



HAL
open science

**RELATIONS ENTRE L'ACTIVITÉ LOCOMOTRICE
ET LE MÉTABOLISME RESPIRATOIRE DE
NIPHARGUS RHENORHODANENSIS (AMPHIPODE
HYPOGÉ) EN FONCTION DE DIFFÉRENTES
CONDITIONS EXPÉRIMENTALES**

J Mathieu

► **To cite this version:**

J Mathieu. RELATIONS ENTRE L'ACTIVITÉ LOCOMOTRICE ET LE MÉTABOLISME RESPIRATOIRE DE NIPHARGUS RHENORHODANENSIS (AMPHIPODE HYPOGÉ) EN FONCTION DE DIFFÉRENTES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1982, pp.183-191. hal-03012523

HAL Id: hal-03012523

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03012523v1>

Submitted on 18 Nov 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.

RELATIONS ENTRE L'ACTIVITÉ LOCOMOTRICE ET LE MÉTABOLISME RESPIRATOIRE DE *NIPHARGUS RHENORHODANENSIS* (AMPHIPODE HYPOGÉ) EN FONCTION DE DIFFÉRENTES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

J. MATHIEU

Hydrobiologie et Ecologie souterraine,
L.A. C.N.R.S. n° 367 « Ecologie des Eaux douces »,
Université Claude Bernard, 43, bd du 11 Novembre 1918
69622 Villeurbanne Cedex - France

MÉTABOLISME
ACTIVITÉ
AJUSTEMENTS

RÉSUMÉ. - Le métabolisme respiratoire en liaison avec l'activité locomotrice est étudié sur deux populations de *Niphargus rhenorhodanensis*. Cette activité est mesurée avec le nombre et avec l'amplitude moyenne des déplacements des individus. Les expériences sont faites pour différentes conditions thermiques. Les relations simples entre la consommation d'oxygène et la masse ou la consommation et l'activité se traduisent par des corrélations positives parfois faibles. La variabilité des résultats reste cependant forte. C'est pourquoi un modèle plus complexe qui prend en compte à la fois la masse et l'activité est proposé. L'ajustement des valeurs individuelles à ce nouveau modèle montre une diminution de la variabilité. Néanmoins, d'autres facteurs d'ordre expérimentaux, écologiques ou physiologiques interviennent aussi dans la respiration et expliquent cette variabilité.

METABOLISM
ACTIVITY
ADJUSTMENTS

ABSTRACT. - Respiratory metabolism and locomotor activity were studied together in two populations of *Niphargus rhenorhodanensis*. This activity was measured either in connection with the number or with the amplitude of individuals movements. Experiments were conducted in different temperature conditions. Relations between consumption and weight on the one hand, between oxygen consumption and activity on the other hand demonstrate positive but sometimes weak correlations. The variability of the results remains high. A more complicated pattern which takes into account both weight and activity is proposed. Adjustments of individual results to this new model show a decrease in the variability. However, experimental, ecological or physiological conditions also influence the respiration and explain this variability.

Le métabolisme respiratoire mesuré par la consommation d'oxygène chez *Niphargus rhenorhodanensis*, dépend de nombreux facteurs, en particulier de la masse de l'individu. Cette dépendance se traduit par une relation simple et classique de la forme $Y = aM^b$. La pente « b » qui caractérise cette relation, peut varier chez les Crustacés : elle a généralement une valeur comprise entre 0,67 et 1 (Wolvekamp et Waterman, 1960). La première valeur implique une proportionnalité de la

consommation avec la surface du corps alors que la seconde l'implique avec la masse. Cette règle, qui permet d'expliquer une partie de la variabilité de la consommation d'oxygène, s'applique, avec certaines réserves, à 2 populations de *Niphargus* originaires de 2 biotopes différents (Mathieu, 1973; 1982; 1983a). L'une provient du domaine karstique, l'autre du domaine phréatique. Par rapport à la plupart des espèces citées dans la littérature, la pente « b » de ces animaux souterrains est

faible chez les témoins. Comme chez d'autres Amphipodes (Opalinski et Jazdzewski, 1978), elle est inférieure à 0,67. En fait elle dépend beaucoup des conditions expérimentales de température et varie dans de grandes proportions. En dehors de *Niphargus* (Mathieu, 1982; 1983a) de telles observations ont été faites, entre autres, par Vernberg et Vernberg (1966) avec le crabe *Uca*, par Newell et col. (1976) avec l'isopode *Ligia oceanica*. Ces résultats laissent présager l'existence d'une action antagoniste entre la masse et la température sur le métabolisme respiratoire. Classiquement, la température a aussi une influence directe très forte sur la respiration. C'est ce qui a pu être montré sur les deux mêmes populations de *Niphargus* (Mathieu, 1982; 1983a).

Cependant, même en tenant compte de ces causes, la variabilité de la consommation d'oxygène reste forte. C'est pourquoi il devient important de savoir si un autre facteur n'en serait pas à l'origine. L'activité locomotrice mesurée chez cette espèce est également liée à la consommation d'oxygène, par une relation simple de la forme $Y = cA + d$ (modèle proposé par Mathieu en 1980 pour l'étude d'individus testés à 11 °C dans différentes conditions expérimentales), mais l'ajustement à ce modèle des valeurs observées, montre des coefficients de corrélation assez faibles.

En fait, s'il est possible d'établir une telle relation, il est difficile de connaître la participation de cette activité dans la quantité d'oxygène consommée par les animaux. Elle est en général faible. C'est ce que supposent Foulds et Roff (1975) sur *Mysis relicta*. Opalinski (1974) arrive aux mêmes conclusions pour l'Amphipode *Paramoera walkeri* et pense que les changements de température ont une influence beaucoup plus grande sur le métabolisme.

