

METABOLISME ET MILIEU, CHEZ LES CRUSTACES

par

Marcel FLORKIN

Le biais selon lequel la physiologie comparée traite les questions d'écologie est celui de la description des relations fonctionnelles de l'organisme et de son milieu, ou encore celui de l'étude de la marge de variations du milieu compatible avec la survie. Le physiologiste étudie les propriétés physiologiques de l'organisme et il considère la relation de ces propriétés avec celles du milieu. Comme PROSSER (1955) l'a écrit, il considère divers états de l'organisme « en fonction des paramètres correspondants du milieu extérieur ». Il étudiera l'influence des variations de la concentration osmotique du milieu extérieur sur la concentration osmotique du milieu intérieur, l'influence des variations de composition ionique du milieu aquatique sur la composition ionique du milieu intérieur, l'influence des variations de température du milieu sur la température de l'organisme, etc. Le physiologiste étudie en outre les mécanismes dont relèvent les relations mises en évidence.

Si utiles qu'elles soient, ces études restent le plus souvent étrangères à la préoccupation du biochimiste, qui est celle de la nature, de la distribution et des interactions des molécules et des macromolécules formant l'organisme. Si le physiologiste décrit l'adaptation et les voies de son exercice, le biochimiste est trop conscient de la multiplicité des interrelations métaboliques possibles et de celles des voies de leur intégration pour ne pas désirer en outre reconnaître sous la résultante décrite par le physiologiste, les aspects situés plus profond, à l'échelle métabolique.

Habitué à considérer les aspects dynamiques de l'organisme en termes de systèmes enzymatiques, le biochimiste ne concevra pas, comme le physiologiste, la corrélation organisme-milieu en fonction de paramètres correspondants au niveau des deux domaines. Les systèmes enzymatiques, par exemple, n'ont aucun paramètre correspondant au niveau du milieu extérieur.

Les Crustacés, groupe qui contient à la fois un grand nombre d'espèces marines et une riche variété de formes adaptées à la

vie dans l'eau douce, dans les cavernes, dans le milieu terrestre, etc., conviennent parfaitement à l'établissement d'une prise de connaissance de la diversité de la relation organisme-milieu.

Nous considérerons successivement les variations métaboliques géographiques, les effets des modifications du milieu sur le métabolisme, les relations métabolisme-milieu dans des biotopes particuliers, et l'influence des saisons.

I. VARIATIONS METABOLIQUES GEOGRAPHIQUES

Les variations métaboliques jusqu'à présent étudiées sont liées soit à l'habitat terrestre, soit à la diversité des latitudes. AYRES (1938) a décrit d'intéressantes variations de consommation d'oxygène chez des crabes d'estuaires, la vitesse d'utilisation de l'oxygène croissant avec le caractère de plus en plus terrestre de l'habitat. Ces études sur la consommation d'oxygène ont été portées au niveau tissulaire par VERNBERG (1956), lequel a étudié la consommation d'oxygène par le tissu des branchies, et a observé que cette consommation est maximale chez des espèces semi-terrestres comme *Ocypode quadrata* ou *Sesarma cinereum*. Moins élevée est la consommation d'oxygène par les branchies de formes vivant entre les niveaux des marées, comme *Menippe mercenaria*, *Panopeus herbstii*, *Uca minax* et *Uca pugilator*, et la consommation d'oxygène est moindre encore chez les espèces vivant plus bas que le niveau de la basse mer, comme *Callinectes sapidus*, *Clibanarius vittatus* et *Libinia dubia*. Rien de pareil ne s'observe en ce qui concerne la consommation d'oxygène d'autres tissus, comme par exemple, l'hépatopancréas. Toutefois, considérant les espèces vivant dans une zone définie, VERNBERG observe que les plus actives ont des tissus qui consomment plus d'oxygène que ceux des moins actives. Les différences métaboliques observées chez les crabes des différentes zones ne paraissent pas avoir de corrélation avec les températures de ces dernières.

En ce qui concerne les différences métaboliques accompagnant les différences de latitude et de température, on peut dire d'une manière générale que les formes vivant à faible latitude et à température élevée ont une consommation d'oxygène plus forte que les formes vivant à haute latitude et à température plus basse. Chez les espèces distribuées sur une série de latitudes, les individus vivant à des latitudes faibles ont une plus forte consommation d'oxygène que ceux qui vivent à une latitude plus élevée.

