

# Premières données sur la nutrition d'*Acartia clausi* en Lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) obtenues par des mesures de la fluorescence de broyats d'animaux

Marc Pagano & Lucien Saint-Jean

Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V18, Abidjan, Côte d'Ivoire

Keywords: nutrition, *Acartia clausi*, Ebrie lagoon, Ivory Coast

## Abstract

Circadian variations in gut repletion were observed in adults of *Acartia clausi*, based on fluorescent pigments measurements. Maximum values lies between 2.00 and 8.00 p.m. and minimum values between 2.00 and 8.00 a.m. This variation which is associated with a less important variation of the concentration of organic particles in water, is assumed to result from a circadian variation in filtration rate. This assumption is discussed on the basis of a rough simulation of the variation of gut repletion. Daily ration estimated according to the observed gut repletion values lies between 35 and 86% of the body organic dry weight.

## Introduction

L'alimentation des organismes du zooplancton consommateurs de particules fait depuis longtemps l'objet de travaux nombreux et variés, qui se justifient dans le cadre de l'étude des transferts de matière au sein des écosystèmes.

Mackas & Bohrer (1976) suivis par Dagg & Grill (1980) et par Boyd *et al.* (1980), ont appliqué une méthode d'étude basée sur le dosage des pigments chlorophylliens dans les broyats d'animaux. Cette méthode est rapide, relativement simple, et semble pouvoir fournir des données représentatives des conditions naturelles. Ces auteurs en ont déduit des informations sur le rythme d'activité alimentaire et sur la ration.

Nous nous sommes proposés d'appliquer ce procédé à la recherche d'un rythme journalier d'activité alimentaire chez *Acartia clausi*.

## Matériel et méthodes

Les principes de la méthode sont développés dans les travaux de Mackas & Bohrer (1976) et de Dagg

& Grill (1980), dont nous nous sommes inspirés. Elle repose sur les observations de Shuman & Lorenzen (1975), faites sur *Calanus sp.*, selon lesquelles la fluorescence des algues ingérées est conservée après digestion. Ainsi toute molécule de chlorophylle ou de phaeopigment ingérée est transformée en une molécule de phaeophorbide ou retrouvée intacte dans les pelotes fécales. La phaeophorbide émettant dans une longueur d'onde très voisine de celle de la phaeophytine, est évaluée (et confondue) avec elle par fluorimétrie. A la quantité de pigments (chlorophylle + phaeopigments) observée dans le tube digestif de l'animal, correspond donc une quantité d'algues ingérées antérieurement, que l'on peut évaluer à l'aide de coefficients de conversion. La quantité de pigments est déterminée sur des broyats d'animaux.

Trois séries d'observations ont été faites dans 2 stations de la région d'Abidjan: Boulay et Bingerville (Fig. 1).

Au cours de ces observations les quantités de pigments dans les broyats et les concentrations en pigments et en matière organique particulaire dans le milieu naturel, sont déterminés toutes les trois heures pendant 24 h.

Hydrobiologia 121, 83-95 (1985).

© Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. Printed in the Netherlands.

Fonds Documentaire ORSTOM



010019857

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote : B\*19857 Ex : 1

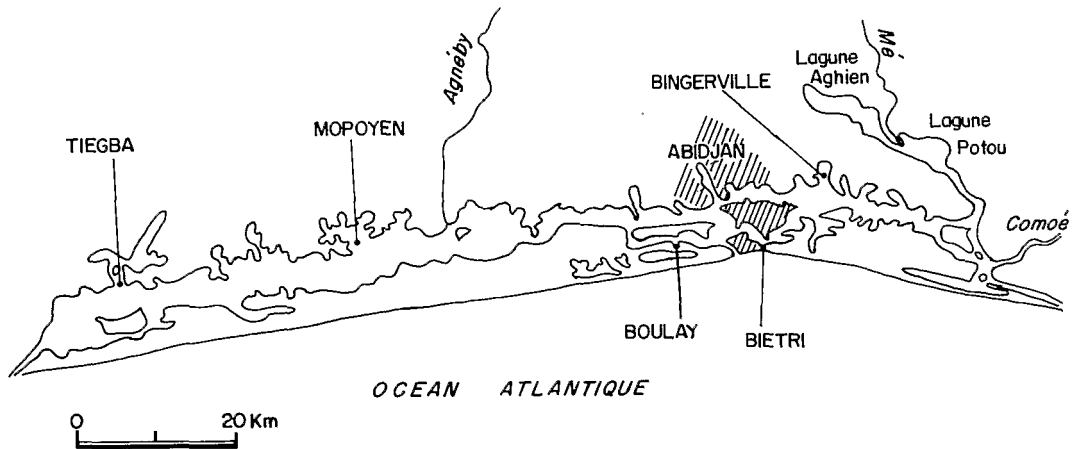


Fig. 1. La lagune Ebrié avec les stations étudiées. Surface = 560 km<sup>2</sup>; profondeur moyenne = 4,8 m; salinité comprise entre 1 et 5‰ dans la partie Ouest et entre 0 et 35‰ environ dans les parties Centre et Est.

L'eau est prélevée à l'aide d'un tube en PVC de 4 m de longueur et de 4 cm de diamètre intérieur, plongé verticalement dans le milieu. Cette eau est aussitôt tamisée sur une soie en nylon blutex de 60  $\mu\text{m}$  de vide de maille. Des parties aliquotes sont ensuite prélevées pour analyse: généralement 50 ml pour la chlorophylle et les phaeopigments et 2 fois 500 ml pour le poids de matière organique particulaire. Les particules sont recueillies par filtration sous une dépression de 50 mbars, sur des filtres Gelman type AE (0,3  $\mu\text{m}$  de porosité moyenne). Pour les évaluations de poids, il s'agit de filtres de 47 mm de diamètre qui ont été préalablement passés au four à 350 °C pendant 1,5 h. La chlorophylle et les phaeopigments sont dosés sur place selon la méthode de Holm Hansen *et al.* (1965) à l'aide d'un fluorimètre Turner. Les filtres pour le poids sont placés à l'étuve à 60 °C et traités au laboratoire. Le poids de matière organique (MO) est obtenu par différence entre le poids après séchage à 60 °C pendant au moins 24 h et le poids après calcination au four à 550 °C pendant 1,5 h. Les pesées se font avec tare sur une électrobalance Cahn. Les poids sont corrigés pour tenir compte de la perte au feu des filtres et de la rétention de sel par imbibition.

Le zooplancton est récolté à l'aide d'un filet WP2 de 200  $\mu\text{m}$  de vide de mailles traîné horizontalement à environ 2 m de profondeur. Les adultes sont grossièrement séparés du reste du zooplancton par tamisage sur une soie de 360  $\mu\text{m}$ . Des lots de 100 à 200 individus sont ensuite constitués après narcoti-

sation avec de l'eau de lagune filtrée enrichie en gaz carbonique. Ces individus sont alors rincés à l'eau distillée, recueillis sur filtre, broyés dans l'acétone à 90%, puis traités comme les particules pour le dosage des pigments<sup>1</sup>.