C'est toutefois en partant de l'hypothèse que le métabolisme est dépendant de la masse et de l'activité, qu'un modèle relativement simple est proposé pour essayer de minimiser la variabilité individuelle et de connaître la part qui revient à chacun de ces facteurs dans la consommation d'oxygène.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux populations de *Niphargus rhenorhodanensis* sont comparées. L'une, phréatique, provient des canaux de drainage de la forêt de Chassagne près de Chalamont (Ain), l'autre, karstique, est originaire de la grotte du Cormoran près de Torcieu (Ain) (Ginet et Mathieu, 1968; Mathieu, 1981).

Les animaux karstiques ont été récoltés en automne et au printemps (Mathieu, 1983a), les animaux phréatiques l'ont été en hiver et au printemps, au moment de la mise en eau des canaux (Mathieu, 1982).

La température de l'eau phréatique est variable en fonction des saisons (des relevés ont pu être faits de 4 à 16 °C) avec une amplitude journalière qui peut atteindre

4 °C, alors que celle du domaine karstique est très stable (11 °C).

La mesure simultanée de la consommation d'oxygène et de l'activité locomotrice a été décrite par Mathieu (1980). Cette activité est évaluée par le nombre horaire de déplacements (N), ainsi que par l'amplitude des mouvements (Q) dans les cuves à respiration. Les séries d'expériences sont conduites avec un seul individu mâle, adulte, au stade d'intermue C (exception faite pour une série menée avec 3 animaux par cuve).

Les températures expérimentales ont été choisies en fonction :

- des conditions thermiques moyennes des biotopes (environ 11 °C);
- des températures intermédiaires entre cette dernière (11 °C) et celle proche de la létalité (23 °C) (Ginet et Mathieu, 1968).

Les expériences ont été faites, soit directement à la température (11, 15, 19 et 23 °C), soit après 48 h d'acclimatation à cette même température. Des tests après acclimatation pendant 48 h à une température de 4 °C supérieure à celle de l'expérience ont également été réalisés.

Les calculs concernant les relations entre :

- la consommation d'oxygène (Y) et la masse (M) ($Y = aM^b$), en microlitres par gramme de masse sèche et par heure $\mu\text{l/g.s.h}$);
- la consommation d'oxygène (Y) et l'activité locomotrice (A) mesurée par N ou par Q ($Y = cA + d$), sont effectués par la méthode des moindres carrés. L'ajustement des valeurs observées au modèle complexe, tenant compte en même temps des deux modèles précédents ($Y = cA + d + aM^b$), a été réalisé sur l'ordinateur du laboratoire de Biométrie de l'Université Claude Bernard, grâce au programme conçu par A. Pavé.

RÉSULTATS

Participation de l'activité locomotrice dans la consommation d'oxygène de *Niphargus*.

Le modèle proposé, $Y = cA + d$, partant de l'hypothèse logique que plus l'activité est grande, plus la consommation d'oxygène est élevée, semble mal convenir lorsque cette consommation est ramenée à l'unité de masse : dans 28 cas sur 48, la valeur de la pente est négative et les coefficients de corrélation correspondants sont élevés (Tabl. I), parfois significatifs (il s'agit essentiellement d'expériences menées à 19 et 23 °C). De plus, qu'elle soit positive ou négative, cette pente a, la plupart du temps, une forte valeur absolue. Ceci indique que pour des valeurs de consommation variables, l'activité est sensiblement toujours la même.

Ces résultats mettent donc en évidence que la masse a une place prépondérante dans la consommation d'oxygène par rapport à l'activité locomotrice. Il est donc justifié de traiter globalement les résultats, afin de

connaître la part qui revient à chacun de ces deux facteurs.

Un modèle relativement complexe est proposé, qui tient compte des modèles simples précédents et qui fait intervenir en même temps les deux facteurs : masse et activité. Ce modèle est de la forme $Y = cA + d + xM^p$, pour lequel « Y » est la consommation d'oxygène évaluée, « A » la valeur de l'activité, « M » la valeur de la masse; « c », « d », « b » et « x » des constantes. L'ajustement des valeurs individuelles à ce modèle permettra de connaître dans quelle mesure les deux facteurs interviennent, quelles sont les interactions qui peuvent exister entre eux, ainsi que la part qui revient à chacun dans la consommation d'oxygène.

Les tableaux I et II récapitulent pour chaque expérience, les résultats de l'ajustement des différentes valeurs observées au modèle $Y = cA + d + xM^p$. Le calcul permet de connaître l'évaluation de la somme des carrés des écarts (SCE, c'est-à-dire de la dispersion) avant et après l'ajustement à cette fonction. Dans la majorité des expériences, on note une très forte diminution de cette dispersion (Tableau II).

Deux causes peuvent être à l'origine d'une faible diminution de cette dispersion : soit la SCE est très forte au départ et elle le reste après l'ajustement (c'est le cas de CHA 1/4 3i pour le nombre de déplacements N et celui de CHA 15-15 pour l'amplitude Q de ces déplacements), soit elle est déjà très faible au départ et les valeurs calculées restent pratiquement identiques à celles qui sont observées. Dans le premier cas, la formule ne suffit pas à expliquer les valeurs observées et il convient alors d'envisager l'action d'autres facteurs pour comprendre ces résultats.

Dans la mesure où, en traitant globalement les données, la dispersion observée lors des ajustements partiels se trouve réduite, on peut affirmer que, dans la plupart des expériences, le métabolisme respiratoire dépend de la masse (selon une fonction exponentielle) et de l'activité locomotrice (selon une fonction linéaire). Cet ajustement global permet de rendre compte de la participation relative de chacun des facteurs dans la consommation d'oxygène (Tabl. II). Cette formule ne reflète pas la réalité complète du phénomène et il convient de connaître la part qui revient à d'autres facteurs responsables de la dispersion, et non pris en compte dans le modèle proposé.

