
BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDEE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937
des SOCIETES BOTANIQUE DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
REUNIES
et de leurs GROUPES REGIONAUX : ROANNE, VALENCE, etc

Siège Social et Secrétariat Général : 33, rue Bossuet, Lyon (6^{me})

Trésorier : M. H. BONVALLET, 20, rue Molière, Lyon (6^e).

ABONNEMENT ANNUEL : France et Union 14 F — C.C.P. Lyon 101-98
Etranger 15 F

Scolaires, Lycéens ... Réduction de 50 %
Frais d'inscription : plaque adresse, carte de membre : 1,50 F en sus

N.B. — Les virements à notre C.C.P. Lyon 101-98 doivent être rédigés
au nom de la **SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON**

Pour tout changement d'adresse, prière de nous faire parvenir
la dernière bande et la somme de 1,50 F. (Timbres acceptés).

J'ai réservé pour la fin, l'hommage à notre cher Président, M. POPIER. Son dévouement constant et son érudition en ont fait l'âme de notre Linnéenne Roannaise. Qu'il reçoive, avec Mme POPIER, l'assurance de l'estime et de la reconnaissance de tous.

L.D.

Notre Réunion générale de novembre

Un Linnéen Roannais, M. GARDET, qui a assez souvent la chance de faire du tourisme à l'étranger, a eu l'amabilité de nous projeter une longue série de diapositives prises cet été en Norvège. Ces très belles vues, agréablement commentées, nous ont fait passer une excellente soirée en nous donnant l'aperçu d'un pays fort attrayant.

L.D.

PARTIE SCIENTIFIQUE

ETUDE DE LA RESPIRATION CHEZ DEUX LARVES AQUATIQUES D'INSECTES : TRAVAUX PRATIQUES D'ÉCOLOGIE

par E. PATTÉE et C. ROUGIER.

Les enseignements de Travaux Pratiques délivrés à la Faculté des Sciences de Lyon, par la Section de Biologie animale et Zoologie comprennent, depuis plusieurs années, une étude des mouvements respiratoires et de leur régulation chez certains Insectes aquatiques, en relation avec le milieu colonisé par ces animaux. Nous remercions ici les divers étudiants des années 1965 à 1968, à qui nous sommes redevables des chiffres de base figurant dans les tableaux et les graphiques.

Les résultats obtenus présentent un double intérêt :

— D'un point de vue pédagogique, ils sont faciles à obtenir, ne demandant qu'un matériel rudimentaire. Les phénomènes révélés sont nets, les différences étant évidentes dès les premières mesures. Des expériences assez complètes sont réalisées en un temps relativement court, une séance de 4 heures par exemple. Certaines comparaisons simples et leur interprétation peuvent ne demander qu'une heure.

— Si, d'autre part, les conclusions des travaux antérieurs se trouvent généralement confirmées, nos résultats présentent de nombreux points originaux, susceptibles de développements ultérieurs.

MATÉRIEL UTILISÉ.

Les larves d'*Aeschna cyanea* proviennent de différentes mares ou marécages de la région lyonnaise, étendues d'eau stagnante peu profondes où les fluctuations de température sont souvent considérables. La végétation exubérante de ces milieux a pour conséquence, dans certaines conditions (respiration nocturne, décomposition des débris), une diminution importante du taux d'oxygène dissous dans l'eau.

Les larves de *Perla abdominalis* proviennent du cours supérieur de l'Azergues, petite rivière rapide, aux eaux fraîches et régulièrement oxygénées.

Les unes et les autres ont été installées, les *Aeschnes* de préférence isolément par suite de leur agressivité, les Perles groupées par deux ou trois, dans des bocaux remplis d'eau préalablement oxygénée au moyen d'aérateurs. Ces bocaux sont garnis d'un substrat approprié, baguettes de bois dressées verticalement jusqu'à la surface et quelques cailloux au fond. L'utilisation de thermostats, facultative, simplifie les manipulations.

MÉTHODE ET SIGNIFICATION DES EXPÉRIENCES.

La larve d'*Aeschna* respire au moyen de trachéobranchies situées dans le rectum dont elle renouvelle périodiquement l'eau, dans les conditions normales, par des mouvements d'expiration active et d'inspiration en grande partie passive (WALLENREN 1914 a, TONNER 1936, HUGUES et MILL 1966). Munis de montres à trotteuse centrale, ou mieux de chronomètres, les étudiants se disposent de façon à observer les mouvements du plancher abdominal de la larve et à en compter le nombre par unité de temps. Bien que ne soient pas pris en considération le volume inspiré et les divers types de respiration, qui diffèrent par le temps de séjour dans la chambre branchiale, ce nombre représente une certaine évaluation du débit d'eau circulant à la surface des branchies. Le rectum étant séparé de l'extérieur par un court vestibule et deux séries de valves, la diffusion dans l'eau ne peut jouer aucun rôle, et l'animal dépend entièrement de ses mouvements abdominaux pour le renouvellement de son oxygène respiratoire. On peut donc s'attendre à une relation assez étroite entre le nombre de mouvements et la quantité d'oxygène consommée.

