BULLETIN BIOLOGIQUE

DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR ALFRED GIARD

ET CONTINUÉ PAR

L. BLARINGHEM (Paris), P. BRIEN (Bruxelles),
M. CAULLERY (Paris), L. GALLIEN (Paris), P.-P. GRASSÉ (Paris),
Et. RABAUD (Paris), G. TEISSIER (Paris), Et. WOLFF (Strasbourg).

PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS FINANCIER DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

INFLUENCE D'UN CHANGEMENT

DE TEMPÉRATURE

SUR LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE

ET PHÉNOMÈNE D'ACCOUTUMANCE

CHEZ QUELQUES LARVES AQUATIQUES

D'INSECTES

PAR

E. PATTÉE

PARIS

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS
105, BOULEVARD RASPAIL
PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE
108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

E. PATTÉE

Assistant à la Faculté des Sciences de Lyon. Laboratoire de Zoologie.

INFLUENCE D'UN CHANGEMENT DE TEMPÉRATURE SUR LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE ET PHÉNOMÈNE D'ACCOUTUMANCE CHEZ QUELQUES LARVES AQUATIQUES D'INSECTES

(Avec 3 tableaux et 7 graphiques).

Lorsqu'on veut étudier l'influence de la température sur l'une des fonctions organiques d'un être, sa respiration par exemple, on est tenté de porter les sujets à la température d'expérience et de procéder immédiatement aux mesures, sans prendre de précaution particulière.

Cependant plusieurs auteurs ont pu mettre en évidence une influence des conditions existant dans le milieu d'où provient l'animal, notamment de la température de ce milieu, sur l'intensité du métabolisme ou de l'activité

générale durant l'expérience.

C'est ainsi qu'en élevant la température de 10° C, Montuori (1907 et 1913, d'après Raffy, 1933) observe chez certains animaux marins que le métabolisme augmente d'abord pour diminuer ensuite jusqu'à des valeurs parfois inférieures à celles qui correspondaient à la température initiale; il y a accoutumance à la nouvelle température.

Dirken retrouve le même phénomène en 1922 pour Periplaneta. Après tout changement de température, la consommation d'oxygène augmente pendant le premier jour, le métabolisme basal ne s'établissant qu'ensuite et progressivement.

Selon Raffy (1933), Van der Heyde aurait également observé un méca-

nisme d'accoutumance chez des Poissons.

Dans leurs études sur les larves d'Insectes et sur d'autres Poïkilothermes, M. H. Sayle en 1928 et A. Raffy en 1933 ont été amenées à tenir compte de ce phénomène. M. H. Sayle, par exemple, refroidit ou réchauffe des larves d'Aeschna par paliers successifs. La courbe traduisant la variation du dégagement de gaz carbonique est en dents de scie. A chaque changement de température correspond une variation brusque (augmentation dans le cas d'un réchauffement, diminution dans le cas d'un refroidissement), puis,

l'animal s'adaptant, son métabolisme reprend presque les valeurs initiales.

Dirken (1922) note au contraire une augmentation du métabolisme lors d'une brusque variation de la température, quel qu'en soit le sens.

Edwards (1946) ne constate aucune influence sur Musca et Melanotus.

Agrell (1947) déduit de ses expériences sur plusieurs Insectes que le changement peut avoir des effets très variés suivant les espèces. Mais ces résultats concernent tous des Insectes aériens.

Les travaux de Mellanby, en 1939, se rattachent au même sujet. Cet auteur estime que le degré d'activité « rate of movement » d'un animal est directement mesurable par le taux de son métabolisme. Or il constate que l'immobilisation de ses Insectes par le froid (« chill-coma ») se produit à une température qui dépend fortement de celle où vivaient les animaux. Si on laisse séjourner les sujets à une température plus basse que celle où ils se trouvaient auparavant, il se produit une adaptation, qui demande environ 20 heures, et la température d'immobilisation se trouve abaissée. Pour un séjour à une température plus élevée, le point d'immobilisation se trouve au contraire relevé.

Les espèces que nous avons étudiées, principalement des Odonates, des Ephémères et des Plécoptères, proviennent des rivières et des mares de la région lyonnaise, du Mâconnais et de la Bresse. Toutes sont des larves aquatiques, consommant l'oxygène dissous dans l'eau.

L'oxygène est dosé dans l'eau d'un flacon où a séjourné l'animal et dans l'eau d'un flacon-témoin, par la méthode chimique de Winkler. La consommation de l'animal est déduite de la différence entre les deux teneurs en oxygène. La précision de la méthode est de l'ordre de 10 %. Les résultats sont exprimés en millimètres cubes d'oxygène par heure et par gramme d'animal sec.