1. Cas des témoins

a) Dans la population karstique

Les individus sont peu actifs (12 déplacements/h en moyenne) avec toutefois des mouvements amples (Tabl. II). C'est alors la masse qui explique à elle seule la relation étudiée, la part qui revient à l'activité étant très légèrement négative. Cette négativité très faible résulte

du fait que, déjà, les relations partielles présentent des coefficients de corrélation bas et non significatifs (0,07 avec N et 0,31 avec Q ; Tabl. I). Traiter globalement les données n'améliore pas sensiblement la relation. Dans ce cas, l'activité locomotrice ne semble pas avoir grande influence sur la consommation d'oxygène.

b) Dans la population phréatique

— On retrouve une situation identique à celle des individus karstiques pour les expériences faites avec un intervalle de temps de 1/2 ou de 1 heure entre deux mesures. La participation de l'activité dans la consommation d'oxygène est très faible, voire nulle. Une valeur reste cependant inexplicée : celle correspondant à l'activité mesurée par l'amplitude des mouvements pour les témoins testés avec un intervalle de temps de 1 heure (-112,6 %).

— Dans le cas où les individus sont mesurés tous les 1/4 d'heure, la participation de l'activité dans la consommation d'oxygène est forte (40 % avec N et environ 71 % avec Q). Ce résultat corrobore l'hypothèse selon laquelle l'agitation de l'eau consécutive à la rotation de l'aimant de la cuve à respiration, répétée avec une fréquence trop grande, entraîne des mouvements de fuite de l'animal (Mathieu, 1982; 1983b). C'est, en effet, pour cette expérience que l'activité est la plus forte (N = 27, Q = 105) et que la consommation d'oxygène est la plus importante par rapport aux autres témoins testés individuellement (Mathieu, 1982).

— Pour les expériences où 3 individus sont testés en même temps, la participation de l'activité est forte lorsqu'elle est mesurée avec le nombre de déplacements, mais faible avec leur amplitude. Les animaux auraient ainsi des déplacements nombreux mais peu amples. Il faut souligner ici que l'ajustement est faible (la diminution de la SCE dans le cas de N n'est que de 7 % alors que la dispersion est grande), ce qui implique que placer plusieurs individus en expérience modifie leur consommation d'oxygène dans le sens d'une diminution. A une exception près, l'ajustement dans le cas des témoins serait meilleur lorsqu'on mesure l'activité par l'amplitude des mouvements.

2. Cas des autres expérimentations

Les résultats sont plus compliqués; aucune règle générale n'est établie.

La diminution considérable de la somme des carrés des écarts est le seul point commun à toutes les expériences, que l'activité soit mesurée par le nombre ou l'amplitude des déplacements. Le modèle proposé pour comprendre les variations des valeurs de la consommation d'oxygène, correspond donc, au moins pour partie, à une réalité d'ordre physiologique. La part relative qui revient soit à la masse, soit à l'activité, dans la consommation d'oxygène, varie toutefois en fonction des expériences.

Tabl. I. - Consommation d'oxygène (en $\mu\text{l/g}\cdot\text{h}$) et activité locomotrice de *Niphargus*. CHA : individus de la population phréatique de Chalamont. COR : individus de la population karstique de la grotte du Cormoran. A : activité locomotrice exprimée par le nombre de mouvements (N) ou par l'amplitude des mouvements (Q). \bar{M} : masse moyenne des individus de chaque expérience. n : nombre de mesures individuelles. \bar{Y} obs : valeur moyenne de la consommation d'oxygène observée lors de chaque expérience. \bar{Y} (N) : valeur moyenne de la consommation d'oxygène calculée après l'ajustement des résultats au modèle $Y = cA + d + aM^b$ en utilisant le nombre horaire de déplacements N. \bar{Y} (Q) : idem en utilisant Q. c (N) et r (N) : valeurs des pentes et

	\bar{M} (mg)	n	\bar{Y} obs	\bar{Y} (N)	\bar{Y} A=0 (N)	\bar{Y} (Q)	\bar{Y} A=0 (Q)	c (N)	r (N)	c (Q)	r (Q)
CHA 1/4 li	2.208 ± 0.33	12	1255 ± 158	1481	1444	1187	1090	0.90	0.06	0.72	0.23
CHA 1/4 3i	7.286 ± 1.42	22	974 ± 207	1680	919	933	588	8.35	0.21	1.66	0.08
CHA 1/2	1.509 ± 0.21	16	1542 ± 245	1445	1855	1584	1934	- 13.04	0.42	- 6.88	0.61*
CHA 1h	1.700 ± 0.46	15	654 ± 117	829	581	498	348	- 5.42	0.23	0.48	0.10
CHA 15-11	1.788 ± 0.37	17	702 ± 342	534	755	733	765	- 19.96	0.29	- 8.86	0.28
CHA 15-15	1.873 ± 0.16	15	1680 ± 337	1634	1494	5277	2624	8.07	0.07	3.06	0.17
CHA 15 DI	1.725 ± 0.45	8	985 ± 475	1826	1133	1816	2082	6.24	0.12	- 3.15	0.22
CHA 15 DII	1.292 ± 0.38	12	3311 ± 869	2956	2284	2920	2548	- 0.59	0.48	22.07	0.48
CHA 19-15	1.856 ± 0.34	9	1611 ± 479	1518	1029	1515	1293	- 12.68	0.59	7.63	0.33
CHA 19-19	2.397 ± 0.34	16	1454 ± 187	848	1819	819	966	- 15.03	0.33	- 3.20	0.42
CHA 19 DI	2.223 ± 0.67	13	1305 ± 270	1026	1121	791	1128	- 0.66	0.65*	- 3.10	0.43
CHA 19 DII	2.843 ± 0.49	15	1857 ± 333	1435	1991	1650	2173	- 41.47	0.63*	- 8.21	0.63*
CHA 23-19	2.200 ± 0.27	12	2277 ± 390	3486	3519	3186	3238	- 15.99	0.15	- 6.03	0.43
CHA 23-23	2.797 ± 0.43	16	1209 ± 201	1348	1811	1254	1299	- 16.72	0.42	- 2.58	0.55*
CHA 23 D	3.193 ± 0.57	14	1264 ± 159	1397	1486	1401	1466	- 0.94	0.87*	- 1.75	0.47
COR 1h	6.034 ± 1.71	16	655 ± 102	656	607	647	593	1.95	0.07	0.81	0.31
COR 15-15	4.564 ± 2.42	14	892 ± 187	993	790	994	775	16.25	0.50	1.88	0.42
COR 15 D	5.288 ± 2.08	12	689 ± 149	758	554	738	590	- 7.73	0.40	- 0.59	0.26
COR 19-15	2.946 ± 0.51	9	1223 ± 231	1650	1413	1612	1502	12.80	0.42	0.92	0.22
COR 19-19	5.618 ± 1.69	11	1160 ± 408	1091	848	1013	797	29.51	0.59*	4.77	0.71*
COR 19 D	2.909 ± 0.39	16	1678 ± 272	1327	1630	1323	1679	- 19.62	0.55*	- 4.74	0.66*
COR 23-19	9.814 ± 3.69	7	656 ± 190	731	620	492	449	0.81	0.05	- 0.93	0.75*
COR 23-23	9.228 ± 2.00	9	1067 ± 263	1064	701	1092	701	7.9	0.43	- 0.44	0.11
COR 23 D	11.780 ± 2.94	10	972 ± 305	937	883	968	895	- 8.37	0.40	- 0.19	0.08

