**LES VARIATIONS DE LA COURBE
METABOLISME/TEMPERATURE
DE *MICROPTERNA TESTACEA* (TRICHOPTERA,
LIMNOPHILIDAE) SOUS L'INFLUENCE DE DIVERS
FACTEURS ECOLOGIQUES**

par M^{me} C. ROUX.

Dans une précédente publication, nous avons considéré que la courbe métabolisme/température (courbe M/T) des animaux aquatiques représentait une caractéristique intrinsèque pour une espèce donnée [ROUX et ROUX 1967]. Dans des conditions définies, la forme de la courbe M/T serait génétiquement déterminée pour chaque population, ce qui n'exclut pas, dans certaines limites, des variations phénotypiques dues aux changements de milieu. Nous avons recherché quelle pouvait être l'influence des facteurs de milieu sur cette courbe M/T. Pour cela nous avons étudié l'influence de facteurs écologiques tels que le mouvement de l'eau et le substrat sur la courbe M/T de la larve de *Micropterna testacea* (Gmel.).

METHODE

De façon à effectuer des mesures toujours comparables, la méthode utilisée est restée aussi proche que possible de la méthode précédemment employée pour les mesures de métabolisme [COLLARDEAU 1961, COLLARDEAU-ROUX 1966, ROUX et ROUX 1967]. C'est donc une mesure en milieu confiné (erlenmeyer de 200 cc) avec dosage de l'oxygène dissous au moyen d'un analyseur d'oxygène polarographique étalonné par la méthode chimique de WINKLER.

La méthode n'a été modifiée que pour permettre d'introduire le nouveau facteur étudié : le mouvement de l'eau. Ce mouvement est provoqué par le barreau d'aimantation d'un agitateur électromagnétique, introduit dans le flacon à respiration. Les animaux étaient séparés du barreau aimanté par un grillage plastique¹ pour éviter qu'ils ne soient pris dans un mouvement tourbillonnaire. Les

1. Il a été vérifié que la présence d'un grillage plastique ne modifiait pas la teneur en oxygène dissous. S'il y a eu adsorption au niveau de la matière plastique, elle a été parfaitement constante pour les divers flacons.

animaux se trouvaient donc dans une eau en mouvement régulier dont la vitesse peut être évaluée à 30 cm/s. La présence d'un grillage donnait aux animaux un point d'ancrage et la possibilité de se déplacer sans être emportés par le courant. Pour que ces expériences mettent en évidence l'influence du courant et de lui seul, les animaux mis en expérience ont été comparés à des animaux témoins placés exactement dans les mêmes conditions, c'est-à-dire en flacons fermés avec grillage, mais sans agitation de l'eau. Les deux lots étaient mis en expérience ensemble, les dosages étaient faits en même temps. Les expériences précédentes sur *Micropterna testacea* [COLLARDEAU-ROUX 1966] avaient été effectuées dans des flacons de verre nu et les animaux ne possédaient pas de substrat où s'accrocher. Mais pour tous les autres facteurs susceptibles d'influencer le métabolisme respiratoire les conditions étaient strictement les mêmes.

Elles sont brièvement résumées ici.

— Les animaux étaient ramenés ensemble d'un même ruisseau et mis en élevage à la température du ruisseau.

— Ils étaient acclimatés 48 heures avant le début de l'expérience à la température des mesures.

— Les expériences étaient toutes faites à la même saison, avril-mai, seule période à laquelle on trouve des larves de *M. testacea* du 5^e stade.

— Les expériences étaient faites entre les mêmes heures du jour et pendant la même durée (7 heures).

— La tension d'oxygène ne descendait pas au-dessous de 3cc/l d'oxygène dissous à la fin de la mesure.

— L'éclairement était atténué et constant.

Les résultats sont exprimés en millimètres cube d'oxygène consommés par heure et par gramme de poids sec; ils sont donnés avec l'erreur-standard et l'intervalle de sécurité.

