ETUDE DU PERIPHYTON D'UNE RIVIERE POLLUEE (L'AGOUT).

II. METABOLISME ET DYNAMIQUE DE CROISSANCE SUR SUBSTRATS ARTIFICIELS

par J. CAPBLANCQ¹ et M. CASSAN¹

Des relevés hebdomadaires de substrats artificiels immergés en un point d'une rivière soumise à une forte pollution ont permis de suivre la croissance du périphyton sur des période de 28 jours. Les courbes d'évolution de la biomasse, composée pour l'essentiel de bactéries filamenteuses, montrent que le taux de croissance spécifique de microphytes benthiques diminue en fonction de la durée d'immersion du substrat. Il en est de même pour l'activité métabolique du périphyton, mesurée au laboratoire par le taux de consommation d'oxygène et par la cinétique d'assimilation de substances organiques (¹⁴C-glucose). La contribution des microphytes benthiques aux processus d'épuration et l'interprétation des résultats fournis par les substrats artificiels sont discutés.

A study of periphyton in a polluted river (Agout).

II. Metabolism and dynamics of growth on artificial substrata.

Weekly samples from artificial substrata submerged at a point in a polluted river were used to follow the growth of periphyton over periods of 28 days. The biomass is chiefly filamentous bacteria and the changes in biomass show that the specific growth rate of benthic microphytes decreases as a function of the immersion period of the substrata. It is the same for the metabolic activity of the periphyton, measured in the laboratory by the rate of oxygen consumption and by the assimilation kinetics of organic substances (¹⁴C-glucose). The contribution of benthic microphytes to the purification process and the results provided by artificial substrata are discussed.

INTRODUCTION

La croissance des microphytes hétérotrophes dans un milieu aquatique dépend principalement de la nature et de la concentration des substances organiques biodégradables et des facteurs qui règlent son assimilation. Parmi ces facteurs, les mécanismes qui règlent le transport du substrat organique vers la biomasse bactérienne déterminent largement les cinétiques d'assimilation et de croissance dans le cas de communautés fixées.

Dans un précédent travail (Capblancq et Cassan 1979), nous avons mesuré le taux de croissance du périphyton sur des substrats artifi-

1. Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31077 Toulouse Cedex.

ciels pour caractériser un tronçon de la rivière Agout soumise à une forte pollution organique. Nous tentons de préciser ici les modalités de cette croissance et de la relier à l'activité des communautés hétérotrophes, mesurée par la consommation d'oxygène et l'assimilation de composés organiques (^{14}C -glucose).

1. MATERIEL ET METHODES

Des groupes de quatre substrats artificiels constitués de feuilles de P.V.C. fixées sur des supports ont été immergés dans une station de la rivière Agout située 3 km à l'aval de sa confluence avec le Thoré (Capblancq et Cassan 1979). Le relevé hebdomadaire d'un substrat nous a permis de suivre la dynamique de colonisation pendant des périodes successives de 28 jours entre juillet et novembre 1975.

Les feuilles de P.V.C. colonisées, immédiatement ramenées au laboratoire dans un bocal rempli d'eau et maintenu pendant le transport à la température de la rivière, ont été fractionnées en trois parties :

1) Une partie (100 cm²) destinée aux mesures gravimétriques : poids sec après 24 heures à l'étuve à 105 °C, poids de cendres après ignition à 550 °C.

2) Une partie destinée aux mesures de respiration : la consommation d'oxygène était mesurée dans des flacons de 1 100 ml maintenus à l'obscurité dans une enceinte thermostatée. Un fragment (50 cm²) de feuille de P.V.C. colonisée était introduite dans un flacon rempli d'eau de l'Agout ou d'eau phréatique glucosée ; l'agitation du milieu était assurée par un barreau aimanté tournant à 130 tours/mn. L'oxygène était dosée par la méthode Winkler au début et à la fin de l'incubation et la consommation ramenée au poids de matières organique du périphyton, déduction faite de la consommation dans des flacons témoins.