La quantité de pigments dans le tube digestif des adultes est obtenue après soustraction du bruit de fond de la méthode. Il s'agit de la fluorescence tissulaire ou résiduelle, évaluée sur des adultes ayant été mis à jeûner pendant 24 h. Par commodité nous utiliserons le terme *réplétion* pour désigner cette quantité. La *réplétion* sera également exprimée en poids de MO (quantité de pigments x rapport MO/pigments dans le milieu), et en pourcentage du poids du corps (poids obtenu à partir d'une relation longueur-poids sec préétablie), sachant que le pourcentage moyen de matière organique du zooplancton lagunaire est de 90%.

## Résultats

Les résultats bruts sont reportés dans les Tableaux 1 à 3 et illustrés dans la Figure 2.

<sup>1</sup> Le protocole expérimental qui vient d'être décrit a été appliqué seulement en mars et en mai 1982. En mai 1981 à Boulay, les prélèvements d'eau et de zooplancton ne sont pas concomitants. Les concentrations en pigments ont été déterminées à partir de 8 prélèvements faits à la bouteille à 5 niveaux, et les concentrations en MO à partir de 4 prélèvements faits au tube. Par ailleurs le bruit de fond n'a pas été évalué sur place. Nous avons appliqué une valeur très proche de celle de Bingerville et d'une autre valeur obtenue antérieurement au laboratoire.

Tableau 1. Pigments et matière organique dans le tube digestif des adultes d'*Acartia clausi* et dans le milieu naturel au cours d'un cycle de 24 h, à Boulay du 28 au 29 mai 1981. Entre parenthèses, le pourcentage de phaeophytine. Température moyenne de 27 ° C; salinité = 16‰; q<sup>1</sup> = valeurs brutes; q<sup>0</sup> = bruit de fond = 0,11 ng de pigments par individu; environ 100 individus par lot; 87% de mâles.

Heures	<i>Acartia</i>		mat. org. (ng. indiv. <sup>-1</sup> )	Milieu		
	Pigments			Pigments (µg.l <sup>-1</sup> )	mat. org. (µg.l <sup>-1</sup> )	mat. org. pigments
	q <sup>1</sup> (ng. indiv. l <sup>-1</sup> )	$\bar{q}^1 - q^0$				
17 <sup>30</sup>	1,77		214,6	15,22 (26%)	2350	154,4
	1,47	1,39				
	1,27	(42%)				
20 <sup>30</sup>	1,17		213,4	13,4 (18)	2750	205,2
	0,99	1,04				
	1,29	(85)				
23 <sup>30</sup>	0,90		180,0	11,8 (29)	2650	224,6
	0,75	0,80				
	1,09	(75)				
25 <sup>0</sup>	0,33		49,1	10,7 (29)	2500	233,6
	0,33	0,21				
	0,31	(85)				
5 <sup>30</sup>	0,21		22,4	10,05 (24)	2500	248,8
	0,24	0,09				
	0,12	(77)				
8 <sup>15</sup>	0,27		30,0	12,4 (20)	3100	250,0
	0,20	0,12				
	0,27	(64)				
11 <sup>30</sup>	0,53		92,7	17,8 (27)	3750	210,7
	0,53	0,44				
	0,61	(83)				
15 <sup>00</sup>	0,50		79,2	25,26 (29)	4545	179,9
	0,54	0,44				
	0,56	(81)				

Dans les trois cycles, on observe une variation journalière de la réplétion caractérisée par des valeurs maximales dans l'intervalle 14–20 h et par des valeurs minimales de 2 à 8 h. La reproductibilité des cycles est assez bonne pour les valeurs maximales, qui se situent toutes à environ 17 h. Des différences sont observées au niveau des valeurs minimales, avec des variations mineures. Par exemple les valeurs minimales sont relativement élevées à Binger-ville, où l'on a pratiquement un plateau entre 23 et 8 h. Il n'est guère possible de déterminer si ces variations mineures sont réelles ou attribuables aux incertitudes expérimentales.

Des écarts importants existent entre les différents cycles au niveau des quantités de pigments ou de matière organique, ainsi qu'au niveau de l'ampli-

tude des variations journalières. Ainsi les quantités maximales de pigments de mai 1981 sont-elles 5 fois plus fortes que celles de mai 1982. L'écart n'est plus que de l'ordre de 1 à 2 lorsque la réplétion est exprimée en % du poids du corps (Tableau 4). L'amplitude des variations journalières obtenues après lissage des courbes, est comprise entre 3,8 et 25 pour les pigments et entre 3,1 et 10 pour la matière organique.

En mai 82, les très faibles quantités de pigments observées à 2, 5 et 8 h accentuent l'amplitude des variations de la réplétion. Ces faibles quantités seraient associées à l'arrivée, entre 23 h et 2 h, d'une masse d'eau plus riche en détritus, ayant des pourcentages de phaeopigments plus élevés et/ou des teneurs en pigments plus faibles (Tableau 3). Il en

Tableau 2. Pigments et matière organique dans le tube digestif des adultes d'*Acartia clausi* et dans le milieu naturel, au cours d'une période de 24 h, à Bingerville du 10 au 11 mars 1982. T = 31 °C; S = 18‰; q0 = 0,11 ng. Environ 155 individus par lot: 28% de mâles.

Heures	<i>Acartia</i>			Milieu		
	Pigments		mat. org. (ng. indiv. <sup>1</sup> )	Pigments (µg.l <sup>1</sup> )	mat. org. (µg.l <sup>1</sup> )	mat. org. pigments
	q <sup>1</sup> (ng. indiv. <sup>1</sup> )	q <sup>1</sup> - q <sup>0</sup>				
8	0,336		111,4	7,33	3925	535,5
	0,328	0,208				
	0,289					
11	0,748		300,2	8,66	3940	455,0
	0,826	0,660				
	0,712					
14	1,277		528,3	12,51	5550	443,6
	1,370	1,191				
	1,336					
	1,222					
17	1,550		763,7	12,03	7350	611,0
	1,345	1,250				
	1,216					
	1,328					
20	1,267		719,4	9,62 (18%)	6450	670,5
	1,251	1,073				
	1,319	(17%)				
	0,892					
23	0,488		191,0	9,38 (21)	5075	541,0
	0,501	0,353				
	0,508	(2)				
	0,354					
2	0,600		393,8	6,41 (26)	5750	897,0
	0,785	0,439				
	0,427	(9)				
	0,384					
5	0,465		256,5	8,42 (24)	4725	561,2
	0,511	0,457				
	0,672	(9)				
	0,618					
8	0,398		226,1	6,49 (35)	5800	893,7
	0,339	0,253				
	0,309	(16)				
	0,405					

résulte que le cycle de mai 82 ne peut être interprété avec le même degré de certitude que les autres cycles, où les masses d'eau sont plus homogènes (Tableaux 1 et 2).

