SUR LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE PAR LES ROTIFÈRES

par R. POURRIOT et M. DELUZARCHES

SOMMAIRE

1. — Introduction	229
2. — Matériel et méthodes	230
2.1. — Espèces étudiées	230
2.2. — Milieux d'expériences	231
2.3. — Mesure de la consommation d'oxygène	231
2.4. — Dosage des protéines	233
2.5. — Processus expérimental	234
3. — Résultats et discussions	235
3.1. — Influence de la durée des expériences	235
3.2. — Influence de la densité en individus	237
3.3. — Influence de la lumière	238
3.4. — Taux de consommation d'oxygène par différentes espèces. Influence de la teneur en protéines et influence du milieu	239

I. — INTRODUCTION

Au cours des dernières années le nombre d'études bioénergétiques s'est considérablement accru, en particulier sous l'influence du programme biologique international qui a suscité de nouvelles recherches sur le transfert du flux d'énergie à travers les organismes et les biocénoses [KLEKOWSKI, 1970].

Toute estimation de rendement bioénergétique dans une population implique la connaissance des différentes fractions de ce budget énergétique dont un des aspects est représenté par les dépenses de maintenance [BOURLIÈRE et LAMOTTE, 1967]. Sous cette appellation sont comprises les dépenses d'énergie utilisée pour le métabolisme et pour l'activité.

Chez les Rotifères libres qui ne cessent jamais leurs mouvements ciliaires, ces deux types de dépenses énergétiques sont indissociables. La détermination de la consommation d'oxygène par un Rotifère correspond donc à l'ensemble des dépenses de maintenance.

Alors qu'il y a une littérature relativement abondante sur le métabolisme respiratoire des entomostracés, fort peu de documents existent sur les Rotifères. Encore ne concernent-ils qu'une seule espèce! Nous avons donc entrepris le présent travail dans le but de tenter de combler cette lacune.

2. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. — Espèces étudiées.

La consommation d'oxygène a été déterminée chez sept espèces communes de l'héloplancton, cultivées au laboratoire. Ce sont : *Asplanchna brightwelli* Gosse.

Brachionus calyciflorus Pallas, représenté par deux souches, l'une thermophile (t), l'autre eurytherme (e).

B. urceolaris var. *sericus* Rousselet.

Epiphanes brachionus Ehr.

Keratella valga Ehr.

Rhinoglena frontalis Ehr.

Synchaeta pectinata Ehr.

Asplanchna brightwelli est la seule espèce carnivore, toutes les autres sont phytophages. Les conditions d'élevage sont précisées ci-dessous. Nous ne reviendrons pas sur les techniques d'élevage qui ont été publiées antérieurement [POURRIOT, 1965].

Espèce	Nourriture	Température d'élevage
<i>Asplanchna brightwelli</i>	<i>Brachionus</i>	20-22°
<i>B. calyciflorus</i> (e)	<i>Phacus pyrum</i>	10-12°
<i>B. calyciflorus</i> (t)	<i>Phacus pyrum</i>	20-22°
<i>B. urceolaris sericus</i>	<i>Chlamydomonas variabilis</i>	20-22°
<i>Epiphanes brachionus</i>	<i>Cryptomonas curvata</i>	20-22°
<i>Keratella valga</i>	<i>Chlamydomonas variabilis</i>	10-12°
<i>Rhinoglena frontalis</i>	<i>Chlamydomonas variabilis</i>	10-12°
<i>Synchaeta pectinata</i>	<i>Cryptomonas curvata</i>	10-12°

2.2. — Milieux d'expérience.

Deux milieux d'expérience ont été utilisés. L'un correspond à un milieu naturellement peu minéralisé et peu calcique (eau de source en terrain volcanique et granitique commercialisée sous l'appellation « eau de Volvic »), l'autre à un milieu naturel plus minéralisé et plus calcique (eau d'étang sur terre calcaire à Gif). Pour oxyder les substances organiques et éliminer les bactéries, l'eau d'étang est filtrée et autoclavée. On la laisse reposer quelque temps avant emploi afin qu'elle se réaère.

Une analyse chimique partielle de ces deux milieux expérimentaux permet une comparaison plus précise (TABL. 1).

TABL. 1. — Analyse physicochimique partielle des deux milieux d'expérience. Les résultats sont exprimés en mg l^{-1} .

	eau de source	eau d'étang
pH	6,8-7,1	8,0
résistivité à 18° C	7,9-10 ³	3,2-10 ³
alcalinité en CO_3H^-	65	92
calcium en Ca^{++}	9	40
magnésium en Mg^{++}	5	7,8
potassium en K^+	5,2	5
sodium en Na^+	8,7	18

2.3. — Mesure de la consommation d'oxygène.

Diverses méthodes peuvent être employées pour mesurer le métabolisme respiratoire d'animaux aquatiques. Les principales techniques ont été passées en revue par PATTEE [1962] qui a comparé leurs mérites respectifs.

Les méthodes de mesure en eau courante, qui présentent des avantages certains, sont d'application difficile avec des animaux de petite taille comme les Rotifères [KAMLER, 1969]. De ce fait nous ne les avons pas retenues et avons essayé diverses techniques en milieu confiné.

Etant donné le faible volume des échanges respiratoires chez les Rotifères nous avons abandonné, après un essai préliminaire, l'emploi de méthodes manométriques (WARBURG). Outre l'agitation imposée aux animaux, l'intensité des échanges après quelques heures était insuffisante pour espérer une précision suffisante et une bonne reproductibilité des expériences. Une autre méthode, avec mesure électrique cette fois, nécessitant une agitation incompatible avec un métabolisme normal des animaux a été également rejetée.

La technique la mieux adaptée à notre matériel nous a paru être celle du dosage chimique selon la méthode de Winkler. Le dosage est effectué à l'aide d'une micropipette et d'une microburette [Fox et WINGFIELD, 1938]. Cette microméthode permet de doser l'oxygène sur un très petit volume d'eau (1 à 2 ml) avec une précision inférieure ou égale à 2 % ainsi que nous l'avons vérifié. En faisant dix dosages successifs de l'oxygène contenu dans un même échantillon d'eau à 20°, nous avons obtenu un écart type de 0,078 pour une valeur moyenne de 7,529 mg l⁻¹, soit une erreur un peu supérieure à 1 %.