C'est par exemple le cas pour *Uca pugnax* (TASHIAN, 1956) et pour *Uca pugilator* (DÉMEUSY, 1957). SCHOLANDER, FLAGG, WALTERS et IRVING (1953) ont montré que si on compare des formes de Crustacés dont l'habitat normal est arctique avec des formes voisines dont l'habitat normal est tropical on observe une consommation d'oxygène cinq à six fois plus élevée chez les formes tropicales. Mais ce qui est plus important du point de vue des variations métaboliques géographiques, lorsque des espèces voisines, l'une tropicale et l'autre arctique, sont maintenues à une même température, la consommation d'oxygène de l'espèce arctique est plus élevée que celle de l'espèce tropicale. C'est là, selon les auteurs, une manifestation d'une différence de métabolisme de base. En termes biochimiques, l'adaptation règne donc au niveau de la régulation cellulaire de l'intensité des phosphorylations oxydatives.

II. INFLUENCE DES VARIATIONS DU MILIEU

A. Température.

Nous avons déjà souligné, en étudiant les variations géographiques de la consommation d'oxygène, que cette dernière peut être, à la température normale de vie par exemple (20° ou 0°), cinq ou six fois plus élevée chez certaines espèces tropicales que chez les espèces arctiques, mais que, à une température déterminée du milieu, à laquelle on place les deux catégories de formes, la consommation d'oxygène est plus élevée chez les formes arctiques. C'est là, comme nous l'avons dit plus haut, l'indice d'une modification géographique du métabolisme de base.

D'autre part, on peut, comme cela a souvent été fait par les physiologistes, étudier la zone des températures dans les limites de laquelle une espèce peut survivre. On sait aussi que les limites de cette zone sont très variables chez les poecilothermes et qu'elles peuvent être modifiées par l'histoire antérieure de la vie d'un individu déterminé.

La notion simple selon laquelle la consommation d'oxygène est chez un poecilotherme plus faible dans une région plus froide ou à une saison plus froide doit être complétée par la notion de l'existence fréquente d'un mécanisme d'homéostasie utilisant une variation de métabolisme comme correcteur plus ou moins efficace de l'influence de la température. Parmi ces poecilothermes « ajusteurs » on compte de nombreux Crustacés.

Le Q_{10} physiologique, exprimant la variation du métabolisme en fonction de la température, peut, comme aussi le métabolisme, varier selon les latitudes et les températures (FOX et WINGFIELD, 1937). Il existe des espèces de Crustacés chez lesquelles, si on établit la courbe M/T pour une série de formes tropicales et de formes arctiques, les courbes se superposent dans la zone des températures communes aux deux catégories étudiées, et forment donc une courbe unique. Il s'agit de cas dans lesquels la latitude n'influence par la courbe M/T. Mais ceci n'est pas la règle générale, et l'espèce *Pandalus montagui*, par exemple, présente un déplacement de la courbe dans le domaine des températures basses. Chez certaines espèces tropicales, si on extrapole la courbe M/T vers les basses températures, on voit que si la courbe s'appliquait à ce qui se passe à 0°, le métabolisme serait, à cette température, de 30 à 40 fois moindre qu'à 20°, alors que dans la réalité il n'est que cinq à six fois moindre. C'est la preuve d'une remarquable adaptation des formes arctiques (SCHOLANDER, FLAGG, WALTERS et IRVING, 1953).

Un cas d'accommodation saisonnière de la courbe M/T est fourni par *Emerita talpoida*, un crabe vivant dans le sable de la zone située entre les niveaux des marées. EDWARDS et IRVING, (1943 a) ont montré que, chez ce crabe, aux températures inférieures à 20°, la consommation d'oxygène est plus forte en hiver qu'en été. Tenant compte des différences de taille, on peut conclure qu'en hiver, à 3°, le métabolisme est environ 4 fois plus élevé qu'en été, lorsque l'animal est placé à la même température.