3) Une partie destinée aux mesures d'assimilation et de dégradation du glucose. Pour ces mesures, nous avons utilisé du ^{14}C -glucose (1 $\mu\text{Ci}/\text{ml}$ à 48,6 mCi/mM) et des techniques proches de celles décrites par Vaccaro et Jannasch (1966), Hobbie et Crawford (1969), Herbland et Bois (1974) pour les bactéries planctoniques. Des fragments rectangulaires de feuilles de P.V.C. colonisées ont incubé pendant 3 heures dans des fioles de 250 ml contenant 100 ml d'une solution de glucose (^{12}C -glucose + ^{14}C -glucose) et d'eau phréatique. Un barreau aimanté assurait l'agitation du milieu. Un godet solidaire du bouchon et contenant 2,5 ml de NaOH 0,2 N était maintenu au-dessus du milieu pour absorber le CO_2 dégagé. A la fin de l'incubation, l'activité métabolique était stoppée par introduction de 1 ml de formol, puis 2 ml de HCl concentré étaient ajoutés pour déplacer le CO_2 en solution. Le flacon immédiatement rebouché était alors agité pendant 4 heures : l'effica-

cit de rcupration du $^{14}\text{CO}_2$, mesure avec des suspensions de $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ d'activit connue, est alors suprieure 90 %. Les feuilles de P.V.C. taient ensuite laves dans le milieu d'incubation et le bio-derme recueilli par filtration sur un filtre en actate de cellulose (porosit 0,45 μm) tait pes aprs 24 heures de dessiccation 105 $^\circ\text{C}$. La radioactivit du priphyton dessche, celle du CO_2 pig dans la soude (et prcipit sous forme de BaCO_3) et celle des solutions de glucose (aprs vaporation d'un volume connu d'chantillon dans des coupelles en feuilles d'aluminium) ont t mesures au moyen d'un compteur $\text{FD}_1\text{-GM}$ (Tracerlab) reli un compteur d'impulsions (ECT, Saphymo). Les rsultats ont t corrigs pour tenir compte de l'auto-absorption du $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ et de la matire sche : les coefficients de correction ont t dtermins en comptant, dans les mmes conditions, des quantits croissantes de prcipit ou de biomasse bactrienne.

2. RESULTATS

Les courbes d'volution de la biomasse de priphyton sur les substrats en fonction de leur dure d'immersion (*fig. 1*) prsentent une allure sigmode caractristique de la succession de phases de colonisation, de croissance et d'quilibre. Cette dernire est gnralement atteinte vers la quatrime semaine d'immersion des niveaux trs diffrents d'une srie l'autre. Ces rsultats sont semblables ceux obtenus en laboratoire (Herder-Brower 1975) ou en eau courante (Kevern et al. 1966) et tout fait conformes aux courbes thoriques

FIG. 1. — Evolution de la biomasse (B) du priphyton en fonction du temps (T) d'immersion des substrats artificiels.

d'accroissement de la biomasse dans un milieu fini.

Nous avons calculé le taux moyen de croissance spécifique entre deux relevés par la formule :

$$C^s \text{ en } j^{-1} = 1/B \cdot dB/dt = 2 (B_2 - B_1) / (t_2 - t_1) (B_2 - B_1)$$

où B_n représente la biomasse fixée au bout d'un temps d'immersion t_n . Ce taux décroît, sur l'ensemble des substrats, proportionnellement au logarithme du temps d'immersion (*fig. 2*) relation qui rappelle celle décrite par Capblancq (1973) pour le périphyton phototrophe d'un lac de montagne. Les courbes d'évolution de la biomasse et de la production nette apparente, déduites de l'équation de régression précédente montrent que l'accroissement journalier du périphyton passe par un maximum 10 à 15 jours après l'immersion du substrat dans le milieu et qu'il décroît ensuite vers une valeur proche de zéro. Les courbes de la figure 3 illustrent ces modalités de croissance pour une

FIG. 2. — Evolution du taux de croissance spécifique (C_s) en fonction de la durée de colonisation (T) des substrats artificiels. Les courbes du bas, déduites de la relation précédente, montrent l'évolution théorique de la biomasse (B) et de la production nette (P) en fonction de la durée d'immersion des substrats.

série de substrats immergés pendant le mois de novembre. On peut interpréter ces courbes comme résultant : 1) d'un gain constant pendant toute la période d'immersion tandis que les pertes par érosion augmentent en fonction de l'épaisseur du bioderme jusqu'à un équilibre entre gains et pertes ou 2) d'un gain au cours de la période d'immersion alors que les pertes restent constantes ou qu'elles augmentent en proportion du poids de matériel accumulé sur le substrat.