L'oxygène consommé par les animaux est évalué par différence entre deux dosages, l'un au temps $t = 0$ (juste avant la fermeture des fioles d'expérience), l'autre au temps $t_0 + x$ (fin de l'expérience). Il est bien évident que plus l'écart entre ces deux dosages sera grand, plus précis sera le résultat, d'autant que les erreurs faites sur chaque dosage s'additionnent. Le calcul et l'expérience montrent que pour parvenir à une précision suffisante (erreur inférieure à 10 %), il est nécessaire que cet écart soit de l'ordre de 2 à 3 $\mu\text{g O}_2\text{ml}^{-1}$. Avec les Rotifères, cette valeur ne peut être atteinte qu'avec une durée d'expérience minimale parfois de 4 heures, le plus souvent de 6 heures, et une densité d'une centaine d'individus au millilitre. C'est pourquoi nous avons commencé par étudier l'influence de la durée des expériences et de la densité en individus sur la respiration des Rotifères.

Les expériences ont été faites dans de petits ballons de 8 ml à col rodé. Après remplissage et bouchage des ballons, aucune perte notable d'oxygène n'a été enregistrée (témoins sans animaux).

Les inconvénients majeurs de cette méthode en milieu confiné sont bien connus : accumulation des métabolites dans le milieu et surtout diminution de la quantité d'oxygène avec le temps. Ces deux phénomènes peuvent bien entendu influencer sur la respiration des animaux. Quelques essais ont été effectués pour tenter de définir cette influence au moins dans certaines limites.

La mesure du métabolisme respiratoire a été faite, non sur un animal isolé (pour cela, seule peut être la technique du plongeur cartésien — KLEKOWSKI 1966, ZEUTHEN 1950 — permettrait d'aboutir à des résultats valables), mais sur une population ou un échantillon de population.

Chaque échantillon comprenait à la fois des jeunes femelles, des femelles ovigères et des femelles âgées. Nous avons admis (et vérifié dans quelques cas) que dans nos élevages alimentés régulièrement, la population était proche d'un état d'équilibre au moment des expériences, soit au minimum deux à trois semaines après l'inoculation en milieu neuf. Seules les souches de *B. calyciflorus* (e) et *Epiphanes brachionus* comprenaient des femelles mictiques et quelques mâles en faible proportion.

Les résultats exprimés « par individu » doivent donc être considérés comme une valeur moyenne.

Une source d'erreur supplémentaire réside dans l'estimation de la densité d'individus. D'une part, comme la consommation d'oxygène est évaluée sur un minimum de trois échantillons de population, il est nécessaire de répartir celle-ci en lots aussi homogènes que possible. D'autre part, du fait de la relativement longue durée des expériences, un petit nombre de jeunes femelles éclosent au cours de celles-ci. Il est vraisemblable que l'accroissement partiel de consommation d'oxygène dû à l'activité de ces jeunes femelles non alimentées reste assez faible. Aussi l'avons-nous négligé. Les densités en Rotifères indiquées ci-après correspondent au nombre d'individus présents par millilitre au début de l'expérience.

Au total, l'erreur indiquée par le calcul des écarts-types sur chaque série d'expérience varie entre 3 et 8 %.

2.4. — Dosage des protéines.

Après avoir déterminé la quantité d'oxygène consommée par animal nous avons tenté d'estimer le taux de consommation d'oxygène par unité de poids. Mais la mesure du poids sec des Rotifères nécessite, pour avoir quelque valeur, un très grand nombre d'animaux. Aussi était-il moins fastidieux et plus valable d'effectuer un dosage des protéines solubles dont la teneur est plus directement liée à l'état physiologique des animaux, donc à l'intensité du métabolisme. Le taux de consommation d'O₂ est alors exprimée par γ de protéines.

La teneur en protéines a été déterminée par la méthode de LOWRY et *al.* [1951] qui permet de doser une faible quantité de protéines (de 5 à 50 γ par millilitre). Cette technique très simple et sensible a été employée par POVOLEDO et GERLETTI [1962] pour évaluer la teneur en protéines des eaux.

Pour libérer les protéines solubles des Rotifères, une partie aliquote de la population (5 ml) a été broyée par passage aux ultrasons pendant 10 minutes (appareil type M.S.E.). Le dosage chimique a été effectué sur 0,5 et 1 ml de la solution ainsi obtenue. Après coloration par le réactif de Folin, la lecture au colorimètre a été faite à 660 nannomètres.

Les résultats sont exprimés en équivalents albumine par comparaison avec une courbe étalon.

Un essai a été réalisé en vue de déterminer la précision de l'évaluation de la teneur en protéines. L'écart-type observé entre 10 dosages effectués sur une même population a été de 1,8 pour une valeur moyenne de 38 γ pour 100 brachions, soit une erreur inférieure à 5 %.

2.5. — Processus expérimental.

Les échantillons de population sur lesquels sont faites les mesures, sont préparés comme suit. Un élevage suffisamment dense de Rotifères est filtré à travers un tamis à mailles fines ($50\ \mu$) afin d'éliminer le milieu d'élevage, les algues nutritives et les résidus de digestion. Pour les formes les plus petites (*Rhinoglena*, *Keratella*) ou fragiles (*Synchaeta*), nous avons dû utiliser un filtre millipore de $14\ \mu$ de diamètre de pores. Les Rotifères sont ensuite lavés plusieurs fois avec le milieu d'expérience. Au cours du lavage, ils expulsent une partie de leur contenu intestinal qui n'interfère donc pas dans l'expérience.

De plus, afin de réduire au minimum le métabolisme des bactéries qui subsistent, des antibiotiques ont été ajoutés au milieu d'expérience.

Le choix de la nature et de la concentration des antibiotiques a été effectué d'après les conclusions de ZEISS [1963] et nos propres essais. La pénicilline interférant dans le dosage de l'oxygène a été écartée. D'après des tests bactériologiques effectués avec 12 antibiotiques classiques sur les bactéries présentes dans les élevages de Rotifères, la streptomycine et la tétracycline se sont révélées les plus fréquemment actives. La combinaison des deux antibiotiques étant plus efficace que chacun d'eux utilisé seul, nous avons employé conjointement ces deux substances.

L'influence de la concentration de ces deux antibiotiques sur la consommation d'oxygène par les Rotifères a été testée pour des concentrations de 10, 20, 50, et 100 ppm.