RESULTATS ET INTERPRETATION

Ces expériences fournissent deux courbes M/T distinctes (graphique 1) : l'une correspondant aux animaux soumis à une agitation de l'eau, l'autre à des animaux maintenus en eau calme. Ces deux courbes doivent être étudiées ensemble et comparative-ment.

Nous remarquons tout d'abord que la courbe des animaux en eau agitée est située au-dessus de la courbe des animaux en eau calme, ce qui signifie que les premiers consomment plus d'oxygène que les seconds. La distance entre les deux courbes est maximum à 10° C, elle s'amenuise à 5° C, puis à 15° et 20° C, pour s'annuler

GRAPHIQUE 1. — Consommation d'oxygène de la larve de *M. testacea* en eau calme (courbe 1) et en eau agitée (courbe 2). Les intervalles de sécurité sont tracés.

à 25° C. Pour *M. testacea*, 25° C est une température sublétales à laquelle les transformations physiologiques dues à la température priment toutes les autres. A ce niveau l'augmentation du métabolisme correspond à un désordre pour l'organisme sur lequel l'absence ou la présence d'un courant n'a plus d'influence. Pour toutes les autres températures, les différences entre les valeurs du métabolisme trouvées dans les deux conditions expérimentales sont hautement significatives et permettent de supposer que le facteur cou-

TABLEAU 1. — Consommation d'oxygène de *Micropterna testacea* pour différentes températures, en eau calme et en eau agitée, en mm³ par gramme de poids sec et par heure. t = température; N = nombre de mesures; E.S. = Erreur-Standard.

t	eau agitée grillage		eau calme grillage	
	N	moyenne ± E. S.	N	moyenne ± E. S.
4	14	463,07 (27,57)	14	343,28 (17,87)
10	14	985,00 (60,63)	14	523,43 (25,99)
15	14	969,78 (35,88)	12	713,25 (50,57)
20	13	2 019,77 (195,87)	14	1 431,36 (73,19)
25	14	1 929,29 (174,68)	14	1 932,71 (214,20)

rant, seul en jeu ici, entraîne bien une augmentation du métabolisme respiratoire chez les animaux soumis à son influence.

La signification de cette augmentation du métabolisme dans un courant est difficile à interpréter et pose un problème non encore résolu. De nombreux auteurs pensent que cette augmentation de consommation d'oxygène est due à une augmentation de l'activité. Ce n'est pas absolument évident. On sait que dans le cas de l'influence de la température, l'augmentation de consommation d'oxygène ne correspond pas toujours ni pour toutes les espèces à une augmentation de l'activité. D'autre part, en 1961 et en 1964, WHITFORD et SCHUMACHER ont trouvé un phénomène parfaitement comparable d'augmentation du métabolisme respiratoire dans un courant, et ceci pour différentes *algues*.

Dans le cas de *M. testacea*, on peut tenir compte de la nécessité pour la larve soumise à un courant de s'accrocher au grillage, ce qui entraîne une certaine forme d'activité musculaire. Effectivement si on observe leur comportement, on remarque qu'un plus grand nombre de larves a la tête hors de l'étui, dans une position de tonicité musculaire, si on les place dans un courant. Mais, d'une part, l'activité des larves en eau calme est loin d'être nulle, d'autre part la vitesse du courant dans ces expériences n'était pas suffisante pour entraîner les larves si elles ne s'accrochaient pas; le fait de s'agripper au grillage ne semblait pas être pour elles

une nécessité vitale. Le courant jouerait bien un rôle d'excitant, que l'augmentation du métabolisme observée soit une conséquence directe de son action, ou seulement une conséquence indirecte, l'augmentation de l'activité constituant alors la réaction primaire.

Quelques auteurs se sont penchés sur ce genre de problème à propos de l'action de la température sur l'activité et le métabolisme de différents poissons. BRETT en 1960 est arrivé à la conclusion que ce problème était encore obscur. Mais il pense que « la température agit à travers le métabolisme » sur l'activité et non à l'inverse que la température agit en augmentant l'activité donc le métabolisme. En 1967, PROSSER considère que la température agit au niveau moléculaire, sans exclure des réactions sensorielles ou comportementales, mais qui ne seraient que le reflet d'un changement moléculaire, et de toutes façons d'une importance réduite à long terme au cours de l'adaptation. Tout permet de penser que, de la même façon, l'action d'un courant sur un organisme aquatique, met en jeu des phénomènes analogues au niveau moléculaire.