On ne constate pas de relation particulière entre les pourcentages de phaeopigments dans le tube digestif et dans le milieu. Les trois situations possibles (pourcentage dans le tube digestif supérieur,

égal, ou inférieur au pourcentage dans le milieu) sont observées (voir Tableaux 1 à 3).

Les proportions de détritiques ou de microorganismes autres que les algues dans le particulaire inférieur à 60 µm, varient beaucoup d'un cycle à l'autre si l'on en juge par les valeurs du rapport MO/pigments. Ce rapport est en moyenne compris entre 213 en mai 81 et 1195 en mai 83, valeurs qui

Tableau 3. Pigments et matière organique dans le tube digestif des adultes d'*Acartia clausi* et dans le milieu naturel au cours d'un cycle de 24 h, à Boulay du 16 au 17 mai 1982. Entre parenthèses, les pourcentages de phaeophytine. T = 30 ° C; S = 16‰; q0 = 0,06 ng; environ 210 individus par lot; 63% de mâles.

Heures	<i>Acartia</i>			Milieu		
	Pigments		mat. org. (ng. indiv. <sup>-1</sup> )	Pigments (µg.l <sup>-1</sup> )	mat. org. (µg.l <sup>-1</sup> )	mat. org. pigments
	q <sup>1</sup> (ng. indiv. <sup>-1</sup> )	$\bar{q}^1 - q^0$				
11	0,256		134,6	4,49 (39%)	4198	935,0
	0,155	0,144				
	0,202	(58%)				
14	0,297		236,7	5,77 (49)	6180	1071,1
	0,235	0,221				
	0,311	(54)				
17	0,335		294,3	6,25 (63)	6616	1058,6
	0,358	0,278				
	0,321	(49)				
20	0,268		159,9	4,22 (50)	3154	747,4
	0,239	0,214				
	0,315	(56)				
23	0,129		101,2	4,41 (62)	3752	850,8
	0,191	0,119				
	0,218	(78)				
2	0,069		25,0	2,28 (70)	3802	1667,5
	0,084	0,015				
	0,073	(67)				
5	0,075		7,3	2,78 (49)	3396	1221,6
	0,057	0,006				
	0,066	(-)				
8	0,099		84,4	1,53 (79)	3586	2343,8
	0,071	0,036				
	0,119	(75)				
11	0,135		42,3	4,97 (75)	4290	863,2
	0,101	0,049				
	0,091	(87)				

correspondent toutefois à des proportions de débris toujours élevées.

En effet, les débris et les microorganismes autres que les algues représentent 52% de la MO totale en mai 81, 91% en mai 82, et 83% en mars 82, pourcentages établis en adoptant les coefficients 50 et 0,5, respectivement pour convertir les pigments de C algal (Dagg & Grill, 1980) et la MO en C particulaire. Ce dernier coefficient correspond à la moyenne des diverses mesures effectuées dans les 5 stations étudiées.

### Discussion, conclusions

Les observations précédentes montrent donc qu'il existe bien, chez *Acartia*, une variation journalière de la réplétion. Celle-ci s'accompagne, en mars et mai 82, d'une variation à peu près parallèle des concentrations de pigments et de MO dans le milieu, les maximums de réplétion et de concentration se produisant vers 17 h (Fig. 2).

De fait, le coefficient de corrélation calculé pour l'ensemble des couples R;c (Réplétion; concentration) observés est significatif au seuil de risque de 5% ( $r = 0,523$ ;  $n = 26$ ) (Tableau. 5), traduisant le

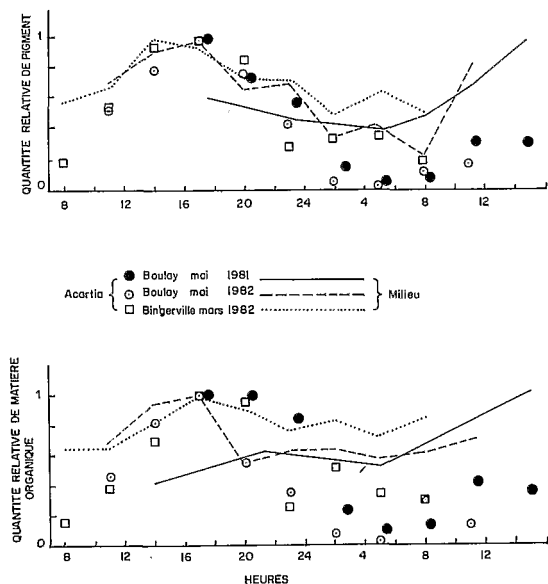


Fig. 2. Variation journalière des quantités relatives de pigments et de matière organique dans le tube digestif des adultes d'*Acartia clausi* et dans le milieu naturel. Les quantités maximales de pigments dans le tube digestif (valeur relative 1) sont de 1,39 ng de pigments et de 214,6 ng de MO par adulte en mai 1981, de 1,25 et 763,7 ng en mars 1982, et de 0,278 et 294,3 ng en mai 1982. Les concentrations maximales dans le milieu sont de 25,26  $\mu\text{g.l}^{-1}$  de pigments et de 4545  $\mu\text{g}$  de MO. $\text{l}^{-1}$  en mai 1981, de 12,51 et 7350  $\mu\text{g}$  en mars 1982, et de 6,25 et 6616  $\mu\text{g}$  en mai 1982.

Tableau 4. Réplétion moyenne expérimentée en % du poids du corps dans les 3 séries d'observations. WA = poids moyen des adultes.

Cycles	Heures							
	8	11	14	17	20	23	2	5
Boulay 05/81								
WA = 4,95 $\mu\text{g}$ MO	0,6	1,9	1,6	4,3	4,3	3,6	1,0	0,5
Boulay 05/82								
WA = 5,96 $\mu\text{g}$ MO	1,4	2,3	4,0	4,9	2,7	1,7	0,4	0,1
Bingerville 03/82								
WA = 7,59 $\mu\text{g}$ MO	1,5	4,0	7,0	10,1	9,5	2,5	5,2	3,4

résultat à présent bien établi selon lequel la quantité de nourriture ingérée est fonction de la nourriture disponible. L'élimination des couples Boulay 11 et 15 h, qui s'écartent nettement des autres (Fig. 3), donne un coefficient hautement significatif ( $r = 0,724$ ;  $n = 24$ ), et permet d'aboutir à l'équation de régression.