Dans la plupart des cas aucun effet apparent n'a été noté. Les écarts observés sur le tableau ci-dessous sont faibles et du même ordre de grandeur que l'erreur imputable à la méthode employée, donc peu significatifs.

TABLEAU 2. — Consommation d'oxygène exprimée en $\mu\text{l } 10^{-3}$ individu⁻¹ h⁻¹ en présence de concentrations croissantes en antibiotiques. (S = Streptomycine, T = tétracycline).

Concentration en antibiotiques Espèce	S : 10 ppm T : 10 ppm	S : 20 ppm T : 20 ppm	S : 50 ppm T : 50 ppm	S : 100 ppm T : 100 ppm
<i>Asplanchna brightwelli</i>	9,2	7,9	8,9	9
<i>Brachionus calyciflorus</i>	3,1	3,0	3,1	2,8
<i>Keratella valga</i>	0,63	0,63	0,62	0,64
<i>Rhinoglena frontalis</i>	1,07	0,93	1,04	1,12

Contrairement aux espèces précédentes, *Synchaeta pectinata* paraît très sensible à la présence d'antibiotiques qui, à des concentrations supérieures à 20 ppm, entraînent la mort des *Synchaeta*. Du fait de cette sensibilité, les expériences avec *Synchaeta* ont eu lieu en l'absence de tout antibiotique.

La dose la plus faible (10 ppm) de ces antibiotiques couplés suffit pour diminuer la population bactérienne dans une large proportion : le nombre de bactéries passe de 10 000 à 100 000 ml⁻¹ dans des témoins sans antibiotiques à une densité de 200 à 8 000 ml⁻¹ qui peut être négligée. L'accroissement des concentrations en antibiotiques améliore ces résultats mais dans une plus faible proportion. Afin d'éviter toute perturbation possible de l'expérience, bien que nous n'ayons pas relevé d'effet néfaste, nous avons estimé suffisante la concentration efficace la plus faible, soit 10 γ de sulfate de streptomycine + 10 γ de chlorhydrate de tétracycline (produits Rhône-Poulenc) par millilitre de milieu d'expérience.

Afin d'uniformiser les conditions expérimentales, toutes les expériences ont été faites à l'obscurité (les flacons d'expérience étaient entourés de papier d'aluminium) et à la température de 20° $\pm$ 0,2° Celsius.

Toutes les souches sont alimentées (avec une quantité de nourriture légèrement en excès) et acclimatées à la température de 20° au minimum 24 heures avant le début des expériences.

3. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. — Influence de la durée des expériences.

Dans une première série d'expériences nous avons comparé le taux de respiration de trois souches, dans l'eau d'étang, pendant des périodes de 4, 6 et 8 heures. Les résultats obtenus sont donnés dans le tableau 3.

TABLEAU 3. — Consommation d'oxygène en $\mu\text{l } 10^{-3}$ individu⁻¹ heure⁻¹ à des durées variables d'expériences. Les chiffres entre parenthèses indiquent le pourcentage de saturation en O₂ à la fin de l'expérience.

souche et densité Durée de l'expérience	<i>B. calyciflorus</i> (c) 30 ml ⁻¹		<i>B. calyciflorus</i> (t) 260 ml ⁻¹	<i>Asplanchna brightwelli</i> 30 ml ⁻¹
	1	2		
4 h	4,9 (80 %)	6,2 (65 %)	1,9 (55 %)	11 (64 %)
6 h	4,8 (75 %)	6,2 (49 %)	1,6 (45 %)	11,1 (53 %)
8 h	4,8 (70 %)	5,9 (36 %)	1,5 (35 %)	11,8 (40 %)

Dans une seconde série d'expériences, nous avons essayé de suivre l'évolution de la consommation d'oxygène pendant 8 heures en effectuant un dosage toutes les deux heures sur des échantillons homogènes d'une même population. En même temps nous avons comparé le taux de consommation d'O₂ chez les Rotifères non alimentés pendant 4 heures dans le même milieu mais laissés en contact avec l'atmosphère (pas de diminution de la concentration en O₂). Les résultats sont indiqués dans le tableau 4.

TABLEAU 4. — Consommation d'oxygène en $\mu\text{l } 10^{-3}$ individu⁻¹ heure⁻¹ par période de 2 heures.

Souche et densité Temps d'expérience	<i>B. calyciflorus</i> (t) 125 ml ⁻¹	<i>B. calyciflorus</i> (e) 110 ml ⁻¹			<i>B. calyciflorus</i> (e) 70 ml ⁻¹
0-2 heures	1,71 (70 %)	4,02 (79 %)	Rotifères alimentés avant expérience		2,88 (74 %)
2-4 heures	2,66 (58 %)	2,73 (70 %)			3,22 (65 %)
4-6 heures	2,18 (50 %)	3,34 (58 %)	après un jeûne de 4 heures	0-2 h	2,71 (74 %)
6-8 heures	1,90 (43 %)	1,84 (52 %)		2-4 h	2,54 (67 %)
Moyenne entre 0 et 6 h	2,18	3,03			2,94

Le tableau 4 fait apparaître une assez grande variabilité des résultats. Celle-ci est due à la faiblesse de la consommation d'oxygène pendant une durée de 2 heures, insuffisante pour permettre une bonne précision des résultats ainsi que nous l'indiquons ci-dessus. C'est pourquoi nous avons mentionné la consommation calculée entre 0 et 6 heures qui représente une valeur moyenne plus exacte. Au delà de 8 heures, la consommation d'oxygène décroît nettement mais dans des proportions variables.

Il ressort des tableaux 3 et 4 que, pour une période de 6 heures et à une concentration d'oxygène supérieure à 50 % de la saturation, les variations de la consommation d'oxygène en fonction du temps d'expérimentation sont généralement égales ou inférieures à l'erreur maximale admise par la méthode utilisée (8 %), donc peu significatives. Une constatation similaire est faite par RAYMONT et GAUD [1951] sur des Copépodes planctoniques.

En faisant varier la durée des expériences, on étudie en fait simultanément l'influence de la diminution de la concentration en oxygène du milieu et l'influence du jeûne sur les animaux.

Un jeûne de 6 heures ne paraît pas provoquer de fluctuations importantes dans le métabolisme respiratoire des Rotifères. Il est probable que les animaux bien nourris auparavant ont des réserves suffisantes pour quelques heures. Au delà de 6 heures, les écarts deviennent significatifs (dernière colonne du tableau 4).