Si nous reprenons plus en détail l'étude de ces deux courbes M/T, nous pouvons mettre en évidence un phénomène d'interaction entre deux facteurs. Dans la zone de température de 5 à 15° C, *M. testacea* ne réagit pas de la même façon aux variations de température selon qu'elle se trouve en eau agitée ou en eau calme. Pour les animaux en eau calme l'augmentation du métabolisme entre 5 et 10° C, puis entre 10 et 15° C est faible mais constante et statistiquement significative. Les larves accusent une certaine sensibilité continue à la température. Pour les animaux en eau agitée l'augmentation du métabolisme est forte entre 5 et 10° C. Nous nous trouvons en présence d'un palier, phénomène fréquemment observé dans les courbes M/T. A ce niveau de température, dans un courant, *M. testacea* n'est pas sensible à une différence de température de 5° C. Ceci montre que la sensibilité à la température doit se définir dans un contexte expérimental précis. Dans le cas de *M. testacea* nous remarquons que ce palier apparaît dans des conditions expérimentales qui se rapprochent des conditions de vie normale de la larve : température de 10 à 15° C et présence d'un courant d'eau.

Un tel exemple d'interaction entre deux facteurs se trouve confirmé si on compare maintenant les courbes trouvées ici à celle donnée en 1966 pour cette même larve de *M. testacea* [COLLARDEAU-ROUX 1966] (graphique 2). Les conditions expérimentales étaient les mêmes, mais les animaux étaient mis en eau calme et dans des erlenmeyers de verre nu, sans grillage.

GRAPHIQUE 2. — Comparaison de la consommation d'oxygène de la larve de *M. testacea* en eau calme avec grillage (courbe 1), en eau calme sans substrat (courbe 2) et en eau agitée avec grillage (courbe 3). Les intervalles de sécurité des différents points n'ont pas été tracés pour ne pas gêner la lecture. A 10°C les trois valeurs sont significativement différentes, mais pas à 20°C.

A 5° C, les valeurs du métabolisme données par la courbe M/T — eau calme/verre nu sont les mêmes que dans la courbe M/T — eau calme/grillage, puis le métabolisme augmente rapidement et régulièrement pour atteindre à 15° C, 20° C, 25° C les valeurs de la courbe M/T — eau agitée/grillage. A 10° C, la valeur trouvée est intermédiaire. Sauf à 5° C, l'absence d'un système d'accrochage (grillage) agit donc dans le même sens que la présence d'un courant, comme un facteur d'augmentation du métabolisme respiratoire.

L'importance de la présence d'un substrat, d'un contact avec un élément du fond des ruisseaux (cailloux, gravier, sable) a déjà été souvent montré, principalement pour les animaux fouisseurs : WAUTIER et PATTEE 1955; ERIKSEN 1962, 1963 et 1968 sur des Ephémères; KAMLIUK 1964 sur des larves de Chironomes. Pour *M. testacea* qui vit à la surface des pierres et possède un étui qui est susceptible de satisfaire son thigmotropisme, le résultat était

moins évident. Il est certain que ces animaux marcheurs ont tendance à dérapier sur le verre nu du flacon et se fatiguent sans cesse à la recherche d'un point d'appui plus stable et plus sûr. La présence d'un grillage leur permet de se déplacer sans efforts anormaux. Un résultat analogue a été trouvé pour des Gammarus : *Gammarus lacustris* (C. Roux non encore publié). Ces Amphipodes ne sont pas marcheurs, mais nageurs et probablement fouisseurs, et la présence d'un grillage posé à plat au fond d'un flacon ne semblait pas devoir prendre une signification particulière pour eux; on observe pourtant une diminution de leur métabolisme respiratoire si on met un morceau de grillage dans leur flacon à respiration en eau calme.

