PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

T. LXII (1928) Fascicule 1

BULLETIN BIOLOGIQUE

DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD.

ET CONTINUÉ PAR

L. BLARINGHEM (Paris).
G. BOHN (Paris).
M. CAULLERY (Paris).
CH. JULIN (Liège).
F. MESNIL (Paris).
P. PELSENEER (Bruxelles)
CH. PÉREZ (Paris).
ET. RABAUD (Paris).

SUR LA PRÉTENDUE ADAPTATION MORPHOLOGIQUE DES LARVES A LA VIE RHÉOPHILE

PAR

A. POPOVICI-BAZNOSANU

PARIS
Laboratoire d'Evolution des Êtres organisés, 105, Boulevard Raspail
Les Presses universitaires de France, 49, Boulevard Saint-Michel

HOMMAGE DE L'AUTEUR

SUR LA PRÉTENDUE

ADAPTATION MORPHOLOGIQUE DES LARVES A LA VIE RHÉOPHILE

A. POPOVICI-BAZNOSANU
Professeur de Zoologie
à l'Université de Bucarest

SUR LA PRÉTENDUE ADAPTATION MORPHOLOGIQUE DES LARVES A LA VIE RHÉOPHILE

Les caractères du torrent comme milieu d'eau douce sont tout à fait particuliers. Contrairement à ce que l'on peut observer dans les eaux stagnantes ou tranquilles, le torrent offre peu d'hospitalité aux animaux puisque son lit est constitué par des pierres ou des cailloux, l'écoulement des eaux s'effectue avec rapidité, la température de l'eau est constamment basse et la nourriture végétale, proprement dite, est peu abondante.

Les conditions d'existence que nous venons d'indiquer font que plusieurs groupes d'animaux (Protozoaires, Rotifères, Lamellibranches, Coléoptères, Rhynchotes, etc.) ne sont que très faiblement représentés dans le torrent ou peuvent même manquer totalement. En revanche nous trouvons des Planaires, des Hydracariens, larves d'Ephémérines, de Diptères, etc., qui y abondent.

L'étude de ces derniers groupes d'animaux a conduit les Zoologues à voir dans leur organisation une adaptation morphologique spéciale à la vie torrenticole.

Le Prof. Zschokke dans un chapitre de son ouvrage : *Die Tierwelt der Hochgebirgsseen* (1900) résume le résultat de ses recherches sur les animaux examinés dans plusieurs lacs alpins et plusieurs torrents. Il constate d'abord que la température des torrents est de 4°-12° C. et ce n'est que très rarement que cette dernière est dépassée. Il note également le desséchement des torrents pendant l'été au moment où la fonte des neiges est finie. De pareils torrents à existence temporaire n'hébergent que des larves d'insectes qui peuvent y arriver chaque printemps.

Voici maintenant la manière dont il résume les adaptations qu'il a observé chez les animaux des torrents :

1) L'absence de nourriture végétale fait que la plus grande partie des animaux torrenticoles sont carnivores.

2) La disparition complète de toute capacité de natation. Les animaux qui y vivent, rampent ou patinent à la surface des cailloux ou bien s'accrochent aux pierres ou aux mousses voisines.

3) Comme ces animaux ne peuvent venir à la surface de l'eau pour prendre l'air, ils respirent par des branchies trachéennes ou par leur tégument.

4) Ces animaux résistent à la force du courant par la réduction de leur corps.

5) Le même but est atteint par l'aplatissement du corps et des pattes.

6) Ils peuvent résister au courant par des cachettes spéciales, telles que la construction de tubes où ces larves hébergent. Parfois, comme c'est le cas des larves de Trichoptères, la résistance est encore augmentée par le fait que leurs tubes sont alourdis par des cailloux.

7) Des organes de fixation spéciaux comme les griffes, ventouses, etc., peuvent aussi servir à vaincre la résistance du courant.

8) Le prolongement de la période larvaire déterminée par la pénurie de la nourriture, serait également considéré comme une adaptation.

Steinmann dans son ouvrage *Die Tierwelt der Gebirgsbäche* (1907) énumère d'abord les animaux qui constituent la faune torrenticole du Jura, de la Forêt Noire, des Alpes et du Karst, et ensuite il insiste sur les particularités biologiques et morphologiques des Hydracariens, des larves des Ephémérines et des Diptères. Il finit par un chapitre de généralités dans lequel il résume de la manière suivante les adaptations des animaux à la vie torrenticole.

1) L'aplatissement dorso-ventral ;
2) l'augmentation de la surface d'adhésion ;
3) la réduction de la surface du corps de l'animal ;
4) l'apparition des organes de fixation et de rétention ;
5) réduction des poils destinés à la natation ;

6) augmentation des dimensions des œufs ainsi que le prolongement de la vie embryonnaire.

Dans un résumé publié dans *Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde*, sous le titre : *Die Tierwelt der Gebirgsbäche* (1908) STEINMANN insiste sur les mêmes adaptations, et à la page 271 il conclut :

« Die echte Bachfauna scheint aus Tümpel und Seeformen hervorgegangen zu sein. Oft lassen sich nach dem Grad der morphologischen Anpassung ans Bachleben aus nahe verwandten Gattungen und Arten eigentliche Stufenreihen aufstellen, man kann verfolgen, wie schrittweise die merkmale des stehenden Wassers Schwimmvermögen, Ruder und Steuerapparate, Luftatmung etc verloren gehen, während torrenticole Merkmale, Fixations und Retentionseinrichtungen, Hautatmung u. s. w. sich immer mekr entwickeln ».

August THIENEMANN très enthousiasmé par les conclusions de STEINMANN, reprend la question de l'adaptation des animaux torrenticoles. Dans son ouvrage : *Der Bergbach des Sauerlandes* (1912), il présente une analyse détaillée des différents faciès des torrents, se déclare tout à fait d'accord avec les conclusions de STEINMANN.

En 1915, STEINMANN publie un ouvrage destiné de guide aux travaux pratiques : *Praktikum der Süsswasserbiologie I. Teil Die Organismen des fliessenden Wassers*, dans lequel il insiste de nouveau sur les particularités morphologiques des animaux des torrents, qu'il appelle cette fois-ci : *animaux rhéophiles*.

*
* *

Depuis plusieurs années la question de l'adaptation à la vie rhéophile a constitué une de nos principales préoccupations et, en 1920, ayant eu l'occasion d'étudier de plus près les torrents qui s'écoulent en abondance à Sinaïa du massif des Bucegi, nous avons décidé de créer dans cette région, une Station Zoologique qui entre autre, est appelée à s'occuper de la vie des animaux des torrents. Ce projet a été réalisé en 1922.