En hiver, à une température basse, le métabolisme est donc plus élevé qu'en été à la même température. La consommation hivernale à 3° correspond à la consommation estivale à 15°. Les mêmes auteurs (1943 b) ont obtenu des résultats très différents chez un Amphipode menant une existence semi-terrestre dans le sable des plages habitées aussi par *Emerita*. A une température donnée, chez cet Amphipode, *Talorchestia megalophtalma*, la consommation d'oxygène est la même en été et en hiver. En relation avec les différences que nous venons de citer, on peut citer le fait que l'activité et la croissance d'*Emerita* ne sont pas modifiées par l'hiver, tandis que *Talorchestia* reste inactif et hiberne, comme le fait *Oniscus asellus* (EDWARDS, 1946). Toutefois, si, comme RAO et BULLOCK (1954) l'ont fait, on recalcule par rapport à la taille les valeurs obtenues chez *Talorchestia* par EDWARDS et IRVING, on met en évidence un certain degré d'adaptation, moindre que chez *Emerita*.

Quel est le fait métabolique caché sous ce que nous appelons l'ajustement ? Selon SCHOLANDER, FLAGG, WALTERS et IRVING (1953) c'est le déplacement de la courbe M/T le long de l'abscisse. Il n'est pas douteux pourtant que le Q_{10} peut aussi intervenir dans l'exercice de l'adaptation. Selon la *Comparative animal physiology* de PROSSER (1950) les individus de petite taille, dans une espèce, répondent à une variation de température plus fortement que ne le font les individus de plus grande taille. Mettant en graphique logarithmique la fonction liant le métabolisme à la température, RAO et BULLOCK (1954) trouvent que la modification du métabolisme en fonction de la température augmente au contraire avec la taille. Calculant le Q_{10} de groupes d'animaux de diverses tailles, ils concluent que chez *Talorchestia*, le Q_{10} grandit avec la taille entre 12 et 22°, tandis qu'une diminution s'observe chez les animaux d'hiver. Chez *Emerita*, les mêmes auteurs notent pour les individus pesant plus de 500 mg un accroissement de Q_{10} avec la taille entre 16 et 21°. Chez le crabe *Pachygrapsus crassipes*, le Q_{10} augmente aussi avec la taille, entre 16 et 23.5°, mais non entre 8 et 16° (ROBERTS, 1957a, 1957b). TASHIAN (1956) observe que chez *Uca pugnax*, les individus vivant à New York, en Caroline du Nord et en Floride montrent une diminution de Q_{10} avec l'augmentation de la taille, tandis qu'on observe l'inverse chez les formes vivant à la faible latitude de Trinidad.

Tout cela démontre que s'il est vrai que certains Crustacés corrigent l'influence de la température sur leur métabolisme en déplaçant la courbe M/T , d'autres modifient leur Q_{10} , comme c'est le cas chez *Daphnia* et chez *Uca pugnax*. Mais ceci n'exclut pas d'autres méthodes de compensation (BULLOCK, 1955), comme par exemple une modification de forme du graphique M/T qui peut ne pas être une ligne droite.

Les mécanismes d'homéostasie cités ci-dessus siègent-ils dans l'organisme entier, ou seulement dans certaines formes de cellules, ou encore dans certaines portions de cellules ou même au niveau d'enzymes individuels ? C'est ce qui doit être déterminé. Chez *Pachygrapsus*, selon ROBERTS (1957a, 1957b), le tissu musculaire est adapté, mais le tissu cérébral ne l'est pas.

L'étude du stress thermique en ce qui concerne les modifications d'états stationnaires métaboliques qu'il fait subir à l'organisme a été peu étudiée chez les Crustacés. Toutefois, quelques données existent dans la littérature. Nous avons pu montrer par exemple que le passage du crabe chinois *Eriocheir sinensis* d'un

