



HAL
open science

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DE
DEUX CRUSTACÉS AQUATIQUES
CAVERNICOLES : CAECOSPHAEROMA
BURGUNDUM D. ET NIPHARGUS ORCINUS VIREI
Ch.**

Louise Dresco-Derouet

► **To cite this version:**

Louise Dresco-Derouet. CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DE DEUX CRUSTACÉS AQUATIQUES CAVERNICOLES : CAECOSPHAEROMA BURGUNDUM D. ET NIPHARGUS ORCINUS VIREI Ch.. Vie et Milieu , 1959, pp.321-346. hal-02886991

HAL Id: hal-02886991

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02886991v1>

Submitted on 1 Jul 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE
DE DEUX CRUSTACÉS AQUATIQUES
CAVERNICOLES :

CAECOSPHAEROMA BURGUNDUM D.
ET *NIPHARGUS ORCINUS VIREI* Ch.

par Louise DRESKO-DEROUET

INTRODUCTION

Les Crustacés constituent un groupe important de la faune cavernicole. Les formes aquatiques, principalement Isopodes et Amphipodes, se rencontrent dans les eaux souterraines des grottes aussi bien que des cavités artificielles (anciennes galeries de mines, carrières souterraines, etc...). Parmi ces deux ordres, divers groupes appartiennent à des lignées marines. Les Sphéromiens cavernicoles, en particulier, constituent une lignée homogène paraissant très ancienne et vraisemblablement d'origine marine. En effet, la répartition des diverses formes du genre *Caecosphaeroma* a permis à E. HUBAULT (1938) et à R. JEANNEL (1943, p. 256) d'émettre l'hypothèse qu'elles ont dû se spécialiser sur les bords des mers miocènes qui ont plusieurs fois recouvert le bassin du Doubs et de la Saône.

Avec les Batraciens (Protée « dragon des cavernes »), les Crustacés sont parmi les premiers cavernicoles qui ont pu être observés après capture lors de leur expulsion hors des grottes au moment des crues.

Ils ont été aussi les premiers à être transportés vivants par les explorateurs et, en conséquence, à donner lieu à des expériences de laboratoire.

EIGENMANN (1909) a noté la diminution de fréquence des mouvements respiratoires d'un poisson cavernicole *Amblyopsis spelaeus* K.,

W.-D. BURBANK, J.-P. EDWARDS et M.-P. BURBANCK (1947) montrent également la faible activité respiratoire de Crustacés décapodes : *Cambarus setosus* F.

De nombreux travaux, récents et en cours, ont été entrepris sur la biologie des Crustacés cavernicoles dans les laboratoires de la Faculté de la Sarre par HUSSON et ses collaborateurs : élevages, étude des mues et des pigments.

Nous avons étudié le métabolisme respiratoire de certains Crustacés cavernicoles et nous l'avons comparé à celui des Crustacés épigés d'espèces voisines. Nous avons également étudié leur possibilité d'adaptation en eau de mer et leur comportement dans ce nouveau milieu.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons choisi deux Crustacés aquatiques appartenant à deux ordres largement répandus dans les grottes : un Isopode, *Caecosphaeroma (Vireia) burgundum* D. et un Amphipode, *Niphargus orcinus virei* Ch. Ces deux espèces sont relativement abondantes dans les départements du Doubs et de la Haute-Saône. Elles vivent dans les eaux souterraines dont la température est comprise entre 8 et 12°. Les *Caecosphaeroma* se déplacent lentement sur les fonds vaseux des lacs souterrains tranquilles ; Les *Niphargus* nagent, « de côté », de préférence dans les ruisseaux où ils s'accrochent souvent aux parois.

Au laboratoire, les animaux sont conservés en chambre à température constante maintenue à 9-10° ou en cave à 13° environ. Ils sont placés dans de grands cristallisoirs pleins d'eau de Seine ou de source et dont le fond est recouvert de sable avec quelques gros cailloux, autour desquels et sous lesquels ils se rassemblent. L'eau est renouvelée 3 ou 4 fois par semaine. Les animaux en expérience sont isolés dans de petits cristallisoirs analogues. La nourriture n'est fournie que par des algues ou des feuilles recueillies dans des ruisseaux et non lavées.

II. — MÉTABOLISME RESPIRATOIRE

I. — TECHNIQUES

Les animaux dont on veut mesurer le métabolisme respiratoire sont placés, à jeun, individuellement — ou, plus rarement, par groupe de 2 ou 5 individus — dans des flacons en verre à large ouverture, pleins d'eau de la même provenance que celle des bacs où ils sont conservés et fermés hermétiquement par un bouchon de verre rodé. La durée de l'expérience est calculée de telle sorte que la quantité d'oxygène dissous reste compatible avec une respiration normale. Un échantillon d'eau est prélevé pour

analyse; les dosages sont faits par l'une ou l'autre des méthodes de Fox, Nicloux, ou Winkler, suivant le volume dont on dispose, 2, 10, 25 cc respectivement. Toutes ces méthodes sont basées sur le même principe : oxydation en milieu sodique d'un chlorure manganoux en chlorure manganique qui agit alors, en milieu acide, comme oxydant et libère quantitativement l'iode d'une solution titrée; on dose l'iode libéré par l'hyposulfite de soude.

2. — VALEURS DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE (I.R.)

Les mesures d'I.R. des 2 formes cavernicoles étudiées : *Niphargus* et *Caecosphaeroma*, sont faites — sauf indications contraires — dans des conditions choisies aussi possible des conditions naturelles : à l'obscurité, à 10°. L'aération et la composition de l'eau des rivières souterraines sont pratiquement les mêmes que celles des eaux extérieures.

L'I. R. est exprimée par la consommation d'oxygène en mg rapportée au gramme-heure.

Il existe, chez les cavernicoles comme chez les épigés, une différence d'I.R., entre Isopodes et Amphipodes. Ceux-ci se déplacent beaucoup plus activement, et même au repos, les battements de leurs pléopodes sont beaucoup plus rapides; il en résulte une I.R. plus élevée.

Ainsi que cela a été généralement observé, les animaux de petite taille, donc de poids plus faible, ont en moyenne une I.R. plus forte que ceux de poids élevé. Il n'est cependant pas possible, chez l'une ou l'autre des espèces étudiées, d'établir une courbe rigoureuse de l'I.R. en fonction du poids. On peut simplement établir trois groupes assez larges dans lesquels l'I.R. varie entre deux valeurs limites.

<i>Caecosphaeroma</i> : au-dessous de 40 mg	I.R. > 0,200
de 40 à 70 mg	0,200 > I.R. > 0,100
au-dessus de 70 mg	I.R. < 0,100
<i>Niphargus</i> : au-dessous de 40 mg	I.R. \geq 0,400
de 40 à 150 mg	0,400 > I.R. 0,250
au-dessus de 150 mg	I.R. \leq 0,200

Il y a évidemment interaction entre les différences d'I.R. imputables à la taille et celles dues à l'âge des individus. Les individus jeunes ont un métabolisme de croissance qui est supérieur à celui des individus âgés, ceci indépendamment de la question de poids.

