que dans les différents courant étudiés (*fig. 14-15*). Il s'agit d'un phénomène de fatigue; d'ailleurs le taux d'activité négative est stable. Les individus immobiles sont peu nombreux (maximum 10-20 % en eau très lente) et disparaissent pratiquement en eau rapide, ce qui confirme les observations sur le terrain et en aquarium. Par contre la valeur absolue du taux d'activité dépend essentiellement de la topographie du canal d'expérience (effet piège des grilles amont et aval). Seules les *variations* de ce taux d'activité peuvent être

prises en considération. C'est ainsi que celui-ci passe par deux maximums, au moins chez les larves les plus grosses : un en eau très lente et un dans la zone 40-70 cm/s, séparés par un minimum en eau lente, 5-20 cm/s (*fig. 13 a*). L'activité positive s'éteint à 160 cm/s, au maximum des possibilités musculaires de l'espèce. L'activité négative cesse pratiquement (taux 20 %) à partir de 50 cm/s. Enfin les larves de plus petite taille, qui sont au stade 4, ont un taux d'activité inférieur.

8.3. — Répartition longitudinale - Rhéopathie.

Cette locomotion positive et négative permet aux larves de parcourir le canal expérimental parallèlement au sens du courant. Leur répartition longitudinale varie avec la vitesse du courant : elle peut se caractériser par la position du *centre de gravité* de la population en mouvement (*fig. 10 et 23*). Celui-ci, d'abord plus proche de l'amont par effet « source d'eau froide » à 1 cm/s, se rapproche ensuite du centre (répartition homogène); le courant tend donc à homogénéiser la répartition qui devient tout à fait régulière de 55 à 86 cm/s. L'absence des déplacements négatifs à partir de 50 cm/s (effet girouette) est compensée par un déplacement passif vers l'aval par décrochement et transport par le courant (dérive). La tendance à se décrocher, que nous considérons comme une *rhéopathie*, devient prédominante en courant rapide et se traduit par un déplacement du centre de gravité vers l'aval ($G = 24 \%$).

8.4. — Intensité d'activité.

L'*intensité d'activité* L (= vitesse de locomotion en cm/5 mn), dont les évaluations sont basées sur plus de 3 300 mètres de parcours individuels, *diminue de façon exponentielle* avec la vitesse du courant V (*fig. 18-19*), que le déplacement soit positif ou négatif, suivant la formule $L = d \cdot c^v$. Le coefficient de diminution c est voisin de 0,98; d est la vitesse de locomotion en eau calme (de 53 à 82 cm/5 mn suivant les cas). L'intensité d'activité basée sur la locomotion positive, d'abord légèrement supérieure en eau très lente, est du même ordre que celle basée sur l'activité négative tout au long de l'échelle des courants. Ce sont deux comportements qui n'ont pas lieu d'être distingués du point de vue nature et intensité; ils traduisent tous deux une même réponse active au facteur courant. Il apparaît seulement que l'intensité de l'activité positive a une variabilité plus grande que la négative (*fig. 20*). Une fatigue se fait sentir au cours des 12 heures d'expérience (*fig. 21-22*) surtout au niveau des courants les plus

lents, mais pas en eau très lente. Enfin les déplacements positifs sont un peu plus lents pour les larves les plus petites (étui 3 mm). La variabilité des mesures donnée par le coefficient de variation ($v = \sigma/x$) est moins forte pour l'intensité que pour le taux d'activité, ainsi que chez les larves les plus grosses (fig. 20).

8.5. — Rhéocinèse.

Les deux manières de mesurer l'activité, par le taux et l'intensité de celle-ci, sont complémentaires dans leurs résultats. L'intervention de la force de poussée du courant va permettre de fournir une mesure synthétique de la *rhéocinèse*, basée sur la puissance R développée en réponse au stimulus courant. Il s'agit de la puissance développée par individu (R) ou par milligramme de poids frais (R_p). Cette unité met en lumière l'action de la vitesse du courant et de la taille des animaux, facteurs qui provoquent des variations de la force de poussée subie par l'animal observé. *La rhéocinèse basée sur la locomotion positive est proportionnelle à la vitesse du courant* (fig. 25) jusqu'à 70 cm/s; puis elle atteint un palier pour s'éteindre progressivement aux fortes vitesses, sans cependant diminuer beaucoup son niveau. Ce palier est atteint au même moment quelle que soit la taille des animaux et son niveau est voisin si l'on prend soin de considérer la rhéocinèse pondérée R_p (ramenée à l'unité de poids). La rhéocinèse est presque nulle (non mesurable) lorsque l'eau est calme. Sa mesure porte par définition sur des animaux en mouvement.