FIG. 3. — Variation du taux de métabolisme (courbes du haut) et des modalités de croissance (courbes du bas) du périphyton fixé sur les substrats artificiels en fonction de la durée de colonisation : série de substrats relevés le 2-12-75. V : taux d'assimilation du glucose (eau phréatique glucosée à 20 mg.l^{-1}) ; D_n : taux de consommation d'oxygène (eau de l'Agout) ; D_g : taux de consommation d'oxygène (eau phréatique glucosée à 20 mg.l^{-1}) ; B : biomasse de bioderme (poids organique) ; P : taux d'accroissement journalier ; C_s : taux de croissance spécifique.

La consommation d'oxygène par des communautés au même stade d'évolution ne présente pas de variations significatives lorsque l'incubation est réalisée dans de l'eau de l'Agout ou dans de l'eau phréatique glucosée à 20 mg de glucose/litre (*fig. 3*). De même, nous avons mesuré la consommation d'oxygène du périphyton dans des solutions de glucose dont la concentration variait entre 0 et 250 mg.l⁻¹ : la constance des résultats montre que la consommation d'O₂ est indépendante de la concentration du milieu en substrat organique dégradable. Il existe par contre une relation très nette entre le taux de respiration et l'ancienneté du périphyton fixé sur le support artificiel (*fig. 3* et 4 a). Cette relation est analogue à celle qui décrit la croissance en fonction de la durée d'immersion : quelles que soient l'ancienneté et l'épaisseur du bioderme fixé sur les feuilles de P.V.C., le rapport entre la consommation d'O₂ (en gO₂/g M.O..j⁻¹) et le taux d'accroissement spécifique (C*) avoisine 2. Si on admet que la matière organique est composée pour 50 % par du carbone, cette relation indique que le rapport entre la production nette apparente de biomasse (P mg de C) et la consommation d'O₂ (R mg de O₂) est de 0,25 (0,24 à 0,27) ; ce quotient excède largement celui que Romanenko (cité par Sorokin et Kadota 1972) a établi pour des bactéries planctoniques et qui est de 0,09. La différence tient sans doute en grande partie au fait que, dans nos populations de périphyton, R mesure à la fois la respiration des bactéries et des animaux (Protozoaires, Rotifères, Oligochètes, larves de Chironomides) tandis que P mesure l'accroissement de la biomasse bactérienne ainsi que l'accumulation sur le support de biomasse animale et de matériel organique détritique.

La consommation d'O₂ est influencée par la température (*fig. 4 b*) : les relations établies à partir de mesures faites avec des supports colonisés pendant moins de 2 semaines (C₁) ou plus de 2 semaines (C₂) montrent qu'entre 10° et 20° la valeur du Q₁₀ varie de 1,35 à 1,70. Ces

FIG. 4. — Taux de consommation d'oxygène (DO_2) en fonction de la durée de colonisation (T) des substrats et influence de la température (t) sur la consommation d'oxygène (C). Les figures indiquent les moyennes et limites de confiance à $P_{0,05}$; la relation entre t et C est donnée pour une durée d'immersion du substrat inférieure (C_1) ou supérieure (C_2) à 15 jours.

résultats sont très comparables à ceux de Phynney et Mc Intire (1965) qui indiquent un Q_{10} de 2 pour le périphyton d'un ruisseau expérimental et conformes aux courbes de Krogh (in Winberg 1971).

Le taux d'assimilation du glucose diminue d'autant plus que la durée de colonisation préalable du substrat est longue (fig. 3), selon relation identique à celle qui lie la consommation d' O_2 et « l'âge » du bioderme. Par rapport à des concentrations croissantes de glucose, les taux d'assimilation se distribuent selon une courbe hyperbolique assimilable à une réaction d'ordre 1 généralement décrite par la relation de Michaelis Menten (fig. 5). Cette équation, d'abord utilisée par Hobbie et Wright (1965) pour interpréter les mesures d'assimilation de glucose marqué par les populations planctoniques s'écrit :

$$v = v_m (S + S_n) / K_t + (S + S_n) = d.(S + S_n) / DT$$

où v = taux d'assimilation du glucose

v_m = taux d'assimilation maximal

K_t = constante de 1/2 saturation

S = concentration en glucose

S_n = concentration du glucose initialement présent dans le milieu

d = activité du ^{14}C -glucose assimilé = activité du périphyton + activité du $^{14}CO_2$ rejeté

D = activité du ^{14}C -glucose introduit dans le milieu

T = temps d'incubation

FIG. 5. — Relation entre le taux d'assimilation du glucose (V) et sa concentration dans le milieu (G) : courbe d'assimilation et interprétation linéaire. Voir le texte pour la signification des paramètres.