Nos conclusions sont en désaccord avec les observations de KAMLYUK [1967]. Celui-ci constate une diminution de moitié de la consommation d'O₂ au bout de 5 heures de jeûne : celle-ci passe de 4, 9.10⁻³ μ l individu⁻¹ heure⁻¹ pendant la 1^{re} heure à 2, 5.10⁻³ μ l ind⁻¹ h⁻¹ en fin d'expérience. Ce désaccord provient peut-être d'une différence dans l'état physiologique des animaux.

La consommation d'oxygène ne semble pas influencée par la diminution de la teneur du milieu en oxygène, au moins jusqu'à 50 % de la saturation. Dans les expériences suivantes, nous avons pris soin de nous tenir entre ces limites (90 à 50 % de la saturation) de façon à éviter toute influence possible de plus basses teneurs en oxygène. C'est ainsi que pour *Asplanchna brightwelli* nous avons obtenu un taux de consommation d'oxygène identique (8,1.10⁻³ μ l γ^{-1} h⁻¹ entre 91 et 75 % de saturation et entre 75 et 55 % de saturation.

3.2. — Influence de la densité en individus.

Nous avons comparé la consommation d'oxygène :

1° d'échantillons d'une même population à des densités différentes obtenues par dilution à partir d'une forte densité initiale,

2° d'échantillons de populations différentes ayant présenté une teneur en protéines semblable.

Les résultats sont indiqués dans le tableau 5.

TABLEAU 5. — Consommation d'oxygène par des Rotifères à des densités variables (en eau de source).

Souche expérimentée	Nombre d'individus par ml	Consommation d'O ₂ en μ l 10 ⁻³ ind ⁻¹ h ⁻¹
<i>Asplanchna brightwelli</i>	30	7,9
	60	8,1
<i>B. calyciflorus</i> (e)	40	2,2
	160	2,3
<i>B. calyciflorus</i> (t)	70	1,73
	140	1,73
	280	1,70
<i>B. urceolaris</i> var. <i>sericus</i>	115	3,15
	230	3,13
<i>Keratella valga</i>	120	0,48
	450	0,49
	575	0,52

Quelles que soient ces densités, dans les limites expérimentées (de 30 à 575 individus par millilitre), aucune variation significative de la consommation d'oxygène n'a été enregistrée. La densité d'une population n'influe donc pas sur la quantité d'oxygène consommée par chaque individu.

Les Rotifères se comportent sur ce point de manière identique aux Copépodes, alors que les Cladocères répondent à une restriction d'espace par un accroissement de la consommation d'oxygène [ZEISS, 1963]. Cependant dans les expériences de Zeiss sur *Daphnia magna*, l'augmentation de la respiration n'intervient que lorsque l'animal est confiné à un espace extrêmement réduit (0,24 et 0,12 ml) pour sa taille. Expérimentant avec une espèce voisine (*D. obtusa*) à des densités élevées mais sans atteindre de telles extrêmes (jusqu'à 1 individu pour 3 ml au maximum), VOLLENWEIDER et RAVERA [1958] n'ont pas observé d'effet de la densité sur la consommation d'oxygène.

3.3. — Influence de la lumière.

Deux séries d'expérience ont été effectuées parallèlement avec des lots de Rotifères provenant du même élevage. La première série a été soumise à un éclairage d'environ 1 000 lux fourni par 2 tubes fluorescents et 1 lampe à incandescence. Les ballons de la 2^e série ont été enveloppés de papier d'aluminium maintenant ainsi les animaux dans une totale obscurité. Chaque expérience a été répétée au moins une fois. Les résultats sont présentés dans le tableau 6.

TABLEAU 6. — Consommation d'O₂ exprimée en $\mu\text{l } 10^{-3} \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ par des Rotifères soumis ou non à un éclairage (en eau d'étang).

	Obscurité	Lumière
<i>Asplanchna brightwelli</i>	9,1	8,9
<i>Brachionus calyciflorus</i> (e)	4,6	4,9
<i>B. sericus</i>	2,6	2,6
<i>Keratella valga</i>	1,06	0,99
<i>Rhinoglena frontalis</i>	1,1	1,3

Les écarts observés entre la quantité d'oxygène consommée à la lumière et celle consommée à l'obscurité sont généralement inférieurs ou égaux au degré de confiance accordé à la technique utilisée. La différence la plus importante concerne *Rhinoglena frontalis* chez qui la consommation d'oxygène est environ 20 % plus élevée à la lumière qu'à l'obscurité.

En définitive, le métabolisme respiratoire des Rotifères ne paraît guère influencé par les conditions d'éclairement.

Les données relevées dans la littérature au sujet de l'influence de l'éclairement sur la respiration du zooplancton sont assez contradictoires. Vinberg (1960, vol. 1, p. 270) indique pour *Daphnia pulex*, *Leptodora kindtii* et *Paramecium caudatum* des valeurs pratiquement identiques à la lumière ou à l'obscurité. De même les résultats de CONOVER [1956], BISHOP [1968], PEARCY et al. [1969], concernant des crustacés planctoniques marins ou d'eau douce, ne présentent pas de différences significatives. Au contraire, selon MARSHALL et al. [1935] la respiration de *Calanus finmarchicus* est accrue de 150 % en lumière naturelle et d'après MOSHIRI et al. [1969] celle de *Leptodora* est environ deux fois plus élevée à la lumière.

3.4. — Taux de consommation d'oxygène par différentes espèces. Influence de la teneur en protéines et influence du milieu.

Après avoir contrôlé l'influence de quelques facteurs intervenant dans les conditions de l'expérimentation, nous avons étudié le taux de consommation d'oxygène de 8 souches de Rotifères en tenant compte de la teneur en protéines des animaux. Une série d'expériences a été réalisée pour chacun des deux milieux choisis. Les résultats obtenus sont inscrits dans les tableaux 7 et 8.

Différentes remarques et corrélations ressortent de la lecture de ces tableaux.

Dans les deux milieux la consommation d'oxygène par individu et par unité de temps s'accroît parallèlement à l'augmentation de la teneur en protéines (exprimée en γ et symbolisée par « Pr »), donc de la taille, ce qui est une règle générale dans le règne animal. Ceci est valable non seulement à l'intérieur d'une espèce mais aussi pour l'ensemble des espèces, les unes par rapport aux autres. Le cas d'*Asplanchna brightwelli* et d'*Epiphanes brachionus* est particulièrement démonstratif à cet égard.