aquarium d'eau douce à la température de 15°, à un aquarium à la température de 1-3° provoque un abaissement très prononcé de la teneur des muscles en proline libre (DUCHÂTEAU et FLORKIN, 1955 b). On peut dire d'une manière générale d'après les observations de notre laboratoire que les agressions les plus diverses modifient la concentration de proline libre des tissus des Crustacés, soit en plus, soit en moins. A pression constante d'oxygène, le stress thermique d'une élévation de température accroît la synthèse d'hémoglobine. Une variation de température peut aussi amener une modification au niveau des aspects métaboliques de l'osmorégulation. *Gammarus duebeni*, si la température de l'eau est située entre 4 et 16° (optimum 6°), peut coloniser des milieux de salinité élevée, mais si la température est plus élevée que 16°, le stress qui en résulte amène une élévation de concentration du milieu intérieur, provoquant la mort (KINNE, 1953). D'autre part, certaines crevettes marines ne peuvent s'accommoder à des salinités élevées que dans la région la plus élevée de la zone des températures dans laquelle elles survivent (PANIKKAR, 1940).

B. Stress osmotique.

Le stress de la variation de concentration du milieu extérieur offre des aspects métaboliques divers. Chez certains Crustacés euryhalins, la consommation d'oxygène augmente lors du passage de l'eau de mer à l'eau saumâtre. C'est par exemple le cas chez l'Amphipode *Gammarus locusta* (SCHLIEPER, 1929) et chez les crabes *Carcinus maenas* (SCHLIEPER, 1919 ; SCHWABE, 1933) et *Eriphia spinifrons* (SCHWABE, 1933). A l'inverse, un crabe sténohalin tel que *Maja* (SCHWABE, 1933), présente, dans l'eau saumâtre, une diminution de consommation d'oxygène, signe de détérioration cellulaire, qui conduit à la mort. *Artemia salina*, de son côté, présente une diminution de consommation d'oxygène dans les eaux très salées et cet effet est plus marqué chez le jeune animal que chez l'adulte (ELIASSEN, 1952). *Astacus astacus*, passant de l'eau douce à un milieu d'eau de mer diluée isotonique par rapport à son milieu intérieur, présente une diminution de consommation d'oxygène laquelle, après accommodation au niveau milieu se stabilise à une valeur de 30 % plus faible que celle qu'on mesure dans l'eau douce (SCHWABE, 1933). On observe le même effet chez le crabe dulcicole *Potamon edulis*, la telphuse (RAFFY, 1934).

Mais le plus étonnant des crabes euryhalins, *Eriocheir sinensis*, présente la même consommation d'oxygène dans l'eau de mer, dans l'eau saumâtre et dans l'eau douce (SCHWABE, 1933). Ceci montre que l'analyse du stress osmotique en ce qui concerne les effets de ce stress sur la consommation d'oxygène ne nous a pas apporté d'explication générale de la résistance à ce stress.

En ce qui concerne la consommation d'oxygène, le stress osmotique a été étudié à l'échelle des tissus, chez des Crustacés euryhalins (PIEH, 1936). Prélevées sur les animaux vivant dans l'eau saumâtre, les branchies de *Carcinus maenas* consomment moins d'oxygène que les branchies prélevées sur des animaux accommodés à l'eau de mer. Par contre leur degré d'hydratation est plus élevé. Comme chez l'animal entier, la consommation d'oxygène par les branchies reste la même, quel que soit le milieu auquel est accommodé *Eriocheir sinensis* et le degré d'hydratation des branchies n'est pas modifié. Mais en ce qui concerne l'hydratation du tissu musculaire (DUCHÂTEAU et FLORKIN, inédit) il y a une légère différence entre les tissus prélevés sur des animaux d'eau douce et sur des animaux vivant dans l'eau de mer. Une différence analogue en ce qui concerne l'hydratation des muscles existe entre les individus de l'espèce *Carcinus maenas* vivant dans l'eau saumâtre ou dans l'eau de mer. Et cette différence, bien que faible, est plus marquée chez *Eriocheir*, dont la consommation d'oxygène n'est pas modifiée que chez *Carcinus*, qui présente une telle modification.