TABLEAU I.

Intensité respiratoire de *Caecosphaeroma* (*Vireia*) *burgundum* D. et de *Niphargus orcinus virei*. Ch., en fonction du poids et à 10°.

Poids en mg	O ₂ mg/gh	Poids	O ₂ mg/gh
<i>Caecosphaeroma</i>			
20	0,0217	68,3	0,0132
23,5	0,0198	72,7	0,0105
26,3	0,0253	76	0,0097
34	0,0208	97,4	0,0071
45,2	0,0119	110,5	0,0073
49,7	0,0168	119	0,0084
53,2	0,0119	124	0,0084
57	0,0123	145	0,0062
62	0,0120	153,7	0,0082
<i>Niphargus</i>			
21	0,0540	128,3	0,0280
23,1	0,0380	178	0,0193
42	0,0520	194,6	0,0209
66,4	0,0333	200,7	0,0197
73,1	0,0390	210	0,0180
102,7	0,0270		
113	0,0245		

Il y a lieu de noter des variations individuelles, fonction de l'état physiologique actuel, mais vraisemblablement aussi de l'ensemble des conditions antérieures. Ces variations seraient certainement plus faibles si on expérimentait sur des animaux d'élevage qui offrent une plus grande homogénéité.

TABLEAU I bis

Variation de l'intensité respiratoire d'un même individu au cours du temps, à 10° C.

	I.R. de 24 h. en 24 h.					
<i>Caecosphaeroma</i>	0,0101	— 0,0081	— 0,0091	— 0,0075	— 0,0087	— 0,0108
<i>Niphargus</i>	0,0233	— 0,0209	— 0,0223	— 0,0197	— 0,0211	

Les espèces épigées voisines ont un métabolisme respiratoire beaucoup plus élevé. Si l'on compare des animaux de poids semblables, les valeurs de l'I.R. d'un *Sphaeroma* ou d'un *Gammarus* sont 6 à 7 fois supérieures à celles d'un *Caecosphaeroma* ou d'un *Niphargus*, respectivement. Les valeurs les plus faibles de l'espèce épigée sont encore 2 à 5 fois supérieures aux valeurs les plus élevées de l'espèce cavernicole. (voir tableau II).

TABLEAU II.

Intensité respiratoire de *Gammarus pulex* (L.) et de *Sphaeroma serratum* (F.) en fonction du poids, à 10°.

Poids en mg	O ₂ mg/gh	Poids	O ₂ mg/gh
<i>Sphaeroma</i>			
2	0,346	120,8	0,102
3,8	0,442	139,6	0,083
5,6	0,331	154,6	0,078
8	0,396	168,9	0,072
18	0,164		
31,4	0,117		
55,1	0,098		
<i>Gammarus</i>			
50,5	0,384	117,3	0,294
59,1	0,422	121,9	0,127
72	0,292	153,5	0,102
86,7	0,214		

C'est cette faible intensité du métabolisme respiratoire qui explique l'apparente résistance à l'asphyxie des espèces cavernicoles. Résistance apparente car ces espèces ne semblent pas capables d'une meilleure utilisation de l'oxygène dissous : en effet, après la mort de l'animal, le taux d'oxygène dissous est sensiblement le même, qu'il s'agisse d'animaux épigés ou cavernicoles. Les espèces cavernicoles utilisent l'oxygène plus lentement, ce qui leur permet de subsister plus longtemps que les épigés lorsqu'elles se trouvent dans une enceinte close dont l'oxygène dissous ne se renouvelle pas.

Action de la teneur de l'eau en oxygène.

L'appauvrissement de l'eau en oxygène dissous exerce une action stimulante sur le métabolisme respiratoire des Crustacés cavernicoles.

Des *Niphargus* placés dans des récipients contenant de l'eau bouillie dont la teneur en oxygène est 2,9 à 3,2 cm³ par litre, ont une I.R. supérieure à celles qu'ils avaient dans l'eau à teneur normale, 7,3 à 7,6 cm³ par litre.

Des expériences de comparaison réalisées avec *Gammarus pulex* (L.) montrent au contraire que l'appauvrissement de l'eau en oxygène dissous ralentit le métabolisme respiratoire de cette espèce (tableau 3).

Un enrichissement faible en oxygène ne modifie pas de manière sensible l'I.R., chez l'une ou l'autre des espèces étudiées.

TABLEAU III.

Intensité respiratoire de *Gammarus pulex* (L.) et de *Niphargus orcinus virei* Ch. en eau appauvrie en O₂, à 10° C.

	I.R. eau normale	I.R. eau bouillie
<i>Niphargus</i>	0,0127	0,0420
	0,0140	0,0514
	0,0133	0,0357
	0,0165	0,0414
	0,0368	0,0640
	0,0424	0,0795
<i>Gammarus</i>	0,102	0,099
	0,129	0,085 +
	0,146	0,093 +
	0,217	0,166
	0,194	0,174 +

+ mort de l'animal.

3. — ACTION DE LA TEMPÉRATURE

La température joue un rôle important sur le métabolisme respiratoire; son élévation entraîne une augmentation de l'I.R.

Les Crustacés cavernicoles étudiés vivent normalement dans des eaux dont la température — dans les régions où est récolté notre matériel — se situe entre 8° et 12°. Les écarts au cours de l'année, pour une grotte donnée, ne sont que de quelques degrés. Ces espèces sont néanmoins capables de supporter des températures nettement plus élevées; cette tolérance est meilleure et plus facile si l'élévation de température est progressive.

Il faut d'ailleurs distinguer entre l'adaptation qui permet à l'animal de subsister plus ou moins longtemps, et celle qui lui permet de se reproduire. La copulation et la ponte ne s'effectuent que dans des conditions extrêmement proches des conditions naturelles (HUSSEON).

La résistance à l'élévation de température diffère suivant les espèces : *Niphargus* est plus fragile que *Caecosphaeroma*. Pour celui-ci, 25° C constitue encore une température vitale, pour un temps d'ailleurs réduit : quelques semaines; tandis que chez *Niphargus* la mortalité est alors très élevée. A 28° les *Niphargus* ne résistent pratiquement plus, les *Caecosphaeroma* vivent plusieurs jours.

L'élévation de l'I.R. due à la température est plus forte chez les espèces cavernicoles que chez les épigés (tableau 4).

TABLEAU IV.

Intensité respiratoire en fonction de la température.