Si l'on examine l'ensemble des trois courbes obtenues pour la larve de *M. testacea* dans différentes conditions expérimentales, il est permis de se poser la question : quelle est la courbe la plus représentative de la population étudiée? Quelle est la courbe qui représente vraiment la caractéristique intrinsèque d'une espèce? Doit-on considérer une courbe de « base », les autres n'étant que des variations de cet élément caractéristique?

Dans cette hypothèse, il faudrait introduire la notion de *métabolisme de base* fréquemment employée dans les études sur le métabolisme des homéothermes, mais qui devient floue ou ignorée dès que l'on étudie les poïkilothermes et plus particulièrement les Invertébrés aquatiques. La notion de métabolisme de base a été introduite pour l'homme et les mammifères. Dans leur Précis de physiologie, HERMANN et CIER [1964] constatent « qu'il est impossible de donner une valeur fixe à la grandeur du métabolisme » énergétique d'un individu donné puisque les facteurs de variation sont nombreux. On doit pouvoir définir par contre une « valeur *minimum* de ce métabolisme. Ceci sera établi, lorsque » seront éliminées les dépenses énergétiques liées au travail musculaire etc... La production d'énergie sera alors celle des dépenses de fond, dépenses irréductibles, liées à la vie elle-même des » cellules et à l'activité minimum ou activité de base des appareils » qui assurent les grandes fonctions ».

Cette définition du métabolisme de base est à la fois séduisante et insuffisante pour un écologiste. Les difficultés commencent quand il s'agit de définir les conditions expérimentales susceptibles de nous fournir ce métabolisme minimum et ceci pour chaque espèce de poïkilothermes dulçaquicoles. Il est évident que si l'on arrivait à définir pour chaque espèce une courbe M/T minimum, ayant ainsi éliminé les variations phénotypiques, nous serions en pré-

sence d'un outil commode pour comparer les espèces entre elles. Mais cet outil serait cependant insuffisant, puisque la connaissance des variations phénotypiques possibles représente elle aussi une caractéristique importante de la population ou de l'espèce, si l'on veut éclaircir le problème de l'adaptation physiologique.

Dans la littérature concernant les poïkilothermes aquatiques, on ne trouve cité le métabolisme de base que pour les poissons. Par exemple, GRAHAM [1949] et de nombreux auteurs après lui parlent de « standard metabolism » par opposition à « active metabolism ». Le métabolisme standard serait le métabolisme minimum trouvé dans un cycle de 24 heures. « It is considered an approximation of the basal level ». Le métabolisme actif est le métabolisme du poisson en train de nager activement, les conditions expérimentales entraînant une nage forcée. FRY [1960] fait remarquer qu'il faut distinguer métabolisme de base et métabolisme minimum compatible avec la vie. En effet, bien des animaux supportent pour une brève période un métabolisme réduit (animaux intertidaux par exemple) mais peut-on appeler cela un métabolisme dans des conditions normales?

Quelques auteurs ont étudié le métabolisme des animaux sous anesthésie. Nous avons écarté cette hypothèse, car il semble extrêmement difficile de savoir si le niveau métabolique atteint dans ces conditions représente bien un métabolisme minimum ou bien simplement un niveau métabolique artificiel. Pour un écologiste qui cherche à rester le plus près possible des conditions naturelles, l'anesthésie introduit encore d'autres inconnues difficilement contrôlables.

Pour tourner la difficulté, on voit parfois citer « le métabolisme mesurant l'activité spontanée » (BEAMISH 1964 chez la carpe). Cette mesure est intéressante car elle est le reflet d'un souci de conditions expérimentales à peu près normales, mais elle manque de précision. KAMLIOUK en 1964 parle de métabolisme de base chez des poissons Guppies sans en donner de définition. Il note en particulier la nécessité de laisser les animaux s'habituer à leur nouveau milieu avant de commencer les mesures. Chez les Guppies la consommation d'oxygène des deux premières heures est supérieure à celle des quatre heures suivantes. Cette consommation des deux premières heures correspondrait à un métabolisme actif.