Dans ce travail nous nous proposons de publier quelques-unes de nos observations faites de 1920-1926, au sujet des animaux torrenticoles.

1. La larve d'Ecdyurus.

D'après STEINMANN, la larve d'*Ecdyurus* serait adaptée à la vie des torrents, d'abord par l'aplatissement dorso-ventral du corps et ensuite par l'augmentation de la surface d'adhésion avec les pierres auxquelles elle reste accrochée.

Grâce à l'aplatissement, la larve est mise à l'abri du courant. En même temps l'animal gagne en largeur ce qu'il perd en hauteur, et le volume reste le même. L'augmentation de la surface d'adhésion serait assurée par les particularités suivantes, d'après cet auteur :

1) la tête, ayant la forme d'un bouclier, adhère au substratum par une rangée de poils très fins sur son bord antérieur ;

2) la face ventrale du thorax et de l'abdomen serait complètement plane, ce qui déterminerait le contact avec le substratum par le dispositif qu'il appelle « Schlittenschienen » ;

3) Grâce à l'orientation oblique des lamelles trachéo-branchiales il s'établirait un contact très intime entre le corps de la larve et la pierre, de manière que le courant ne puisse le déplacer ;

4) les poils longs, disposés en forme de peigne sur le bord postérieur du fémur et du tibia, aplatis et foliiformes, de ces larves, constitueraient une nouvelle cause d'adhésion au substratum. D'autre part, comme la larve se déplacerait les pattes étendues horizontalement, le corps de l'animal patinerait tout simplement sur la pierre sans se détacher du substratum ;

5) les trois cerques de l'extrémité abdominale ne seraient pas moins utiles pour parfaire le contact.

Tout naturaliste qui après avoir lu les conclusions de STEINMANN, regarderait une larve d'*Ecdyurus*, vivante ou en préparation sur un porte-objet, serait sûrement suggestionné par les descriptions de cet auteur et très disposé à adopter ses vues sur l'adaptation morphologique spéciale dûe au courant rapide des torrents.

Si, au contraire, on se proposait de faire au préalable une analyse détaillée et objective d'une pareille larve, on arriverait à la conclusion que la larve d'*Ecdyurus* représente le type

habituel des larves d'Ephémérines, et que nous sommes très loin des soit-disant adaptations de STEINMANN.

En effet, nos observations sur un grand nombre d'individus de cette larve, faites aussi bien sur des animaux vivants dans les torrents que dans les aquariums, nous ont conduit à des résultats constants, et ces résultats furent toujours les mêmes, que nous ayons employé soit la loupe binoculaire, soit la loupe du « Planktonsucher ». Voici les conclusions auxquelles nous sommes arrivés après des observations faites sur des centaines d'exemplaires.

1) Les poils vus par STEINMANN sur le bord antérieur de la tête de l'animal en forme de bouclier, dépendent en réalité de l'appareil buccal. En effet, ce sont des poils appartenant au labrum (fig. 1) et, si l'animal tient la tête plus ou moins appliquée sur le substratum, c'est pour brosser les algues microscopiques de celui-ci.

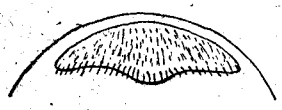


Fig. 1. — Labrum de la larve d'*Ecdyurus*.

2) L'apparence de l'aplatissement dorso-ventral est due au fait que la tête ainsi que le prothorax de la larve se prolongent latéralement sous forme d'ailes (fig. 2). La face ventrale de l'abdomen n'est pas complètement plane. Les bords latéraux postérieurs de chaque anneau présentent un prolongement de couleur noirâtre, une espèce de charnière sur laquelle se trouvent fixées, de chaque côté des anneaux, les lamelles branchiales. Cette charnière est située un peu plus haut que la face ventrale des anneaux. C'est par erreur que STEINMANN se figure que ces charnières ont la forme de « Schienenartige Längsleisten » et qu'il existerait une espèce de « Schlittenschienen » : « Auch an den Hinterleibsringen tritt jederseit ein stark chitinisierter Rand auf, der etwas über die Bauchfläche vorragt. Man ist versucht, an Schlittenschienen zu denken. Jeder Kontaktrand setzt sich nach hinten in eine Spitze fort und deckt das folgende Segment, dessen eigener Kontaktrand etwas weiter innen liegt ». Il n'existe ni les « Längsleisten » ni les « Schlittenschienen » et de plus la face ventrale de l'abdomen ne touche pas la pierre, mais bien au contraire elle reste à une certaine hauteur au-dessus du substratum.

3) Les lamelles des branchies trachéennes sont loin d'établir

un contact entre l'animal et la pierre ; elles sont toutes disposées à un niveau supérieur au substratum ; les premières six paires de lamelles sont animées d'un mouvement continu très vif, qui les fait ressembler à des ailes.

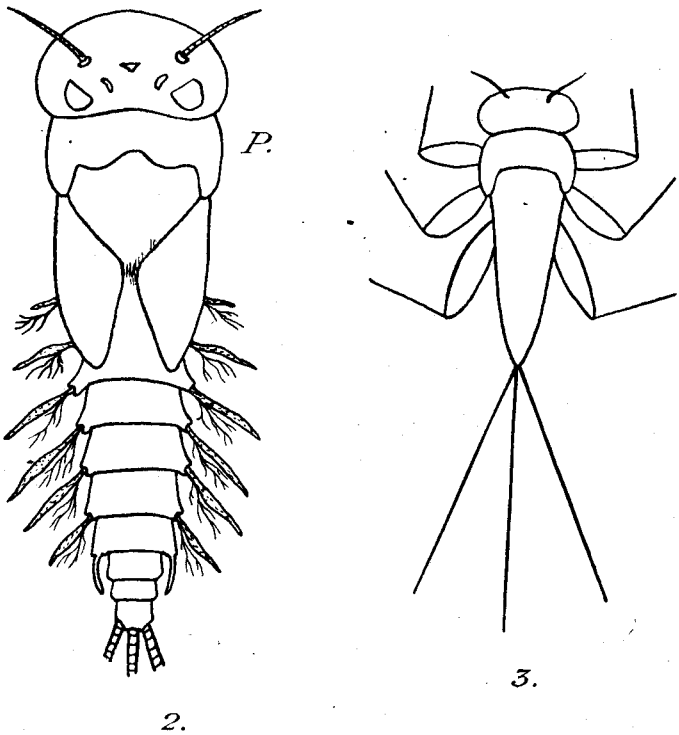
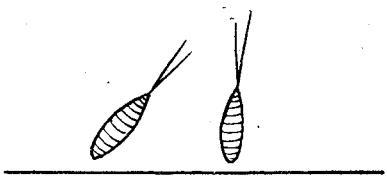


Fig. 2. — Tête, thorax et abdomen de la larve d'*Ecdyurus* (Vue dorsale). P = prothorax.