La composante amino-acide libre des muscles de Crustacés montre une composition caractéristique et une concentration élevée par comparaison avec les muscles des Vertébrés, par exemple (CAMIEN, SARLET, DUCHÂTEAU et FLORKIN, 1951). Dans les muscles d'*Eriocheir* accommodé à l'eau de mer, la composante amino-acide libre est plus élevée que dans l'eau douce (DUCHÂTEAU et FLORKIN, 1955 a). L'accroissement est particulièrement prononcé dans le cas de la glycine et de la proline, et elle est faible dans le cas de l'arginine, mais l'élévation des concentrations en acides aminés libres est néanmoins générale, se soldant par une remarquable différence de concentration intracellulaire. Cette modification est réversible si on ramène les animaux dans l'eau douce. On observe une modification générale du même genre dans la composante amino-acide libre des muscles de *Carcinus maenas* (DUCHÂTEAU et FLORKIN, inédit). Comme chez *Eriocheir*, tous les acides aminés étudiés augmentent de concentration, mais la modification est surtout marquée, comme chez *Eriocheir*, pour la

proline et le glyocolle, et l'est très peu dans le cas de l'arginine.

En dépit des modifications de concentration moléculaire du milieu intérieur, elles-mêmes plus ou moins fortes selon l'efficacité plus ou moins grande de l'osmorégulation du milieu intérieur, la régulation de la composante amino-acide libre des tissus tamponne le degré d'hydratation des cellules.

Du point de vue de l'évolution biochimique, il est intéressant de noter que, chez *Carcinus maenas* restant dans l'eau de mer, la dilution du liquide cavitairé par absorption d'eau au cours de l'exuviation s'accompagne d'une diminution de concentration de la composante amino-acide intracellulaire (DUCHÂTEAU, FLORKIN et JEUNIAUX, inédit). C'est là un des mécanismes assurant, au cours de la mue, une constante plus ou moins grande de l'hydratation des tissus. On peut imaginer que la capacité, pour un Crustacé marin, de coloniser, outre l'eau de mer, l'eau saumâtre, ou encore l'eau saumâtre et l'eau douce dépend de l'extension plus ou moins grande vers les basses concentrations du milieu intérieur, d'un mécanisme jouant au cours de la mue un rôle régulateur contre le stress de variation de concentration du milieu intérieur.

Le mécanisme des variations globales de la concentration en acides aminés libres des tissus des Crustacés euryhalins reste indéterminé. Il n'est pas douteux toutefois que ces variations représentent une forme importante de l'homéostasie intracellulaire en réponse au stress osmotique et une méthode de neutralisation de ce stress.

C. Anoxie.

L'une des traductions du stress anoxique chez les Crustacés capables de former de l'hémoglobine est une augmentation de la teneur en hémoglobine des muscles, des ganglions nerveux et du sang. On observe aussi une augmentation du cytochrome des tissus musculaire et nerveux. FOX (1948) a démontré l'existence d'une augmentation d'hémoglobine sanguine, dans l'eau faiblement aérée, dans les cas de *Daphnia pulex*, *Daphnia magna* et *Daphnia obtusa*. Si on met les animaux dans de l'eau bien aérée, l'hémoglobine diminue et même disparaît (FOX et PHEAR, 1953). Ces mêmes apparition et disparition de l'hémoglobine ont été démontrées chez *Daphnia hyalina* qui, dans ses conditions de vie normale, est incolore (FOX, HARDCASTLE et DRESEL, 1949). On a observé des variations analogues de la biosynthèse d'hémoglobine sous l'influence de la teneur de l'eau en oxygène, chez des Clado-

cères autres que *Daphnia* et, par exemple, chez *Simocephalus vetulus* (HOSHI, 1957), *Iliocryptus sordidus* (FOX, GILCHRIST et PHEAR, 1951) et *Chydorus sphaericus* (FOX, 1955) ; comme aussi d'ailleurs, parmi les Anostraca, chez *Artemia salina* (GILCHRIST, 1954). Chez les Notostraca, l'augmentation d'hémoglobine quand l'animal est dans une eau faiblement oxygénée a été mise en évidence chez *Triops cancriformis* (FOX, 1949). Chez les Conchostraca *Caenestheria inopinata* et *Leptestheria mayeti* le même phénomène se montre, quoique se déroulant plus lentement (FOX, 1955). Le fait que la biosynthèse d'hémoglobine ait, dans les conditions d'anoxie, une valeur dans la survie de *Daphnia* a été mis en évidence au niveau de différents aspects métaboliques : accroissement de la durée de vie, augmentation du rythme alimentaire et de la production d'œufs (FOX, GILCHRIST et PHEAR, 1951). Le stress anoxique provoque donc, chez les Crustacés pourvus d'hémoglobine, une modification métabolique qui possède une valeur adaptative, comme l'est la modification métabolique résultant du stress osmotique au niveau de la composante amino-acide libre des cellules des Crustacés euryhalins.