Après transformation linéaire (droite de Lineweaver et Burk) ces deux expressions de v permettent le calcul des paramètres de la cinétique d'assimilation : K_t , v_m et T_t (fig. 5). Cette interprétation suppose en particulier que d'autres facteurs liés aux conditions expérimentales (p. ex. épuisement de l' O_2 dissous, croissance de la biomasse, épuisement du substrat) ne modifient pas cette cinétique. Nous avons vérifié la linéarité des résultats en fonction de la durée d'incubation afin de nous assurer que le confinement du périphyton dans un milieu de volume limité ne modifie pas son métabolisme : ces tests montrent

que ces conditions sont réalisées pour des durées d'incubation ≤ 5 heures (fig. 6).

Le terme K_t représente, par définition, la concentration en substrat entraînant la 1/2 saturation de l'enzyme et mesure donc l'affinité existant entre le système enzymatique et le substrat. Sa valeur moyenne pour l'ensemble des mesures réalisées sur le périphyton de l'Agout est de 13 mg glucose/g de M.O. c'est-à-dire que l'assimilation de cet élément ne devient effective que pour des concentrations relativement importantes. Ce résultat est en accord avec les données écologiques de l'espèce dominante, *Sphaerotilus natans*. Le terme v_m mesure la potentialité d'utilisation du substrat par la population testée : sa valeur moyenne est de 3,1 mg glucose/g de M.O./h.

FIG. 6. — Evolution des taux de glucose incorporé au bioderme (1) et dégradé en CO_2 (2) en fonction de la concentration du milieu (courbes a) et de la durée d'incubation (courbes b).

Ces paramètres varient toutefois dans de larges proportions d'un périphyton à l'autre et il n'existe aucune relation nette entre ces variations, la consommation d' O_2 et la biomasse fixée. Notons cependant que K_t est en général beaucoup plus élevé pour les communautés « âgées » que pour des communautés « jeunes » : ainsi, pour des substrats immergés dans la rivière pendant 12 à 16 jours et porteurs d'une biomasse à peu près identique (135 à 150 mg de M.O./dm²) la valeur de K_t varie entre 10 et 20 mg/g M.O. ; elle passe à 73,5 mg/g M.O. pour des substrats colonisés pendant 40 jours. Ces variations, ainsi que celles de v_m (0,37 à 5,2 mg glucose/g M.O./h.) peuvent être attribuées à des différences de biomasse de microorganismes actifs et/ou de composition spécifique des communautés bactériennes.

Mesurée par la quantité de $^{14}\text{CO}_2$ émis, la quantité de glucose dégradé représente un pourcentage constant de la quantité de glucose

assimilé, quelles que soient la concentration initiale de substrat organique et la durée d'incubation (*fig. 6*). La proportion de glucose minéralisé égale en moyenne 32 % du glucose total assimilé et varie entre 21 et 42 %. Cette valeur est très voisine de celle que Hobbie et Crawford (1969 a) donnent pour la zone pélagique du lac Erken (28 à 33 %) ou de celle qu'indique Williams (1970) pour la mer (33 % en moyenne). Cet auteur rappelle cependant que les dépenses énergétiques des microorganismes dépendent de la nature des composés organiques dont ils disposent : dans un milieu exclusivement glucosé, les étapes de la synthèse cellulaire sont plus complexes et les pertes énergétiques accrues, la proportion de glucose respiré pouvant atteindre alors 60 à 70 %. L'équivalent en O_2 de la portion de glucose dégradé représente en moyenne 5,4 % de la consommation d' O_2 par le périphyton. Ces faibles valeurs confirment que la dégradation des substances organiques dissoutes par les bactéries du périphyton intervient pour une très faible part dans la consommation d'oxygène.

3. DISCUSSION

« L'âge » des communautés de microphytes benthiques et la structure qui en dépend déterminent, dans une large mesure, l'activité métabolique et le taux de croissance du périphyton. Ainsi, au cours des phases de colonisation d'un substrat artificiel vierge, les taux de croissance et de métabolisme des communautés hétérotrophes diminuent progressivement pour tendre vers une valeur constante lorsque le biotope est saturé c'est-à-dire lorsque les gains et les pertes s'équilibrent et maintiennent la biomasse à un niveau constant. Ces résultats sont proches de ceux que Traaren et al. (1971) et Eichenberger (1975) ont obtenu sur des canaux expérimentaux. L'accumulation de biomasse sur un support immergé aboutit à la formation progressive de sous-couches composées d'organismes morts ou senescent et de matière organique non vivante retenue dans le réseau de filaments bactériens, tandis que les biocénoses se compliquent avec l'apparition de populations d'invertébrés. Trois séries de processus résultent de cette évolution des communautés :

- 1) L'importance relative de la biomasse de microphytes actifs dans le périphyton diminue ce qui se traduit par un ralentissement des taux de métabolisme et de croissance lorsque ces taux sont exprimés par unité de masse organique (perte au feu).