I.R. 10°	I.R. 13-14°	I.R. 17°	I.R. 10°	I.R. 26°
<i>Caecosphaeroma</i>				
0,0191	0,0302	0,0307	0,0214	0,106
0,0227	0,0400	0,0476	0,0098	0,0233
0,0105	0,0148	0,0179	0,0058	0,0575
0,0224	0,0389	0,0402	0,0042	0,0975
0,0089		0,0164	0,0164	0,0708
0,0083	0,0120	0,0124	0,0112	0,0622
<i>Niphargus</i>				
0,0307		0,0635	0,0270	0,0584 +
0,0420		0,0767	0,0325	0,0885 +
0,0208	0,0301	0,0471		
0,0250	0,0297	0,0350		
0,0211	0,0294	0,0307		
<i>Gammarus</i>				
0,265		0,307	0,310	0,209 +
0,241		0,296	0,233	0,452
0,316		0,395	0,245	0,432 +
<i>Sphaeroma</i>				
0,0785	0,08	0,0992	0,103	0,242
0,211	0,230	0,239	0,102	0,261
0,104		0,153		

Les basses températures, voisines de 3°-4°, provoquent chez *Caecosphaeroma* une diminution temporaire de l'I.R.; après 24 heures environ de séjour, l'I.R. remonte, parfois au-dessus des valeurs initiales. Il arrive même quelquefois que la diminution préalable d'intensité ne se produise pas, mais qu'il y ait aussitôt légère augmentation de l'I.R. (tableau 5).

TABLEAU V

I. R. de *Caecosphaeroma* à 10° et à 3°.

I.R. 10°	I.R. 3° ± 1°
0,0094	0,0039 — 0,0153 — 0,0140
0,0062	0,0075 — 0,0086 — 0,0187
0,0144	0,0036 — 0,0045 — 0,0092

L'alternance de températures successivement normales et élevées ne constitue un stimulant sensible de l'I.R. que si l'on effectue des mesures dans les heures qui suivent le changement ou si les températures élevées sont voisines de celles difficilement supportées par l'animal; celui-ci conserve alors un métabolisme accru mais une moindre résistance; la mortalité est élevée. (tableau 6).

TABLEAU VI
I.R. en fonction des alternances de température.

I.R. à 10°	Étuve 20°	I.R. à 10° après adaptation 10°	Étuve 20°	I.R. à 10° dès sortie étuve
<i>Caecosphaeroma</i>				
0,0064		0,0071		0,0081
0,0129		0,0103		0,0109
0,0083		0,0100		0,0124
0,0117		0,0109		0,0122
<i>Sphaeroma</i>				
0,0755		0,0770		0,0803
0,0891		0,0883		0,103
0,0723		0,0729		0,0760
<i>Niphargus</i>				
0,0320		0,0310		0,0371
0,0208		0,0210		0,0215
0,0270		0,0259		0,0296
0,0307		0,0315		0,0332

4. — ACTION DE LA LUMIÈRE

Il semblerait que la lumière doit avoir une grande influence sur le métabolisme des Crustacés cavernicoles; pour les animaux aquatiques, c'est en effet le facteur du climat des grottes qui, avec la température, diffère le plus du climat de l'extérieur. Cependant l'action de la lumière, lorsqu'elle constitue le seul facteur modifié, et dans des limites normales, se fait pratiquement peu sentir, sinon comme une simple tendance à l'activation du métabolisme. Par contre, elle augmente l'action de la température lorsque les deux influences sont conjuguées. L'accroissement d'I.R. produit par une élévation de température est plus grand lorsque l'animal est en même temps exposé à la lumière (tableau 7).

TABLEAU VII

I.R. action de la lumière à deux températures différentes.

I.R. à 10° obsc.	à 10° lumière	à 25° obsc.	à 25° lumière
<i>Caecosphaeroma</i>			
0,0164	0,0157	0,106	0,130
0,0113	0,0118	0,0975	0,106
0,0063	0,0064	0,075	0,096
0,0091	0,0101	0,057	0,073
<i>Niphargus</i>			
		à 17° obsc.	à 17° lumière
0,0311	0,0322	0,0361	0,0375
0,0235	0,0243	0,0484	0,0503
0,0200	0,0207	0,0422	0,0459
0,0310	0,0335		
<i>Sphaeroma</i>			
		à 25° obsc.	à 25° lumière
		0,232	0,249
		0,168	0,196

5. — ACTION DE L'ANESTHÉSIE

Les deux espèces de cavernicoles étudiés réagissent un peu différemment à l'anesthésie.

Niphargus est endormi facilement dans une solution de chlorétone 1/20 — solution utilisée par d'autres auteurs (BEADLE L.-C., 1931). L'action obtenue se prolonge, en ne s'atténuant que progressivement, une heure environ après la fin de l'immersion dans le narcotique. Pendant l'anesthésie, l'I.R. est augmentée de 1,5 à 2,5 fois sa valeur; cette élévation se maintient durant toute la narcose, ensuite elle s'atténue lentement en 2 à 4 heures.

Caecosphaeroma est réfractaire aux doses « normales » d'anesthésiques (chlorétone ou éther); les doses que l'on est obligé d'utiliser entraînent souvent la mort de l'animal, et pendant l'anesthésie, les valeurs de l'I.R. sont très irrégulières et non interprétables (tableau 8).

TABLEAU VIII

Intensité respiratoire. Action de l'anesthésie.

I.R. 12° avant	pendant anesthésie	après anesthésie	
		1 h.	5 h.
<i>Niphargus</i>			
0,0420	0,0834		
0,0292	0,0800		
0,0223	0,0383	0,0408	0,0247
0,0254	0,0585	0,0090	0,0231
<i>Gammarus</i>			
0,130	0,0430 +		
0,120	0,089 +		
0,105	0,067	+ mort de l'animal	

Chez *Gammarus*, l'anesthésie entraîne une diminution d'I.R. ; la mortalité après narcose est plus élevée que chez *Niphargus*, pour des doses identiques de narcotique.

CONCLUSIONS

L'hypothèse d'un métabolisme faible chez les animaux cavernicoles avait déjà été confirmée par les expériences de résistance à l'asphyxie de BURBANCK. L'étude de l'intensité respiratoire apporte une preuve supplémentaire.

Les Crustacés cavernicoles ont une I.R. qui est en moyenne 15 à 20 fois inférieure à celle des épigés de taille comparable, les mesures étant faites dans les conditions de température des milieux naturels respectifs où vivent les animaux.

On pourrait penser que le facteur température est seul responsable d'une telle différence, et que, placées dans les mêmes conditions, ces espèces auraient un métabolisme comparable.

Cette différence importante d'I.R. n'est pas uniquement due à l'influence actuelle du milieu : si les mesures sont faites à 10°, pour les épigés comme pour les cavernicoles, l'I.R. des épigés est encore 8 à 10 fois supérieure à celle des cavernicoles. A 17°, l'I.R. des cavernicoles est 5 à 6 fois inférieure à celle des épigés, et à 26° — température limite tolérée par les Isopodes cavernicoles étudiés — l'I.R. des cavernicoles demeure 3 à 5 fois moindre que celle des Isopodes épigés.

L'exposition à la lumière artificielle a une influence excitatrice plus faible sur l'I.R. des cavernicoles que sur celle des épigés.

Le faible métabolisme respiratoire des cavernicoles n'est donc pas seulement une conséquence immédiate des facteurs du milieu, mais le résultat d'une longue adaptation d'animaux qui, initialement, devaient être déjà plus ou moins préadaptés à de telles conditions de vie.