Revenant au stress anoxique des Crustacés, on peut évoquer à son sujet les effets du stress anoxique chez d'autres groupes d'organismes. On sait que l'anoxie peut augmenter la concentration du cytochrome musculaire chez les Mammifères. Par contre, chez les levures, c'est la présence de l'air qui stimule la production des cytochromes *a*, *b* et *c* et l'anoxie inhibe cette biosynthèse.

On sait aussi que l'anoxie a pour conséquence une biosynthèse d'hémoglobine chez le jeune individu de l'espèce *Planorbis*, chez les larves de deux Diptères, *Tendipes* et *Anatopynia*, chez les poissons comme aussi chez l'homme aux altitudes élevées. Mais rien de pareil ne s'observe chez les Annélides *Arenicola*, *Scoloplos* ou *Tubifex*, ni en ce qui concerne l'hémoglobine musculaire de Gastéropodes tels que *Physa* ou l'adulte de *Planorbis*, ni en ce qui concerne l'hémoglobine du parenchyme du Rhabdocoele *Phaenocora* (FOX, 1955).

III. MILIEUX PARTICULIERS

Dans leur irradiation évolutive, certains Crustacés ont occupé des niches écologiques très particulières. Un exemple en est donné par les Crustacés cavernicoles. Ces Crustacés ont un métabolisme plus faible que celui des espèces épigées voisines.

C'est là une notion démontrée par des observations nombreuses et notamment par celles de DÉROUET (1953) sur une série d'Amphipodes et d'Isopodes, et par celles de BURBANCK, EDWARDS et BURBANCK (1947) sur *Cambarus setosus* et *Orconectes rusticus*. La faible intensité de métabolisme, caractère général des animaux cavernicoles, est vraisemblablement une adaptation à la rareté des aliments dans le milieu, comme HEUTS (1953) l'a suggéré.

L'habitat cavernicole peut amener certains aspects particuliers de la réponse métabolique au stress. C'est ainsi que les effets d'une modification de température sont plus marqués chez les formes cavernicoles que chez les Crustacés épigés, comme DÉROUET (1953) l'a montré chez des Amphipodes et des Isopodes. L'influence exercée par le stress osmotique sur la consommation d'oxygène est aussi, selon DÉROUET (1952) plus intense chez des formes cavernicoles comme l'Isopode *Caecospheeroma virei* et l'Amphipode *Niphargus orcinus* que chez un Amphipode épigé tel que *Gammarus pulex*. Outre une faible intensité de consommation d'oxygène, les Crustacés des cavernes, comme d'ailleurs les autres animaux cavernicoles, présentent une stabilité faible en ce qui concerne la relation métabolisme-stress. On peut voir là une forme de l'adaptation et permettant la survie de formes auxquelles leur instabilité métabolique ne permettrait pas de survivre à l'intensité des formes de stress caractérisant les milieux habituels.

IV. SAISONS

Il existe quelques données éparses au sujet de la relation entre le métabolisme et les saisons, chez les Crustacés. Un effet physique direct réduit la consommation d'oxygène pendant la saison froide, mais il existe des formes qui exercent une compensation plus ou moins marquée de cet effet thermochimique. Nous ne connaissons d'observation de la consommation d'oxygène au cours d'un cycle saisonnier complet, que chez *Gammarus limnaeus*, étudié par KROG (1954) dans un lac de l'Alaska.

Chez cet Amphipode, que ses conditions de vie exposent à une période prolongée de basse température, la consommation d'oxygène est plus forte en hiver qu'en été à une température définie. C'est là une adaptation métabolique de la même nature que celle que nous avons décrite chez *Emerita*. Mais à la même

température, une diminution de consommation d'oxygène s'observe en février et mars. C'est une adaptation métabolique à la diminution de la teneur en oxygène de l'eau du lac en hiver, et, en d'autres termes, une réponse au stress respiratoire. Cette adaptation s'exerce en sens inverse de l'adaptation hivernale à la température. Par conséquent, dans les cycles métaboliques saisonniers, le facteur déterminant n'est pas uniquement la température. Le stress de la carence en oxygène peut prendre le pas sur lui.