Une première série d'expériences a pour but de mettre en évidence le phénomène d'accoutumance à la température chez les larves que nous avons employées.

Pour les réchauffer ou les refroidir, les récipients contenant les animaux sont placés dans un bain-marie réglé à la température où auront lieu les mesures. La durée du séjour à cette température, ou temps d'accoutumance, est comptée à partir du moment où l'équilibre thermique est atteint.

Deux mesures comparatives sont alors effectuées sur le même animal. La première presque aussitôt et la seconde quelques heures plus tard. L'intervalle entre les deux mesures peut être déduit de la différence entre la durée de la première mesure et le temps d'accoutumance qui précède la seconde. Lorsque l'intervalle entre les mesures le permet, les larves sont replacées dans des cristallisoirs plus vastes, avec végétation et aérateur le cas échéant. Des expériences préalables ayant montré qu'il n'y avait aucune variation du métabolisme en fonction de la durée des mesures, nous pourrons comparer des résultats obtenus pour des temps très différents.

Les expériences de réchauffement ont été reportées dans le tableau I. Dans 13 cas sur 15, la consommation d'oxygène est plus forte peu après le réchauffement; elle double même parfois.

TABLEAU I

Instruence d'un rechaussement rapide sur le métabolisme.

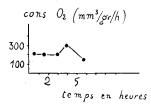
Le temps d'accoutumance sépare l'arrivée des animaux à la température de la mesure et le début de celle-ci.

	om. /h.	H H H H H H H H H H H H H H H H H H H
စ္	Consom. /g./h.	2.093 8649 849 649 649 649 649 649 1.390 1.390 1.390 1.740 1.630
2º mesure	Durée	30 Bn. 30
	Temps d'accou- tumance	40 mn. 30 mn. 40
e e	Consom. /g./h.	2.076 mm³ 2.691 » 1.714 » 1.460 » 4.220 » 4.220 » 1.745 » 1.418 » 1.418 » 1.418 » 1.428 » 1.4365 » 1.365 »
ıre mesure	Durée	40 mn. 30 mn. 1 h. 30 1 h. 30 1 h. 30 7 h. 7 h. 7 h. 7 h.
	Temps d'accou- tumance	0 HB
Température A	de l'exp.	24. 2555 2005 2005 2005 608 608 608 1332 1332 1332
Tempé	antérieure de l'exp.	1777 నినిశిశిశిశిధిలి
	Poids	13 Bg. 113 S S S S S S S S S S S S S S S S S S
	Espèce	Perla abdominalis Perla obdominalis Perla bipunctata Isoperla grammalica Gordulegaster amulatus Perla abdominalis
	Date	11-10-1952. 13-3-1952. 13-3-1953. 13-3-1953. 13-3-1953. 19-2-1953. 19-2-1953. 20-2-1953. 20-2-1953. 20-2-1953.

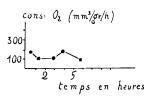
Les expériences de refroidissement ont été reportées dans le tableau II, qui se divise en deux parties. La première partie correspond, pour un refroidissement, au tableau I: la première des deux mesures comparatives est effectuée relativement tôt après le refroidissement. Dans 10 cas sur 11, la consommation est plus faible peu après le refroidissement.

On retrouve donc les deux phases décrites par M. H. SAYLE (1928): le choc

initial, puis l'accoutumance.

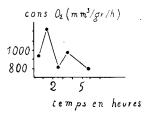


Graphique A. — Métabolisme de deux Libellula pesant 96 milligrammes en moyenne.

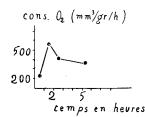


Graphique B. — Métabolisme de deux Libellula pesant 100 milligrammes en moyenne.

Ce même auteur observe encore le phénomène 48 heures plus tard. Au contraire, dans nos expériences, il semble que la consommation soit redevenue normale après 15 à 20 heures, à moins que les espèces étudiées ne soient pas sensibles aux variations brusques de température. En effet, dans la seconde partie du tableau II, où la première des deux mesures comparatives



Graphique C. — Métabolisme de deux Libellula pesant 65 milligrammes en moyenne.



Graphique D. — Métabolisme de deux Libellula pesant 65 milligrammes en moyenne.

débute au moins 14 heures après le refroidissement, le chiffre le plus fort de consommation se trouve tantôt dans une colonne, tantôt dans l'autre.

Dans le but de connaître le détail de la courbe représentant les variations du métabolisme pendant les quelques heures qui suivent un réchauffement, nous avons choisi trois larves ou groupes de larves.