III. — VIE AÉRIENNE

Les Crustacés cavernicoles qui vivent dans des gours isolés sont parfois réduits à cause de l'assèchement de ceux-ci, soit à rejoindre la rivière souterraine, si cela est possible, soit à attendre le retour de l'eau. Ils ne périssent pas si l'atmosphère reste à saturation et si le film d'eau emprisonné entre leurs pattes et le corps se conserve intact. On peut réaliser expérimentalement ces conditions en vidant progressivement l'eau des cristallisoirs et en les asséchant tout en maintenant l'atmosphère saturée.

Les *Caecosphaeroma* se mettent alors aussitôt en boule, les *Niphargus* réagissent d'abord par une période d'agitation, puis ils s'immobilisent, en conservant une accélération des mouvements des pléopodes.

RESPIRATION AÉRIENNE

La respiration ne demeure possible que tant que les pléopodes restent immergés dans le film d'eau, ou, à la limite, sont complètement mouillés; les échanges entre le milieu intérieur et l'extérieur conservent la possibilité de s'effectuer par l'intermédiaire de l'eau où les gaz respiratoires se dissolvent, en même temps que l'oxygène dissous se renouvelle par contact avec l'air.

Technique.

Mesure de l'oxygène absorbé par la diminution de volume qui est appréciée par déplacement d'un index, dans un respiromètre métallique de Smith et Douglas (1949).

Caecosphaeroma et *Niphargus* augmentent considérablement leur I.R. dès le transfert en milieu aérien. Cet accroissement, moindre chez *Niphargus*, se maintient pendant plusieurs heures. Lorsque l'animal demeure plusieurs jours en milieu aérien, l'I.R. reprend progressivement des valeurs normales.

À la reprise de la vie aquatique, il se produit un retour rapide presque total aux valeurs normales de l'I.R. (tableau 9).

TABLEAU IX

I.R. en milieu successivement aquatique et aérien, à 12°-13°.

<i>I.R. aquatique</i>	<i>I.R. aérienne</i>	<i>I.R. aquatique</i>	<i>I.R. aérienne</i>	<i>I.R. aquatique</i>
<i>Caecosphaeroma</i>				
0,0382 0,0168	0,174 0,0665	0,0138 0,0167	0,115 0,103	0,0430 0,0293
<i>I.R. aquatique</i> 0,0210	<i>I.R. aérienne</i> 0,314 — 0,365 — ... 0,174			
<i>I.R. aquatique</i> 0,0097	<i>I.R. aérienne</i> après des transferts successifs eau-air 0,0445 — 0,033 — 0,0422 — 0,0440 — ... 0,0281			
<i>I.R. aquatique</i> 0,0085	<i>I.R. aérienne</i> 24 h. 0,0187	48 h. 0,0255	5 j. 0,0157 — 0,0160	
<i>I.R. aquatique</i>	<i>I.R. aérienne</i>	<i>I.R. aquatique</i>	<i>I.R. aérienne</i>	
<i>Niphargus</i>				
0,0317 0,0325 0,0155	0,263 0,177 0,215-0,136	0,0339 0,0434 0,0333	0,169	
	<i>I.R. aérienne</i> 0,145	24 h. 0,133 0,122	5 j. 0,0740 0,0360	

Expérience de comparaison avec des espèces épigées.

Chez *Sphaeroma*, en vie aérienne, il se produit une élévation de l'I.R. mais cette élévation est un peu plus faible que chez *Caecosphaeroma*. Le retour à la vie aquatique occasionne souvent un léger fléchissement par rapport aux valeurs normales de l'I.R. de l'individu.

Chez *Gammarus pulex*, il y a accroissement de l'I.R. en milieu aérien, mais au retour à la vie aquatique, il se produit une diminution très nette de l'I.R. La mortalité est relativement assez élevée et a lieu principalement au retour à la vie normale (tableau 10).

TABLEAU X

I. R. milieu aquatique et aérien de crustacés épigés à 12°-13° C.

<i>Sphaeroma</i>					
<i>I.R. aquatique</i>	<i>I.R. aérienne</i>	3 j.	5 j.	aquatique	aérienne
0,164	0,232			0,0391	0,104
	0,152			0,0308	0,106
0,0500	0,166			0,0287	0,213
0,086	0,128	0,315	0,940		
0,096	0,161		0,290		

<i>Gammarus</i>					
<i>I.R. aquatique</i>	<i>I.R. aérienne</i>	<i>I.R. aquatique</i>			
0,249	0,609	0,106			
0,292	0,420	0,123			
0,201	0,220	0,091 +			
				+ mort de l'animal	

Action sur la teneur en eau.

La teneur en eau ne diminue que légèrement après un séjour de plusieurs jours en atmosphère saturée.

Moyennes obtenues.

<i>Caecosphaeroma</i> :	eau	79,1
	air	76,4
<i>Niphargus</i>	eau	76,5
	air	74
<i>Sphaeroma</i>	eau	69
	air	56,7

L'évaporation à travers les téguments se fait surtout par les articulations et la membrane abdominale, mais cette dernière restant baignée d'eau, l'évaporation est faible.

Si on mesure la teneur en eau après séjour de l'animal au dessiccateur (après l'avoir fait marcher sur du papier filtre), la membrane abdominale s'assèche rapidement et la perte d'eau est alors élevée (tableau 11).

TABLEAU XI

Action de la dessiccation sur l'évaporation à travers les téguments et la teneur en eau, *Caecosphaeroma*.

Poids initial	Séjour au dessiccateur				Séjour atmosphère		teneur en eau
	2 h.	perte	5 h.	perte	saturée 6 h.	perte	
64,440	60,958	5,4 %	57,129	11 %	59,220	8,1 %	78 %
95,927	89,446	6,7 %	82,346	14 %	93,606	2,4 %	77,4 %
animal toujours au dessiccateur							
47,877	45,432	5,1 %	42,299	11 %	31,932 +	33 %	63 %
55,575	50,892	8,4 %	46,240	16 %	32,434 +	41 %	62 %

Action sur quelques éléments du métabolisme (Tableau 12)

Glucose des tissus

Caecosphaeroma milieu aquatique ou aérien, pratiquement pas de changement
Niphargus
Sphaeroma

Gammarus de l'eau dans l'air, augmentation.

Glycogène des tissus

Caecosphaeroma peu de changement
Niphargus de l'eau dans l'air, augmentation
Sphaeroma

Gammarus de l'eau dans l'air, diminution

Lipides des tissus

Sphaeroma de l'eau dans l'air, diminution
Caecosphaeroma
Niphargus

Gammarus pratiquement pas de changement.