Les larves de *Perla* possèdent des houppes de filaments branchiaux en différents endroits du corps. La nature branchiale de ces filaments et leur utilité sont confirmées, chez les espèces américaines de Plécopètes, par la plus grande résistance à l'asphyxie dont témoignent celles qui en sont pourvues (KNIGHT et GAUFIN, 1965).

Dans certaines conditions, ces larves exécutent des mouvements respiratoires semblables à ceux décrits par KNIGHT et GAUFIN (1963) chez *Acroneuria pacifica* sous le nom de « pompes » : prenant appui sur ses pattes, l'animal écarte et rapproche alternativement son corps du substrat. Ces pompes sont exécutées par séries d'une ou plusieurs dizaines, séparées d'interruptions plus ou moins longues.

Une première expérience est significative : entre 10 et 15°, en eau aérée, les mouvements s'interrompent ou reprennent selon que l'on approche ou que l'on éloigne le diffuseur de l'aérateur, selon que l'animal se trouve sur le trajet du courant circulaire entretenu par l'appareil ou en dehors de lui. Comme chez l'espèce américaine citée, ces mouvements ont donc pour but de combattre le gradient d'oxygène qui se crée autour des branchies. Ici encore, leur dénombrement fournit une évaluation de la quantité d'eau circulant à la surface de ces organes. Mais, s'ils favorisent la respiration, à la différence de ce qui se passe chez *Aeschna*, ils ne lui sont pas indispensables : la diffusion étant capable de fournir une certaine quantité du gaz nécessaire, un animal perturbé (éclairage violent, trépidations, absence de substrat rugueux) ne les exécute pas. Leur décompte correct est donc plus difficile à réa-

liser que chez *Aeschna*, et leur relation avec la consommation d'oxygène certainement beaucoup plus lâche.

Chez les deux espèces, une acclimatation d'une dizaine de minutes aux conditions d'expérience est nécessaire. Les décomptes sont interrompus en cas de déplacements importants de l'animal, pour être repris quelque temps après son immobilisation.

INFLUENCE DE LA TENEUR EN GAZ DISSOUS.

I. - L'oxygène :

Les mouvements sont comptés en eau aérée, en eau préalablement appauvrie en oxygène par ébullition ou par barbotage d'azote, puis de nouveau en eau aérée.

a) *Aeschna* : La technique utilisée au deuxième temps abaisse la teneur en oxygène jusqu'à environ 30 % de la saturation. La tempéra-

TABLEAU I. — Nombre de mouvements respiratoires exécutés en 5 mn par 14 larves d'*Aeschna*, à une température voisine de 15°.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Moyenne
A. Eau aérée	124	34	63	54	84	25	12	70	31	14	66	78	24	85	55
B. Eau appauvrie en oxygène	183	185	184	91	224	174	210	220	211	206	217	175	247	251	198
C. Retour en eau aérée	153	71	152	90	188	183	74	186	155	145	216	242	129	145	152
D. CO ₂ dose faible	157	145	34	58	152	95	103	250	107	104	208	268	236	124	146
E. CO ₂ dose forte	6	100	0	0	0	108	64	116	0	86	196	170	0	0	60

TABLEAU II. — Analyse statistique (selon LISON, 1958), des données du tableau précédent.

Source de variation : les comparaisons comportant 1 D.L. sont des comparaisons orthogonales. Les lettres majuscules renvoient aux lignes et aux moyennes correspondantes du tableau I.

Seuils : valeurs critiques de F pour les deux niveaux de 5 % et de 1 %. Les valeurs supérieures aux seuils, dites respectivement significatives et hautement significatives, sont repérées par les signes * et **.

Source de variation		D.L.	Carré moyen	F	Seuils
Oxygène	Entre individus	13	2 444	1,81	2,15-2,96
	Différence de teneur en O ₂ (A-C-B)	1	84 423	62**	4,22-7,72
	Eau aérée, avant et après (A-C)	1	66 544	49**	»
	Erreur	26	1 348		
Gaz carbonique	Entre individus	13	5 614	2,08	2,15-2,96
	Présence - absence de CO ₂ (A-DE)	1	21 987	8,16**	4,22-7,72
	Différence de teneur en CO ₂ (D-E)	1	51 001	19**	»
	Erreur	26	2 693		