$R = 0,088 c - 0,258$ , qui est probablement plus représentative de la relation entre les deux variables. Le coefficient de régression obtenu (0,088) est à comparer aux valeurs, beaucoup plus élevées, mentionnées par Boyd *et al.* (1980) pour *Calanus* (1,49),

Tableau 5. Equations de régression, coefficient de corrélation ( $r$ ), test F, et concentration moyenne en pigments ( $\bar{c}$ ) correspondant aux couples R;  $c$  (réplétion; concentration) obtenus, regroupés selon diverses modalités. Les équations rendent compte de la quantité de pigments dans le tube digestif (R en  $\text{ng. an}^{-1}$ ) en fonction de la concentration dans le milieu ( $c$  en  $\mu\text{g l}^{-1}$ ).

Modalités de regroupement des données traitées	Droites de régression	$r$	F	$\bar{c}$ ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ )
Ensemble des couples ( $n = 26$ )	0,042 $c + 0,067$	0,523	9,03 <sup>1</sup>	
Ensemble, moins Boulay 11 et 15 h ( $n = 24$ )	0,088 $c - 0,258$	0,741	30,07 <sup>3</sup>	
Boulay, mai 82 ( $n = 9$ )	0,051 $c - 0,088$	0,804	12,82 <sup>2</sup>	4,08
Bingerville, mars 82 ( $n = 10$ )	0,153 $c - 0,705$	0,873	25,70 <sup>3</sup>	8,09
Boulay, mai 81 ( $n = 6$ )	0,251 $c - 2,47$	0,859	11,28 <sup>1</sup>	
( $n = 8$ )	0,012 $c - 0,392$	0,126	0,097 <sup>ns</sup>	12,26

<sup>1</sup> test F significatif au seuil de risque de 5%

<sup>2</sup> à 1%

<sup>3</sup> à 1‰

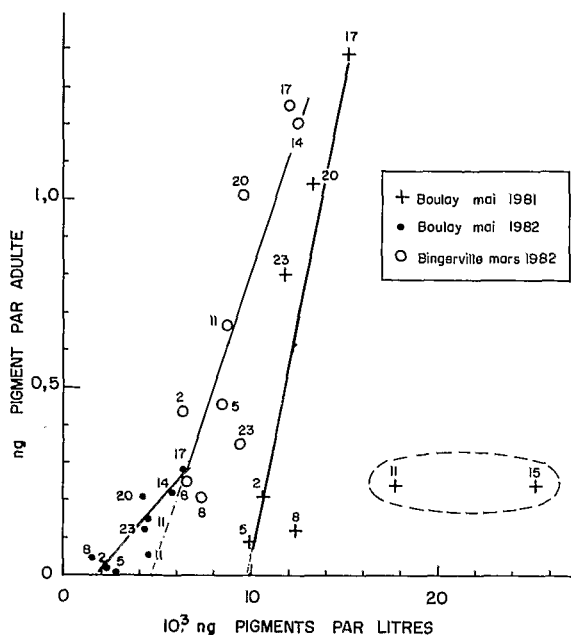


Fig. 3. Représentation des quantités de pigments dans le tube digestif des adultes d'*Acartia clausi* en fonction des concentrations de pigments dans le milieu pour les trois cycles de 24 h considérés. L'heure de prélèvement est indiquée au-dessus de chaque point. Les droites d'ajustement relatives à chaque cycle ont été tracées après élimination des 2 points entourés de tirets en mai 1981.

*Centropages* (0,595) et *Eucalanus* (2,89), dans l'upwelling des côtes péruviennes.

Un examen de la Figure 3 suggère que la relation globale ci-dessus recouvrirait 3 relations partielles de la même forme (une par série d'observation), associées aux variations de la concentration moyenne de pigments dans le milieu. Ainsi que le montrent la figure et les équations de régression (Tableau. 5), l'augmentation de concentration se traduirait par une augmentation du coefficient de régression avec décalage vers les fortes concentrations.

Quoiqu'il en soit, cet examen tend à montrer que l'analyse globale ci-dessus de la relation réplétion-concentration n'est pas nécessairement suffisante lorsque se superposent des variabilités de nature différente, notamment journalière et spatiale.

De prime abord deux hypothèses sont envisageables pour expliquer la variation journalière de réplétion. La première est qu'elle résulte d'une variation de l'activité d'alimentation (du taux de

filtration). La seconde est que le taux de filtration demeure constant ou sans variation régulière, la variation de réplétion provenant alors des changements de la concentration des particules dans le milieu.

Le fait que l'amplitude des variations de réplétion soit beaucoup plus forte que l'amplitude des variations de concentration est, en première analyse, favorable à la première de ces hypothèses. Toutefois, nous tenterons de faire une analyse plus approfondie du problème en simulant les variations de réplétion en présence ou en l'absence d'un rythme journalier d'activité, dans un milieu à concentration de particules connu et périodiquement variable.

La simulation repose sur le principe selon lequel la quantité de particules contenues dans le tube digestif à un moment quelconque  $t$  (réplétion  $R(t)$ ) dépend de la quantité observée antérieurement à un temps  $t-1$  ( $R(t-1)$ ), ainsi que des quantités de particules *ingérées* ( $q_i$ ) et *évacuées* ( $q_e$ ) entre  $t-1$  et  $t$ . Ce principe peut être exprimé par la relation simple suivante:

$$(1) R_{(t)} = R_{(t-1)} + q_{i(t-1, t)} - q_{e(t-1, t)}, \text{ où}$$

a)  $q_i$  est fonction du volume d'eau filtrée par animal par unité de temps (*taux de filtration*  $f$ ) et de la *concentration*  $c$  de particules dans le milieu:

$$(2) q_{i(t-1, t)} = f_{(t-1)} \times c_{(t-1)};$$

b)  $q_e$  est fonction de la *réplétion* notée au début de l'intervalle de temps considéré ( $R_{(t)}$ ), et du *temps*  $te$  d'évacuation des aliments contenus dans le tube digestif:

$$(3) q_{e(t-1, t)} = \frac{R_{(t-1)}}{te}.$$

Les variables  $f$  et  $c$  sont supposées constantes entre  $t-1$  et  $t$ , mais sont susceptibles de changer au cours du cycle journalier. On suppose également que toutes les particules contenues dans l'eau filtrée sont ingérées (efficacité de collecte = 100%). Par ailleurs,  $te$  est supposé constant (indépendant de  $R$ ) pendant toute la durée du cycle. La notion de temps d'évacuation (ou de transit) et ses modalités d'évaluation sont explicitées par Dagg & Grill (1980). L'évacuation se fait par deux phénomènes non différenciés ici, l'assimilation et la défécation.