Fig. 3. — Schéma de la disposition des pattes de la larve d'*Ecdyurus* quand celle-ci est étendue sur une pierre.

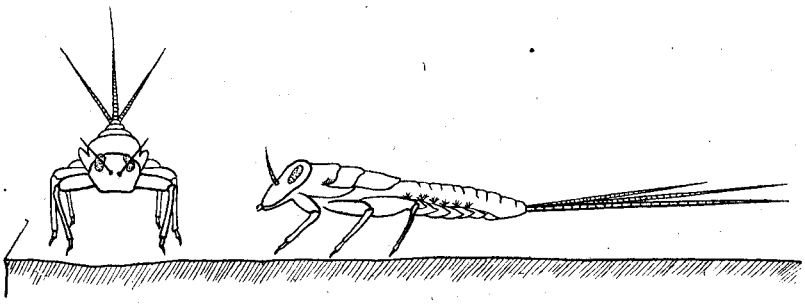
4) En rapport avec l'axe longitudinale du corps, la position des pattes est la suivante (fig. 3) : la première paire est perpendiculaire, tandis que les deux autres paires, sont disposées obliquement vers l'arrière. Dans le torrent, loin d'adhérer à la pierre, les pattes restent relevées au-dessus du substratum. Les poils du fémur des pattes antérieures sont orientés en haut et obliquement, tandis que sur les pattes moyennes et posté-

rieures les poils sont verticaux (fig. 4). En aucun cas ces poils ne sont étendus, comme STEINMANN le soutient, afin d'augmenter la surface d'adhésion. Observée avec attention dans le torrent même, on constate aisément que la larve d'*Ecdyurus* n'adhère pas du tout à la pierre (fig. 5) et que bien au contraire elle y reste accrochée par l'extrémité de ses pattes. Ce n'est que lorsque nous enlevons la pierre du torrent, que la larve s'étend en surface, en se collant pour ainsi dire, de plus en plus intimement à la pierre. C'est ce moment exceptionnel et qui n'est pas naturel qui a induit en erreur STEINMANN et l'a fait soutenir l'adaptation non existente dont il parle : « Die Ecdyurus Larve ist ein sehr schönes Beispiel hochgradi-



4.

Fig. 4. — Disposition des poils sur les fémurs au moment où la larve d'*Ecdyurus* est étendue sur une pierre (La ligne horizontale représente la surface de la pierre).



5.

Fig. 5. — Position de la larve d'*Ecdyurus* sur une pierre (Vue de face et de profil).

ger rheophiler Anpassung ». En réalité la larve d'*Ecdyurus* réussit, grâce à ses pattes terminées par des griffes acérées à se maintenir sur le substratum contre la force du courant.

Si l'on examine au microscope une griffe (fig. 6), on voit qu'elle a la forme d'un crochet qui présente à sa face inférieure deux dents et une crête. Elle s'articule avec le tarse par sa partie dorsale, tandis que par sa face ventrale elle y est reliée

par des muscles et des tendons qui se terminent sur un ressort à l'intérieur du tarse (fig. 7). Grâce à ce dispositif, à la suite de la contraction des cordons musculaires, chaque griffe peut prendre une position perpendiculaire au tarse et de cette manière l'animal se fixe solidement à la pierre. Il n'est pas exact, non plus, comme STEINMANN le soutient, que l'animal patinerait sur le substratum. Bien au contraire, l'animal peut courir en s'accrochant avec ses griffes aux aspérités de la pierre.

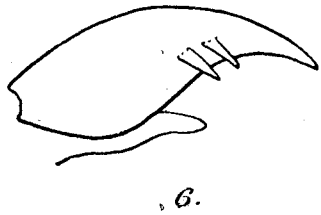


Fig. 6. — La griffe d'une patte de la larve d'*Ecdyurus*.

5) Loin de faire contact avec la pierre, les cerques de l'extrémité abdominale restent continuellement en haut (fig. 5) et on peut suivre facilement la manière dont le courant les fait balancer à droite et à gauche.

En résumé, la larve d'*Ecdyurus* ne présente aucune des adaptations morphologiques que STEINMANN lui a attribué.

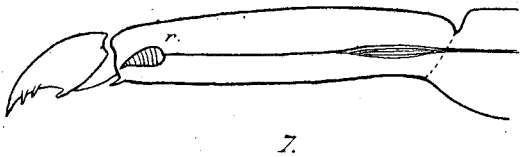


Fig. 7. — L'articulation de la griffe avec le tarse chez la larve d'*Ecdyurus*, r = ressort.

L'aplatissement du corps et un caractère commun à beaucoup d'animaux vivant dans les eaux stagnantes (Nepa, etc.). On n'a jamais pensé y voir une adaptation. L'aplatissement des pattes est si commun à tant d'animaux aussi bien terrestres (l'arachnide Philodrome) que marins (les crabes), et ne peut non plus être considéré comme une adaptation. Pour les espèces citées les pattes aplaties servent, comme on le sait, à exécuter des mouvements latéraux et à rebours. Or les larves d'*Ecdyurus* exécutent, d'une manière évidente, de pareils mouvements.

2. La larve de Rhitrogena.

L'adaptation de cette larve a été décrite par STEINMANN (1907 et 1915), LESTAGE (1921).

De même que pour la larve d'*Ecdyurus*, STEINMANN considère les particularités de la larve de *Rhitrogena* comme un nouvel exemple d'adaptation à la vie torrenticole : « sie ist ein vorzüglich angepasstes rheophiles Geschöpf ». Voici les caractères anatomiques qui, d'après cet auteur, prouvent la parfaite adaptation de cette larve.

1) L'aplatissement dorso-ventral permet à l'animal l'adhésion au substratum.