Egalement intéressantes sont les corrélations observées entre le taux respiratoire par unité de protéine (5^e colonne des tableaux 7 et 8) et la teneur en protéine des Rotifères (2^e colonne).

En eau de source peu minéralisée et peu calcaïque, apparaît une corrélation inverse : le taux métabolique décroît avec l'augmentation en protéines des animaux (TABLEAU 7).

En eau d'étang calcaïque, cette corrélation est nulle (TABLEAU 8).

Ces résultats peuvent être transcrits sous forme graphique en coordonnées logarithmiques (fig. 1).

TABLEAU 7. — Valeurs de la consommation d'oxygène par 6 espèces de Rotifères en eau de source peu calcique, 20° C. *B. calyciflorus* est représentée par 2 populations, l'une thermophile (t), l'autre eurytherme (e).

Espèce	Nombre d'individus par ml	Protéines en γ pour 100 individus	Consommation d'O ₂ en $\mu\text{l } 10^{-3} \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1} \pm \text{e. t.}$	Consommation d'O ₂ en $\mu\text{l } 10^{-3} \gamma^{-1} \text{ h}^{-1}$	Remarques
<i>Keratella valga</i>	380	2	0,44 $\pm$ 0,01	22 a	Culture à 10-12°
	450	4,3	0,49 $\pm$ 0,01	11,2	Culture à 10-12°
	575	5,1	0,52 $\pm$ 0,02	10,2	Culture à 10-12°
	400	6,2	0,78 $\pm$ 0,04	12,6	Culture à 10-12°
<i>Rhinoglena frontalis</i>	190	3,5	0,71 $\pm$ 0,04	20 a	Culture à 10-12°
	330	8,9	0,96 $\pm$ 0,03	10,7	Culture à 10-12°
<i>Brachionus calyciflorus</i> (t)	70	15,6	1,73 $\pm$ 0,02	11,1	Culture à 20-22°
	140	15,6	1,73 $\pm$ 0,02	11,1	Culture à 20-22°
	120	16,5	2,14 $\pm$ 0,02	13	Culture à 20-22°
	230	16,5	1,58 $\pm$ 0,07	9,6	Culture à 20-22°
<i>B. calyciflorus</i> (e)	260	14	1,51 $\pm$ 0,02	10,8 b	Culture à 20-22°
	160	41	2,42 $\pm$ 0,07	5,9	Culture à 10-12°
	40	38	2,2 $\pm$ 0,3	5,8	Culture à 10-12°
<i>B. sericus</i>	200	23	1,79 $\pm$ 0,05	7,8	Culture à 20-22°
	300	26	2,1 $\pm$ 0,1	8,1	Culture à 20-22°
<i>Epiphanes brachionus</i>	68	25	1,92 $\pm$ 0,07	7,7	Culture à 20-22°
	18	70	4,5 $\pm$ 0,1	6,5	Culture à 20-22°
	31	75	5,3 $\pm$ 0,02	7,1	Culture à 20-22°
<i>Asplanchna brightwelli</i>	40	37	3,0 $\pm$ 0,4	8,1	20-22° + paramécies
	35	74	6,1 $\pm$ 0,4	8,2	20-22° + <i>Brachionus</i>
	60	116	8,1 $\pm$ 0,6	7	20-22° + <i>Brachionus</i>

La variation du métabolisme respiratoire (R) en fonction du poids (W), représenté dans nos expériences par la teneur en protéines, est exprimé couramment par une formule de type :

$$R = aW^b \quad (1)$$

où a et b sont des constantes.

Transposée sous sa forme logarithmique, cette formule devient :

$$\text{Log } R = \text{Log } a + b \text{ Log } W \quad (2)$$

dont la représentation graphique (fig. 1) est une droite. Le coefficient b est déterminé par la pente de cette droite qui peut être

tracée empiriquement. Il est cependant préférable de calculer ce coefficient de régression $b_{w/r}$ selon les formules usuelles en calcul statistique.

En eau de source la pente b de la droite exprimant la variation de la consommation d'O₂ par individu en fonction de sa teneur en protéine est de 0,72 (coefficient de corrélation entre les 2 paramètres $r = 0,97$). Si l'on considère la variation du taux respiratoire par γ de protéine (et non plus par individu) en fonction de la teneur en protéine des Rotifères, la corrélation est négative ($r' = -0,85$) et la pente ($b - 1$) de la droite est inverse et bien entendu complémentaire de la précédente ($-0,27$).

Les animaux de plus grande taille consomment moins d'oxygène par unité de protéine que les animaux plus petits.

TABLEAU 8. — Valeurs de la consommation d'oxygène par 7 espèces de Rotifères en eau d'étang calcaïque, à 20° C.

Espèce	Nombre d'individus par ml	Protéines en γ pour 100 individus	Consommation d'O ₂ en $\mu\text{l } 10^{-3} \text{ h}^{-1} \pm \text{e.t.}$	Consommation d'O ₂ en $\mu\text{l } 10^{-3} \gamma^{-1} \text{ h}^{-1}$	Remarques
<i>Keratella valga</i>	320 215	4,6 10,5	0,57 $\pm$ 0,02 1,06 $\pm$ 0,02	12,4 10,1	Culture à 10-12° Culture à 10-12°
<i>Rhinoglena frontalis</i>	190 140	8,8 9,1	1,39 $\pm$ 0,02 1,13 $\pm$ 0,02	15,8 12,4	Culture à 10-12° Culture à 10-12°
<i>Brachionus calyciflorus</i> (t)	260 60	10 15,6	1,60 $\pm$ 0,15 2,26 $\pm$ 0,03	16 14,5	Culture à 20-22° Culture à 20-22°
<i>B. calyciflorus</i> (e)	230 90 80	15,4 28 38	1,57 $\pm$ 0,02 4,55 $\pm$ 0,03 6,1 $\pm$ 0,16	10,2 16,2 16	Culture à 20-22° Culture à 10-12° Culture à 10-12°
<i>B. sericus</i>	230	26,5	3,26 $\pm$ 0,02	12,3	Culture à 20-22°
<i>Synchatea pectinata</i>	35	30	4,4 $\pm$ 0,08	14,7	Culture à 10-12°
<i>Epiphanes brachionus</i>	47 42	36 50	6,0 $\pm$ 0,5 5,3 $\pm$ 0,4	16,7 10,6	Culture à 20-22° Culture à 20-22°
<i>Asplanchna brightwelli</i>	34 29	76 91	8,9 $\pm$ 0,1 11,3 $\pm$ 0,4	11,7 12,3	Culture à 20-22° Culture à 20-22°

FIG. 1. — Variations de la consommation d'oxygène en $\mu\text{l } 10^{-3} \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ chez des rotifères planctoniques en fonction de leur teneur en protéines (en γ pour 100 individus) et du milieu à 20°C .