Tableau 6. Exemple de simulation des variations heure par heure du nombre de particules contenues dans le tube digestif (réplétion R), en fonction du taux de filtration (f), de la concentration de particules dans le milieu (c) et pour un temps d'évacuation (te) égal à 2 h, d'après les relations définies dans le texte (p. 89 et 90). Les maximums de c, qi, qe, et R sont encadrés. Les valeurs de R marquées d'un astérisque se rapportent au texte p. 93.

temps t heures	f ml:an:h.	c nbre part.:ml	qi nbre part.	qe nbre part.	R nbre part.	t	qi	qe	R
0		1000			0				
1		-	500	0	500	25	500	580,5	1081
2	0,5	-	-	250	750	26	-	540	1040*
3	↓	-	-	375	875	27	-	520	1020
4	↑	-	-	437,5	938	28	-	510	1010
5		-	1000	469	1469	29	1000	505	1505
6		-	-	734,5	1734	30	-	752,5	1753*
7	1,0	-	-	867	1867	31	-	876	1876
8		1100	-	934	1934	32	-	938	1938
9		1200	1100	967	2067	33	1100	969	2069
10		1300	1200	1033,5	2233	34	1200	1034,5	2235*
11	↓	1400	1300	1116,5	2417	35	1300	1117	2417
12	↑	1500	1400	1208,5	2608	36	1400	1208,5	2609
13		1600	2250	1304	3554	37	2250	1304	3554
14		1600	2400	1777	4177	38	2400	1777	4177*
15	1,5	1500	2400	2088,5	4489	39	2400	2088,5	4489
16		1400	2250	2244	4494	40	2250	2244	4494
17		1300	2100	2247	4347	41	2100	2247	4347
18		1200	1950	2173,5	4124	42	1950	2173,5	4124*
19	↓	1100	1800	2062	3862	43	1800	2062	3862
20	↑	1000	1650	1931	3580	44	1650	1931	3581
21		-	500	1790,5	2290	45	500	1790,5	2290
22	0,5	-	-	1145	1645	46	-	1145	1645*
23		-	-	822,5	1323	47	-	822,5	1323
24		-	-	661,5	1161	48	-	661,5	1161

Un exemple de simulation des variations de R selon ces principes est fourni dans le Tableau 6. Partant de valeurs f, c et te que l'on se donne, et d'une réplétion initiale nulle, qi, qe et R sont évalués heure par heure d'après les relations ci-dessus:  $R_{(0)}=0$ ;  $R_{(1)}=R_{(0)}+q_{i(0,1)}-q_{e(0,1)}=0+500-0=500$ ;  $R_{(2)}=500+500-250=750$ ; etc. . . Dans les cas considérés le système se stabilise en moins de 48 h. A signaler que le calcul est ici détaillé pour faire apparaître qe, mais il peut se simplifier. En effet, en substituant l'expression de qe dans la relation (1), il vient:

$R_{(t)}=R_{(t-1)}((te-1)/te)+q_{i(t-1,t)}$ . D'autres simplifications, conséquences, ou relations remarquables sont liées au système retenu, notamment la relation  $R_{(t)}=q_{i(t-1,t)}$  pour  $te=1$ .

Le système adopté est simple et ne prend pas en compte toutes les données expérimentales acquises sur les divers aspects de la nutrition: variation du taux de filtration ou d'ingestion en fonction de la

concentration, de la taille ou de la qualité des particules, et avec le stade ou le poids de l'animal (Paffenhöfer, 1971; Frost, 1975; Nival & Nival, 1976; Reeve & Walter, 1977; Roman, 1977; Paffenhöfer & Knowles, 1978; Connors *et al.*, 1980); caractère intermittent de l'alimentation (Rosengerg, 1980). Une telle approche serait en effet hors de proportion avec le problème traité, compte tenu du petit nombre de données sur lequel il s'appuie.

Malgré tout un très grand nombre de cas pourraient être considérés dans le cadre de ce système simplifié: alimentation (ou filtration) et évacuation continues avec des taux constants ou périodiquement variables; alimentation et évacuation discontinues, simultanées ou décalées; coïncidence ou décalage des maximums de concentration et de filtration; etc. . .

Quatre cas principaux, différant par le type d'alimentation, ont été examinés (Tableau 7). Les trois premiers correspondent à une alimentation con-



Tableau 7. Valeurs théoriques de la réplétion minimum, de la réplétion maximum, de leur rapport, et temps séparent les maximums de concentration et de réplétion, évalués pour différentes valeurs du taux de filtration ( $f$ ), de la concentration de particules dans le milieu ( $c$ ), et du temps d'évacuation ( $te$ ), d'après les expressions mentionnées dans le texte (p. 89 et 90). Les réplétions sont exprimées en valeurs relatives par rapport à une réplétion de référence, notée 1 et encadrée.

Conditions Communes	Temps d'évacuation du contenu du tube digestif indépendant de R; taux de filtration journaliers identiques sauf cas n° 4; concentrations de particules identiques, variant dans la proportion de 1 à 1,6 (cf tabl. 6).											
Conditions Spécifiques	cas n° 1			cas n° 2			cas n° 3			cas n° 4		
	Alimentation continue; $f = cte = 1 \text{ ml an}^{-1} \text{ h}^{-1}$ soit $24 \text{ ml an}^{-1} \text{ j}^{-1}$			Alimentation continue; $f$ prend les valeurs 0,5, 1, 1,5 ( $\times 3$ ); $f$ max coïncide avec $c$ max			Alimentation continue; $f$ prend les valeurs 0,3-0,9-1,8 ( $\times 6$ ); $f$ max coïncide avec $c$ max			Arrêt prolongé d'alimentation: $f = 0$ de 22 à 6 h, $f = 1 \text{ ml an}^{-1} \text{ h}^{-1}$ de 6 à 22 h		
temps d'évacuation (en heures)	$te = 1$	2	4	1	2	4	1	2	4	1	2	4
R minimum	1	2,00	4,04	0,50	1,01	2,55	0,30	0,61	1,96	$\epsilon$ ou 0	0,008	0,46
R maximum	1,60	3,10	5,75	2,40	4,49	7,96	2,88	5,34	9,25	1,6	3,10	5,56
$\frac{R_{\text{max}}}{R_{\text{min}}}$	1,60	1,55	1,42	4,80	4,45	3,13	9,60	8,70	4,72	$\infty$	387	12,06
Décalage entre $c_{\text{max}}$ et R max (en heures)	1	2	3	1	2	4	1	2	4	1	2	3

tinue, avec taux de filtration constant (n° 1) ou variable (n° 2 et 3). Le quatrième comporte un arrêt prolongé (8 h) de l'alimentation. Pour chaque type d'alimentation 3 valeurs du temps d'évacuation ont été considérées.