des coefficients de corrélation du modèle simple $Y = cA + d$ où Y est la consommation d'oxygène observée et N l'activité mesurée avec le nombre de déplacements. $c(Q)$ et $r(Q)$: idem avec l'amplitude des déplacements Q 1/4 li et 1/4 3i : témoins testés à 11 °C avec un intervalle de temps entre 2 mesures de 1/4 d'heure, soit avec un seul, soit avec 3 individus. 1/2, 1 h : témoins testés à 11 °C avec un intervalle de temps de 1/2 ou 1 heure. 15-11, 19-15, 23-19 : la première température est la température d'acclimatation, la deuxième est celle à laquelle les animaux sont testés. 15-15, 19-19, 23-23 : température d'acclimatation et température expérimentale sont semblables. DI, DII : I indique que les individus ont été testés en période de reproduction I en dehors de cette période; D indique que les animaux ont été testés directement sans acclimatation préalable.

* : coefficients de corrélation \neq de 0 pour $p = 0,05$.

Oxygen consumption (μ l/g.s.h) and locomotor activity of *Niphargus*. *CHA* : animals from phreatic population. *COR* : animals from cave population. *A* : locomotor activity expressed either by the number (*N*) or by the amplitude (*Q*) of individual movements. \bar{M} : mean dry weight for each experiment. *n* : number of individual data. \bar{Y} obs : mean value of oxygen consumption observed for each experiment. $\bar{Y}(N)$: mean value of oxygen consumption estimate with $Y = cA + d + aM^b$ model, with *N* = number of movements. $\bar{Y}(Q)$: idem estimate with *Q*. $c(N)$ and $r(N)$: slope and correlation coefficient estimate with $Y = cA + d$, with *N*. $c(Q)$ and $r(Q)$: idem with *Q*. 1/4 li and 1/4 3i : experiments at 11 °C with 1/4 h between 2 measurements of oxygen consumption, with 1 or 3 individuals. 1/2, 1 h : idem with 1 individual and 1/2 or 1 hour between 2 measurements. 15-11, 19-15, 23-19 : 1st temperature = acclimatation, 2d = experimental temperature. 15-15, 19-19, 23-23 : acclimatation and experimental temperature are the same. DI, DII : D = experiments without acclimatation; II = individuals experimented during breeding period; I = out of this period.

* values of $r \neq 0$ for $p = 0,05$.

Tabl. II. - Participation relative de la masse et de l'activité dans la consommation d'oxygène chez *Niphargus*. \bar{M} : masse moyenne pour chaque série d'expérience (mg). *n* : nombre de mesures individuelles. \bar{N} : nombre horaire moyen de déplacements pour chaque expérience. \bar{Q} : amplitude horaire moyenne des déplacements. Part. de *M* (%) : participation de la masse dans la consommation d'oxygène (en %) calculée à partir du modèle $Y = cA + d + aM^b$. part. de *N* (%) ou *Q* (%) : participation de l'activité dans la consommation d'oxygène exprimée soit par *N* soit par *Q* (en %) calculée à partir de la même formule. \searrow SCE (%) : diminution de la somme des carrés des écarts (en %) après ajustement des valeurs individuelles au modèle précédent. Pour les autres légendes, se référer au Tableau I.

Relative participation of weight and activity in oxygen consumption of *Niphargus*. \bar{M} : mean dry weight for each experiment. *n* : number of individual data. \bar{N} : mean value of number movements for each experiment. \bar{Q} : mean value of amplitude movements for each experiment. Part. de *M* (%) : weight participation in oxygen consumption (%) estimate by $Y = cA + d + aM^b$ model. part. de *N* (%) or *Q* (%) : activity participation in oxygen consumption (%) estimate with the same model. \searrow SCE : decrease of sum of squares (%) after adjustment of individual data to the model, see also Table I.