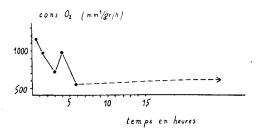
Les deux premiers groupes comprennent de grosses larves d'Odonates

Anisoptères:

- Libellula depressa L. et Libellula quadrimaculata L. (Dét. Docteur Fraser). Etant donné la grande ressemblance de leurs stades larvaires, nous n'avons pas séparé ces deux espèces, qui vivaient ensemble dans la

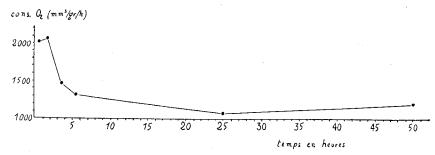
couche de vase grise et de feuilles en décomposition recouvrant le fond d'un abreuvoir de maçonnerie. Ces larves ont été récoltées le 22-11-1952, sur le territoire de la commune de Laiz (Ain), la température de l'eau étant de 11°.

— Aeschna cyanea Müller (Dét. Docteur Fraser). Cette espèce vivait sur les tiges de cresson d'une mare située également dans la commune de Laiz. Date de la récolte 20-12-1952, température de l'eau 6°.



Graphique E. — Métabolisme de deux Aeschna pesant 31 milligrammes en moyenne.

— A la différence des espèces précédentes, l'Ephémère Ecdyonurus venosus Fabricius (Dét. Docteur Demoulin) est une petite larve d'eau courante qui vivait dans les bancs de cailloux du Rhône, à la hauteur du pont de l'Université à Lyon. Le courant était extrêmement variable dans cette zone formée



Graphique F. — Métabolisme de deux *Ecdyonurus* pesant 17 milligrammes en moyenne.

par une succession de bassins calmes se déversant les uns dans les autres par de petits rapides. Date de la récolte 2-4-1954, température de l'eau 8°5 (¹).

Des séries de mesures répétées ont permis d'établir le tableau III et les graphiques correspondants, qui concernent uniquement des expériences de réchauffement.

Les Libellula se montrent peu sensibles aux chocs thermiques, les larves les plus grosses faisant preuve de la stabilité la plus grande (courbes A à D).

(1) Une autre étude sur *Ecdyonurus venosus* a montré l'influence calmante de quelques cailloux placés sur le fond du flacon d'expérience (Wautier et Pattée, 1955). Les mesures sur *Ecdyonurus* citées ici ont donc été effectuées avec ce support.

TABLEAU II

Influence d'un refroidissement rapide sur le métabolisme. Le temps d'accoutumance sépare l'arrivée des animaux à la température de la mesure et le début de celle-ci.

	\	Température	rature	.1	re mesure			2º mesure	
	Poids	antérieure	de l'exp.	Temps d'accou- tumance	Durée	Consom. /g./h.	Temps d'accou- tumance	Durée	Consom. /g./h.
۳,	32 mg.	15°	9	o mn.		130 mm ³			232 mm
-	· *	ភ្ជ <u>ី</u> រូ	9			, 767 , 232			
	^ ^	150	စီ ဇီ	 o c	6 6 7 6	 636 636	7 60 20 10 10 10	7 7 P. p.	. 000°.1
33		1305	ကိ				2 jours		371 »
က	*	1305	30				2 jours		
က	*	.91	1308			879 »	30 h.		
27	â	100	302	4 h.			22		545 »
20 9	a :	001	6 00°,				22 D.		
45	* *	120	10 8 8 0	6 h.	14 h.		24 h.	5 p.	580
		001	ကိ	15 h.					
	<u> </u>	001	ကို	15 h.					
~ <i>~</i>		00.	9 e	15 p.	G .	770 %	24 n.	16 p.	
	_	120	8.7	14 h.					
35		120	8.7	14 h.					
31	â	120	7.8	14 h.		353 "			
161	_	110	အို	20 h.		67 »			41 %
001		011	308	ر د د	بر ح	« III	50 h	٧ ٧	82
S.		•)				:		
31	<u> </u>	011	3°8	20 h.		« <u>с</u> б1	50 h.	4 p.	73 »
36	â	13°	å	2 jours	4 h.	359 »	3 jours	4 h.	« †9 †
95	_		å	Sinone		, 90E	3 1011's		. 005

TABLEAU III

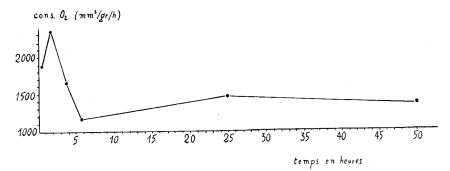
Variation du métabolisme pendant le temps qui suit un réchauffement.