ture, voisine de 15°, est maintenue aussi constante que possible (± 1 à 2°) pendant toute l'expérience. Les différences de rythme enregistrées au tableau I sont toutes statistiquement significatives (tableau II). En concordance avec les résultats antérieurs (BABAK et FOUSTKA 1907, STAHN 1929), le manque d'oxygène accélère considérablement les mouvements, dont la fréquence moyenne est ici multipliée par 3,7. Nous constatons donc, de la part de l'animal, une tentative de régulation respiratoire qu'il faut rapprocher de celle décrite par HIESTAND en 1931 : cet auteur mesurait, chez *Nasiaeschna*, une consommation d'oxygène constante quelle que soit la teneur en oxygène dissous entre 100 et 50 % de la saturation. Par ailleurs, le troisième décompte du tableau I est chaque fois supérieur au premier : l'accélération persiste plus de 10 mn après retour dans l'eau normalement aérée. Pendant son séjour en eau bouillie, l'animal a dû contracter une dette d'oxygène, qui ne lui a pas été fatale, mais qu'il est amené à récupérer par la suite. On en déduit que la régulation dont il a fait preuve dans ce milieu est nécessairement imparfaite, et que la teneur en oxygène devait alors se trouver au-dessous du point critique.

Les décomptes en eau bouillie sont parfois interrompus par le déclenchement de la respiration de secours : la larve monte à reculons, amenant l'extrémité de son abdomen à la surface. Les trois valves de sa pyramide anale se referment, laissant entre elles un fin canal à travers lequel est aspirée une bulle d'air. Puis cet animal s'enfonce de nouveau dans l'eau, cessant tout mouvement respiratoire apparent. En réalité, il brasse au contact de ses branchies l'eau et l'air contenus dans son rectum et en utilise l'oxygène (WALLENGREN 1914 b et 1915). Qu'on le force à nager et il expulse cette bulle.

b) *Perla* : une température fraîche, maintenue à l'aide de glaçons aux environs de 10° ou au plus de 15° semble favorable aux animaux. Ceux-ci s'asphyxient et meurent rapidement dans une eau aussi pauvre en oxygène que celle utilisée pour *Aeschna*. La mise en évidence d'une régulation respiratoire est cependant possible en utilisant un mélange à proportions égales d'eau bouillie et d'eau aérée (tableau III). L'analyse statistique des résultats (tableau IV) montre que, malgré le faible nombre des données, la fréquence des mouvements comptés dans ce

TABLEAU III. — Nombre de mouvements respiratoires exécutés en 5 mn par 5 larves de *Perla*, à une température voisine de 10°.

	I	II	III	IV	V	Moyenne
A. Eau aérée	118	227	112	65	465	197
B. Eau appauvrie en oxygène	562	586	283	117	474	404
C. Retour en eau aérée..	333	66	161	35	470	213
D. CO ₂ dose faible	527	144	6	0	0	135
E. CO ₂ dose forte	240	138	0	0	0	76

TABLEAU IV. — *Analyse statistique des données du tableau précédent.*

Source de variation : les comparaisons comportant 1 D.L. sont des comparaisons orthogonales. Les lettres majuscules renvoient aux lignes et aux moyennes correspondantes du tableau I.

Seuils : valeurs critiques de F pour les deux niveaux de 5 % et de 1 %. Les valeurs supérieures aux seuils, dites respectivement significatives et hautement significatives, sont repérées par les signes * et **.

Source de variation		D.L.	Carré moyen	F	Seuil
Oxygène	Entre individus	4	68 402	4,32*	3,84-7,01
	Différence de teneur en O ₂ (A-C-B)	1	132 268	8,36*	5,32-11,26
	Eau aérée. avant et après (A-C) ..	1	608	<1	»
	Erreur	8	15 806		
Gaz carbonique	Entre individus	4	36 894	1,40	3,84-7,01
	Présence - absence de CO ₂ (A-DE)	1	28 152	1,07	5,32-11,26
	Différence de teneur en CO ₂ (D-E)	1	8 940	<1	
	Erreur	8	26 368		

mélange est significativement supérieure à celle des mouvements comptés en eau aérée auparavant et après. Les phénomènes doivent être analogues à ceux décrits sur les espèces américaines (fig. 1) : il y a tentative de régulation jusqu'à une certaine teneur en oxygène dissous, effondrement des mécanismes respiratoires au-dessous de cette teneur.