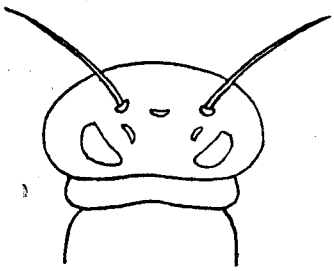
2) Cette adhésion est considérablement augmentée par le fait que la première paire de lamelles branchiales est très développée et réniforme. Ces lamelles auraient d'après STEINMANN, peu de ramifications trachéennes ainsi qu'un nombre insignifiant (2-3 seulement) de fibrilles rudimentaires. De ces caractères il conclut : « Der ganze Apparat scheint seiner ursprünglichen respiratorischen Funktion entfremdet zu sein und dient nun vollständig als Fixationseinrichtung ».

3) Les fémurs sont aplatis et de cette manière la larve peut patiner sur le substratum.

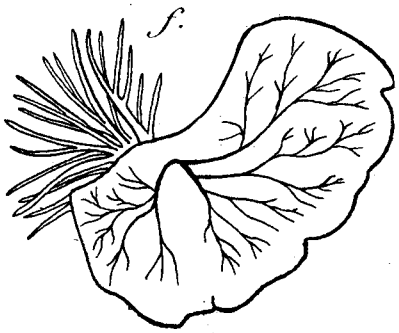
4) L'absence des poils sur les cerques serait d'après STEINMANN un nouveau caractère d'adaptation, à la suite duquel la faculté de natation de la larve disparaît. Ce serait exactement le contraire de ce qu'on peut observer chez les espèces de *Rhitrogena* vivant dans les fleuves, où les cerques possèdent toujours des poils rudimentaires.

Pour nous rendre compte du bien fondé des observations de STEINMANN sur les larves de *Rhitrogena*, nous avons récolté de grandes quantités de ces larves dans les torrents de Sinaïa et nous avons toujours fait nos observations sur des larves vivantes. Il faut remarquer d'ailleurs, que les diverses particularités anatomiques de ces larves nous apparaissent différemment suivant que nous les examinions vivantes, mortes ou conservées dans l'alcool. C'est à cette circonstance qu'il faut attribuer le fait que nos constatations sont tout à fait opposées à celles de STEINMANN. En effet :

1. Nous trouvons que la tête et le thorax sont peu aplatis. Il n'existe pas non plus de prolongements en forme d'ailes du pro-

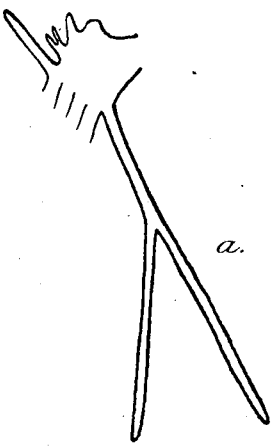


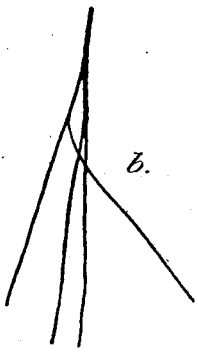
8.



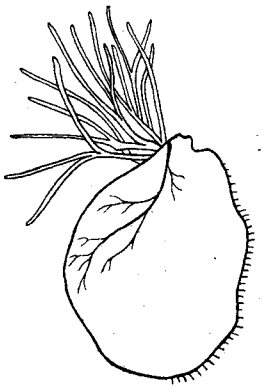
9.

Fig. 8. — La tête et le prothorax de la larve de *Rhitrogena*, vus par la face dorsale.
Fig. 9. — Première lamelle branchiale de la larve de *Rhitrogena*, *f* = fibrilles.





10.



11.

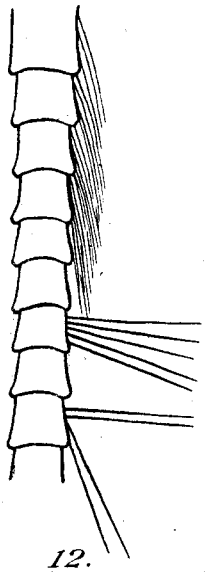
Fig. 10. — Fibrille trachéenne de la larve de *Rhitrogena* (*a*). Schéma de leurs ramifications (*b*).
Fig. 11. — Troisième branchie de la larve de *Rhitrogena*.

thorax (fig. 8). Par conséquent, il ne peut être question d'adhérence au substratum.

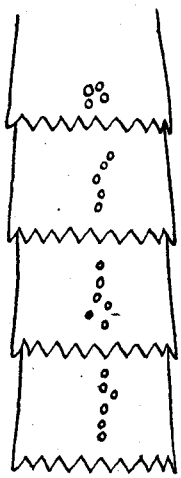
2. La première paire de lamelles branchiales est pourvue

de nombreuses ramifications trachéennes (fig. 9) et elles portent souvent plusieurs touffes de fibrilles (*f*) exactement de même que les lames suivantes (fig. 10, fig. 11). Il serait donc tout à fait inexact de soutenir que ces organes ne peuvent plus servir à la respiration.

3. L'absence des poils sur les cerques, dont parle STEINMANN, n'est qu'une simple apparence. En effet, bien souvent ces poils



12.



13.

Fig. 12. — Les poils du cerque de la larve de *Rhitrogena*.

Fig. 13. — Points d'insertion des poils sur le cerque de la larve de *Rhitrogena*.

restent appliqués le long du cerque et, de cette manière, celui-ci paraît glabre. Un examen attentif montre l'existence de ces poils : il suffit de déterminer une légère pression sur la lamelle couvre objet d'une préparation de cerque, pour voir ces poils s'étendre perpendiculairement ou obliquement sur l'axe longitudinale du cerque (fig. 12). Si l'on appuie davantage, les poils finissent par se détacher tout à fait du cerque et, alors, on peut nettement distinguer leurs points d'insertion sur les anneaux du cerque (fig. 13).

4. Il est également erroné de soutenir que la larve en mou-

vement aurait ses pattes appliquées sur le substratum. Les choses se passent de la même manière que chez la larve d'*Ecdyurus*, c'est-à-dire que les cerques sont libres et flottent dans l'eau. D'autre part la larve est accrochée aux aspérités de la

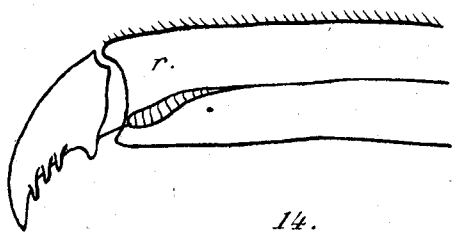


Fig. 14. — La griffe et son articulation avec le tarse de la larve de *Rhitrogena*, r = ressort.

pierre seulement par ses griffes qui présentent un crochet terminal, 3-4 dents et une crête (fig. 14). Le même dispositif que pour la larve d'*Ecdyurus* se trouvant à l'intérieur du tarse, permet à la griffe de prendre une position verticale.