La cyclomorphose qu'on observe chez les Cladocères (BROOKS, 1957 ; LIEDER, 1951) et chez les Copépodes (MARGALEF, 1953) constitue une variation phénotypique liée au cycle saisonnier et les différences morphologiques sont particulièrement marquées chez les espèces à courte vie et vivant dans des conditions de stress saisonnier marqué. Les espèces telles que *Daphnia galatea* et *Daphnia retrocurva* présentent une cyclomorphose particulièrement frappante lorsqu'elles vivent dans de petites mares, à une latitude correspondant à une température élevée. La cyclomorphose se traduit morphologiquement par une modification de croissance différentielle de la crête céphalique, du casque et des épines. Ces variations morphologiques non géniques n'ont aucune signification fonctionnelle et elles apparaissent comme des incidents d'une adaptation métabolique générale, celle qui, à l'opposé de ce qui existe chez les cavernicoles, permet la vie dans une large variété de conditions de milieu (BROOKS, 1957) et correspond à une stabilité exceptionnelle à l'égard des effets métaboliques accompagnant les diverses formes du stress.

La cyclomorphose présente un intérêt dans le domaine qui nous occupe parce qu'elle illustre les effets qu'une modification métabolique peut exercer sur le spectre phénotypique, même dans l'ordre morphologique, par la voie d'une influence sur des aspects de la croissance différentielle. L'existence d'aspects marqués de la cyclomorphose chez *Daphnia* dépend d'une part de la température (18-20° ou plus) à laquelle s'opère le développement parthénogénétique des jeunes. Ceci a pour conséquence une élévation de consommation d'oxygène, par un effet thermochimique direct. C'est là selon BROOKS (1957) la cause métabolique de la croissance différentielle produisant l'augmentation de taille du casque. Mais, comme BROOKS (1947) l'a montré, cette augmentation de taille peut aussi être la conséquence de la turbulence de l'eau.

Il apparaît ici encore que l'influence de l'agitation de l'eau

sur la croissance différentielle est la conséquence d'un accroissement de consommation d'oxygène, accroissement dépendant de l'agitation mécanique à laquelle les animaux sont soumis. Dans un autre cas, la consommation d'oxygène est plus grande, selon WOLSKY et HOLMES (1933) chez l'écrevisse *Austropotamobius torrentium* habitant les ruisseaux à cours rapide, que chez *Astacus leptodactylus* vivant dans des lacs.

CONCLUSIONS

Les données jusqu'à présent recueillies dans le domaine des relations métabolisme-milieu chez les Crustacés montrent l'intervention non seulement d'actions physiques directes du milieu sur le métabolisme, mais encore de modifications internes relevant de la mise en jeu des mécanismes biochimiques d'homéostasie caractéristiques de chaque forme de stress. Un point important est le fait que l'homéostasie métabolique n'est pas nécessairement liée à un paramètre correspondant du milieu. On trouve un exemple de cette notion dans le fait que l'homéostasie mise en jeu au cours du stress osmotique n'intéresse pas seulement l'osmorégulation du milieu intérieur, mais encore certains aspects du métabolisme azoté. Cela suggère que la nature et l'étendue des possibilités colonisatrices d'un animal dépendent non seulement des corrélations directes avec certains caractères du milieu, mais encore d'un spectre étendu de phénomènes biochimiques encore inexplorés.

BIBLIOGRAPHIE

- AYRES, J.C. : *Ecology*, 19, 523, 1938.
- BROOKS, J.L. : *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.*, 33, 141, 1947.
- BROOKS, J.L. : The species problem in freshwater animals. In « *The Species Problem* » (E. Mayr, ed.). American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C., 81, 1957.
- BULLOCK, T.H. : *Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc.*, 30, 311, 1955.
- BURBANCK, W.D., EDWARDS, J.P. et BURBANCK, M.P. : *Biol. Bull.*, 93, 190, 1947.
- CAMIEN, M.N., SARLET, H., DUCHÂTEAU, G. et FLORKIN, M. : *J. Biol. Chem.*, 19, 881, 1951.