	\bar{M} (mg)	<i>n</i>	\bar{N}	Part. de		\searrow SCE (%)	\bar{Q}	Part. de		\searrow SCE (%)
				<i>M</i> (%)	<i>N</i> (%)			<i>M</i> (%)	<i>Q</i> (%)	
CHA 1/4 li	2.208	12	27	59.6	40.4	93.8	105	29.4	70.6	99.7
CHA 1/4 3i	7.286	22	36	48.9	51.1	7.0	56	92.2	7.8	91.4
CHA 1/2	1.509	16	23	100.1	0.1	93.9	54	92.1	7.9	95.4
CHA 1h	1.700	15	17	99.1	0.9	20.6	58	212.6	-112.6	89.5
CHA 15-11	1.788	17	9	35.0	65.0	54.8	14	15.7	84.3	0.1
CHA 15-15	1.873	15	9	1.4	98.7	86.1	46	29.5	70.5	3.4
CHA 15 DI	1.725	8	25	46.3	53.7	0.2	90	46.5	53.5	2.2
CHA 15 DII	1.292	12	7	69.6	30.4	93.0	37	98.2	1.8	92.9
CHA 19-15	1.856	9	9	96.7	3.3	95.0	39	119.2	-19.2	94.8
CHA 19-19	2.397	16	14	153.8	-53.8	70.5	82	162.7	-62.7	71.9
CHA 19 DI	2.223	13	19	125.3	-25.3	88.6	83	131.1	-31.1	87.8
CHA 19 DII	2.843	15	15	120.1	-20.1	89.2	66	104.8	-4.8	92.5
CHA 23-19	2.200	12	8	69.7	30.3	50.7	52	71.7	28.3	67.7
CHA 23-23	2.797	16	14	87.8	12.2	95.8	89	94.4	5.6	97.5
CHA 23 D	3.193	14	10	89.8	10.2	97.0	67	89.6	10.6	96.9
COR 1h	6.034	16	12	101.0	-1.0	97.4	100	102.6	-2.6	97.3
COR 15-15	4.564	14	19	94.5	5.5	97.7	135	94.4	5.6	98.0
COR 15 D	5.288	12	15	92.5	7.5	95.8	118	95.3	4.7	97.2
COR 19-15	2.946	9	22	75.2	24.8	84.6	155	76.7	23.3	86.0
COR 19-19	5.618	11	19	95.2	4.8	95.2	141	106.6	-6.6	95.6
COR 19 D	2.909	16	21	76.2	23.8	92.5	130	124.6	-24.6	92.1
COR 23-19	9.814	7	14	90.2	9.8	98.3	33	42.5	57.5	69.0
COR 23-23	9.228	9	44	100.8	-0.8	98.6	263	98.2	2.8	99.1
23 D	11.780	10	65	104.0	-4.0	96.9	476	100.9	-0.9	97.2

a) Cas des animaux phréatiques

Quelques points de détails semblent intéressants.

La série testée à 15 °C montre que l'activité a une place prépondérante dans la consommation d'oxygène. Cette température possible dans le domaine naturel doit être importante dans la vie des animaux. Les dépenses énergétiques nécessaires aux processus d'ajustement (Mathieu, 1982) seraient encore faibles, et celles nécessaires à la fuite devant des conditions défavorables pourraient donc être importantes.

Les séries testées à 19 et 23 °C (température proche de la létalité) montrent que la participation de l'activité est faible et que c'est celle de la masse qui prédomine. A ces températures expérimentales, jamais rencontrées dans le biotope, les réactions métaboliques doivent être telles que la part qui revient à l'activité dans la consommation d'oxygène est masquée; la relation entre ce métabolisme et l'activité, déjà faible, devient inexistante.

Lorsque les animaux sont testés à 4 °C au-dessous de leur température d'acclimatation, la part qui revient à chacun des facteurs mis en cause correspond aux résultats obtenus avec les séries testées directement à cette même température d'acclimatation : pour 15-11, c'est l'activité qui prédomine, comme pour la série à 15 °C; pour 19-15 et 23-19, c'est la masse qui prédomine, de la même façon que dans les séries à 19 et à 23 °C. Dans le premier cas, l'action de l'acclimatation à cette température de 15 °C entraînerait un métabolisme moins dépendant de la masse que celui des témoins; par conséquent, l'activité (pourtant moindre que celle des témoins) prendrait une plus grande part dans la relation. Les deux autres cas indiquent que les processus métaboliques sont prépondérants et expliquent la valeur de la consommation d'oxygène.

b) Cas des animaux karstiques

Les résultats sont plus homogènes; à l'exception de COR 23-19 pour l'amplitude des mouvements, le métabolisme dépend essentiellement de la masse. La part qui revient à l'activité est faible et parfois négative (mais dans des limites également très faibles). Là aussi, la formule proposée pour expliquer une partie de la variabilité du métabolisme respiratoire semble vraisemblable.

Ainsi, comme l'hypothèse le laissait prévoir, l'activité locomotrice intervient effectivement sur l'intensité respiratoire de *Niphargus*, mais assez discrètement. Dans la relation considérant à la fois l'activité et la masse, c'est cette dernière qui, la plupart du temps, détermine la valeur du métabolisme. Cette relation ne tient compte ni de la température ni des conditions écologiques antérieures à l'expérimentation qui, comme cela a pu être montré, ont également une influence sur la valeur de la consommation, et parfois aussi de l'activité (Mathieu, 1982; 1983a; 1983b). Il était cependant exclu de bâtir un modèle mathématique complexe faisant intervenir en plus des autres pris en compte ces importants facteurs écologiques. En effet, les problèmes d'interprétation déjà

ardus, auraient été encore plus délicats. C'est pourquoi le modèle proposé est resté aussi simple que possible.

c) Consommation d'oxygène estimée après ajustement au modèle $Y = cA + d + xM^p$

1. *Valeurs moyennes de la consommation d'oxygène des individus testés pour la mesure de l'activité. Comparaison avec les valeurs globales* (Mathieu, 1982; 1983a.). Les valeurs de la consommation d'oxygène relatives à la mesure de l'activité locomotrice (Tabl. I) ne montrent aucune différence avec celles obtenues précédemment (Mathieu, 1982 et 1983a.). Les résultats de ces échantillons sont donc une bonne représentation des résultats globaux et les conclusions s'y rapportant ne sont pas modifiées.

2. *Comparaison des valeurs estimées avec N et avec Q.* — Chez les animaux phréatiques, les valeurs obtenues après avoir ramené la consommation à l'unité de masse sont relativement hétérogènes (Tabl. I). On note des différences entre N et Q pour CHA 1/4 3i (expliqué plus haut), CHA 1h, CHA 15-15 et CHA 19 DI. Le fait de ramener la consommation à l'unité de masse retentit donc sur l'évaluation de la mesure. Les valeurs obtenues avec les animaux karstiques sont très semblables entre elles.