Le temps d'accoutumance sépare l'arrivée des animaux à la température de la mesure et le début de celle-ci.

	Sujets	Tempér	atures	Temps		Consom.
Date	d'expérience	antérieure	d'exp.	d'accou- tumance	Durée	/g.
29-1-1953		40	1207	o h	1 h.	293 nim³
29-1-1953	. 2	>>	- - ,	ı h.	»	214 »
29-1-1953.	Libellula	»	»	2 h. 30	»	222 »
29-1-1953.	. (96 mg.)	>>	»	3 h. 3o))	290 »
29-1-1953	. (30 === 8 //	>>	»	5 h.	1 h. 30	202 »
29-1-1953		40	1207	o h	1 h.	211 »
29-1-1953.	. 2) »	» ·	ı h.	»	216 »
29-1-1953	Libellula	»))	2 h. 30	>>	218 »
29-1-1953	. (100 mg.)	»	»	3 h. 3o	>>	306 »
29-1-1953		»	»	5 h.	ı h. 30	171 »
1-12-1952		1508	25%	o h,	1 h.	942 »
1-12-1952.	. 2	»))	ıh.	»	1.220 »
1-12-1952	. Libelluta	»))	2 h.	»	8 08 »
1-12-1952	. (65 mg.)	>>))	3 h.	»	965 »
1-12-1952	•	»	»	4 h.	5 h.	803 »
5-12-1952	. 2	40	1305	o h.	ı h.	224 »
5-12-1952	Libeltula	>>	»	ı h.) >	556 »
5-12-1952	(65 mg.)	»	»	2 h.	»	402 »
5-12-1952	. (00 mg.)	»	>>	3 h. 15	4 h.	360 »
29-1-1953		4°	1207	o h.	ı h.	1.150 »
29-1-1953	. 2	»	»	ıh.	»	976 »
29-1-1953	· Aeschna	»	»	2 h. 30	»	70 5 »
29-1-1953	(31 mg.)))	»	3 h, 3o	»	976 »
2 9- 1- 1953	· (01 mg.)	»	»	5 h.	1 h. 30	542 »
3-2-1953,	<u> </u>	>>	130	ı jour	2 h. 3o	585 »
3-4-1954		2°5	14°5	o h.	1 h,	2.020 »
3-4-1954	$\cdot \mid _{3}$	»	»	i h.	1 h 15	2.070 »
3-4-1954	· Ecdyonarus	»	150	2 h. 30	a h.	1.485 »
3-4-1954	(rž me)	»	»	4 h. 3o	2 h. 30	1.330 »
4-4-1954	• (17 mg.)	»	1505	24 h.	2 h.	1.060 »
5-4-1954	•	»	140	50 h.	2 h.	1.230 »
3-4-1954	•	2°5	1405	o h.	ı h.	1.890 »
3-4-1954	. 3	»	»	ıh.	1 h. 15	2.335 »
3-4-1954	· Ecduonurus	>>	150	2 h. 30	2 h.	r.655 »
3-4-1954	(12 mg.)	*	»	4 h. 30	2 h. 30	1.178 »
4-4-1954	•	»	15.5	24 h.	2 h.	1.458 »
5-4-1954	•	. »	140	50 h.	2 h.	1.380 »

Les Aeschna, par contre, réagissent beaucoup plus nettement, mais l'effet du réchauffement ne semble pas durer plus de 5 heures (courbe E).

Chez Ecdyonurus, la secousse est très forte et atteint son maximum à la



Graphique G. — Métabolisme de deux Ecdyonurus pesant 12 milligrammes en moyenne.

deuxième heure, comme pour les petites Libellula. De même que pour Aeschna, la cinquième heure voit la consommation redevenir normale. Enfin les larves les plus petites montrent la pointe de deuxième heure la plus nette (cf. Libellula) (courbes F et G).

Ces résultats appellent plusieurs conclusions:

1) La température des biotopes naturels, rivières ou mares, ne varie pas de 5° ou 10° dans l'espace d'une heure. C'est donc le métabolisme après accoutumance à la température qu'il faut mesurer, si l'on veut obtenir des résultats valables du point de vue écologique. On doit prendre soin d'éliminer toute influence de l'état antérieur.

Agrell constate en 1947: « This fact is quite important as far as the method of investigation is concerned, as it shows that in quantitative experiments on the effect of the thermal environment on respiration, the environmental temperature from which the test animals are obtained may influence the results. However, no change common to all the test insects could be traced ». « Ce fait est très important en ce qui concerne la méthode d'étude, car il montre que, dans des mesures quantitatives concernant l'effet de la température sur la respiration, la température d'où proviennent les sujets d'expérience peut influencer les résultats. Cependant, aucun changement commun à tous les Insectes étudiés n'a pu être décelé ».