TABLEAU XII

Moyenne des teneurs en glucides et lipides en milieu aérien et aquatique (γ par mg).

	milieu aquatique	milieu aérien
<i>Glucose total</i>		
<i>Caecosphaeroma</i>	58 (± 4)	63 (± 4)
<i>Niphargus</i>	62 (± 5)	60 (± 4)
<i>Sphaeroma</i>	30 (± 3)	25 (± 2,5)
<i>Gammarus</i>	77 (± 5)	112 (± 7)
<i>Glycogène total</i>		
<i>Caecosphaeroma</i>	16 (± 2)	11 (± 1,5)
<i>Niphargus</i>	21 (± 3,5)	43 (± 2,5)
<i>Sphaeroma</i>	6 (± 1)	10 (± 1,5)
<i>Gammarus</i>	37 (± 4)	6 (± 1)
<i>Lipide total</i>		
<i>Caecosphaeroma</i>	35 (± 3)	12 (± 1,5)
<i>Niphargus</i>	77 (± 4,5)	34 (± 3)
<i>Sphaeroma</i>	3 (± 0,5)	1 (± 0,2)
<i>Gammarus</i>	15 (± 2)	14 (± 2,5)

CONCLUSIONS

Les deux espèces cavernicoles et l'espèce épigée marine réagissent de manière sensiblement analogue au transfert en milieu aérien saturé. *Gammarus pulex* réagit de manière différente.

La similitude de réaction entre l'espèce épigée marine et l'espèce cavernicole incite à penser que cette identité de comportement qui ne peut être due à une parenté d'espèce puisque les deux cavernicoles appartiennent à des ordres différents, est due à une communauté d'origine. L'examen des conditions de vie actuelle prouve qu'elles peuvent suffire à provoquer des réactions semblables.

Les Sphéromes marins ne se déplacent guère et, à chaque marée, ils sont soumis pendant, plusieurs heures à des conditions de vie presque aérienne. Les cavernicoles sont de même plus ou moins périodiquement contraints de vivre à l'air libre. Dans les deux cas, l'atmosphère autour des animaux ainsi isolés de leur milieu normal est saturée, sinon sur-saturée. D'où une similitude de comportement, pour subsister aux conditions défavorables. Des espèces marines pourraient avoir de ce fait une possibilité plus grande de s'adapter à certaines conditions de la vie cavernicole.

IV. — ORIGINE MARINE

Les analogies de réaction déjà observées entre *Caecosphaeroma* et *Sphaeroma* rendaient d'autant plus intéressant la recherche d'une confirmation de l'hypothèse d'une origine marine de certains Crustacés cavernicoles. D'où l'étude que nous avons faite des réactions de ces Crustacés vis-à-vis de ce qui pourrait être leur ancien milieu.

Plusieurs auteurs ont étudié l'action des variations de salinité sur les Crustacés d'eau saumâtre afin de connaître le mécanisme de réaction de ces animaux continuellement soumis à des fluctuations du taux de salinité de leur milieu (L.-C. BEADLE et J.-B. CRAGG, 1940).

Des expériences préliminaires de transfert direct de l'eau douce dans le mélange choisi ont été tentées afin de voir le degré de résistance et d'adaptation des Crustacés cavernicoles étudiés à la salinité de l'eau.

Divers lots d'une dizaine d'individus ont été plongés dans des bacs renfermant un mélange d'eau douce et de 1/6, 1/5, 1/4, 1/3, 1/2, 2/3, 3/4 respectivement d'eau de mer, et en eau de mer pure.

Les animaux plongés dans 1/6, 1/5 d'eau de mer ne réagissent pratiquement pas plus que lorsqu'il s'agit d'un simple dérangement : transfert de récipient, par exemple.

Dans un mélange renfermant 1/4 d'eau de mer pour *Niphargus* et 1/3 pour *Caecosphaeroma*, l'animal s'agite (*Niphargus*) ou se met en boule (*Caecosphaeroma*) pendant un laps de temps qui varie de 1/2 heure à 1 heure selon les individus, puis il reprend son allure normale. Si le séjour se prolonge, il y a une mortalité qui peut être de l'ordre de 20 p. 100 pour *Niphargus* et de 10-15 % pour *Caecosphaeroma*.

Après transfert direct de l'eau douce dans un milieu moitié eau douce, moitié eau de mer, la réaction est plus forte, *Niphargus* s'agite plus vivement, *Caecosphaeroma* s'enroule et se déroule un peu spasmodiquement, puis il y a, au bout d'un temps plus longs (12 à 24 heures), reprise apparente des allures normales, mais la mortalité est forte, surtout chez *Niphargus*, de 50-60 % après quelques jours, elle atteint 90-100 % après 3 semaines; quelques *Caecosphaeroma* ont subsisté un mois.

Après transfert dans un milieu 2/3 eau de mer, *Niphargus* résiste très mal et pendant très peu de temps; aucun ne résiste en eau de mer pure; quelques *Caecosphaeroma* ont vécu presque un mois en eau de mer pure.

A la mort il se produit une sorte de dessèchement et de désagréation des tissus.

Nous avons alors tenté pour *Caecosphaeroma*, espèce qui semblait plus résistante, une adaptation progressive.

Les animaux n'étaient transférés dans un milieu à salinité plus élevée que lorsqu'ils paraissent vivre naturellement dans leur milieu, et pour les milieux 2/3, puis 3/4 et enfin eau de mer pure, il a été souvent nécessaire de ramener pendant un certain laps de temps l'animal dans un milieu de salinité plus faible. Pour l'ensemble des animaux qui ont subi cet essai d'adaptation totale, il faut compter une mortalité de l'ordre de 60 %. Des animaux ainsi adaptés ont vécu normalement 3 mois en eau de mer.

INFLUENCE DE LA SALINITÉ SUR L'I. R.

TABLEAU XIII
I. R. en milieux salins à 12°.

eau douce	1/4 eau mer	1/3 eau mer	1/2 eau mer	2/3 eau mer	eau de mer
<i>Caecosphaeroma</i>					
0,0092	0,0077	0,0105	0,0149		
0,0120		0,0127	0,0223		
0,0093	0,0102	0,0140	0,0180		
0,0071		0,0125			
		0,0151			
0,0097		0,0094	0,0093		
		0,0119	0,0131		
			0,0180		
0,0053		0,0150	0,0120		
			0,0241		
			0,0175		
			0,0101	0,0083	
			0,0137	0,0134	0,0140
0,0095			0,0180		0,0060
0,0115					0,0080 +
0,0071					0,0070 +
					0,0113
					0,0075
0,0181	0,0194				
	0,0173				
0,0180	0,0202	0,0232			
0,0193		0,0154			
		0,0231			
0,0209		0,0184			
		0,0344	0,0260 +		
0,0226			0,0326		
			0,0435		
			0,0340		
0,0193			0,0393		
			0,0289	0,103 +	
0,0225	0,0243		0,0353		
			0,0365 +		

+ mort de l'animal

Dès que la concentration en eau de mer atteint le seuil d'action décelable par mesure de l'absorption d'oxygène, 1/4 pour *Niphargus* et 1/3 pour *Caecosphaeroma* le métabolisme respiratoire des deux espèces est augmenté. Cet accroissement d'I.R. se poursuit environ 48 heures après le transfert dans le milieu, ensuite, si le séjour se prolonge, il y a régression et après 5-6 jours, l'I.R. a repris sa valeur normale.

L'accroissement de l'I.R. est plus fort lorsqu'on élève le taux de salinité de 1/3 à 1/2. Si le transfert d'eau douce à eau de mer 1/2 se fait directement, l'élévation d'I.R. est à peine plus grande que lorsqu'il a lieu par le palier inférieur (tableau 13).