Pour les Invertébrés, le métabolisme de base n'a été que très peu évoqué. ERIKSEN [1962] remarque cependant que le milieu qui entraîne la consommation d'oxygène minimum peut être considéré comme le « milieu optimum » pour l'animal. Cette hypothèse peut s'appliquer facilement aux animaux fouisseurs étudiés par l'auteur, mais elle appelle quelques nuances, en particulier elle ne doit pas être appliquée dans des conditions extrêmes. Ceci rejoint la remar-

que de FRY citée plus haut. KAMLILOUK trouve des résultats analogues en étudiant les larves de Chironomes. L'auteur insiste sur la nécessité de laisser leur étui aux larves si on ne veut pas mesurer un métabolisme aberrant, de 40 % plus élevé pour les animaux sans étui que pour les larves dans leur étui. L'auteur pense que étant données les conditions de vie spécifiques de ces animaux, le fait de mesurer le métabolisme des larves sans étui donne des résultats assez lointains de ceux trouvés dans des conditions naturelles.

Dans toutes les publications faites sur les Invertébrés dulcaquicoles, il semble que les auteurs se soient plus attachés à obtenir un métabolisme « dans des conditions naturelles » plutôt qu'un métabolisme de base. Mais les conditions naturelles sont parfois difficiles à connaître avec précision et à reproduire au laboratoire. Nous allons voir d'autre part, que le métabolisme dans des conditions proches de la nature ne correspond pas toujours au métabolisme de base. Si nous prenons l'exemple de *M. testacea* étudiée ici, la courbe qui correspondrait à un métabolisme minimum est la courbe obtenue en eau stagnante et en présence d'un grillage (graphique 2, courbe 1). Or, d'après ce que nous connaissons de la biologie de *M. testacea*, larve rhéophile vivant à la surface des pierres, la courbe la plus proche des conditions naturelles est la courbe obtenue en eau agitée avec grillage (graphique 2, courbe 3). Les valeurs du métabolisme respiratoire trouvées dans les deux cas sont différentes.

La question reste donc posée : quelle est la notion la plus représentative d'une espèce ou d'une population? Est-ce la notion de métabolisme de base ou métabolisme minimum, ou bien est-il plus exact de chercher à connaître les valeurs du métabolisme dans les conditions d'adaptation naturelles de l'espèce? Il semble qu'en réalité il ne faut pas s'attacher à déterminer des valeurs absolues du métabolisme mais plutôt chercher à connaître la zone des variations possibles de ce métabolisme et définir les limites de ces variations. Ceci nous permet de reconnaître dans un ensemble de courbes M/T trouvées dans des conditions expérimentales différentes mais cependant comparables, une zone à l'intérieur de laquelle le métabolisme montre une certaine souplesse. Dans cette zone le moindre changement de milieu entraîne un déplacement des valeurs du métabolisme : le courant, la température, le phénomène de fatigue dû aux parois lisses du flacon, tout facteur est susceptible de modifier la consommation d'oxygène. Cette zone représente pour l'animal la zone d'adaptabilité maximale, adaptabilité due précisément à la grande souplesse des mécanismes physiologiques de l'organisme. Cette zone me semble correspondre à la zone de « capacity adaptation » définie par PROSSER. La notion

de métabolisme de base garde son utilité, puisqu'elle permet de définir une limite inférieure aux variations possibles du métabolisme, elle peut servir de base de référence. Mais elle n'est pas suffisante et à elle seule ne donne qu'une vue très partielle des possibilités d'adaptation de l'organisme.

Si on approche des conditions extrêmes, les possibilités de variations du métabolisme diminuent puis disparaissent. C'est ce que nous obtenons pour *M. testacea* à 20 et surtout 25° C. A ce niveau toutes les courbes aboutissent aux mêmes valeurs de consommation d'oxygène. Il semble que nous sommes là dans la zone de survie ou zone de « résistance adaptation » de PROSSER.