Chez *Perla*, la respiration semble être la même avant et après passage dans l'eau appauvrie en oxygène : les tableaux ne mettent en évi-

mouvements / mn

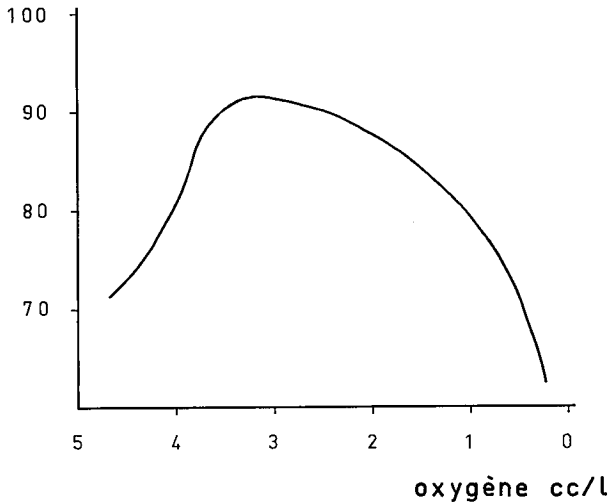


Fig. 1. — Influence de la teneur en oxygène dissous sur la fréquence des mouvements respiratoires de la larve d'*Acroneuria pacifica* à 16° C. Dessiné d'après KNIGHT et GAUFIN (1963).

dence aucun phénomène de récupération, l'animal ne semble pas contracter de dette.

Le rythme respiratoire varie nettement avec la taille des sujets chez l'Isopode *Ligia oceanica* et chez le Plécoptère *Pteronarcys californica* (ELLENBY 1951, KNIGHT et GAUFIN 1964). Il en est vraisemblablement de même chez *Perla*, les différences de rythme entre individus étant statistiquement significatives, d'où la nécessité absolue de recueillir chaque fois la réponse du même animal dans les différentes situations.

c) *Conclusion* : les deux espèces sont capables, dans certaines limites, de régler la fréquence de leurs mouvements respiratoires d'après la teneur en oxygène dissous et de se procurer ainsi les volumes d'eau supplémentaires nécessaires lorsque cette teneur est faible. Mais les possibilités d'*Aeschna* sont beaucoup plus étendues que celles de *Perla* : aux très basses tensions où toute *régulation* devient impossible, si la seconde meurt, la première fait intervenir l'*ajustement*. Reculant ses limites létales, elle tolère une absence partielle d'oxygène. Elle contracte une dette qu'elle paiera ultérieurement, ne serait-ce que par sa respiration aérienne de secours, moyen de survie particulièrement efficace.

II. - Le gaz carbonique :

L'influence du gaz carbonique sur la respiration des poïkilothermes aquatiques est assez controversée, certains animaux réagissant à ce gaz, d'autres pas (BISHOP 1950). En ce qui concerne particulièrement la larve d'*Aeschna*, les avis des auteurs anciens sont partagés. BABAK et FOUSTKA (1907) n'enregistrent aucune action importante tant que la quantité d'oxygène présent est suffisante. D'autres constatent au contraire une augmentation de la ventilation rectale (STAHN 1929) et une augmentation de la consommation en oxygène (HIESTAND 1931).

Pour étudier rapidement la question, nous utilisons l'eau Perrier, peu minéralisée mais troublant fortement l'eau de chaux, et dont les étudiants ajoutent successivement deux doses différentes au milieu aéré où séjournent les animaux : une première (approximativement une cuillerée à soupe par litre) amène le taux de gaz carbonique à une cinquantaine de mg/l et constitue la dose faible, à laquelle vient s'ajouter ultérieurement la seconde, qui double le taux de gaz carbonique et constitue la dose forte.

Les décomptes (tableau I) et leur analyse statistique (tableau II) montrent que le gaz carbonique produit, en moyenne, chez *Aeschna*, une augmentation significative de la ventilation. La dose faible multiplie le rythme par 2,7 environ. Mais tout dépend de cette dose : il y a une différence hautement significative entre les résultats produits, suivant qu'elle est faible ou forte. Dans le second cas, le gaz carbonique tend à révéler ses propriétés narcotiques qui, suivant la teneur exacte et la sensibilité des individus, peuvent même provoquer une anesthésie complète : l'animal lâche son support et, immobile, pattes écartées, vient flotter à la surface. Le phénomène est réversible : replacés dans leur eau naturelle, les sujets reprennent rapidement une vie normale.

Chez *Perla*, le faible nombre des mesures et leur variabilité ne permettent pas de tirer de conclusions précises (tableaux III et IV). L'effet narcotique du gaz carbonique se manifeste dans plusieurs cas.

III. - Conclusions :

Le manque d'oxygène, qui produit toujours les phénomènes les plus nets, peut, ainsi qu'on le pense généralement, être considéré comme le stimulant principal des mouvements respiratoires chez ces Invertébrés. La sensibilité au gaz carbonique varie suivant l'espèce et suivant la teneur en ce gaz.

On peut, avec BISHOP (1950) ou HARNISCH (1951), expliquer ainsi l'avantage que représente cet état de fait pour des animaux aquatiques. L'eau renferme assez peu d'oxygène dissous (si 1 cm³ d'air en contient 210 mm³, 1 cm³ d'eau à 15° n'en contient, dans les meilleures conditions, pas plus de 7 mm³) et ce gaz se propage très lentement par diffusion. Le problème majeur pour les animaux est celui de se procurer à tous moments l'oxygène nécessaire. Beaucoup plus soluble et diffusant mieux, se combinant aux carbonates, le gaz carbonique est d'une évacuation facile. Il s'échappe par les branchies et même certaines parties minces des téguments. Dans ces conditions, on conçoit que les mécanismes les plus efficaces puissent être différents de ceux qui se sont développés chez d'autres espèces, à respiration aérienne.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE.