8.6. — Rhéocinèse globale - Adaptation au courant.

L'intensité du comportement locomoteur dans le courant n'est complètement décrite que si l'on fait intervenir à la fois le taux d'activité T , indiquant la proportion des individus qui sont en mouvement, et la rhéocinèse R_p ; il s'agit alors de la quantité totale d'énergie E dépensée par la population entière dans les conditions étudiées, soit $E = R_p T$. C'est ce que nous appelons la *rhéocinèse globale*. Celle-ci passe non plus par un palier mais par un maximum très net, le même quelle que soit la taille des larves, situé à 70 cm/s (fig. 26). Ce maximum se place donc au niveau de forces de poussée qui diffèrent selon la taille de l'animal (fig. 27). Il s'agit par conséquent d'un *comportement à maximum dont les variations sont régies par la vitesse du courant et non par la force de celui-ci*. Le facteur en jeu peut être le frottement de l'eau ou les vibrations provoquées par l'écoulement tourbillonnaire, phénomènes indépendants de la taille de l'animal et peut-être liés de près à la vitesse du courant. Ainsi une petite taille ne

TABLEAU 11. — Comportement rhéotaxique des larves de *M. testacea* suivant la zone de courant fréquentée.

vitesse (cm/s)	Comportements				
	taux d'activité	rhéocinèse	rhéocinèse globale	rhéopathie	remarque
1- 5	1 ^{er} maxi- mum	+ et — équi- valentes; basse		basse	
10- 30	minimum	+ domine; basse	croît	basse	<i>preferendum</i> (activité faible)
30- 50		+ croît — décroît	croît	croît	
50		— disparaît	croît	croît	
50- 70	2 ^e maximum	+ croît rapidement	croît	croît	
70			maximum	croît	
70-100	décroît	+ palier	décroît	croît rapidement	
100-160		décroît	décroît → 0	croît rapidement	
120				croît rapidement	maximum des déplacements importants
160			0	maximum	limite maxi- male des dé- placements
290					résistance temporaire maximale

peut guère être une adaptation au courant, et la taille ne pourra être un motif de classement des individus dans un gradient de courant. Il s'agit là d'une remarquable adaptation au facteur courant, puisque l'effet de la taille jouant par l'intermédiaire de la force de poussée subie, est compensée par un comportement locomoteur rhéocinétique approprié, de façon à aboutir à une réponse homogène face à la vitesse du courant.

D'après les résultats précédents, on peut découper l'échelle des vitesses de courant en zones dans lesquelles on indique le comportement de l'espèce vis-à-vis du courant (tabl. 11).

SUMMARY

INFLUENCE OF CURRENT SPEED ON THE LOCOMOTORY
ACTIVITY OF LARVAE *MICROPTERNA TESTACEA* (Gmel.)
(TRICHOPTERA, LIMNEPHILIDAE)

9.1. MATERIAL AND METHODS.

The effect of the current, defined by its velocity and its pushing force, upon the locomotion activity of the larvae of *Micropterna testacea* (Gmel.) (Trich., Limnephilidae) was determined by means of photographic recordings; 10 current velocities (from 1 to 157 cm/s) and 3 larval sizes (anterior diameter of the case : 3, 4 and 5 mm) were studied. Each recording was obtained with 6 larvae and was repeated 4 times under the same conditions, during 12 hours at night. The duration of locomotion, the distance travelled and the locomotion speed of the larvae were measured. The pushing force of the current was calculated from the velocity of the water and the diameter of the case; it is proportional to the square of these parameters.

The apparatus and the methods of measuring the activity are described in detail (§ 2.2 and 3). The activity is deemed positive when the animals move upstream and negative when they move downstream.

9.2. THE RATE OF ACTIVITY (T).

The positive rate of activity (= the proportion of spent in positive locomotion) amounts to about 1/3 under experimental conditions. It decreases during 12 hours both in a very slow current (decrease is 46 to 30 %, *fig. 9*), and in the various other currents studied (*fig. 14-15*) : the larvae become fatigued. The negative activity rate is constant. Motionless animals are rare (they amount to a maximum of 10-20 % in very slow moving water) and are not found in fast moving water. This is confirmed by both field and laboratory observations. On the other hand absolute value of the activity rate greatly depends on the topography of the experimental tanks (the up- and downstream sieves act as traps). Only the *variations* of this activity rate may be taken into consideration. Two maximums occur, at least for the largest larvae : one in very slow water and the second in the 40-70 cm/s range, with a minimum in slow waters (5-20 cm/s, *fig. 13 a*). Positive activity ceases at 160 cm/s, which represents the maximum muscular potentiality for this species. Negative activity practically stops at 50 cm/s (20 % rate) and above. It was also evident that the smallest larvae which were in the 4th instar had a lower rate of activity.