Des mesures ont également été faites après transfert direct en eau de mer 2/3, 3/4 et même eau de mer pure. La réaction n'est pas aussi constante, on observe le plus souvent une diminution légère (2/3 eau de mer) ou nette (1/2 eau de mer) suivie ou non d'une remontée. En eau de mer, la diminution subsiste jusqu'à la mort.

Lorsque l'animal est transféré par paliers successifs, l'I.R. en eau de mer 1/2, ou 3/4 est légèrement supérieure à sa valeur initiale en eau douce après le dernier transfert, puis il y a tendance à un retour aux valeurs anciennes.

TABLEAU XIV
I.R. en milieu salin à 13°. Crustacés épigés.

eau douce	1/4 eau mer	1/3 eau mer	1/2 eau mer
<i>Gammarus</i>			
0,257	0,243		
	0,213		
+ 0,422		0,295	
		0,174	0,198 +
+ 0,292	0,270	0,194	0,149
			0,139 +
0,214		0,166	
eau de mer	5/6 douce	douce	
<i>Sphaeroma</i>			
0,157		0,079 +	
		0,261 +	
0,327		0,224	
		0,564	
0,096	0,066	0,0534	
0,103	0,081	0,078	
		0,095	

+ mort de l'animal

L'I.R. d'un animal adapté en eau de mer est en moyenne plus faible que la moyenne de ceux qui sont en eau douce.

L'I.R. de *Sphaeroma* épigé marin diminue légèrement dans l'eau diluée (environ 60 %). L'I.R. remonte vers des valeurs normales lorsque le séjour se prolonge.

Chez l'espèce épigée d'eau douce, *Gammarus pulex*, l'I.R. diminue de manière sensiblement progressive quand la salinité augmente à partir d'un mélange 15-20 % eau de mer. Dans un milieu 1/2 eau de mer, l'I.R. a diminué de presque la moitié de sa valeur et l'animal ne subsiste pas (tableau 14).

ADAPTATION BIOCHIMIQUE

Chez les animaux aquatiques, il s'établit entre la concentration osmotique de leur milieu et celle du milieu extérieur des relations qui diffèrent selon les conditions. Les animaux qui peuvent subsister dans des milieux aquatiques très différents, en ce qui concerne la salinité, sont rares. La plupart ne tolèrent qu'une marge étroite de variation de concentration du milieu extérieur.

Chez les Invertébrés marins, la concentration totale du milieu intérieur est voisine de celle de l'eau de mer. Les animaux d'eau douce doivent maintenir une concentration osmotique de leur milieu intérieur compatible avec la vie. En particulier la teneur en chlorures du sang doit demeurer élevée.

Techniques.

L'extraction du sang des Amphipodes se fait par piqûre dans le vaisseau dorsal; chez les Isopodes, par piqûre à travers la membrane ventrale. Dans l'un et l'autre cas, le liquide est aspiré par une micro-aiguille de verre.

Dosage du chlore.

Le chlore du milieu intérieur est dosé par la micro-méthode de Wigglesworth. Celui des tissus par la micro-méthode de Sundermann et Priscilla. Ces deux méthodes sont basées sur le même principe : déplacement du chlore par un acide non volatil, le chlore précipite quantitativement l'argent d'une solution titrée de nitrate d'argent. La titration du nitrate d'argent restant se fait par le sulfocyanure de sodium, en présence d'alun de fer comme indicateur.

Dosage du sodium.

Micro-méthode de Lindner-Kirk. Principe : Précipitation du sodium en acétate d'uranium-zinc; on isole et lave ce précipité que l'on dissout

avec de l'eau acidulée à 5 % d'acide sulfurique; on réduit l'uranium avec une spirale de cadmium et on titre l'uranium réduit par le sulfate cérique.

Détermination du potassium.

Micro-méthode de Norberg. Principe : on précipite le potassium en chloroplatinate; le précipité, lavé, est dissous dans un tampon au phosphate; on convertit le chloroplatinate en iodoplatinate que l'on titre au thiosulfate de sodium.

Dosage du phosphore.

Par la micro-méthode colorimétrique de Berenblum et Chain au molybdate d'ammonium et chlorure stanneux.

Dosage des lipides.

Micro-méthode de Knut-Schmidt-Nielsen. Principe : saponification puis isolement des acides gras que l'on titre avec une base forte.

Résultats expérimentaux (tableau 15 et 15 bis).

Caecosphaeroma placé dans un milieu dont la salinité croît, enrichit progressivement son hémolymphe en chlorures. Cet enrichissement est rapide : 10 à 15 heures maximum; il se ralentit ensuite, l'équilibre étant atteint après 1 à 2 jours. Les valeurs obtenues après ce délai ne diffèrent que par les variations individuelles. L'augmentation de la teneur en chlorure du sang est fonction de l'accroissement de la salinité; celle des tissus d'abord plus forte, diminue ensuite.

TABLEAU XV

Teneurs en chlore du sang et des tissus de *Caecosphaeroma*, en fonction de la salinité.

Le chlore est exprimé en γ Na Cl/mm 3, ou γ Na Cl/mg (moyennes).

Milieu	après 48 heures		après 5 heures	
	sang	tissus	sang	tissus
eau douce	5,3	0,81		
1/3 mer	8,4	1,6	7,9	1
1/2 mer	12,9	2,9	10,7	2,5
mer	17,9	4,7		

Des mesures effectuées sur *Gammarus pulex* montrent un accroissement plus rapide de la teneur en chlorure du sang. Au-delà de 50 % d'eau de mer, l'animal ne subsiste pas. La teneur en chlorure des tissus s'accroît beaucoup au-delà.