□ consommation en eau d'étang.

○ consommation en eau de source.

(Le carré et le rond noirs indiquent les points moyens.)

En eau d'étang, b est voisin de 1 (coefficient de corrélation $\tau = 0,98$) et $b - 1$ est nul (τ' voisin de 0). La quantité d'oxygène consommée par unité de protéine est approximativement identique quelle que soit la taille des Rotifères.

Autrement dit, en eau de source le métabolisme respiratoire est approximativement proportionnel à la puissance $3/4$ du poids, alors qu'en eau d'étang, il est directement proportionnel du poids. Selon BERTALANFFY [1951], ces deux formules correspondent à deux types métaboliques différents. Comme la croissance des Rotifères est linéaire et que le taux de croissance décroît avec le temps [EDMONDSON 1946, KING 1967], le métabolisme respiratoire des

Rotifères devrait être apparenté au type métabolique caractérisé par un taux métabolique proportionnel à la surface du corps ou à la puissance $2/3$ du poids. Ceci pourrait correspondre à peu près aux résultats acquis en eau de source mais non à ceux obtenus en eau d'étang. Où rechercher les causes de ce comportement physiologique? Parmi les différences de nature physico-chimiques qui apparaissent entre les deux milieux expérimentés (TABL. 2), celles correspondant à la résilivité des eaux et à leur teneur en ions alcalino-terreux sont caractéristiques. L'eau de source coulant au travers de terrains volcaniques est peu minéralisée et peu calcique, contrairement à l'eau d'étang sur sol argilocalcaire. Il paraît peu probable que ces facteurs chimiques influent directement sur le métabolisme respiratoire. Mais une forte teneur en alcalinoterreux (qui va de pair avec une faible résistivité de l'eau) constitue une réserve alcaline, d'où l'existence d'un pH plus élevé (effet tampon) et stabilisé à 8. L'eau de source à réserve alcaline faible est neutre ou très légèrement acide. Il s'ensuit que la proportion de CO_2 dissous dans l'eau est plus élevée dans cette dernière. Or il semble que la consommation d'oxygène des animaux aquatiques soit plus réduite quand augmente la concentration en gaz carbonique dans l'eau [PROSSER et BROWN, 1951]. Ce phénomène a été observé en particulier chez les Daphnies [FOWLER 1931, cité par RAFFY 1935, p. 77]. L'action de la teneur en CO_2 pourrait expliquer le fait que la consommation d' O_2 par les Rotifères est plus élevée en eau d'étang qu'en eau de source, ainsi que le souligne le tableau 9 où sont comparés les taux de respiration, dans les deux milieux, de Rotifères ayant une teneur en protéines identique ou voisine.

Il est à noter d'ailleurs que certaines espèces (*Keratella valga*) paraissent relativement moins sensibles que d'autres (*B. calyciflorus* « c ») à la nature du milieu.

Si la concentration en CO_2 peut influencer sur la consommation d'oxygène par les Rotifères, il reste à confirmer que ce même facteur (ou un autre) est également responsable du changement de type métabolique.

Des différences du même ordre de grandeur que celles que nous avons observées apparaissent également dans le taux respiratoire de populations de Copépodes d'eaux marines [CONOVER, 1959] ou d'eaux continentales [COMITA 1968, SIEFKEN et ARMITAGE 1968], ainsi que chez d'autres crustacés planctoniques marins. Chez *Euphausia pacifica*, par exemple, la pente de régression b est voisine de 1 selon LASQUER [1966] et SMALL et HEBARD [1967], alors que PEARCY et al. lui attribuent une valeur de 0,81. Plusieurs facteurs de l'environnement peuvent être responsables de ces variations.

TABLEAU 9. — Comparaison de l'intensité respiratoire des Rotifères dans deux milieux différents.

Souches	Protéines en γ pour 100 individus	Consommation d'O ₂ en $\mu\text{l } 10^{-3} \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$		Consommation d'O ₂ en $\mu\text{l } 10^{-3} \gamma^{-1} \text{ h}^{-1}$	
		Eau de source	Eau d'étang	Eau de source	Eau d'étang
<i>Keratella valga</i>	4,5	0,50	0,57	11,2	12,4
<i>Rhinoglena frontalis</i>	9	0,96	1,26	10,7	14,1
<i>B. calyciflorus</i> (t)	15,6	1,7	2,2	11,2	14,5
<i>B. calyciflorus</i> (e)	38	2,3	6,1	5,8	16
<i>B. sericus</i>	26	2,1	3,2	8,1	12,3
<i>Asplanchna brightwelli</i>	75	6,1	8,9	8,2	11,7

Quelques remarques complémentaires peuvent être faites au sujet des résultats obtenus en eau de source (TABLEAU 7).

Deux populations (a), l'une de *Keratella valga*, l'autre de *Rhinoglena frontalis*, montrent un taux de consommation d'O₂ par γ de protéine et par heure très élevé. Or, avant de recevoir une alimentation préexpérimentale optimale mais de courte durée, ces deux populations ont subi une période de sous-alimentation, ce qui est indiqué par les faibles teneurs en protéines des animaux. Il paraît probable que le fort accroissement du taux respiratoire est consécutif à l'augmentation de la quantité de nourriture ingérée.

Notons à ce propos que, si l'on veut ne pas tenir compte de ces deux cas particuliers dans l'établissement de la fonction (2) exprimant la variation du métabolisme respiratoire, $b = 0,79$ (au lieu de 0,72). Ceci ne modifie en rien nos précédentes conclusions.

Une seconde remarque intéressante concerne les deux souches de *Brachionus calyciflorus*. La souche eurytherme (e), élevée à la température de 20-22° C, comme la souche thermophile (t), a une teneur en protéine et un taux respiratoire (b, TABL. 7) voisins de ceux de cette dernière souche. Lorsque la souche (e) est élevée à 10-12° C, sa teneur en protéine augmente — ce qui est normal puisque la taille de *B. calyciflorus* croît avec l'abaissement de température [BUCHNER et al. 1957, HALBACH 1970] — mais son taux respiratoire est nettement abaissé.