Il est donc nécessaire, avant toute mesure, d'habituer les animaux à la nouvelle température aussi longtemps à l'avance que possible. Nous avons vu que, d'après Sayle, il faudrait attendre 3 fois 24 heures. Nos propres résultats semblent indiquer que 6 ou 7 heures produisent une accoutumance suffisante.

2) On peut rapprocher de ce phénomène d'accoutumance la notion de

température physiologique. La température a une action sur le métabolisme qui dépend, non de sa valeur absolue, comme c'est le cas pour les réactions chimiques, mais de l'écart par rapport à la valeur antérieure. C'est ainsi que certaines larves de l'Odonate Pyrrhosoma nymphula ont consommé à 4°5: 233 mm³ d'oxygène/gramme/heure lorsque les sujets venaient de 1° (réchauffement) et seulement 129 mm³/gramme/heure lorsqu'ils venaient de 7°5 (refroidissement). L'intensité du métabolisme semble donc réglée par un mécanisme analogue à celui de la perception thermique, et pourrait alors dépendre du système nerveux, comme le pensait Dirken (1922).

3) Les Ecdyonurus sont plus sensibles que les Aeschna, qui elles-mêmes le sont plus que les Libellula. Les courbes relatives aux petits exemplaires d'Ecdyonurus et de Libellula montrent également des amplitudes plus fortes, que celles des mêmes exemplaires de taille supérieure. La sensibilité au réchauffement semble donc suivre la gradation des tailles.

Larves classées par ordre de sensibilité décroissante										Poids	
Petits Ecdyonarus.										12 mg.	
Grands Ecdyonurus Aeschna										17 » 31 »	
Aeschna	•	•	•	•		•	•	٠	-		
Petites <i>Libellula</i> . Grandes <i>Libellula</i> .		•	•	٠	•		٠	•	•	65 »	
Grandes Libellula.									- [96 et 100 mg.	

L'influence de la taille des larves semble la plus nette. Mais deux autres facteurs permettent de ranger ces animaux dans le même ordre

C'est d'abord l'activité des sujets, qui décroît des *Ecdyonurus* vifs et agiles, aux *Libellula* immobiles, lourdes et maladroites, en passant par les *Aeschna* qui parcourent lentement mais continuellement la végétation aquatique ou le fond de leur bocal.

C'est ensuite l'habitat, qui sépare les Odonates d'eau stagnante où les variations thermiques sont relativement marquées, des *Ecdyonurus* d'eau courante, où ces variations sont plus atténuées.

Nous avons d'ailleurs retrouvé l'influence de ces trois facteurs : taille, activité et habitat, sur le niveau moyen du métabolisme ainsi que sur l'allure de la courbe représentant les variations du métabolisme en fonction de la température, chez toutes nos larves (Pattée, 1955).

BIBLIOGRAPHIE

AGRELL (I.). — Some experiments concerning thermal adjustement and respiratory metabolism in insects. Arkiv. Zool., XXXIX, A, no 10, 1947, pp. 1-48. DIRKEN (M. N. J.). — La relation entre les changements de température et la consommation d'oxygène par les animaux à sang froid. Archives Néerland. de Physiol., VII, 1922, pp. 126-131.

EDWARDS (G. A.). — The influence of temperature upon the oxygen consumption of several Arthropods. J. Cell. Comp. Physiol., XXVII, 1946, pp. 53-64.

Mellanby (K.). - Low temperature and insect activity. Proc. Roy. Soc. London

B, CXXVII, 1939, pp. 473-487.

PATTÉE (E.). — La consommation d'oxygène de quelques larves aquatiques d'Insectes et ses variations. Diplôme d'Et. Sup. Sc. Nat. Lyon, 1955.

RAFFY (A.). - Recherches sur le métabolisme respiratoire des Poïkilothermes

aquatiques. Thèse Paris, 1933. Annales de l'Institut océanographique, nouvelle série. XIII, 1933, p. 257-393.

SAYLE (M. H.). — Factors influencing the rate of metabolism of Aeschna

umbrosa nymphs. Biol. Bull., LlV, 1928, pp. 212-230. Wautier (J.) et Ратте́е (E.). — Expérience physiologique et expérience écologique. L'influence du substrat sur la consommation d'oxygène chez les larves d'Ephéméroptères. Bull. Soc. Linnéenne Lyon, XXIV, no 7, 1955, pp. 178-183.