- DÉMEUSY, N. : *Biol. Bull.*, 113, 245, 1957.
- DÉROUET, L. : *Compte. rend.*, 234, 473, 1952.
- DUCHÂTEAU, G. et FLORKIN, M. : *Arch. intern. physiol. biochim.*, 63, 249, 1955 a.
- DUCHÂTEAU, G. et FLORKIN, M. : *Arch. intern. physiol. biochim.*, 63, 213, 1955 b.
- EDWARDS, G.A. : *J. Cellular Comp. Physiol.*, 27, 53, 1946.
- EDWARDS, G.A. et IRVING, L. : *J. Cellular Comp. Physiol.*, 21, 169, 1943 a.
- EDWARDS, G.A. et IRVING, L. : *J. Cellular Comp. Physiol.*, 21, 183, 1943 b.
- ELIASSEN, E. : *Univ. Bergen Arbok, Naturvitenskap. Rekke*, 11, 1, 1952 ; *Chem. Abstr.*, 48, 8436, 1954.
- FOX, H.M. : *Proc. Roy. Soc., B* 135, 195, 1948.
- FOX, H.M. : *Proc. Zool. Soc. London*, 119, 693, 1949.
- FOX, H.M. : *Proc. Roy. Soc., B* 143, 203, 1955.
- FOX, H.M., GILCHRIST, B.M. et PHEAR, E.A. : *Proc. Roy. Soc., B* 138, 514, 1951.
- FOX, H.M., HARDCASTLE, S.M. et DRESEL, E.I.B. : *Proc. Roy. Soc., B* 136, 388, 1949.
- FOX, H.M. et PHEAR, E.A. : *Proc. Roy. Soc., B* 141, 179.
- FOX, H.M. et WINGFIELD, C.A. : *Proc. Zool. Soc. London, A* 107, 275, 1937.
- GILCHRIST, B.M. : *Proc. Roy. Soc., B* 143, 136, 1954.
- HEUTS, M.J. : *Symposia Soc. Exptl. Biol.*, n° 7, 290, 1953.
- HOSHI, T. : *Sci. Repts. Tohoku Univ., Fourt hSer.*, 23, 35, 1957.
- KINNE, O. : *Z. wiss. Zool.*, 157, 427, 1953.
- KROG, J. : *Biol. Bull.*, 107, 397, 1954.
- LIEDER, U. : *Naturwissenschaften*, 38, 39, 1951.
- MARGALEF, R. : *Publs. inst. biol. apl. (Barcelona)*, 19, 13, 1955.
- PANIKKAR, N.K. : *Nature*, 146, 336, 1940.
- PIEH, S. : *Zool. Jahrb. Abt. Allgem. Zool. Physiol. Tiere*, 56, 129, 1936.
- PROSSER, C.L., ed. : « *Comparative Animal Physiology* », 888 pp. Saunders, Philadelphia, 1950.
- PROSSER, C.L. : *Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc.*, 30, 229, 1955.
- RAFFY, A. : *Compt. rend.*, 198, 670, 1934.

- RAO, K.P. et BULLOCK, T.H. : *Am. Naturalist*, 88, 33, 1954.
- ROBERTS, J.L. : *Physiol. Zool.*, 30, 232, 1957 a.
- ROBERTS, J.L. : *Physiol. Zool.*, 30, 242, 1957 b.
- SCHLIEPER, C. : *Z. vergleich. Physiol.*, 9, 478, 1929.
- SCHOLANDER, P.F., PLAGG, W., WALTERS, V. et IRVING, L. : *Physiol. Zool.*, 26, 67, 1953.
- SCHWABE, E. : *Z. vergleich. Physiol.*, 19, 183, 1933.
- TASHIAN, R.E. : *Zoologica*, 41, 39, 1956.
- VERNBERG, F.J. : *Physiol. Zool.*, 29, 227, 1956.
- WOLSKY, A. et HOLMES, B.E. : *Arb. ungar. biol. Forsch. Inst.*, 6, 123, 1933.