En 1935, ROSTAND signalait déjà l'influence de la température sur le rythme respiratoire de la larve de Libellule, qui, de 76 mouvements par minute à 20°, passait à une centaine de mouvements par minute à 25°. Une telle augmentation correspond à un Q₁₀ de 1,7 environ. D'après KNIGHT et GAUFIN (1963), la larve du Plécoptère *Acroneuria pacifica* exécute des « pompes » à un rythme qui va croissant entre 10 et 16° selon un Q₁₀ de 2,7.

Un phénomène semblable est facile à mettre en évidence chez les larves d'*Aeschna* et de *Perla*. Pour que les résultats soient comparables, tous les sujets doivent avoir séjourné, les jours précédents, à une même température, qui est de 10° dans le cas présent. Au cours de l'expérience, le passage d'un niveau thermique à l'autre peut se faire rapidement, soit en introduisant de l'eau plus chaude par siphonage, soit en transférant l'animal dans un nouveau récipient contenant cette eau plus chaude. Selon les années, nous avons utilisé un procédé ou l'autre, mais le second, quoique plus brutal, semble préférable car les manipulations et donc l'excitation causée, sont beaucoup plus brèves. A chaque niveau, l'animal dispose d'un temps d'accoutumance de 10 à 15 minutes avant que ne commencent les décomptes. Les différences de rythme étant moins accusées que dans les expériences précédentes, il est recommandé, surtout aux basses températures, d'effectuer ces décomptes pendant des durées plus longues, 10 minutes par exemple. L'ensemble des opérations relatives à un niveau thermique donné, transfert compris, occupe donc près d'une demi-heure.

Les fig. 2 et 3 (courbes A, en trait gras) donnent les résultats des décomptes effectués aux Travaux Pratiques. Par suite de l'utilisation d'une échelle semi-logarithmique, le Q₁₀ traduit la pente de chaque segment de droite.

La température provoque une nette accélération du rythme respiratoire. Cette accélération est plus importante dans la zone située

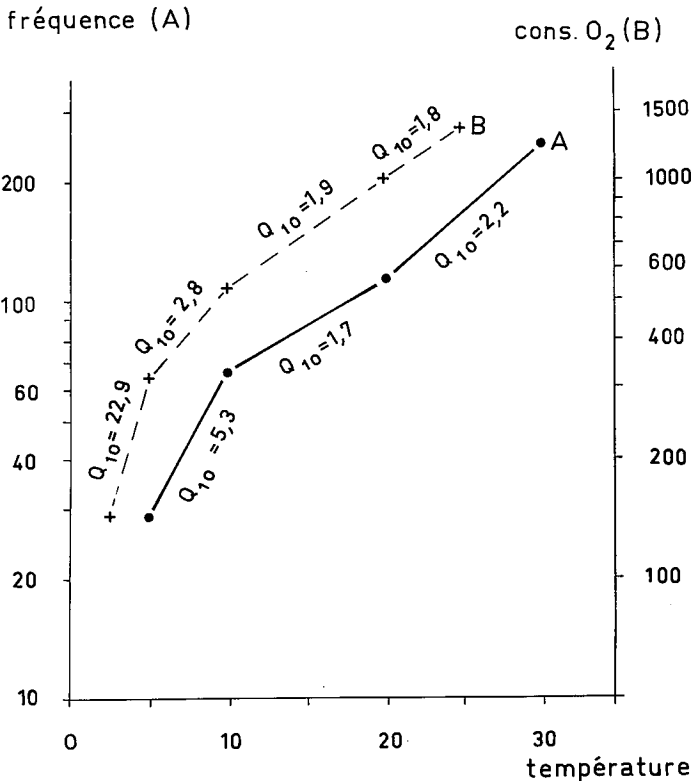


Fig. 2. — Influence de la température sur la respiration de la larve d'*Aeschna cyanea*. Echelle semi-logarithmique.

Tracé A : fréquence des mouvements respiratoires, exprimée en nombre de mouvements par intervalle de 10 minutes (moyennes sur 16 individus).

Tracé B : consommation d'oxygène, exprimée en mm³ par heure et par gramme d'animal sec (moyennes sur 6 individus).

au-dessous de 10°, où le Q₁₀ est très élevé. Au-dessus de 10°, l'influence de la température est moins forte, et le Q₁₀ compris entre 1,6 et 2,2.