3. La larve de Bætis.

Steinmann distingue parmi les larves de *Bætis* deux catégories : celles qui vivent dans les eaux tranquilles (Wiesenbach, Graben) et d'autres qui sont torrenticoles (Wildbach). Tandis que les premières auraient des poils sur les trois cerques qui fonctionnent comme palettes natatoires (*type Bætis Rhodani*) les secondes n'auraient que deux cerques latéraux bien développés et le médian rudimentaire et, en plus, les poils manqueraient totalement (*type Bætis gemellus*). Or la différence qu'on constate chez les *Bætis* du second type ne serait qu'une adaptation à la vie rhéophile. Un second caractère d'adaptation serait constitué, toujours d'après Steinmann, par la petitesse du corps, car : « Kleine Tiere finden in den kleinsten Ritzen und hinter den niedrigsten Vorsprüngen Schlupfwinkel, wo sie vor der Gewalt der Strömung sicher sind ».

Lestage (1921) distingue également deux types morphologiques différents suivant l'adaptation au milieu : « l'un habitant les eaux calmes ou peu courantes, peut être considéré comme le

vrai type nageur, car ses cerques, à ciliation très riche, peuvent produire des mouvements natatoires; l'autre, spécial aux eaux des torrents, a perdu ces organes qui ne pouvaient lui être d'aucune utilité dans ces eaux trop rapides et est devenu grimpeur ».

Une analyse minutieuse faite sur de nombreuses larves de

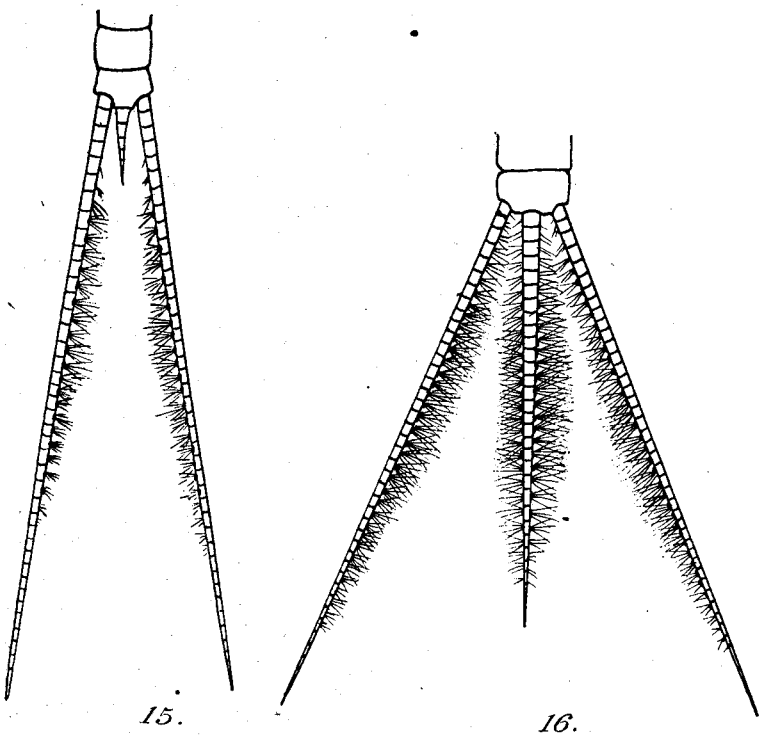


Fig. 15. — Les cerques de la larve de *Bœtis type a.*
Fig. 16. — Les cerques de la larve de *Bœtis type b.*

Bætis qui abondent dans les parties les plus rapides des torrents de Sinaïa, nous ont de nouveau prouvé les difficultés que ce genre d'étude présente et les erreurs qu'on peut éventuellement commettre.

C'est ainsi que les cerques sont toujours garnis de poils, contrairement à l'affirmation nette des auteurs dont nous venons de parler. On peut distinguer deux formes de *Bætis* : *a*) la forme de *Bætis* à cerque médian rudimentaire et ayant des poils sur les

deux autres (fig. **15**); *b*) la forme de *Bætis* à cerque médian moins long, mais dont les trois cerques sont garnis de poils. Tandis que les cerques latéraux portent des poils seulement sur la face latérale interne, le cerque médian présente des poils à droite et à gauche (fig. **16**).

Sur chaque article du cerque on peut observer une petite protubérance comme une pelote à épingles qui donne insertion aux poils (fig. **17**). Les articles de la base et de l'extrémité du

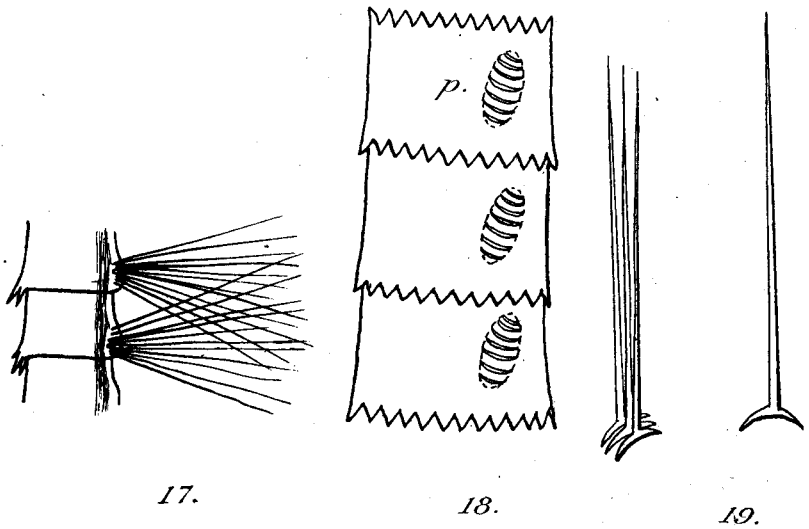


Fig. 17. — Les pelotes d'insertion des poils sur le cerque de la larve de *Bætis*.

Fig. 18. — Les pelotes (*p*) vues de face.