Dans tous les cas la concentration  $c$  de particules dans le milieu est supposée identique, variant par paliers selon les valeurs et modalités du Tableau 6. L'amplitude de variation (1 à 1,6) correspond approximativement à ce qui est observé dans le milieu naturel. Les temps d'évacuation retenus sont du même ordre de grandeur que les valeurs estimées par Mackas & Bohrer (1976) et Dagg & Grill (1980). Les valeurs absolues des concentrations et des taux de filtration ont été choisies arbitrairement pour faciliter les calculs. Lorsqu'il varie,  $f$  change à 4, 12 et 20 h, prenant les valeurs mentionnés dans le Tableau 7.

Pour chaque situation R a été calculé heure par heure selon le processus illustré dans le Tableau 6, qui correspond au cas n° pour  $te = 2$  h dans le Tableau 7.

Les résultats essentiels de la simulation sont résumés dans le Tableau 7, où les réplétions minimum et maximum obtenues dans chaque cas ont été exprimées en valeur relative, par rapport à la réplétion

minimum du cas n° 1 pour  $te = 1$  h (notée 1 et encadrée).

Il apparaît que, dans chaque cas, l'allongement du temps d'évacuation se traduit par une augmentation des réplétions maximum et minimum et du décalage entre R max et  $c$  max. L'augmentation de R min est plus sensible que celle R max.

Lorsque le taux de filtration horaire est constant (cas n° 1), l'amplitude des variations de réplétion (R max/R min) est toujours égale ou voisine de l'amplitude de la variation de la concentration ( $c_{\text{max}}/c_{\text{min}} = 1,6$ ).

Les seuls rapports théoriques R max/R min comparables aux valeurs observées et compatibles avec des  $te$  réalistes, sont obtenus lorsqu'il y a variation journalière de  $f$  (cas n° 2 et 3). Lorsqu'il y a arrêt prolongé de l'alimentation (cas n° 4) le rapport peut atteindre des valeurs très élevées, et le seul qui soit voisin des valeurs observées est obtenu pour un temps d'évacuation de 4 h, assez peu probable.

Cette analyse sommaire permet de conclure provisoirement qu'il existe une variation journalière de l'activité d'alimentation chez les adultes d'*Acartia*. Il conviendrait de la compléter par des mesures des variations journalières des taux d'ingestion ou de filtration par les méthodes classiques (comptage de

cellules ou dosage des pigments avant et après incubation). Toutefois, dans un premier temps, la conclusion ci-dessus pourrait être testée grâce à la réalisation de nouveaux cycles de mesures de  $R$  et de  $c$ , complétés par des évaluations de  $te$ . Un examen comparé des valeurs de  $te$  et des éventuels décalages entre  $R_{max}$  et  $c_{max}$ , devrait en effet permettre de procéder à l'élimination de certains des cas considérés dans le Tableau 7.

Un certain nombre d'auteurs ont signalé l'existence d'un rythme circadien d'alimentation chez les crustacés planctoniques, notamment Petipa (in Mackas & Bohrer 1976), Singh (1972), Duval & Geen (1975), Mackas & Bohrer (1976), Peruyeva (1977), Dagg & Grill (1980), Boyd *et al.* (1980). Les rythmes observés diffèrent suivant les espèces, leur position dans la masse d'eau, etc. . . , mais ils peuvent être ramenés à deux modèles, l'un bimodal, et l'autre unimodal avec augmentation de l'activité la nuit. Le rythme observé chez *A. clausi* diffère en ce sens que le maximum de réplétion est ici observé l'après midi.

Il est peu probable que ce rythme soit directement lié à la photopériode. En effet, la réplétion maximum et la plus forte augmentation de  $R$  se situent en plein jour, respectivement vers 17 et 11-14 h (Fig. 2). Or, généralement, les changements d'activité ou de comportement attribuables à la photopériode (migrations, respiration, nutrition, . . .) se produisent au voisinage de l'aurore et/ou du crépuscule.

Le problème se pose donc de savoir si l'on a affaire à un rythme endogène ou lié à la variation de facteurs autres que la photopériode.

Le relatif parallélisme des variations de  $R$  et de  $c$  constaté ici, permet d'avancer l'hypothèse que l'activité d'alimentation serait stimulée par l'augmentation diurne de la concentration de particules dans le milieu. L'augmentation parallèle de  $f$  et de  $c$  aboutirait ainsi à minimiser l'effort d'acquisition de la ration journalière. Cette hypothèse présente deux points faibles. D'une part, elle implique qu'*Acartia* réagisse à des variations de concentration faibles puisque la variation journalière, évaluée pour l'ensemble de la masse d'eau, s'inscrit dans une fourchette de 1 à 2. D'autre part, elle est en contradiction avec un certain nombre de travaux (voir notamment Frost, 1972), qui montrent que le taux de filtration, donc l'activité, diminue lorsque la concentration de nourriture augmente au-delà d'un

certain seuil, très probablement dépassé en lagune Ebrié. Des travaux plus récents (Frost, 1975; Reeve & Walter, 1977; Muck & Lampert, 1980) suggèrent que la relation entre le taux de filtration et la concentration est en réalité plus complexe. Elle peut être schématisée en y distinguant deux phases, la première où  $f$  augmente avec  $c$  et la seconde où  $f$ , ayant atteint sa valeur optimale, se stabilise puis diminue lorsque la concentration continue d'augmenter. Ce schéma est, dans une certaine mesure, compatible avec l'étude de Starkweather (1978) sur l'activité mandibulaire diurne chez *Daphnia pulex*. Dans ces diverses observations, la phase d'augmentation de  $f$  cesse à des concentrations beaucoup plus faibles que les concentrations notées dans le présent travail (1200 à 3000  $\mu\text{g C.l}^{-1}$  pour les particules inférieures à 60  $\mu\text{m}$ ), bien que celles-ci surestiment la quantité de nourriture utilisable par *A. clausi* (essentiellement les particules comprises entre 7 et 17  $\mu\text{m}$  selon Nival & Nival, 1976). Les valeurs les plus proches de ces concentrations sont en effet celles de Reeve & Walter, qui constatent une augmentation de  $f$  jusqu'à 350  $\mu\text{g.l}^{-1}$  de *C algal* (*Phaeodactylum* et *Dunaliella*) chez *Acartia clausi*.

Ainsi, à moins d'admettre que la relation ( $f$ ;  $c$ ) ci-dessus soit transposable à la lagune Ebrié par suite d'une adaptation à des concentrations plus élevées, il n'est guère possible d'étayer par des données expérimentales, notre hypothèse d'une stimulation de l'activité alimentaire par augmentation de la nourriture disponible. Nous en concluons provisoirement que le rythme d'activité est endogène, sans entrevoir, en dehors du facteur nourriture, qu'elle pourrait être l'origine première d'un tel phénomène.

Deux raisons permettent de penser que la variation journalière de réplétion observée à trois reprises dans deux stations, est un phénomène fréquent et répandu en lagune.