A titre de comparaison, la fig. 2 reproduit, en traits interrompus, la courbe moyenne de consommation d'oxygène chez *Aeschna*, calculée d'après les données d'un travail antérieur (PATRÉE, 1955). Les deux tracés semblent décalés par glissement dans le sens horizontal, phénomène qui peut être dû à une certaine différence dans les conditions d'acclimatation : si les mouvements sont comptés après 10 mn de séjour à la température étudiée, la consommation d'oxygène est mesurée après 7 heures de séjour à cette même température. Ce décalage mis à part, le parallélisme des deux courbes est évident : la fréquence respiratoire augmente dans la même proportion que la consommation d'oxygène de l'animal. Or, plus la température s'élève, plus la teneur en oxygène dissous dans l'eau diminue. La coïncidence des deux tracés appelle donc la remarque suivante : n'étant pas compensée par une augmentation supplémentaire de la fréquence, cette diminution l'est donc certaine-

fréquence (A, C)

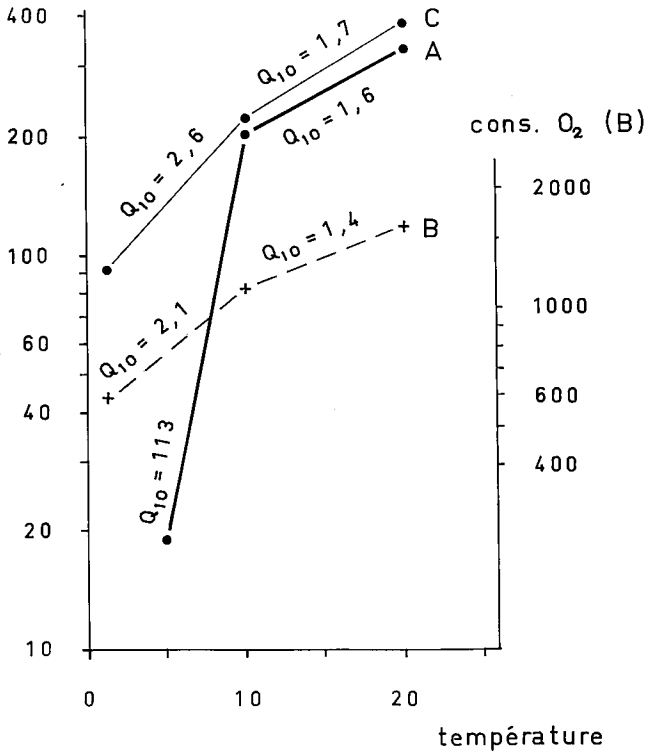


Fig. 3. — Influence de la température sur la respiration de la larve de *Perla abdominalis*. Echelle semi-logarithmique.

Tracé A : fréquence des mouvements respiratoires exécutés par les animaux (moyennes sur 5 individus).

Tracé B : consommation d'oxygène (moyennes sur 7 individus).

Tracé C : fréquence des mouvements respiratoires calculés d'après les besoins traduits par la courbe B (explications dans le texte).

Les fréquences sont exprimées en nombre de mouvements par intervalle de 10 minutes, la consommation d'oxygène en mm³ par heure et par gramme d'animal sec.

ment par l'augmentation de l'amplitude des mouvements respiratoires que montrent, aux températures élevées, l'observation directe et les enregistrements de БАВAK et FOUSTKA (1907).

Dans la fig. 3, relative à *Perla*, les deux courbes A et B, celle de la fréquence des mouvements réellement mesurée et celle de la consommation d'oxygène tirée du même travail que précédemment (PATTÉE, 1955), sont au contraire bien différentes. A partir des besoins respiratoires (courbe B) et de la variation de la teneur en oxygène dissous en fonction de la température, nous avons calculé, pour plus de précision, les coordonnées d'une troisième courbe C, indiquant quelle devrait être la fréquence des mouvements si l'oxygène ne parvenait aux branchies

que grâce à eux. Entre 10 et 20°, les deux tracés réel et calculé sont sensiblement parallèles ($Q_{10} = 1,6$ et 1,7 respectivement). On en conclut que ces mouvements constituent bien le moyen essentiel dont dispose l'animal pour se procurer l'oxygène nécessaire. Mais entre 5 et 10°, les deux tracés divergent fortement. La fréquence réelle devient bien inférieure à celle qui pourrait sembler nécessaire pour assurer la respiration enregistrée. Lors des décomptes à 5°, plusieurs individus n'ont même exécuté aucun mouvement respiratoire en 10 mn. C'est donc que ces mouvements perdent alors beaucoup de leur signification : les besoins étant plus faibles et la quantité d'oxygène à la disposition de l'animal plus élevée, la simple diffusion suffit à assurer une grande partie des échanges gazeux.