Fig. 19. — Les poils isolés.

cerque compte de **1-3** poils sur chaque pelote, tandis que les articles du milieu du cerque ont sur chaque pelote de **7-13** poils. La pelote qui donne insertion aux poils présente une forme ovale (fig. **18**) à grande axe disposée longitudinalement. Après avoir enlevé les poils, on peut compter sur chaque pelote de **3-11** bandes transversales ponctuées qui représentent les points d'insertion des poils. D'autre part, chaque poil s'insère par une base élargie et bifurquée (fig. **19**). Les poils peuvent être redressés à un moment donné comme les pièces d'un éventail et c'est à ce moment que les cerques apparaissent

comme des palettes ciliées. A d'autres moments, les poils se réunissent d'abord en faisceau et ensuite s'appliquent le long

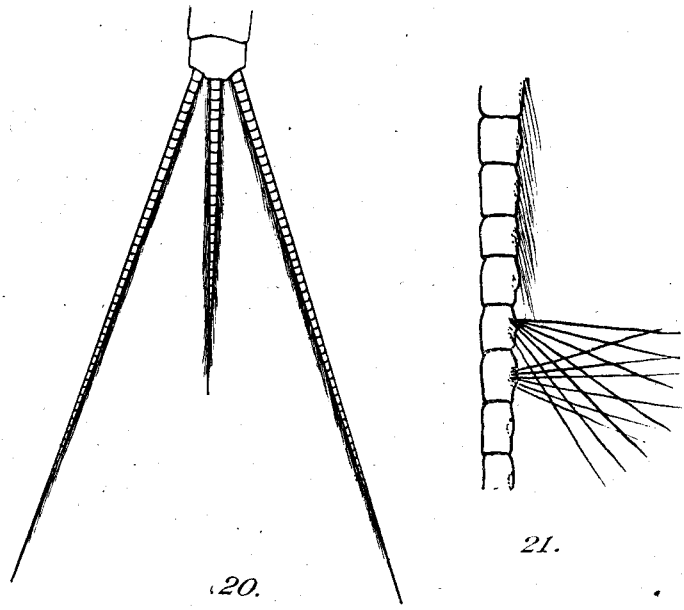


Fig. 20. — Les cerques de la larve de *Bætis* au moment où les poils sont appliqués le long du cerque.

Fig. 21. — Les poils du cerque de la larve de *Bætis* (en partie redressés).

du cerque en donnant à celui-ci l'apparence d'être glabre (fig. 20). C'est ce moment qui, probablement, a été saisi par Steinmann et les autres auteurs qui, comme nous l'avons dit, ont considéré les espèces alpines de *Bætis* comme étant glabres et, de là, ils ont tiré la conclusion d'une adaptation morphologique spéciale qui est loin, d'après nous, de correspondre à la réalité.

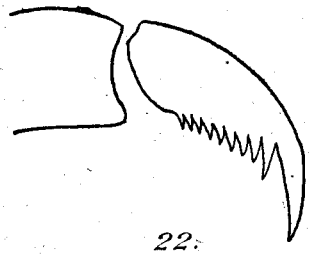


Fig. 22. — La griffe d'une patte de la larve de *Bætis*.

Dans la figure 21 on peut voir une partie des poils du cerque couchés et d'autres redressés. D'ailleurs si l'on met la larve vivante de *Bætis* dans un tube rempli d'eau et si on l'observe attentivement à la loupe, on peut distinguer le mouvement de

redressement et de repos des poils et il est très exact que, à l'état de repos des poils, les cerques ont l'apparence glabre.

L'organe de rétention de la larve de *Bætis* est toujours la griffe, qui porte un crochet terminal et de 9-13 dents diminuant de grandeur depuis l'extrémité vers le bas de la griffe (fig. 22). Le mécanisme du mouvement de la griffe est le même que pour les larves précédentes.

4. La larve de Simulium.

La présence de l'appareil rotateur situé sur les deux côtés de la tête de la larve de *Simulium*, constitue l'une de ses caractéristiques. Cet appareil a été également considéré par STEINMANN (1915) comme un caractère d'adaptation : « durch sehr rasche Bewegungen erzeugt das Tier einen Wasserstrudel, der ihm die aus kleinsten Schwebeteilchen, Organismen und Detritus, bestehende Nahrung zu führt ».

WILHELMI (1920) en décrivant la tête de la même larve dit : « Besonders auffallend ist der einklappbare paarige Strudel apparat am Vorderende des Kopfes, der zum Herbeistrudeln der Nahrung dient ».

La manière dont cette larve reste fixée sur les pierres avec son extrémité postérieure — à la manière des Rotifères, par exemple — a probablement déterminé les auteurs cités de voir une ressemblance et de considérer l'appareil rotatoire de la larve de *Simulium* comme un appareil de tourbillonnement (Strudeln). Il est difficile d'admettre cette manière de voir, étant donné que ces larves vivent souvent dans les endroits les plus rapides du courant où elles prennent une position oblique avec la tête dirigée dans la direction du courant. Etant donné cette position, il est inadmissible que l'appareil rotateur puisse vaincre la force du courant et déterminer l'apport de la nourriture vers l'appareil buccal.

Observée dans le torrent même, on peut voir chez la larve de *Simulium* que, quelquefois, les deux appareils rotateurs sont étendus (en activité), d'autres fois, les deux sont à l'état de repos. Il n'est pas rare de constater que tandis que l'un des appareils est étendu, l'autre se trouve à l'état de repos. Exami-

nons d'un peu plus près l'appareil rotateur, d'abord à l'état de repos.

Dans la figure 23 on voit de profil la tête de la larve avec l'appareil (*r*) couvert par les mandibules (*m*). Dans la figure 24 on voit la face dorsale de la tête avec ses antennes et au-dessous, comme deux cornes, les deux appareils rotateurs (*r*). Enfin dans la figure 25 on voit la face ventrale de la tête avec les deux cornes représentant les deux appareils rotateurs (*r*). Entre ceux-ci et l'appareil buccal on trouve une dépression en forme d'entonnoir qui conduit à la cavité buccale.