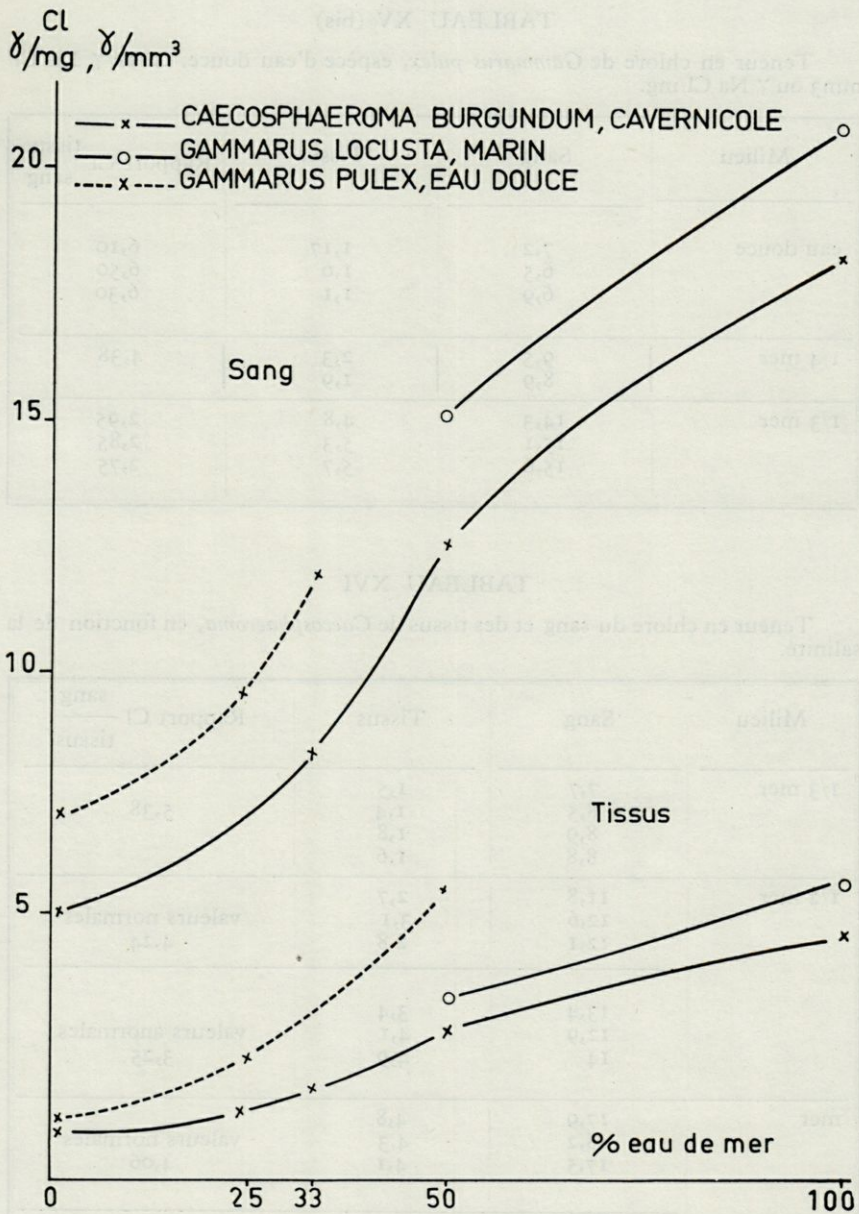


Fig. 1. — Action du pourcentage en eau de mer du milieu sur la teneur en chlore du sang et des tissus. En abscisses = pourcentage d'eau de mer. En ordonnées = teneur en chlore. — x — *Caecosphaeroma burgundum*, cavernicole; — o — *Gammarus locusta*, marin; — x — *Gammarus pulex*, eau douce.

TABLEAU XV (bis)

Teneur en chlore de *Gammarus pulex*, espèce d'eau douce. Cl en γ Na Cl/mm³ ou γ Na Cl/mg.

Milieu	Sang	Tissus	Rapport Cl $\frac{\text{tissus}}{\text{sang}}$
eau douce	7,2	1,17	6,10
	6,5	1,0	6,50
	6,9	1,1	6,30
1/4 mer	9,5	2,3	4,38
	8,9	1,9	
1/3 mer	14,3	4,8	2,95
	15,1	5,3	2,85
	15,6	5,7	2,75

TABLEAU XVI

Teneur en chlore du sang et des tissus de *Caecospaeroma*, en fonction de la salinité.

Milieu	Sang	Tissus	Rapport Cl $\frac{\text{sang}}{\text{tissus}}$
1/3 mer	7,7	1,5	5,38
	8,5	1,4	
	8,9	1,8	
	8,8	1,6	
1/2 mer	11,8	2,7	valeurs normales 4,24
	12,6	3,1	
	12,1	2,8	
	13,4	3,4	valeurs anormales 3,25
	12,9	4,1	
	14	4,9	
mer	17,9	4,8	valeurs normales 4,06
	18,2	4,3	
	17,5	4,1	
	18	7	valeurs anormales 2,46
	19,5	7,9	
	19,2	8,1	

TABLEAU XVII

Concentration du milieu intérieur et des tissus de *Caecosphaeroma*, cavernicole et *Sphaeroma*, espèce marine, exprimée en γ mm³ ou en γ mg.

Milieu		Cl	Na	K	P	lipides	Eau
<i>Caecosphaeroma.</i>							
eau douce	sang	4,4	5,3	0,17			
		5,2	4,6	0,21			
		5,7	4,9	0,16			
	tissu	4,3	5	0,12			
		0,89	0,68	0,39	0,18	5	75 %
1		0,97	0,42	0,20	4,3	74 %	
	1,3	0,77	0,45	0,17	5,7	75,6%	
eau mer	sang	16,3	11,2	0,35			
		17,1	13,7	0,42			
		16,9	12	0,33			
	tissu	3,7	2,5	1,2	0,4	3,4	71 %
		4,2	3,1	1,7	0,5	3,1	72 %
4		2,9	1,5	0,48	3,6	72,5 %	
<i>Sphaeroma</i>							
mer	sang	20,7	15,4	0,53			
		19,6	14,6	0,49			
		22,5	13,7	0,51			
	tissu	5,5	3,5	2,1	0,72	1,5	65 %
		5,2	4,3	2,7	0,69	1,4	64 %
Concentration après 24 heures de transfert en eau de mer, chez <i>Caecosphaeroma.</i>							
	sans	17,3	12,7	0,40			
		23,4	16,1	0,45			
		24,5	17,2	0,40			
	tissu	19	13,6	0,36			
		6,3	4,2	1,5		2,2	
4,9		3,3	1,9		3,0		
	5,9	3,8	1,6		1,9		

Chez *Gammarus pulex*, aucun mécanisme ne vient régulariser l'osmose qui se produit entre le sang et le liquide intra-cellulaire; il se produit un enrichissement en chlore des tissus qui se désagrègent. C'est également ce que l'on observe chez les *Caecosphaeroma* qui sont immergés directement dans un milieu de concentration saline trop élevée et meurent.

Des mesures effectuées sur ces individus, aussitôt après leur mort, afin d'éviter la décomposition des tissus, montrent des teneurs excessives en chlore des tissus et un rapport $Cl \frac{\text{sang}}{\text{tissu}}$ anormalement faible (tableau 16).

C'est ce défaut d'adaptation qui permet d'expliquer les valeurs anormales trouvées au cours de dosages. Ceux-ci ont été effectués sur des animaux qui ne présentaient pas encore de symptômes visibles d'une mort prochaine mais, chez qui le mécanisme de régulation ne se déclenchant pas n'auraient pas survécu.

Il n'y a pas que les chlorures qui pénètrent le milieu intérieur des Crustacés en milieu marin. Les ions inorganiques présents dans l'eau de mer, et qui entrent dans la composition de l'hémolymphe et des tissus des Crustacés, subissent des modifications de teneur du fait des variations de salinité du milieu. Nous avons fait des analyses relatives à quelques uns de ces éléments.

A l'enrichissement en ions inorganiques correspond une légère diminution de la teneur en eau et une diminution nette des protéines du sang (dosées par l'azote total). Il se produit aussi une diminution du taux des lipides.

Ces résultats se trouvent rassemblés dans le tableau 17.