La première est que l'augmentation diurne de la concentration en particules associée à l'augmentation de  $R$ , est elle-même, sinon systématique, du moins très fréquente. C'est ce que montre le Tableau 8, où l'on observe que les quantités de pigments, de MO et de C particulaire mesurées à différentes époques dans 5 stations (Fig. 1), sont la plupart du temps plus élevées à 14 h qu'à 5 h. L'augmentation diurne des concentrations résulterait de deux mécanismes, l'un biologique (augmentation de la teneur en chlorophylle et/ou multipli-

Tableau 8. Comparaison des concentrations (c) en pigments, en matière organique (MO), et en carbone, observées à 5 et 14 h ( $c_5$  et  $c_{14}$ ) à diverses reprises dans 5 stations de la lagune Ebrié (voir texte).  $c_5$  est considéré comme différent de  $c_{14}$  lorsque l'écart est supérieur à 10% de la valeur moyenne.

Nombre de fois que	Pas de houle		Houle diurne quasi quotidienne			Total	
	Boulay	Biétri	Bingerville	Mopoyem	Tiégba		
Pigments	$c_{14} > c_5$	5	7	4	1	5	22
	$c_{14} \sim c_5$	2	0	3	5	1	11
	$c_{14} < c_5$	3	1	1	0	1	6
M.O.	$c_{14} > c_5$	5	6	2	2	6	21
	$c_{14} \sim c_5$	2	1	5	4	1	13
	$c_{14} < c_5$	2	1	1	0	0	4
Carbone	$c_{14} > c_5$	5	7	3	3	7	25
	$c_{14} \sim c_5$	2	1	3	1	0	7
	$c_{14} < c_5$	2	0	1	1	0	4

cation des cellules algales sous l'influence de la lumière), et l'autre physique (remise en suspension de la couche superficielle des sédiments sous l'action des vents). Les vents dominants sont de SSW et leur force est généralement maximum en milieu de journée. Signalons que des augmentations diurnes de concentration en chlorophylle on déjà été observées par quelques auteurs en milieu océanique (Sournia, 1974; Le Bouteiller & Herbland, 1982), et que ce phénomène a été identifié par d'autres en lagune Ebrié (Guiral, Dufour, commun. pers.).

La seconde raison tient à la mise en évidence, dans les 5 stations précédentes, d'une variation journalière du taux de ponte chez *A. clausi* (Saint-Jean & Pagano 1983) (Fig. 4). La variation est unimodale, et le mode de ponte suit de 12 h environ le mode de réplétion, de sorte le rythme de réplétion est probablement la cause du rythme de ponte. Le second pouvant être considéré comme un phénomène général en lagune Ebrié, il est logique d'admettre qu'il en est de même pour le premier.

Ainsi, trois rythmes circadiens ont été observés jusqu'ici en lagune Ebrié (Fig. 4). D'après des données sur le développement juvénile d'*Acartia* en cours d'analyse, il s'y ajouterait un rythme d'exuviation caractérisé par des maximum de fréquence la nuit. Ces rythmes seraient interdépendants, le point de départ étant en partie (voir p. 92) une variation d'activité du phytoplancton, elle-même liée à la photopériode. A notre connaissance aucun exemple similaire n'a été signalé jusqu'ici en milieu naturel.

Partant des valeurs de  $R$  successivement obser-

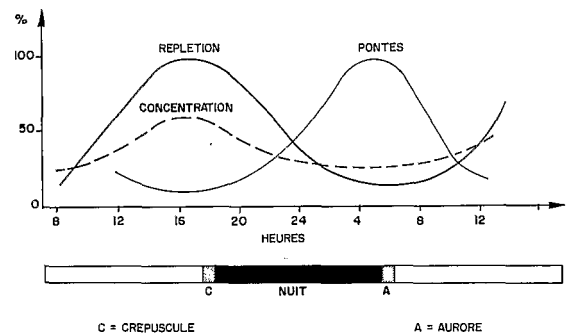


Fig. 4. Allure des variations de la concentration de particules dans le milieu ainsi que de la réplétion et du taux de ponte d'*Acartia clausi* au cours d'un cycle de 24 h (voir texte).

vées au cours d'un cycle de 24 h, il est possible d'évaluer la ration journalière, à condition de connaître le temps d'évacuation du contenu intestinal, et en supposant que chaque valeur de  $R$  représente la quantité de particules ingérées pendant ce temps. Il est ainsi possible de calculer les quantités ingérées pendant les intervalles de temps délimités par les valeurs successives de  $R$ . Leur somme correspond à l'ingestion journalière ou ration.

Si par exemple on prend les réplétions notées par intervalle de 4 heures à 26, 30, 34, 38, 42 et 46 h dans le Tableau 6, et un temps d'évacuation de 2 h, la ration journalière  $I$  sera:

$$I = \sum_{26}^{46} \frac{R}{te} \times 4 = 29946 \text{ particules}$$

La valeur exacte, calculée en additionnant les quantités  $q_i$  de particules ingérées heure par heure

entre 25 et 48 h, aurait été de 29800 particules, chiffre très voisin du précédent.

Dagg & Grill (1980) on appliqué cette méthode au calcul de la ration chez *Centropages typicus*.

Nous l'appliquerons ici, à titre indicatif, dans les 3 cycles de réplétion, en prenant le temps d'évacuation de 1,5 h adopté par ces deux auteurs. Les valeurs trouvées sont de 1,76, 2,09 et 6,53  $\mu\text{g Mo.ad}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$ , respectivement en mai 81, mai et mars 82. Exprimées en pour cent du poids du corps, ces rations sont de 36, 35 et 86%, chiffres supérieurs aux valeurs calculées pour *Centropages typicus*. Elles s'inscrivent cependant dans la gamme des rations évaluées chez les Calanides par d'autres méthodes, cette gamme étant suffisamment large pour qu'il en soit ainsi: elle va de 3%, par exemple chez *Pseudocalanus minutus* à 4 ° C pour une concentration de nourriture de 43  $\mu\text{g C.l}^{-1}$  (Poulet, 1973) à 1000%, maximum observé par Gaudy (1974) chez *Temora stylifera* à des concentrations extrêmement élevées.

Le principal intérêt de ces premières observations sur la nutrition d'*A. clausi* en lagune Ebrié, nous paraît résider davantage dans la découverte proprement dite d'un rythme circadien de réplétion, que dans les discussions et développements précédents auxquels ce phénomène a donné lieu. Ces premiers résultats demandent à être précisés et complétés essentiellement dans deux directions: l'évaluation de la ration journalière par la méthode ci-dessus et l'extension de l'étude aux stades copépodites. Dans cette perspectives, il est indispensable d'affiner et de compléter le protocole expérimental mis en oeuvre. Essentiellement trois problèmes se trouvent posés.