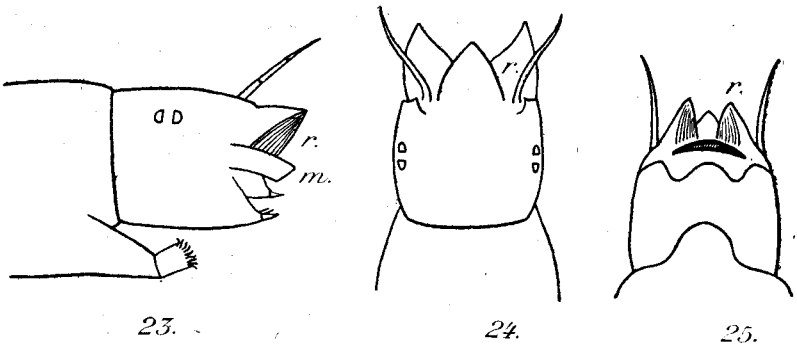


Fig. 23. — La tête de la larve de *Simulium*, vue de profil, *r* = appareil rotateur, *m* = mandibules.

Fig. 24. — La tête de la larve de *Simulium*, vue par la face dorsale, *r* = appareil rotateur.

Fig. 25. — La tête de la larve de *Simulium*, vue par la face ventrale, *r* = appareil rotateur.

Il est à remarquer que lorsque la larve rampe à la surface des pierres, elle garde les appareils rotateurs au repos et alors, avec son appareil bucal la larve brosse les Algues et les détritus du substratum.

Observons maintenant l'appareil rotateur étendu.

Il se compose (fig. 26) d'un pédoncule (*p*) à l'extrémité duquel se trouvent plus de 50 barres recourbées en S disposée en éventail et à racine bifurquée. Chacune de ces barres présente sur sa face concave de nombreuses dents (fig. 27, 28) les unes plus grandes, et d'autres intermédiaires excessivement fines et serrées. En outre, le long de la face ventrale du pédoncule (fig. 29), se trouvent insérés une série de poils ramifiés.

Il est à remarquer que ces poils sont disposés dans un plan perpendiculaire à celui de l'éventail. Ils se forment donc, lorsque l'appareil rotateur est étendu, comme deux filets situés de chaque côté de la tête et dont le rôle est évidemment de rete-

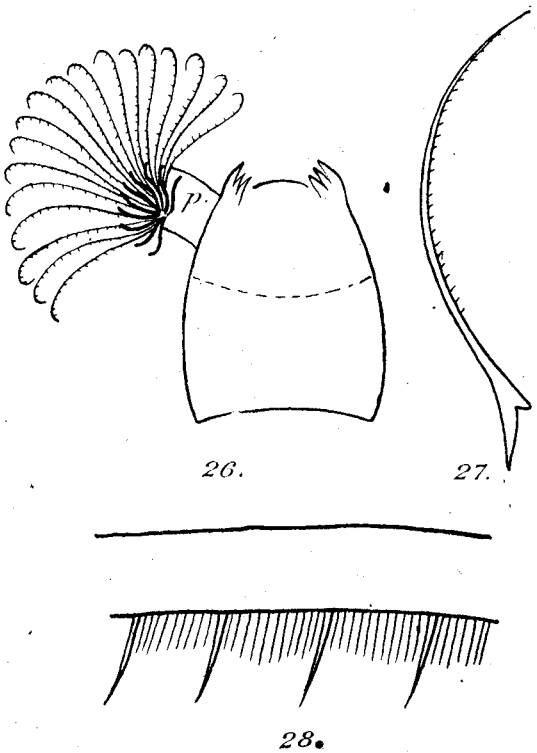


Fig. 26. — La tête de la larve de *Simulium* (face ventrale) avec l'appareil rotateur étendu, p = pédoncule.

Fig. 27. — Une barre de l'appareil rotateur.

Fig. 28. — Une portion de la barre vue à l'immersion.

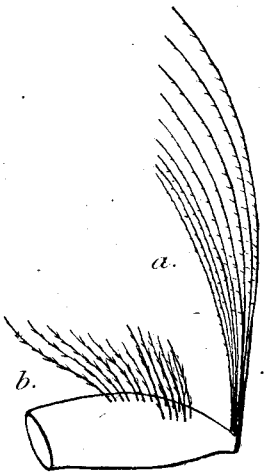
nir entre les dents de l'éventail ou les ramifications des poils comme dans un appareil de pêche, les organismes microscopiques et le détritus apportés par le courant.

*
* *

Dans la partie finale du travail de Steinmann (1915), dont nous avons parlé dans notre introduction, l'auteur se propose

de préciser les principes qui doivent guider les futures recherches relatives aux particularités morphologiques et physiologiques des animaux rhéophiles. Voici les points, dans l'ordre indiqué par l'auteur, sur lesquels il attire l'attention :

1. *Aplatissement dorso-ventral.* — STEINMANN trouve que : « abgeflachte Tiere dem Andrang des Wassers eine schiefe Fläche entgegenstellen welche bewirkt, dass die horizontal gerichtete Strömung als niederdrückende, anpressende, und nur in geringem Grad als wegschiebende Kraft in Betracht kommt ».



29.

Fig. 29. — Disposition des barres (*a*) et des poils ramifiés (*b*) sur le pédoncule de l'appareil rotateur de la larve de *Simulium*.

Il est à remarquer, que dans le torrent, à côté des formes de larves aplaties on en trouve d'autres qui sont cylindriques. Il n'est pas rare de trouver sur la même pierre, dans l'endroit où le courant est très rapide, des larves d'*Ecdyurus* vivant à côté des larves de *Chironomides* dont le corps est absolument cylindrique. Il n'est pas moins juste de constater que l'aplatissement du corps des Planaires des torrents ne peut être considéré comme un résultat de l'adaptation, car, comme on le sait, les Planaires des marais ont la même forme. Tout ce que l'on peut dire c'est que le plan de l'organisation des Planaires est le même. Remarquons aussi que dans les marais on trouve beaucoup d'animaux aplatis comme : Nepa, par exemple, sans que jamais on ait pensé qu'elles doivent cette forme à une adaptation rhéophile.

2. On peut dire la même chose à propos de la *face ventrale plane* qui est considérée par l'auteur comme un nouveau signe d'adaptation. Si une pareille disposition existe réellement chez quelques animaux vivants dans les torrents, en revanche elle manque chez beaucoup d'autres (larve de Perlides, de Trichoptères, de Bætis, etc.). Une face ventrale plane n'est pas moins répandue chez beaucoup de larves vivant dans les marais

(Æschna, Libellules, etc.). Il ne peut donc être question ici, comme dans le cas précédent, que d'un plan d'organisation commun à beaucoup de larves.

3. *L'augmentation de la surface d'adhésion.* — STEINMANN cite le cas des larves d'Ephémérines et des Perlides à longs cerques et considère ces organes comme servant à l'adhésion. Nous avons montré, pour les larves d'*Ecdyurus* et de *Rhitrogena*, que les cerques sont libres et n'adhèrent pas à la pierre. En outre les larves de *Palingenia* et de *Polymitarcys* bien que fouisseuses, ont également de longs cerques.