Ainsi, les vues émises au début de cet article sur la relation entre la consommation d'oxygène et la fréquence des mouvements respiratoires se trouvent confirmées : les deux phénomènes se montrent étroitement liés chez *Aeschna*, mais beaucoup plus indépendants l'un de l'autre chez *Perla*, à basse température.

DISCUSSION : RESPIRATION ET ÉCOLOGIE.

Cette étude nous fait voir en *Aeschna* une larve d'eau stagnante, dont les mouvements respiratoires, obligatoires dans toutes les conditions, consistent à faire circuler le milieu ambiant à la surface des branchies, à une vitesse qui dépend à la fois des besoins de l'animal et de la quantité de gaz dissous. Dans les eaux à teneur en oxygène et gaz carbonique variable qu'elle habite, la larve utilise des mécanismes régulatoires efficaces pour combattre l'insuffisance du premier ou l'excès du second. Dans le premier cas, non seulement elle montre une résistance particulière, étant capable de survivre un certain temps à une dette d'oxygène, mais, à la limite, elle met en œuvre des moyens de secours en faisant appel à un autre milieu, l'air atmosphérique. Par suite de la rapidité de diffusion et de la grande mobilité des gaz dans ce milieu, elle est pratiquement assurée d'y trouver de l'oxygène dans la proportion de 21 %, quelle que soit la composition de son biotope aquatique. Elle est donc bien armée pour survivre aux conditions extrêmes qui peuvent régner dans les eaux stagnantes peu profondes ou envahies de végétation.

La larve de *Perla* habite exclusivement les eaux courantes, à la température et à la composition gazeuse plus stables dans le temps et plus favorables. Ce milieu se découpe cependant en une mosaïque de biotopes juxtaposés, différant en premier lieu par la vitesse du courant. Or nous avons vu que les mouvements respiratoires de *Perla* dépendent justement de cette vitesse. Se déclenchant en milieu stagnant, ils permettent en fait à l'animal de suppléer au manque de courant, en renouvelant l'eau qui baigne ses branchies. Ceci explique qu'il soit possible à *Perla* de séjourner dans les zones plus abritées, dans les « eaux mortes », à l'abri des pierres, des accumulations de brindilles ou d'autres débris végétaux, milieux pour lesquels les larves de l'*Azergues* semblent montrer une prédilection. Les mouvements ne prennent d'ailleurs toute leur signification qu'à partir de 10°, lorsque les besoins respiratoires de l'animal ne peuvent plus être satisfaits par la diffusion. Dans ces conditions apparaît un certain degré de régulation en fonction de l'oxygène

dissous et des besoins de l'organisme. Cette régulation n'est efficace que dans des limites assez restreintes, mais par suite de leur très lent renouvellement et de la proximité de zones plus agitées, les eaux mortes colonisées par l'animal ont toujours une composition gazeuse favorable. De même, la larve résiste mal à des températures supérieures à 20°, mais les eaux de l'Azergues ne s'échauffent pas davantage.

Le parallélisme avec *Aeschna* devient évident : *Perla* est apte à résister aux variations limitées qui se produisent dans son milieu lotique. Elle possède, grâce à ses mouvements respiratoires, un mécanisme de secours lui permettant de survivre aux conditions extrêmes de stagnation et de température réunies qui sont susceptibles de régner dans certaines parties de cet habitat.

RÉSUMÉ.

Les enseignements de Travaux Pratiques délivrés à Lyon par la Section de Biologie Animale et Zoologie comprennent, depuis plusieurs années, une étude simple des mouvements respiratoires et de leur régulation chez les larves d'*Aeschna cyanea* (mares et marécages de la région) et de *Perla abdominalis* (petite rivière de montagne).

1) Si les mouvements respiratoires sont obligatoires chez *Aeschna*, ils apparaissent seulement, chez *Perla*, comme un moyen de secours pour suppléer à l'absence momentanée de courant.

2) Les deux espèces sont capables de régler la fréquence de ces mouvements d'après la teneur en oxygène dissous, mais les possibilités d'*Aeschna* sont beaucoup plus étendues que celles de *Perla*.

3) Il semble que, chez *Aeschna*, une faible dose de gaz carbonique produise une accélération du rythme respiratoire, mais qu'une dose plus forte ait un effet narcotique.

4) La température provoque une accélération du rythme, qui se montre proportionnelle à l'augmentation de la consommation d'oxygène chez *Aeschna*, mais bien supérieure à cette augmentation chez *Perla*. On en conclut qu'au froid, cette dernière se procure l'oxygène nécessaire autant par diffusion dans l'eau immobile que par agitation des branchies.

L'intérêt que présente chacun de ces phénomènes pour la survie de l'animal dans son milieu naturel est alors mis en évidence.

A STUDY IN THE RESPIRATORY MOVEMENTS OF TWO AQUATIC INSECT NYMPHS BY ECOLOGY CLASSES.