3. *Comparaison des valeurs observées et évaluées.* Dans l'ensemble, valeurs observées et valeurs estimées sont assez semblables, ce qui confirme la validité du modèle proposé. Les différences sont difficilement explicables; elles peuvent relever de la méthode employée ou des animaux eux-mêmes. Le maximum de similitude est obtenu avec Q surtout lorsqu'on s'adresse à la population karstique.

4. *Evolution de la consommation pour une activité nulle.* — Ainsi la prise en compte corrélative de la masse et de l'activité doit permettre, pour chaque condition expérimentale, de caractériser une valeur de la consommation d'oxygène lorsque cette activité est nulle; il est cependant difficile de parler ici de métabolisme de repos : en effet, malgré toutes les précautions prises, les animaux expérimentés peuvent rester en état de stress dû par exemple à l'agitation du barreau magnétique, ce qui modifie leur métabolisme.

Lorsque la participation de l'activité est négative (exposant « c » négatif), la consommation moyenne estimée pour une activité nulle est plus importante que celle qui a été observée. Ceci résulte encore du fait que d'autres facteurs physiologiques, qui ont une importance plus grande, masquent celle de l'activité. Dans les autres cas, pour une activité nulle, la consommation d'oxygène est plus faible (Tabl. I), mais les différences avec les valeurs moyennes sont également faibles, ce qui prouve une fois de plus la part relativement réduite de cette activité sur le métabolisme.

D'une façon générale, l'allure des courbes représentatives de la consommation d'oxygène aux différentes

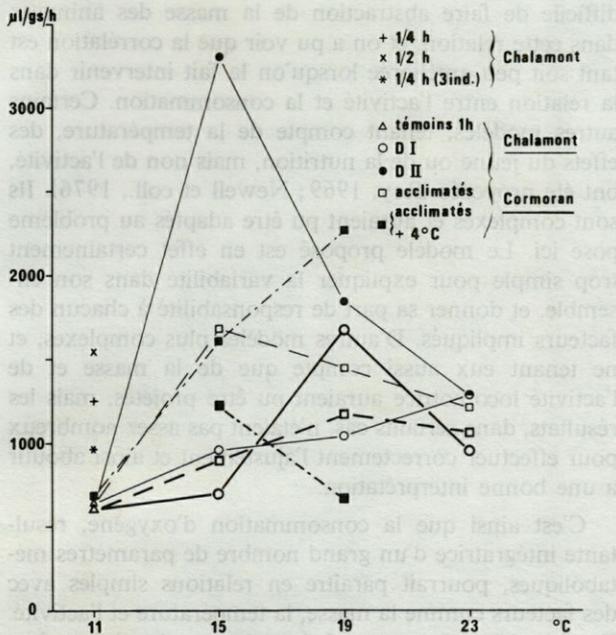


Fig. 1. - Consommation d'oxygène de *Niphargus rhenorhodanensis* en fonction de différentes conditions expérimentales et de la température ($\mu\text{l/g.s.h}$). Les traits et tirets épais correspondent aux animaux de la grotte, les fins à ceux de Chalamont. 1/4 et 1/2 : intervalle de temps entre deux mesures de consommation de 1/4 ou 1/2 heure. (3 ind.) : 3 individus sont testés en même temps. D I : expériences faites en dehors de la période de reproduction. D II : en période de reproduction.

Oxygen consumption of *Niphargus rhenorhodanensis* in relation to different experimental conditions and temperatures ($\mu\text{l/g.s.h}$). Thick dash : cave animals; thin dash : phreatic animals. 1/4, 1/2 : 1/4 or 1/2 hour between 2 measurements of oxygen consumption. (3 ind.) : experiments with 3 individuals. D I : experiments out of the breeding period. D II : experiments during the breeding period.

conditions expérimentales est la même pour les valeurs calculées et les valeurs estimées avec une activité nulle.

Les figures 1 et 2 A et B comparent ces valeurs ramenées à l'unité de masse. La comparaison deux à deux des différentes courbes montre que les valeurs relatives aux animaux karstiques présentent le moins de variation, et vont dans le sens d'une diminution générale de la consommation lorsque l'activité est nulle. Cette évolution est beaucoup plus complexe lorsqu'il s'agit des animaux phréatiques; aucune règle ne peut être tirée en ce qui concerne leur consommation d'oxygène pour une telle activité.

Une restriction technique concernant l'évaluation de cette activité doit être faite. Les ajustements semblent meilleurs avec les individus karstiques. Or ces animaux sont en général plus volumineux. Ils déplacent plus et homogénéisent ainsi mieux l'eau au niveau de l'électrode; la réponse de l'enregistrement est donc plus nette. En revanche, les animaux phréatiques, pour la plupart moins gros, sont moins efficaces pour cette homogénéi-