On n'observe rien de semblable chez les autres espèces où les variations de teneurs en protéines sont les conséquences du régime alimentaire et les taux respiratoires par unité de protéine peu différents les uns des autres. Tel est le cas, par exemple, d'*Asplanchna brightwelli*, de taille environ moitié moindre dans l'élevage sur Paramécies par rapport à l'élevage sur *Brachionus*.

Une autre constatation porte sur la comparaison des métabolismes respiratoires d'espèces carnivores et d'espèces algivores. Chez les Rotifères il n'apparaît pas de différences significatives entre le taux respiratoire d'*Asplanchna brightwelli* (carnivore) et celui d'autres espèces phytophages comme *Epiphanes brachionus* ou *B. sericus*. Les données relevées dans la littérature au sujet de l'influence du type d'alimentation sur la respiration de Copépodes planctoniques sont apparemment contradictoires. RAYMONT [1959] et CONOVER [1960] observent un taux respiratoire plus élevé chez les Copépodes carnivores alors que GAUDY [1969] ne décèle pas de variations significatives malgré la diversité des régimes alimentaires des animaux.

Enfin notons que les valeurs recueillies pour la consommation d'oxygène par *B. calyciflorus* dans nos expériences sont très voisines de celles précédemment indiquées par d'autres auteurs. D'après BELJACKAJA [1959], qui a eu recours à un microrespiromètre à flotteur, un *Brachionus calyciflorus* consomme à 20° $2,24 \cdot 10^{-3} \mu\text{l O}_2$ par heure. D'après GALKOVSKAJA [1963], qui a utilisé la méthode de WINKLER, un individu de la même espèce consomme par heure :

$0,84 \cdot 10^{-3} \mu\text{l O}_2$ en eau de robinet pendant 24 h, sans alimentation et $5,04 \cdot 10^{-3} \mu\text{l O}_2$ en milieu algal. Les résultats de KAMLYUK [1967] obtenus toujours avec cette espèce, à l'aide d'une méthode polarographique varient de 5,04 à $2,52 \cdot 10^{-3} \mu\text{l O}_2$ par individu et par heure.

Malgré ses imperfections, la microméthode de WINKLER permet d'évaluer la consommation d'oxygène par les Rotifères planctoniques (héléoplancton) et de dégager les facteurs influant sur leur respiration. Outre l'action de la température non envisagée dans ce travail, le taux respiratoire dépend de la nature du milieu. D'autres expériences s'avèrent nécessaires pour préciser le rôle et la nature du (ou des) facteur(s) chimique(s) responsable(s) des variations observées.

RÉSUMÉ

La consommation d'oxygène de 8 souches de Rotifères planctoniques a été mesurée à la même température (20°) à l'aide de la microméthode de Winkler. Les auteurs ont essayé d'utiliser la teneur en protéines comme base pour la comparaison de la respiration de Rotifères planctoniques de tailles différentes. Le rapport du logarithme du taux de respiration au logarithme de la teneur en protéine indique une corrélation linéaire de pente $b = 0,72$ en eau de source volcanique et $b \sim 1$ en eau d'étang calcaire. La plupart des Rotifères étudiés montrent un métabolisme respiratoire plus élevé en eau d'étang.

Ni la durée des expériences (dans la limite de 6 heures) et par conséquent la tension du milieu en oxygène (au-dessus de 50 % de la saturation), ni la densité en individus, ni la lumière, ni le type de régime alimentaire ne paraissent influencer le taux de consommation d'oxygène des Rotifères.

ON THE OXYGEN CONSUMPTION BY ROTIFERA

The respiration rate of 8 clones of planktonic Rotifera was measured at the same temperature (20°) with the aid of the Winkler micromethod. The authors made an attempt to utilize the protein content as a basis for the comparison of respiration in planktonic Rotifera of different sizes. When the log of the « oxygen consumption » ($\text{ind}^{-1} \text{h}^{-1}$) was plotted against the log of the protein content, a linear correlation was obtained. The regression coefficient $b = 0,72$ in spring water of volcanic origin and $b \sim 1$ in calcareous pond water. Most of the Rotifera in this study showed a higher respiratory metabolism in calcareous pond water.

The duration of the experiments (six hours) and consequently the percentage saturation of oxygen in the water (above 50 %), population density, light conditions and alimentary habit have no appreciable effect on the rate of oxygen consumption by Rotifera.

ZUM SAUERSTOFFVERBRAUCH VON ROTIFEREN

Von acht Sämnen planktischer Rädertiere wurde bei gleicher Temperatur der Sauerstoffverbrauch mittels der Mikrowinklermethode bestimmt. Die Autoren versuchten, den Proteingehalt als Basis des Vergleichs der Atmungsgröße planktischer Rädertiere verschiedener Größe heranzuziehen.

In Wasser aus vulkanischen Quellen hat die Gerade, die die Beziehung zwischen dem Logarithmus der Atmungsgröße und dem des Proteingehaltes darstellt, die Steilheit $b = 0,72$ und in kalkhaltigem Teichwasser $b \sim 1$. Weder die Dauer der Experimente — nicht länger als 6 Stunden und folglich auch nicht der Sauerstoffgehalt des Wassers, der immer über 50 % der Sättigung lag — noch die Individuendichte, noch die Belichtung, noch die Art der Nahrung scheinen die Höhe des Sauerstoffverbrauchs zu beeinflussen.