- 2) La capacité d'échange entre les organismes et le milieu diminue avec l'épaississement de la couche de périphyton sur le support qui réduit considérablement la diffusion des substrats organiques dissous vers les organismes. En conséquence, l'activité métabolique et la croissance qui en résulte diminuent comme une fonction de la densité de

périphyton. Les expériences de Wuhrmann (1969) montrent qu'une augmentation de la turbulence accroît l'activité métabolique du périphyton en augmentant cette diffusion.

3) La décomposition des cellules les plus profondes, la colonisation par les invertébrés et l'existence probable de conditions anaérobies dans les couches de base du périphyton favorisent son décrochage du support. Il peut en résulter une augmentation des pertes par érosion et broutage qui peuvent expliquer l'évolution de la biomasse sur les substrats artificiels.

Dans l'Agout, la production nette apparente des communautés jeunes excède le plus souvent $1 \text{ g de M.O. m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ avec des taux maxima voisins de $5 \text{ g de M.O. m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. Ces valeurs sont très supérieures à celles que Curtis et al. (1971) trouvent pour des communautés à base de *Sphaerotilus* dans un canal expérimental enrichi en glucose ($0,6 \text{ g de M.O. m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ en moyenne) et du même ordre de grandeur que celles que donnent Wuhrmann et al. (1967), Eichenberger (1972) et Cooper et Wihlm (1975) dans des milieux enrichis en matières organiques dissoutes. Il est probable que dans des biotopes aux conditions hydrauliques instables, le rajeunissement constant du périphyton par érosion maintient des taux de production élevés et contribue à l'alimentation de la biomasse d'organismes dans la phase planctonique où les bactéries poursuivent leur activité d'épuration. Les données de Traaren et al. (1971) montrent, qu'en canal expérimental, colonisé par *Sphaerotilus* et *Zoogloea*, la biomasse exportée quotidiennement peut excéder la biomasse d'équilibre. Les brusques variations de débit observées dans l'Agout permettent d'envisager l'existence d'un processus identique.

Les respirations du périphyton accumulé sur les substrats artificiels immergés dans l'Agout varie de $30 \text{ à } 300 \text{ mg O}_2.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ tandis que les taux maxima d'assimilation du glucose (v_m) s'étalent de $5 \text{ à } 80 \text{ mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Ces résultats expérimentaux sont cependant difficilement transposables au milieu naturel dans lequel la répartition de la biomasse de périphyton sur le fond de la rivière, les variations du taux de métabolisme liés aux niveaux de turbulence et la nature et la concentration des matières organiques dégradables sont difficilement mesurables. Ces valeurs indiquent cependant que la contribution des microphytes benthiques à l'autoépuration biologiques est importante.

Dans une section de rivière, les variations de biomasse des phyto-cenoses résultent de la différence entre le taux de croissance et le taux de perte des populations qui les composent. Le taux de croissance des microphytes hétérotrophes est fonction de la concentration en substances organiques dégradables; celui des microphytes autotrophes est surtout fonction de la lumière et, aux intensités lumineuses saturantes, de la concentration en éléments nutritifs. En théorie, il existe donc une relation directe entre le taux de croissance du péri-

phyton et les apports, réguliers et sporadiques, de substances nutritives dans la rivière. Il est difficile de mesurer ce taux de croissance dans les conditions naturelles mais, à défaut d'une valeur absolue, la vitesse de colonisation de substrats artificiels paraît fournir un bon indice de la productivité du périphyton. Cependant, la complexité des biocénoses augmente au cours de leur développement sur ces substrats et des facteurs biotiques, dépendants de la densité des organismes, entrent en jeu qui règlent l'intensité du métabolisme et la croissance. Par suite, les mesures de croissance de phytocénoses benthiques « jeunes » reflètent sans doute plus directement les conditions chimiques du milieu que celles réalisées sur des biocénoses « âgées » ou climaciques.