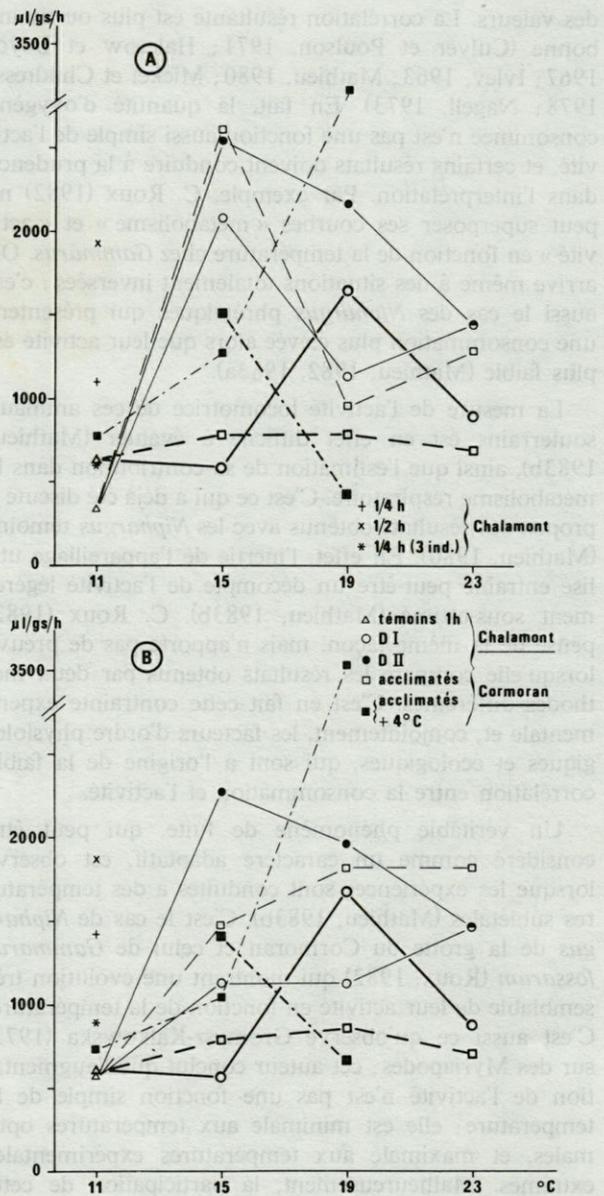


Fig. 2. - Consommation d'oxygène de *Niphargus rhenorhodanensis* calculée après ajustement des valeurs individuelles au modèle $Y = cA + d + aM^b$ pour les différentes conditions expérimentales ($\mu\text{l/g.s.h}$) A : le calcul est fait avec le nombre de déplacements; B : il est fait avec l'amplitude des déplacements. (cf. Fig. 1).

Oxygen consumption of *Niphargus rhenorhodanensis* estimate with $Y = cA + d + aM^b$ model. A : estimation with number of movements; B : estimation with amplitude of movements. (See also Fig. 1).

sation. Un certain nombre de cas non expliqués pourraient en partie correspondre à ce fait expérimental.

D'une façon générale, les auteurs partent de l'hypothèse qu'à un accroissement de l'activité locomotrice correspond une augmentation de la consommation d'oxygène. L'ajustement des données expérimentales à une fonction peut être opéré après transformation (représentation semi-logarithmique par exemple) ou non

des valeurs. La corrélation résultante est plus ou moins bonne (Culver et Poulson, 1971; Halcrow et Boyd, 1967; Ivlev, 1963; Mathieu, 1980; Mickel et Childress, 1978; Nagell, 1973). En fait, la quantité d'oxygène consommée n'est pas une fonction aussi simple de l'activité, et certains résultats doivent conduire à la prudence dans l'interprétation. Par exemple, C. Roux (1982) ne peut superposer ses courbes « métabolisme » et « activité » en fonction de la température chez *Gammarus*. On arrive même à des situations totalement inversées : c'est aussi le cas des *Niphargus* phréatiques qui présentent une consommation plus élevée alors que leur activité est plus faible (Mathieu, 1982, 1983a).

La mesure de l'activité locomotrice de ces animaux souterrains est en effet difficile à évaluer (Mathieu, 1983b), ainsi que l'estimation de sa contribution dans le métabolisme respiratoire. C'est ce qui a déjà été discuté à propos des résultats obtenus avec les *Niphargus* témoins (Mathieu, 1980). En effet, l'inertie de l'appareillage utilisé entraîne peut-être un décompte de l'activité légèrement sous-estimé (Mathieu, 1983b). C. Roux (1982) pense de la même façon, mais n'apporte pas de preuve lorsqu'elle compare les résultats obtenus par deux méthodes différentes. C'est en fait cette contrainte expérimentale et, conjointement, les facteurs d'ordre physiologiques et écologiques, qui sont à l'origine de la faible corrélation entre la consommation et l'activité.

Un véritable phénomène de fuite, qui peut être considéré comme un caractère adaptatif, est observé lorsque les expériences sont conduites à des températures sublétales (Mathieu, 1983b). C'est le cas de *Niphargus* de la grotte du Cormoran et celui de *Gammarus fossarum* (Roux, 1982) qui montrent une évolution très semblable de leur activité en fonction de la température. C'est aussi ce qu'observe Gromysz-Kalkowska (1973) sur des Myriapodes; cet auteur conclut que l'augmentation de l'activité n'est pas une fonction simple de la température; elle est minimale aux températures optimales, et maximale aux températures expérimentales extrêmes. Malheureusement, la participation de cette activité dans le métabolisme n'est connue que dans le cas de *Niphargus* : ce sont les processus métaboliques qui sont le plus responsables de la consommation d'oxygène, la part qui revient à l'activité étant masquée.

Dolnik, en 1978, à partir de différentes publications, émet l'hypothèse que la pente « b » de la relation entre la masse et la consommation d'oxygène est contrôlée par 2 causes essentielles : la loi des surfaces, lorsque cet exposant est égal à 2/3, et une loi régie par la locomotion lorsqu'il est égal à 5/6; tous les intermédiaires peuvent exister selon que les animaux sont plus ou moins actifs. Ces résultats vont curieusement à l'encontre de ceux généralement admis et proposés par Newell et Northcroft (1967) ou Newell et Pye (1971) : pour les animaux intertidaux, cette relation ne présente pas de variations de pente selon que l'activité est plus ou moins importante. Or, on a pu constater, pour *Niphargus*, que les variations de pente étaient liées à de nombreux facteurs autres que l'activité locomotrice. Il est pourtant

difficile de faire abstraction de la masse des animaux dans cette relation, et on a pu voir que la corrélation est tant soit peu améliorée lorsqu'on la fait intervenir dans la relation entre l'activité et la consommation. Certains autres modèles, tenant compte de la température, des effets du jeûne ou de la nutrition, mais non de l'activité, ont été proposés (Roy, 1969; Newell et coll., 1976). Ils sont complexes et auraient pu être adaptés au problème posé ici. Le modèle proposé est en effet certainement trop simple pour expliquer la variabilité dans son ensemble, et donner sa part de responsabilité à chacun des facteurs impliqués. D'autres modèles plus complexes, et ne tenant eux aussi compte que de la masse et de l'activité locomotrice auraient pu être projetés, mais les résultats, dans certains cas, n'étaient pas assez nombreux pour effectuer correctement l'ajustement et ainsi aboutir à une bonne interprétation.