TRAVAUX CITÉS

- BEIJACKAJA (J. S.). 1959. — Application du microrespiromètre à flotteur à la mesure du métabolisme gazeux chez les animaux planctoniques (en russe). *Dokl. Akad. Nauk BSSR*, **7** : 315-317.
- BERTALANFFY (L. von). 1951. — Metabolic types and growth types. *Amer. Nat.*, **85** (821) : 111-117.
- BISHOP (J. W.). 1968. — Respiratory rates of migrating zooplankton in the natural habitat. *Limnol. Oceanogr.*, **13** (1) : 58-62.
- BOURLIERE (F.) et LAMOTTE (M.). 1967. — Les fondements physiologiques et démographiques des notions de production et de rende-

- ments bioénergétiques. In Problèmes de Productivité biologique, Masson, Paris : 1-35.
- BUCHNER (H.), MULZER (F.) et RAUH (F.). — Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere. I. *Biol. Zbl.*, **76** (3) : 289-315.
- COMITA (G. W.). 1968. — Oxygen consumption in *Diaptomus*. *Limnol. Oceanogr.*, **13** (1) : 51-57.
- CONOVER (R. J.). 1956. — Oceanography of long Island Sound. VI Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, **15** : 156-233.
- CONOVER (R. J.). 1959. — Regional and seasonal variation in the respiration rate of marine copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **4** (3) : 259-268.
- CONOVER (R. J.). 1960. — The feeding behavior and respiration of some marine planktonic Crustacea. *Biol. Bull.*, **119** : 399-415.
- EDMONDSON (W. T.). 1946. — Factors in the dynamics of rotifer populations. *Ecol. Monogr.*, **16** (4) : 358-372.
- FOX (M. H.) et WINGFIELD (C. A.). 1938. — A portable apparatus for the determination of oxygen dissolved in a small volume of water. *J. exp. Biol.*, **15** : 437-441.
- GALKOVSKAYA (G. A.). 1963. — On the utilisation of food for growth and conditions of the highest production yield in Rotatoria, *Brachionus calyciflorus* Pallas (en russe). *Zool. Zh.*, **42** (4) : 506-512.
- GAUDY (R.). 1969. — Contribution à la biologie des copépodes d'une aire nérétique tropicale (Tulear Madagascar), I. Etude préliminaire de la respiration. *Rec. Trav. Stn. mar. Endoume-Marseille*, suppl. 9 : 33-41.
- HALBACH (U.). 1970. — Die Ursachen der Temporalvariation von *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotatoria). *Oecologia*, **4** : 262-318.
- KAMLER (E.). 1969. — A comparison of the closed-bottle and flowing-water methods for measurement of respiration in aquatic invertebrates. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **16** : 31-49.
- KAMLJUK (L. V.). 1967. — Application of coated solid electrodes for polarographic measurement of the gas exchange in aquatic organisms (en russe). *Biol. Nauk*, **10** (1) : 37-40.
- KING (C. E.). 1967. — Food, age and the dynamics of a laboratory population of rotifers. *Ecology*, **48** (1) : 111-128.
- KLEKOWSKI (R. Z.). 1970. — Bioenergetic budgets and their application for estimation of production efficiency. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **17** (1/2) : 1-43.
- KLEKOWSKI (R. Z.) et SHUSHKINA (E. A.). 1966. — Ernährung, Atmung, Wachstum und Energie-Umformung in *Macrocyclops albidus* (Jurine). *Verh. int. Ver. Limnol.*, **16** : 399-418.
- LAMOTTE (M.). 1962. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson, Paris : 144 p.
- LASKER (R.). 1966. — Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a euphausiid crustacean. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **23** (9) : 1291-1317.
- LOWRY (O. H.), ROSEBROUGH (N. J.), FARR (A. L.) et RANDALL (R. J.). 1951. — Protein measurement with the Folin Phenol Reagent. *J. Biol. chem.*, **193** : 265-275.
- MORTIMER (C. H.). 1956. — The oxygen content of air-saturated freshwaters and aids in calculating percentage saturation. *Mill. int. Ver. Limnol.*, **6** : 1-20.
- MOSHIRI (G. A.), CUMMINS (K. W.) et COSTA (R. R.). 1969. — Respiratory energy expenditure by the predaceous zooplankter *Leptodora*

- kindtii* (Focke) (Crustacea Cladocera). *Limnol. Oceanogr.*, **14** (4) : 475-484.
- PALMER (M. F.). 1968. — Aspects of the respiratory physiology of *Tubifex tubifex* in relation to its ecology. *J. Zool. G.B.*, **154** (4) : 463-473.
- PATTEE (E.). 1962. — Méthodes de mesure du métabolisme respiratoire chez les animaux aquatiques. *Hydrobiologia*, **19** (1) : 40-56.
- PEARCY (W. G.), THEILACKER (G. H.) et LASKER (R.). 1969. — Oxygen consumption of *Euphausia pacifica* : the lack of a diel rhythm or light-dark effect, with a comparison of experimental techniques. *Limnol. Oceanogr.*, **14** (2) : 219-223.
- POURRIOT (R.). 1965. — Recherches sur l'écologie des Rotifères. *Vie Milieu*, supp. 21 : 224 p.
- POVOLEDO (D.) et GERLETTI (M.). 1962. — Colorimetric determination of protein in freshwater by a modification of the lowry-folin phenol reagent method. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, **15** : 153-166.
- PROSSER (C.) et BROWN (A. JR.). 1961. — Comparative animal physiology. Saunders, Philadelphia, 688 p.
- RAFFY (A.). 1933. — Recherches sur le métabolisme respiratoire des Poikilothermes aquatiques. *Thèse, Paris* : 141 p.
- RAYMONT (J. E. G.). 1959. — The respiration of some planktonic Copepods. III The oxygen requirements of some american species. *Limnol. Oceanogr.*, **4** : 479-491.
- RAYMONT (J. E. G.) et GAULD (D. T.). 1951. — The respiration of some planktonic copepods. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **29** (3) : 681-693.
- SIEFKEN (M.) et ARMITAGE (K. B.). 1968. — Seasonal variation in metabolism and organic nutrients in three *Diaptomus* (Crustacea : Copepoda). *Comp. Biochem. Physiol.*, **24** (2) : 591-609.
- SMALL (L. F.) et HEBARD (J. F.). 1967. — Respiration of a vertically migrating marine crustacean *Euphausia pacifica* Hansen. *Limnol. Oceanogr.*, **12** (2) : 272-280.
- VINBERG (G. G.). 1960. — The primary production of bodies of water. *U. S. atom. Energ. Comm.*, 2 vol.
- VOLLENWEIDER (R. A.), RAVERA (O.). 1958. — Preliminary observations on the oxygen uptake by some freshwater zooplankton. *Verh. int. Ver. Limnol.*, **13** : 369-380.
- ZEISS (R. F.). 1963. — Effects of population densities on zooplankton respiration rates. *Limnol. Oceanogr.* **8** (1) : 110-115.
- ZEUTHEN (E.). 1950. — Cartesian diver respirometer. *Biol. Bull.* **98** (2) : 139-143.
- ZEUTHEN (E.). 1953. — Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quart. Rev. Biol.*, **28** : 1-12.

(C.N.R.S.)

91 — Gif/Yvette.)