Si nous observons l'ensemble des courbes obtenues pour *M. testacea*, nous pouvons dire en conclusion que la zone d'adaptabilité maximale de la larve se situe entre 5 et 15° C. Cette gamme de température correspond bien à celle que *M. testacea* rencontre dans la nature. A ce niveau, elle conserve de bonnes possibilités d'adaptation vis à vis de la température, mais aussi vis à vis de tout facteur perturbateur. A 20 et 25° C, l'organisme déjà perturbé par l'augmentation de la température conserve des possibilités de survie mais perd ses possibilités d'adaptation aux autres facteurs. A 25° C la température joue le rôle de facteur-limitant.

Il est permis de supposer qu'il sera possible de mettre en évidence des courbes métabolisme/vitesse du courant, métabolisme/intensité lumineuse etc... courbes qui nous indiqueront à partir de quel niveau les différents facteurs de milieu, à l'exemple de la température, jouent le rôle de facteur limitant. Il sera alors possible d'intégrer ces différentes données dans un ensemble complexe qui nous donnera une image des possibilités et des limites de l'adaptation physiologique de l'espèce ou de la population, et qui permettra également de comparer les diverses espèces entre elles. Cet ensemble fournira un bon critère physiologique au problème de la spéciation.

RÉSUMÉ

La forme de la courbe métabolisme/température (courbe M/T) de la larve de *M. testacea* varie sous l'influence de facteurs écologiques tels que le courant ou le substrat.

— A toutes les températures entre 5 et 20°C la larve de *M. testacea* consomme plus d'oxygène quand elle est soumise à une agitation de l'eau.

— On constate une insensibilité à une variation de température de 5°C, quand la larve se trouve dans les conditions expérimentales proches des conditions naturelles : 10 à 15°C et en présence d'un courant.

— L'absence d'un substrat lui permettant de se déplacer ou de s'accrocher (ici un grillage), entraîne également une augmentation de la consommation d'oxygène.

— A 25°C, température sublétales pour ces larves, le niveau du métabolisme respiratoire est le même quelles que soient les conditions expérimentales.

La notion de métabolisme de base chez les poïkilothermes aquatiques est discutée dans le cadre des expériences écologiques.

THE VARIATIONS OF THE METABOLISM/TEMPERATURE CURVE OF MICROPTERNA TESTACEA (TRICHOPTERA, LIMNephilidae) UNDER THE INFLUENCE OF VARIOUS ECOLOGICAL FACTORS

The metabolism/temperature curve of *M. testacea* larva changes under the influence of ecological factors such as water-current and substratum.

— At any temperature between 5 and 20° C, *M. testacea* larva absorbs more oxygen when placed in moving water.

— When the larva is in experimental conditions which are almost natural (10 to 15°), we observe an insensitivity when the temperature changes to 5° C, and when it is in a water-current.

— The absence of any substratum enabling it to move about or to cling (here to a grating), also involves an increase in oxygen absorption.

— At 25° C a sublethal temperature for these larvae, the respiratory metabolism level does not change whatever the conditions of the experiment.

The notion of basic metabolism of aquatic poecilothermal animals is discussed for ecological experiences.

DIE VERÄNDERUNG DER SAUERSTOFFVERBRAUCH/TEMPERATUR KURVE BEI MICROPTERNA TESTACEA (TRICHOPTERA, LIMNephilidae) UNTER DEM EINFLUSS VERSCHIEDENER ÖKOLOGISCHER FAKTOREN

Die Form der Sauerstoffverbrauch/ Temperatur Kurve (M/T Kurve) ändert sich bei der Larve von *M. testacea* unter dem Einfluss ökologischer Faktoren wie zum Beispiel der Strömung oder des Untergrundes.

— Bei allen Temperaturen zwischen 5 und 20° C verbraucht die Larve von *M. testacea* mehr Sauerstoff, wenn das Wasser bewegt wird.

— Man stellt fest, dass die Larve auf eine Temperaturänderung von 5° C unempfindlich ist, unter der Bedingung, dass die Versuchsverhältnissen den natürlichen angenähert sind, d. h. bei 10-15° C und in Gegenwart Strömung.

— Das Fehlen eines festen Untergrundes auf dem sich die Larve fortbewegen oder festhalten kann (hier ein Gitter) verursacht gleichfalls einen Anstieg des Sauerstoffverbrauchs.