C'est ainsi que la consommation d'oxygène, résultante intégratrice d'un grand nombre de paramètres métaboliques, pourrait paraître en relations simples avec des facteurs comme la masse, la température et l'activité. En fait, les nombreuses interactions qui existent font que ces relations sont compliquées lorsqu'on essaye de comprendre globalement le phénomène.

REMERCIEMENTS. Je tiens à remercier M. A. Pavé et M^{me} Jacobson, laboratoire de Biométrie, Université Claude Bernard, Lyon I, qui, l'un et l'autre, ont permis la réalisation de la partie informatique de ce travail.

RÉFÉRENCES CITÉES

- CULVER, D.C. et T.L. POULSON, 1971. Oxygen consumption and activity in closely related Amphipod populations from cave and surface habitats. *Amer. Mid. Nat.*, **85** (1) : 74-84.
- DOLNIK, V.R., 1978. En russe : Energy metabolism and animal body size : physical basis of their relationship. *Zh. obshch. Biol.*, **39** (6) : 805-816.
- FOULDS, J.B. and J.C. ROFF, 1975. Oxygen consumption during simulated vertical migration in *Mysis relicta* (Crustacea, Mysidacea). *Can. J. Zool.*, **54** : 377-385.
- GINET, R. et J. MATHIEU, 1968. Comparaison des températures létales supérieures de *Niphargus longicaudatus* (Crustacé Amphipode) hypogés et épigés. *Ann. Spéléol.*, **23** (2) : 426-440.
- GROMYSZ-KALKOWSKA, K., 1973. Some exogenous and endogenous effects on rate of respiration in *Strongylosoma pallipes* (Olivier) (Diplopoda) and behaviour in temperature gradient. *Folia biologica*, **21** (3) : 251-269.
- HALCROW, K. and C.M. BOYD, 1967. The Oxygen consumption and swimming activity of the Amphipod *Gammarus oceanicus* at different temperatures. *Comp. Biochem. Physiol.*, **23** (1) : 233-242.
- IVLEV, V.S., 1963. En russe : Consumption of energy during movement of shrimps. *Zool. Zh.*, **42** : 1465-1471.
- MATHIEU, J., 1973. Métabolisme respiratoire de *Niphargus rhenorhodanensis* (Crustacé Gammaridé souterrain). Premiers résultats. *Ann. Spéléol.*, **23** (1) : 81-87.

- MATHIEU, J., 1980. Activité locomotrice et métabolisme respiratoire à 11 °C de l'Amphipode troglobie *Niphargus rhenorhodanensis*. *Crustaceana*, Suppl. 6 : 160-169.
- MATHIEU, J., 1981. Comparaison du métabolisme respiratoire de *Niphargus rhenorhodanensis* (Crustacé Amphipode hypogé) provenant de deux systèmes karstiques différents. *Proc. 8th International Congress of Speleology*, Bowling Green, USA, B.F. Beck ed., 2 : 793-795.
- MATHIEU, J., 1982. Métabolisme respiratoire du Gammaridé interstitiel *Niphargus rhenorhodanensis*. Influence de la température. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 1 (29) : 351-365.
- MATHIEU, J., 1983a. Métabolisme respiratoire d'une population karstique de *Niphargus rhenorhodanensis* (Amphipode Gammaridé). Influence de la température. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108 (1) : 67-77.
- MATHIEU, J., 1983b. Activité locomotrice de *Niphargus rhenorhodanensis* en fonction de différentes conditions expérimentales. *Mém. Biospéol.*, (sous presse).
- MICKEL, T.J. and J.J. CHILDRESS, 1978. The effect of pH on oxygen consumption and activity in the bathypelagic mysid *Gnathophausia ingens*. *Biol. Bull.*, 154 (1) : 138-147.
- NAGELL, B., 1973. The oxygen consumption of mayfly (Ephemeroptera) and stonefly (Plecoptera) larvae at different oxygen concentration. *Hydrobiologia*, 42 (4) : 461-489.
- NEWELL, R.C. and H.R. NORTHCROFT, 1967. A re-interpretation of the effect of temperature on the metabolism of certain marine invertebrates. *J. Zool.*, 151 : 277-298.
- NEWELL, R.C. and V.I. PYE, 1971. Quantitative aspect of the relationship between metabolism and temperature of the winkle *Littorina* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.*, 38 (B) : 635-650.
- NEWELL, R.C., A. ROY and K.B., ARMITAGE, 1976. An analysis of factors affecting the oxygen consumption of the Isopod *Ligia oceanica*. *Zoology*, 49 (1) : 109-137.
- OPALINSKI, K.W., 1974. Standart, routine and active metabolism of the antarctic Amphipod *Paramoera walkeri* Stebbing. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 21 (3/4) : 423-429.
- OPALINSKI, K.W., et K. JAZDEWSKI, 1978. Respiration of some antarctic amphipods. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 25 : 643-655.
- ROUX, C., 1982. Les variations du métabolisme respiratoire et de l'activité de quelques invertébrés dulçaquicoles sous l'influence de divers facteurs écologiques. Thèse Doct., Lyon, 159 p.
- ROY, A., 1969. Analyse des facteurs du taux de métabolisme chez la limace *Arion circumscriptus*. *Rev. Can. Biol.*, 28 (1) : 33-43.
- VERNBERG, F.J. and W.B. VERNBERG, 1966. Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. VII. Metabolic temperature acclimation responses in southern hemisphere crabs. *Comp. Biochem. Physiol.*, 489-524.
- WOLVEKAMP, H.P. and T.H. WATERMAN, 1960. Respiration. In : T.H. Waterman ed. *Physiology of Crustacea*, metabolism and growth. 35-100, New-York, Academic Press.