CONCLUSION

Caecosphaeroma, espèce cavernicole, possède une répartition géographique fragmentaire et, si l'on regarde les cartes de transgression marine, localisée sur les rivages des anciennes mers pliocènes. Cette espèce est encore actuellement susceptible de vivre en eau de mer, mais seulement après une longue période d'adaptations successives à une salinité croissante. La concentration en ions inorganiques (étudiés) de son milieu et de ses tissus devient alors très proche de celle d'une espèce marine comparable : *Sphaeroma serratum* F.

Parmi les analyses réalisées dans les heures qui suivent le transfert définitif en eau de mer, on trouve chez *Caecosphaeroma* un certain nombre de valeurs plus élevées que chez *Sphaeroma*, et qui approchent de valeurs trouvées chez des espèces saumâtres d'Amphipodes.

Ce fait peut inciter à penser que *Caecosphaeroma burgundum* D. vivait aux embouchures des fleuves se jetant dans les anciennes mers ou mœurs, dans des étangs, alimentés en eau douce, qui bordent la mer dans les régions sableuses, et sont envahis aux fortes marées. Ceci expliquerait aisément qu'il ait conservé la possibilité de retrouver les mécanismes d'adaptation aux variations de salinité du milieu.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les deux espèces de Crustacés cavernicoles aquatiques, *Niphargus orcinus virei* Ch. et *Caecosphaeroma burgundum* D. qui appartiennent à des genres ne possédant pas (ou ne possédant plus) d'espèces dans le domaine épigé, présentent des caractères de leur biologie et de leur métabolisme qui les différencient nettement des espèces épigées actuelles les plus voisines.

L'I.R. des Crustacés cavernicoles, qui est comme chez les épigés fonction de la taille, est environ 10 à 15 fois inférieure à celles des Crustacés épigés. L'élévation de température augmente davantage l'I.R. des cavernicoles, néanmoins, aux températures limites tolérées par les cavernicoles (25-28°), leur I.R. est encore inférieure de 3 à 4 fois à celle des épigés.

La lumière a peu d'action sur l'I.R., toutefois elle agit dans le même sens que la température dont elle renforce l'action lorsque ces deux influences sont conjuguées.

Les Crustacés cavernicoles supportent très bien la vie aérienne à laquelle ils peuvent rester soumis pendant plusieurs semaines; après une augmentation temporaire d'I.R., ils s'y adaptent après retour à leurs valeurs normales d'I.R.

L'origine marine de *Caecosphaeroma*, hypothèse déjà émise, a pu être établie par leur faculté d'adaptation à l'eau de mer, à condition que le passage de l'eau douce à l'eau de mer s'opère lentement par paliers progressifs.

La teneur en ions inorganiques, K, Na, P, Cl, du sang et des tissus de *Caecosphaeroma* adapté à l'eau de mer est beaucoup plus élevée que chez l'animal vivant en eau douce, elle devient proche de celle de *Sphaeroma serratum* F., espèce marine.

BIBLIOGRAPHIE

- BEADLE (L.-C.). — The effect of salinity changes on the water content and respiration of marine invertebrate. *J. exper. Biol.* (1931)VIII, 211.
- BEADLE (L.-C.) et CRAGGS (J.-B.). — Studies on adaptation to salinity in *Gammarus* Sp.-I. Regulation of blood and tissues and the problem of adaptation to fresh water. *J. exper. Biol.* (1940), XVII, 2, 153-63.
- BIRSTEIN (J.-A.), BASIKALOVA (A.-J.) et TALIEV (D.-N.). — Osmoregulatory ability of the Amphipods of Lake Baïkal. *C.R. (Doklady) Ac. Sc. U.R.S.S.* (1946), LIII, 4, 377-80.
- BURBANCK (W.-D.), EDWARDS (J.-P.) et BURBANCK (M.-P.). — Tolerance of lowered oxygen tension by cave and stream crayfish. *Biol. Bull. U.S.A.* (1947) XCIII, 190-1.

- DAUM (J.). — Zur biologie einer Isopodenart unterirdischer gewässer : *Caecosphaeroma (vireia) burgundum* D. *Ann. Univers. Saraviensis* (1954), 1-2, 104-59.
- EIGENMANN (C.-H.). — Cave vertebrates of America. *Publ. Carnegie Inst. of Washington* (1909), CIV, 1-241.
- FOX (H. Munro) et SIMMONDS (B.-G.). — Metabolic rates of aquatic Arthropods from different habitats. *J. exper. Biol.* (1933), X, 1, 67-74.
- FOX (H. Munro) et SIMMONDS (B.-G.). — The control of respiratory movements in Crustacea by O₂ and CO₂. *J. exper. Biol.* (1934), XI, 1.
- FOX (H. Munro) et WINGFIELD (C.-A.). — A portable apparatus for the determination of oxygen dissolved in a small volume of water. *J. exper. Biol.* (1938), XV, 3, 437-45.
- GINET (R.). — Etudes sur la biologie d'Amphipodes troglobies du genre « *Niphargus* ». *Bull. Soc. Zool., Fr.* (1955), LXXX, 5-6, 332.
- HEUTS (M.-J.). — Ecology, variation and adaptation of the blind African cave fish *Caecobarbus geerts i* *Blgr. Ann. Soc. roy., Belgique* (1951) LXXXII n, 155-230.
- HUBAULT (E.). — Étude faunistique d'eaux souterraines à la lisière septentrionale du bassin d'Aquitaine. *Bull. Biol. Fr. Belg.* (1934), LXVIII, 59.
- HUSSON (R.). — A propos de recherches en cours sur la biologie de Crustacés aquatiques cavernicoles. *Atti. VII Congr. Naz. Speleol., Mem. III, Rass. Speleol. Ital.* (1956).
- HUSSON (R.) et DAUM (J.). — Sur la biologie de *Caecosphaeroma burgundum*. *C.R. Ac. Sc.*, (1953), CCXXXVI, 24, 2345.
- JEANNEL (R.). — Les fossiles vivants des cavernes. *Ed. Gallimard, Paris* (1943).
- LÖWENSTEIN (O.-H.). — The respiratory rates of *Gammarus Chevreuxi* in relation to differences in salinity. *J. exper. Biol.* (1935), XII, 217.
- NICLOUX (M.). — Dosage de l'oxygène dissous dans l'eau. *Bull. Soc. Chim. Biol., Fr.* (1930), XII, 1326-37.
- OHLE (W.). — Die chemische und die elektrochemische Bestimmung des molekular gelösten Sauerstoffs der Binnengewässer. *Int. Ver. f. theor. u. Angew. Limmologie* (1953), III, 1-44.
- SMITH (A.) et DOUGLAS (J.). — An insect respirometer. *Ann. entomol. Soc. Amer.* (1949), XLII, 14-8.
- SUNDERMAN (F.-W.) et PRISCILLA (W.). — The analysis of chloride in tissues. *J. Biol. Chem. U.S.A.* (1933) CII, 279-85.
- WIGGLESWORTH (V.-B.). — A single method of volumetric analysis for small quantities of fluid : estimation of chloride in 0,3 μ l of tissues fluid. *Biochem. J.* (1938), XXXI, 1719-22.