During the last few years, the authors have organized ecology classes dealing with the respiratory activity of the nymphs of *Aeschna cyanea* and *Perla abdominalis*. Both species were collected in the neighbourhood of Lyons, the former in ponds and swamps, the latter in a mountain stream.

1. Gill ventilation is indispensable for *Aeschna*, whereas for *Perla* it only appears as an emergency system enabling the animal to outlive a temporary absence of current.

2. Both species are able to regulate their rate of ventilation according to the oxygen content of the water, *Aeschna* having much greater regulative capacities than *Perla*.

3. The ventilation rate of *Aeschna* is increased by ca. 50 mg/l carbon dioxide. But double that dose has a narcotic effect.

4. In *Aeschna* the ventilation rate varies according to temperature roughly in the same proportion as that of oxygen consumption. But in *Perla* the former is dependent on temperature to a much greater degree than the latter. It is concluded that, for *Perla* at low temperature, diffusion through the still water plays as important a part as body undulations in providing the oxygen required by the gills.

The incidence of these findings on the survival of the animals in the field is discussed.

BIBLIOGRAPHIE

- BABAK (E.) et FOUSTKA (O.), 1907. — Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Libellulidenlarven (und Arthropoden überhaupt). *Arch. ges. Physiol.*, CXIX, pp. 530-548.
- BISHOP (D.W.), 1950. — Respiration and metabolism. In PROSSER, *Comparative animal physiology*, VIII, pp. 209-289, Philadelphia.
- ELLENBY (C.), 1951. — Body size in relation to oxygen consumption and pleopod beat in *Ligia oceanica* L. *J. exp. Biol.*, XXVIII, pp. 492-507.
- HARNISCH (O.), 1951. — Hydrophysiologie der Tiere. *Binnengewässer*, XIX, Stuttgart.
- HIESTAND (W.A.), 1931. — The relation of oxygen tension to oxygen consumption in the Insects and the Crayfish. *Proc. 46th ann. Meeting Ind. Acad. Sci.*, XL, pp. 345-346.
- HUGUES (G.M.) et MILL (P.J.), 1966. — Patterns of ventilation in dragonfly larvae. *J. exp. Biol.*, XLIV, pp. 317-333.
- KNIGHT (A.W.) et GAUFIN (A.R.), 1963. — The effect of water flow, temperature and oxygen concentration on the Plecoptera nymph, *Acroneuria pacifica* Banks. *Utah Acad. Sci., Arts, Letters, Proc.*, XL, pp. 175-184.
- KNIGHT (A.W.) et GAUFIN (A.R.), 1964. — Relative importance of varying oxygen concentration, temperature and water flow on the mechanical activity and survival of the Plecoptera nymph, *Pteronarcys californica* Newport. *Utah Acad. Sci., Arts, Letters, Proc.*, XLI, pp. 14-28.
- KNIGHT (A.W.) et GAUFIN (A.R.), 1965. — Function of stonefly gills under reduced dissolved oxygen concentration. *Utah Acad. Sci., Arts, Letters, Proc.*, XLII, pp. 186-190.
- LISON (L.), 1958. — Statistiques appliquées à la biologie expérimentale. Paris.
- PATTÉE (E.), 1955. — La consommation d'oxygène de quelques larves aquatiques d'Insectes et ses variations. *Dipl. Et. Sup. Sc. Nat.*, Lyon.
- ROSTAND (J.), 1935. — La vie des Libellules. Paris.
- STAHN (I.), 1929. — Über die Atmungsregulation, besonders die Kohlensäure-regulation bei *Dixippus morosus* und *Aeschna grandis*. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol.*, XLVI, pp. 1-86.
- TONNER (F.), 1936. Mechanik und Koordination der Atem- und Schwimmbewegungen bei Libellenlarven. *Z. wiss. Zool.*, CXLVII, pp. 433-454.
- WALLENGREN (H.), 1914 a. — Physiologisch-biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. II. Die Mechanik der Atembewegungen bei Aeschnalarven. *Acta Univ. lund. N.F.*, Afd 2, X, n° 4, 26 p.
- WALLENGREN (H.), 1914 b. — Physiologisch-biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. III. Die Atmung der Aeschnalarven. *Acta Univ. lund. N.F.*, Afd 2, X, n° 8, 28 p.
- WALLENGREN (H.), 1915. — Physiologisch-biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. V. Die Zusammensetzung der Luft der grossen Tracheenstämme bei den Aeschna-larven. *Acta Univ. lund. N.F.*, Afd 2, XI, n° 11, 12 p.

Section de Biologie Animale et Zoologie,
Faculté des Sciences, 16, quai Claude-Bernard, 69 - Lyon-7^e.

(Présenté à la Section d'Anthropologie, de Biologie et de Sciences naturelles générales en sa séance du 17 septembre 1968).