Le premier est d'obtenir des coefficients de conversion des pigments en MO ou en C particulaire plus représentatifs de la nourriture ingérée. On se rapprochera autant que possible de la gamme de taille des particules qui font l'objet de la plus forte pression de prédation: pour les adultes, 7 à 17  $\mu\text{m}$  (voir p. 92).

Le second est relatif au temps d'évacuation: estimation de  $t_e$  et recherche d'éventuelles variations en fonction de la réplétion, du taux d'ingestion, ou d'autres facteurs. Rappelons que  $t_e$  intervient au niveau du calcul de la relation et de l'interprétation des variations de R (cf. Tableau 7 et p. 91). Ce problème pourrait être traité de deux façons complémentaires, directement, par des évaluations de  $t_e$

à différents moments du cycle, et indirectement par des évaluations parallèles de la production de pelotes fécales (par comptage ou dosage des pigments).

Le troisième problème concerne la représentativité, les uns par rapport aux autres, des échantillons de particules et de contenus intestinaux. Il s'agira, lors de chaque échantillonnage, et en supposant que les animaux se nourrissent sur le lieu de pêche, de faire coïncider autant que possible le lieu de prélèvement des particules avec la localisation des Copépodes. Aucune solution satisfaisante ne nous semble pouvoir être trouvée à ce problème en lagune Ebrié, et plus généralement dans les plans d'eau peu profonds à forte hétérogénéité spatio-temporelle. La solution adoptée dans ce travail consistant à prélever le zooplancton en pleine eau et les particules sur la quasi totalité de la couche d'eau, semble être a priori la meilleure. Elle suppose néanmoins qu'il n'y ait pas de fort gradient vertical au niveau des quantités et des teneurs en pigments, ni de migration verticale systématique et massive d'*A. clausi*. Les données recueillies jusqu'à présent sur ces deux points ((Repelin, sous presse; Pages *et al.*, 1979) sont très partielles.

En conclusion, les nombreux avantages d'une approche des problèmes de nutrition des organismes filtreurs basée sur des mesures de fluorescence, nous paraissent amplement justifier qu'on poursuive les travaux dans cette voie. Ces avantages potentiels ont été soulignés par les auteurs qui en sont à l'origine. A notre sens, ils résident surtout dans la mise au point d'une méthode d'évaluation de la ration journalière simple, applicable *in situ* et capable de donner des résultats plus nombreux et représentatifs que ne le permettent les méthodes classiques utilisées jusqu'ici. Il deviendrait ainsi possible de mesurer de façon 'routinière' une donnée de première importance dans les études de transferts de matière au sein des écosystèmes.

## Bibliographie

- Boyd, C. M., S. L. Smith & T. J. Cowles, 1980. Grazing patterns of copepods in the upwelling system of Peru. *Limnol. Oceanogr.* 25: 583-596.
- Connors, H. B., D. C. Biggs & D. V. Ninivaggi, 1980. Particle size dependent maximum grazing rates for *Temora longicornis* fed natural particle assemblages. *Mar. Biol.* 56: 65-70.

- Dagg, M. J. & D. W. Grill, 1980. Natural feeding rates of *Centropages typicus* females in the New-York Bight. *Limnol. Oceanogr.* 25: 597-609.
- Duval, W. S. & G. H. Gen, 1975. Diel rhythms in the feeding and respiration of zooplankton. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 19: 518-523.
- Frost, B. W., 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* 17: 805-815.
- Frost, B. W., 1975. A threshold feeding behavior in *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* 20: 263-266.
- Gaudy, R., 1974. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.* 25: 125-141.
- Holm-Hansen, O., C. Lorenzen, R. Holmes & J. Strickland, 1965. Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. mer* 30: 3-15.
- Le Bouteiller, A. & A. Herbland, 1982. Diel variation of chlorophyll *a* as evidenced from a 13 day-long station in the equatorial Atlantic Ocean. *Oceanol. Acta* 5: 433-441.
- Mackas, D. & R. Bohrer, 1976. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 25: 77-85.
- Muck, P. & W. Lampert, 1980. Feeding of freshwater filterfeeders at very low concentrations: Poor evidence for 'threshold feeding' and 'optimal foraging' in *Daphnia longispina* and *Eudiaptomus gracilis*. *J. Plankton Res.* 2: 367-379.
- Nival, P. & S. Nival, 1976. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): effects on grazing. *Limnol. Oceanogr.* 21: 24-38.
- Paffenhöfer, G. A., 1971. Grazing and ingestion rates of nauplii, copepods and adults of the marine planktonic copepod, *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.* 11: 286-298.
- Paffenhöfer, G. A. & S. C. Knowles, 1978. Feeding of the marine planktonic copepods on mixed phytoplankton. *Mar. Biol.* 48: 143-152.
- Pagano, M. & L. Saint-Jean, 1983. Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.* 16: 151-163.
- Pages, J., L. Lemasson & P. Dufour, 1979. Eléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de côte d'Ivoire. Cycle annuel. *Arch. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan* 5: 1-60.
- Peruyeva, Y. G., 1977. Diurnal feeding rhythm of IV copepodite stage of *Calanus glacialis* Jaschnov. *Oceanology* 17: 719-721.
- Poulet, S. A., 1973. Grazing of *Pseudocalanus minutus* on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 18: 564-573.
- Reeve, M. R. & M. A. Walter, 1977. Observations on the existence of lower threshold and upper critical food concentrations of the copepod *Acartia tonsa* Dana. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 29: 211-221.
- Repelin, R., Le zooplancton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nyctéméraux en lagune Ebrié. *Arch. scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan.* (sous-presse).
- Roman, M. R., 1977. Feeding of the copepod *Acartia tonsa* on the diatom *Nitzschia closterium* and brown algae (*Fucus vesiculosus*) detritus. *Mar. Biol.* 42: 149-155.
- Rosenberg, G. G., 1980. Filmed observations of filter feeding in the marine planktonic copepod *Acartia clausi*. *Limnol. Oceanogr.* 25: 738-742.
- Saint-Jean, L. & M. Pagano, Rythme journalier de ponte chez *Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Revue Hydrobiol. trop.* 16: 145-150.
- Shuman, F. R. & C. J. Lorenzen, 1975. Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. *Limnol. Oceanogr.* 20: 580-586.
- Singh, P. J., 1972. Studies on the food and feeding of the freshwater Calanoid *Rhodiaptomus inducus* Kiefer. II. Diurnal variations in the feeding propensities. *Hydrobiologia* 39: 209-215.
- Sournia, A., 1974. Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton. *Adv. Mar. Biol.* 12: 325-389.
- Starkweather, P. L., 1978. Diel variation in feeding behavior of *Daphnia pulex*. Influence of food density and nutritional history on mandibular activity. *Limnol. Oceanogr.* 23: 307-317.

Received 28 February; in revised form 23 July 1984; accepted 10 September 1984.