9.3. LONGITUDINAL DISTRIBUTION, RHEOPATHY.

This positive and negative locomotion enables the larvae to wander all along the experimental tank in a direction parallel to that of the current. The longitudinal distribution varies according to current velocity : it may be characterized by the position of the *centre of gravity* G

for the moving population (fig. 10 and 23). With a velocity of 1 cm/s the centre of gravity is located nearer the upstream end of the tank because of a « cool-spring » effect. Under faster currents it becomes situated nearer the centre of the tank, the current tending to make the distribution more homogeneous. The distribution becomes quite regular in the range 55-86 cm/s. Above 50 cm/s, negative locomotion disappears (wane effect) and is replaced by a downstream passive removal of the animal by the current (drift). The active tendency of the animals to let go of their hold, that we consider as a rheopathy, becomes predominant in fast currents and leads to a downstream displacement of the centre of gravity ($G = 24\%$).

9.4. THE INTENSITY OF ACTIVITY (L).

The intensity of activity (= locomotion speed in cm/5 mn) was estimated from individual pathways amounting to a total of more than 3300 m. In both positive and negative locomotion, it decreases at an exponential rate when current velocity V increases (fig. 18-19) according to the formula: $L = d.cV$. The coefficient of decrease c is about 0.98; d is the locomotion velocity in still water (in the range of 53-82 cm/5 mn). In a very slow current, the intensity of activity based upon positive locomotion is slightly greater than that based upon negative locomotion. In the remainder of the velocity range both parameters become equal. These two modes of locomotion (positive and negative) cannot be distinguished as far as their nature and intensity are concerned; both are the same active response to the current. The only difference is that the intensity of positive activity is more variable than that of negative activity (fig. 20). Fatigue is perceived during the 12 hours of the experiment (fig. 21-22) especially in slower currents, but not in very slow-moving water. Finally positive locomotion is slightly slower for the smallest larvae (case diameter 3 mm). The coefficient of variation ($v = \sigma/\bar{x}$) estimates the variability of the measurements, and is smaller for the intensity than for the rate of activity, and also smaller for the largest larvae (fig. 20).

9.5. RHEOKINESES.

Both methods of measuring activity (rate and intensity) give complementary results. The interference of the pushing force of the current makes it possible to give a synthetical measure for the *rheokineses* based upon the power R developed as a response to current stimulus. It is the power displayed by one animal (R) or by one milligram of fresh weight (R_p). This unit demonstrates the effect of current velocity and animal size as the factors producing changes in the pushing force endured by the observed animal. *The rheokineses based upon positive locomotion increases proportionally to the current velocity* (fig. 25) up to 70 cm/s; then it reaches a stage from which it gradually vanishes at high velocities, though without any decrease in its value. This level is reached at the same time by all animals, whatever their size, and it is found to be the same whether computed per individual (R) or per unit weight (R_p). Rheokineses is near zero (not measurable) in still water. According to its mere definition, it can only be measured for animals in motion.

9.6. TOTAL RHEOKINESES. ADAPTATION TO CURRENT.

The intensity of locomotory activity in the current may be fully described only if activity rate (T), i.e. the proportion of animals in motion, and rheokineses (R_v) occur at the same time; if so, we observe the total amount of energy ($E = R_v T$) displayed by the whole population in the experimental conditions. We name it *total rheokineses*. It does not level out but reaches a very obvious maximum, the same whatever the size of the larvae, and located at 70 cm/s (fig. 26). Hence this maximum is situated at a place where the pushing forces are very different according to the size of animals (fig. 27). In consequence *this behaviour has a maximum and its variations are governed by the velocity and not by the force of the current*. The responsible factor is either the water friction or the vibrations caused by a turbulent flow, phenomena which are independent of animal size and perhaps strictly bound to the current speed. Therefore small size cannot be considered as an adaptation to current and the size cannot be a cause for selection of animals in a gradient of current. This is a remarkable adaptation to the current factor, since the size effect that works by means of the pushing force is compensated by an appropriate rheokinetic locomotion behaviour, in such a way as to bring about a homogenous response with regard to the current velocity.

According to the preceding results, the range of current velocities may be divided into zones in which the behaviour of this species in the current is described (tabl. 11).