4. *Les dispositifs du contact du bord du corps.* — STEINMANN cite le cas de la larve du coléoptère *Helmis*, dont les bords du corps sont garnis de poils serrés et considère que ces poils, en adhérant au substratum, serviraient comme moyen de défense contre la rapidité du courant. Cependant il y a des larves, comme celle d'*Helodes* qui vivant dans les marais, sont également douées d'un pareil dispositif sans qu'on puisse dire qu'il est question d'adaptation.

5. *Les appareils de rétention* : soies en crochet (Hakenborsten), soies en épine (Dornborsten), soies en sabre (Säbelborsten), couronnes de dents (Kämmekränzen), couronnes de poils (Haarborsten) existent aussi chez les animaux vivant dans les eaux dormantes, de manière qu'on ne peut pas considérer tous ces organes comme appartenant exclusivement aux animaux des torrents.

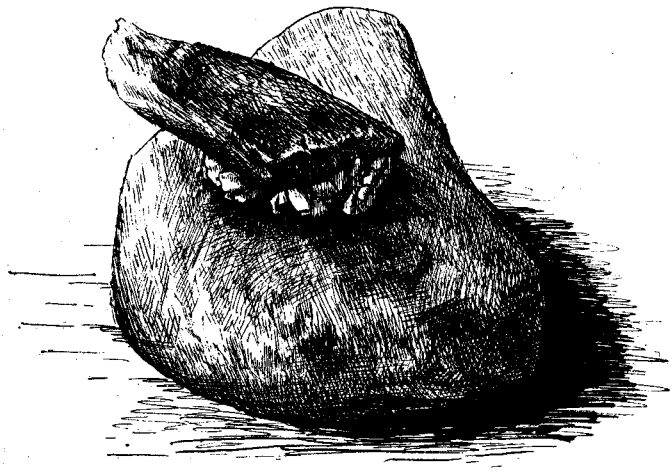
6. *Les appareils de fixation* cités par STEINMANN, tels que les excavations aspiratrices (Sauggrube) des Planaires et les ventouses des Hirudinées se rencontrent également chez les animaux vivant dans les eaux stagnantes.

7. STEINMANN attribue une importance spéciale aux soi-disant *alourdisseurs* (*Beschwerungsmittel*). Voici comme il s'exprime à ce sujet : « Es mag darauf hingewiesen werden, dass die meisten Rheophilen Trichopteren Larven aus Steinen ihre Gehäuse bauen und das einzelne noch besondere Beschwerungssteinchen anbringen ».

Cette manière de voir est loin de correspondre à la réalité. Maintes fois nous avons eu l'occasion de voir que, à côté des logettes nymphales de Trichoptères, se trouvent quelques cailloux, et parfois même au-dessus des logettes, on constate la

présence d'un caillou aplati (fig. 30) qui semble les couvrir. Or, ces cailloux se rencontrent toujours au pied des pierres du torrent et c'est justement à côté des cailloux que la larve construit la logette. Ce n'est pas une raison pour soutenir que la larve transporte les cailloux dans le but d'alourdir sa logette.

8. *Disposition des appareils natatoires.* — En ce qui concerne les larves d'Ephémérines comme celle de *Bætis* vivant dans le torrent, nous avons déjà montré que ses organes de natation



30.

Fig. 30. — Logettes des larves de *Trichoptères* construites entre une pierre et un caillou, ce dernier donne l'impression d'un allourdisseur.

sont loin de disparaître. Si, chez les larves d'*Ecdyurus* et de *Rhitrogena* on constate une diminution des poils, ce fait n'est pas dû à la force du courant, mais c'est tout simplement une question de plan d'organisation, de même que chez les larves fouisseuses de *Palingenia*, *Polymitarcys*, ou chez les larves rampantes d'*Ephemerella*, *Chitonophora*, etc.

9. *La diminution du corps chez les Phytophiles.* — Steinmann dit à ce sujet : « Fast immer sind die rheophilen Arten Zwerge unter ihren Verwandten im stehenden Wasser ». En tout cas il serait bien plus raisonnable d'admettre que cette diminution serait plutôt due à la moindre quantité de nourriture que l'animal a à sa disposition. En d'autres mots il serait question d'un

simple processus physiologique car, comme on le sait, dans les eaux froides, les échanges nutritifs d'assimilation sont réduits de beaucoup.

Conclusions.

Les observations qui précèdent nous permettent d'établir les conclusions suivantes :

1. Les torrents sont peuplés par deux catégories d'espèces d'animaux : les uns cosmopolites (Hydracariens, Chironomides, Lymnées, Gammarus, Planaria, etc.), les autres torrenticoles vrais (quelques larves de Perlides, d'Ephémérines, Diptères, Trichoptères, Coléoptères, quelques Turbélaires, des espèces de Hydracariens, etc.).

D'après quelques auteurs (Zschokke, Steinmann, Thienemann) les uns comme les autres de ces deux catégories d'animaux posséderaient des caractères morphologiques d'adaptation.

L'analyse des larves d'*Ecdyurus*, de *Rhitrogena*, *Bætis*, et de *Simulium* nous a conduit à constater qu'elles ne possèdent ni organes, ni dispositifs qui manqueraient à leurs congénères vivant dans les eaux stagnantes ou tranquilles. On constate les mêmes faits si l'on compare n'importe quel animal de torrent avec ses similaires des eaux stagantes. En d'autres mots, chacune des espèces du torrent est organisée suivant le plan du groupe auquel elle appartient. Il n'existe pas d'adaptation morphologique chez les animaux torrenticoles.

2. Si quelques espèces d'animaux ont pu pénétrer dans le torrent et vaincre la force du courant, elles ont réussi à le faire grâce aux organes qu'elles possèdent (griffes, ventouses, propriété de sécréter des substances collantes, etc.) mais tous ces dispositifs ne sont pas des organes nouveaux qui existeraient seulement chez les torrenticoles.

3. Si les espèces torrenticoles présentent des adaptations physiologiques, c'est là une question sur laquelle l'avenir seul pourra nous renseigner, à la suite d'expériences de laboratoires, faites avec les espèces vraiment torrenticoles. Il semble que ces espèces ne peuvent vivre que dans une eau riche en oxygène et à température basse.

(Station Zoologique de Sinaïa).