TRAVAUX CITÉS

- CAPBLANCO (J.). 1973. — Phytobenthos et productivité primaire d'un lac de haute montagne dans les Pyrénées Centrales. *Annls. Limnol.*, 9 (3) : 193-230.
- CAPBLANCO (J.) et CASSAN (M.). 1979. — Etude du périphyton d'une rivière polluée (l'Agout). I. Structure et développement des communautés sur substrats artificiels. *Annls. Limnol.*
- COOPER (J. M.) et WILHM (J.). 1975. — Spacial and temporal variation in productivity, species diversity and pigment diversity of periphyton in a stream receiving domestic and oil refinery effluents. *Southwest. Nat.*, 19 (4) : 413-428.
- CURTIS (E. J. C.), DELVES (B. J.) et HARRINGTON (D. W.). 1971. — Sewage fungus : studies of *Sphaerotilus* slimes using laboratory recirculating channels. *Water Research*, 5 (6) : 267-279.
- EICHENBERGER (V. E.). 1972. — Okologische Untersuchungen an Modell-fließgewässern, III : Die Jahreszeitlichen Veränderungen im Verhältnis von heterotrophen zu phototrophen Biomasse bei verschiedenen Abwasserbelastungen. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 34 (2) : 155-172.
- EICHENBERGER (V. E.). 1972. — Okologische Untersuchungen an Modell-fließgewässern, IV : Auswirkung der Selbstreinigung auf die Biomassebildung in einem Abwassergradienten. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 34 (2) : 173-189.
- EICHENBERGER (V. E.). 1975. — On the quantitative assessment of the effect of chemical factors on running ecosystem. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 37 (1) : 21-34.
- HERBLAND (A. M.) et BOIS (J. F.). 1974. — Assimilation et minéralisation de la matière organique dissoute dans la mer : méthode par le comptage en scintillation liquide. *Marine Biology*, 24 : 203-212.
- HERDER-BROUWER (S. J.). 1975. — The development of periphyton on artificial substrates. *Hydrobiol. Bull.*, 9 (2) : 81-86.
- HOBBIE (J. E.) et CRAWFORD (C. C.). 1969 a. — Bacterial uptake of organic substrate : new methods of study and application to eutrophication. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17 (2) : 725-730.
- HOBBIE (J. E.) et CRAWFORD (C. C.). 1969 b. — Respiration correction for bacterial uptake of dissolved organic compounds in natural waters. *Limnol. Oceanog.*, 14 (4) : 528-532.
- HOBBIE (J. E.) et WRIGHT (R. T.). 1965. — Bioassay with bacterial uptake kinetics : glucose in Freshwater. *Limnol. Oceanog.*, 10 (3) : 871-874.
- KEVERN (N. R.), WILHM (J. L.) et VAN DYNE (G. M.). 1966. — Use of artificial substrata to estimate the productivity of periphyton. *Limnol. Oceanog.*, 11 (4) : 499-502.

- PHINNEY (H. K.) et MC INTIRE (D. C.). 1965. — Effect of temperature on metabolism of periphyton communities developed in laboratory streams. *Limnol. Oceanog.*, 10 (3) : 341-345.
- SOROKIN (Y. I.) et KADOTA (H.). 1972. — Microbial production and decomposition in fresh waters. *I.B.P. Handbook*, 23 : 112 p.
- TRAAREN (M.), KARI (J.) et ORMERØD (J. G.). 1971. — Heterotrophic growth in indoor research channels. Self purification and production. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18 (2) : 312-321.
- VACCARO (R. F.) et JANNASCH (H. W.). 1966. — Studies on heterotrophic activity in sea water based on glucose assimilation. *Limnol. Oceanog.*, 11 (4) : 596-607.
- WILLIAMS (P. J.). 1970. — Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. I : Size distribution and relationship between respiration and incorporation of growth substrates. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 50 : 859-870.
- WINBERG (G. C.). 1971. — Methods for the estimation of production of aquatic animals. *Academic Press, London and New York*, 175 p.
- WUHRMANN (K.), RUCHTI (J.) et EICHENBERGER (V. E.). 1967. — Quantitative experiments on self-purification with pure organic compounds. *Advances in water pollution research*, 1 : 229-245.
- WUHRMANN (K.). 1969. — Selbstreinigung in Fließgewässern. *Europ. Abwasser-symposium, München, A.T.V.*, 23 : 15-32.