TRAVAUX CITÉS

- AMBÜHL (H.). 1959. — Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. *Schweiz. Zeitschr. Hydrol.*, 21 (2), 133-264.
- BEAUCHAMP (R. S. A.). 1933. — Rheotaxis in *Planaria alpina*. *J. exp. Biol.*, London, 10, 113-129.
- BISHOP (J. E.), HYNES (H. B. N.). 1969. — Upstream movements of the benthic invertebrates in the Speed River, Ontario. *J. Fish. Res. Board Canada*, 26 (2), 279-298.
- BOURNAUD (M.). 1963. — Le courant, facteur écologique et éthologique de la vie aquatique. *Hydrobiologia*, 21 (1-2), 125-165.
- BOURNAUD (M.). 1965. — Résistance d'une larve de Trichoptère aux courants d'eau. *Congr. Soc. sav.*, 89, 373-379.
- BOURNAUD (M.). 1971. — Observations biologiques sur les Trichoptères cavernicoles. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 40 (7), 196-211.
- BOURNAUD (M.), CASOLI-MEIN (M. T.), COLLARDEAU (C.). 1961 a. — Présence de *Micropterna testacea* (Gmel.) (Trichoptera, Limnophilidae) dans la région lyonnaise. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 30 (2), 26-29.
- BOURNAUD (M.), CASOLI-MEIN (M. T.), COLLARDEAU (C.). 1961 b. — Observations sur la biologie de *Micropterna testacea* (Gmel.) (Trichoptera, Limnophilidae). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 30 (3), 44-47.
- BOURNAUD (M.), CASOLI-MEIN (M. T.), COLLARDEAU (C.). 1962. — La larve de *Micropterna testacea* (Gmel.) (Trichoptera, Limnophilidae). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 31 (1), 8-20.

- BOURNAUD (M.), THIBAUT (M.). 1972. — La dérive des organismes dans les eaux courantes. *Annls Hydrobiol.*, sous presse.
- DÉCAMPS (H.), CAPBLANCQ (J.), HIRIGOYEN (J. P.). 1972. — Etude des conditions d'écoulement près du substrat en canal expérimental. *Verh. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, 18. Sous presse.
- DENNERT (H. G.), DENNERT (A. L.), KANT (P.), PINSKER (S.), STOCK (J. H.). 1969. — Upstream and downstream migrations in relation to the reproduction cycle and to environmental factors in the amphipod, *Gammarus zaddachi*. *Bijdr. tot Dierkde*, Nederl., 39, 11-43.
- ELLIOTT (J. M.). 1971 a. — Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Sc. Publs Freshwat. biol. Ass.*, 25, 144 p.
- ELLIOTT (J. M.). 1971 b. — The distance travelled by drifting invertebrates in a Lake District Stream. *Oecologia*, 6, 350-379.
- FRAENKEL (G.), GUNN (D. L.). 1940 (2^e éd. 1961). — The orientation of the animals. Kineses, taxes and compass reactions. Oxford, 352 p.
- HUGUES (D. A.). 1970. — Some factors affecting drift and upstream movements of *Gammarus pulex*. *Ecology*, 51 (2), 301-305.
- HULTIN (A.), SVENSSON (B.), ULFSTRAND (S.). 1969. — Upstream movements of insects in a South Swedish small stream. *Oikos*, 20 (2), 553-557.
- HYNES (H. B. N.). 1970. — The ecology of running waters. Liverpool, Univ. Press, 555 p.
- Mc LAY (C.). 1970. — A theory concerning the distance travelled by animals entering the drift of a stream. *J. Fish. Res. Board Can.*, 27, 359-370.
- MINSHALL (G. W.), WINGER (P. V.). 1968. — The effect of reduction in stream flow on invertebrate drift. *Ecology*, 49 (3), 580-582.
- RIMET (M.). 1961. — Contribution à l'étude du phototropisme de *Daphnia pulex* De Geer. *Arch. Zool. exp. gén.*, 99 (1), 44-55.
- 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 (1), 49-60.
- SCHUMACHER (H.). 1969. — Kompensation der Abdrift von Köcherfliegen Larven (Insecta, Trichoptera). *Naturwissenschaften*, 56, 378.
- SOULAIRAC (A.). 1949. — Classification des réactions d'orientation des animaux (tropismes). *Année biol.*, 25 (1-2), 1-14.
- TRIVELLATO (D.), DÉCAMPS (H.). 1968. — Influence de quelques obstacles simples sur l'écoulement dans un « ruisseau » expérimental. *Annls Limnol.*, 4 (3), 357-386.
- ULFSTRAND (S.). 1968. — Benthic animal communities in Lapland streams : a field study with particular reference to Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera and Diptera Simuliidae. — *Oikos*, suppl. 10, 1-120.
- VESSEREAU (A.). 1960. — Méthodes statistiques en biologie et en agromonie. *Nouvelle Encyclopédie agricole*, Paris, 538 p.
- VIAUD (G.). 1951. — Les tropismes. P.U.F., Paris, 128 p.