— Bei 25° C, der sublethalen Temperatur für diese Larven, ist das Niveau des Atmungssauerstoffverbrauchs unabhängig von den Versuchsbedingungen immer dasselbe.

Im Rahmen der ökologischen Versuche wird ferner der Begriff des Grund-Sauerstoffverbrauchs bei den wasserlebenden Poikilothermen diskutiert.

TRAVAUX CITÉS

- BEAMISH (F. W. H.). 1964. — Influence of starvation on standard and routine oxygen consumption. *Trans. american Fish. Soc.*, **93** : 103-107.
- BEAMISH (F. W. H.). 1964. — Seasonal changes in the standard rate of oxygen consumption of fishes. *Canadien J. Zool.*, **42** : 189-194.
- GRETT (J. R.). 1960. — Thermal requirements of fish. Three decades of study 1940-1970. *Trans. 2nd Seminar biol. Problems Water Pol.* 110-118. *U.S. Departement of Health, Education and Welfare*.
- COLLARDEAU (C.). 1961. — Influence de la température sur la consommation d'oxygène de quelques larves de Trichoptères. *Hydrobiologia* **18** : 252-264.
- COLLARDEAU-ROUX (C.). 1966. — Influence de la température sur la consommation d'oxygène de *Micropterna testacea* (GMEL.) (Trichoptera Limnophilidae). *Hydrobiologia*, **27** : 385-394.
- ERIKSEN (C. H.). 1962. — Respiration and substrate as factors influencing the distribution of the burrowing mayflies *Ephemera simulans* and *Hexagenia limbata*. Thèse, *University of Michigan*.
- ERIKSEN (C. H.). 1963. — The relation of oxygen consumption to substrate particle size in two burrowing mayflies. *J. exp. Biol. G.B.* **40** : 447-53.
- ERIKSEN (C. H.). 1968. — Ecological significance of respiration and substrate for burrowing Ephemeroptera. *Canad. J. Zool.*, **46** : 93-103.
- FRY (F. E. J.). 1960. — The oxygen requirements of fish. *Trans. 2nd Seminar Biol. Water Pol. 1959, Cincinnati, Ohio*, 106-110, *U.S. Departement of Health, Education and Welfare*.
- GRAHAM (J.M.). 1949. — Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout *Salvelinus fontinalis*. *Canad. J. Research.*, **27** : 270-288.
- HERMANN (H.) et CIER (J. F.). 1964. — Précis de physiologie. Tome I, 505 p. *Masson & C^{ie}, Paris*.
- KAMLIOUK (L. V.). 1964. — En russe : Utilisation de la méthode polarographique dans la mesure de la vitesse d'utilisation de l'oxygène par les organismes. *Nauchn. Dokl, vyssh. Shk., biol. Nauki, SSSR.*, **3** : 49-53.
- PROSSER (C. L.). 1967. — Molecular mechanisms of temperature adaptation in relation to speciation. *Molecular mechanisms of temperature adaptation am. Ass. Adv. Sci.* 351-376.
- ROUX (C.) et ROUX (A. L.). 1967. — Température et métabolisme respiratoire d'espèces sympatriques de Gammarus du groupe *pulex* (Crustacés, Amphipodes). *Annls Limnol.* **3** : 3-16.
- WAUTIER (J.) et PATTEE (E.). 1955. — Expérience physiologique et expérience écologique. L'influence du substrat sur la consommation d'oxygène chez les larves d'Ephéméroptères. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **24** : 178-183.
- WHITFORD (L. A.) and SCHUMACHER (G. J.). 1961. — Effect of current on mineral uptake and respiration by a fresh-water alga. *Limnol. and Oceanogr.* **6** : 423-425.
- WHITFORD (L. A.) and SCHUMACHER (G. J.). 1964. — Effect of current on respiration and mineral uptake in *Spirogyra* and *Oedogonium*. *Ecology*, **45** : 168-170.

(Section de Biologie Animale et Zoologie
Faculté des Sciences, Lyon.)