

**Feedings behaviours and selectivities,  
ingestion and filtering rates  
of planktivorous fishes  
Interest of a laboratory experimentation**

Comportements et sélectivités alimentaires,  
taux d'ingestion et de filtration  
des poissons planctophages  
Intérêt d'une expérimentation au laboratoire

X. LAZZARO\*

30 NOV. 1987

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 24286, ex 1

Résumé

Cote : B

27 11

Le comportement alimentaire des poissons planctoniques détermine leur sélectivité sur les communautés planctoniques. On distingue : les prédateurs visuels limités par la taille de leurs bouches (larves, espèces de petites tailles : "gape-limited predators"), les prédateurs visuels proprement dit ("particulate feeders" ou "visual feeders"), les filtreurs par pompage ("pump filter feeders") et les filtreurs par déplacement ("tow-net filter feeders"). Ces comportements, non exclusifs, varient en fonction de l'âge du poisson et des disponibilités alimentaires.

Les prédateurs visuels ne consomment pas de phytoplancton. Ils localisent visuellement et capturent individuellement le zooplancton. Ce sont des prédateurs actifs dont la sélectivité dépend de la visibilité (souvent liée à la taille) des proies.

Les filtreurs ne sélectionnent pas activement leur nourriture mais filtrent un certain volume d'eau la contenant. Ils consomment aussi bien du zooplancton que du phytoplancton et des détritus. Ce sont des prédateurs passifs du zooplancton dont la sélectivité est fonction de la capacité de fuite des proies (filtreurs par pompage) et des brouteurs passifs du phytoplancton dont la sélectivité est déterminée par l'efficacité mécanique de rétention du filtre branchial : maille des (micro-)branchiospines, propriétés de surface respectives des particules et du filtre (aspérités, mucus, interactions hydrophobes/hydrophyles, charges ioniques), vitesse et direction du courant d'eau entrant dans la cavité buccale.

\* ORSTOM Hydrobiologie - CP 337 - São Carlos, SP 13560 - Brésil.

Une expérimentation au laboratoire est recommandée pour éviter les biais inhérents aux mesures de sélectivités, de taux d'ingestion et de filtration réalisées dans l'environnement naturel. Des échantillons de plancton sont prélevés en début et fin d'expériences d'alimentation réalisées en aquariums ou en bacs, selon la taille des poissons. La décroissance des densités phyto et/ou zooplanctoniques, mesurée au cours d'expériences répétées avec les mêmes groupes de poissons, permet le calcul des sélectivités, des taux d'ingestion spécifiques moyens et de leurs écart-types. Certaines précautions sont prises : expérience simultanée de contrôle sans poisson (calcul des mortalités autres que par ingestion par les poissons), densités planctoniques initiales suffisamment élevées (différence significative entre les échantillons initiaux et finaux), temps d'expérience courts (défécation d'organismes ingérés évitée) et distribution spatiale homogène du plancton durant l'expérience (disponibilités constantes).

Le taux de filtration des filtreurs par déplacement est le produit de l'aire de l'ouverture buccale par la vitesse moyenne de nage. Celui des filtreurs par pompage est le produit du volume buccal par le taux de pompage.

Mots clés : *alimentation, filtration, poissons planctophages.*

#### Summary

Feeding behaviours determine the selectivity of planktivorous fishes. One identifies : the gape-limited larvae and small fish species, the particulate (or visual) feeders, the tow-net filter feeders, and the pump filter feeders. These behaviours are not exclusive and may change with fish age or food availability.

Particulate feeders do not consume phytoplankton. They detect and capture individual prey. They are active visibility-selective predators on zooplankton.

Filter feeders do not actively select their food but filter a volume of water containing the organisms. They consume as well zooplankton, phytoplankton and detritus. They are passive escape-selective predators on zooplankton (pump filter feeders) and passive size-selective grazers on phytoplankton according to the retention efficiency of their filters : mesh size of (micro-)branchiospines, surface properties of both the particles and the filter (roughness, mucus, hydrophobic/hydrophilic interactions, ionic charges), and speed and direction of the water current flowing in through the buccal cavity.

A laboratory experimentation is recommended to avoid inherent bias in measuring selectivities, ingestion and filtration rates in the environment. Plankton samples are removed at the beginning and end of feeding trials in aquaria, or tanks, according to the size of fish. The decrease in phyto- and zooplankton densities is monitored during replicated experiments with the same group of fishes, in order to estimate average selectivities, specific ingestion rates, and their standard deviations. Some cautions are needed : a simultaneous control experiment without fish (to estimate plankton mortalities other than by

fish predation), adequately high initial plankton densities (to obtain significant differences between initial and final samples), short duration experiments (to avoid defecation of ingested organisms), and homogeneous spatial distributions of the plankton during the trial (to maintain availabilities constant).

Filtering rate of tow-net filter feeders is the product of the mouth gape by the average swimming speed. That of pump filter feeders is the product of the buccal volume by the pumping rate.

Key words : *feeding, filtration, planktivorous fishes.*

---

## INTRODUCTION

---

Les comportements alimentaires, les sélectivités et les taux d'ingestion (parfois les taux de digestion pour le phytoplancton), déterminent la diète des poissons planctophages et leur impact sur les communautés planctoniques. Classiquement, la sélectivité et le taux d'ingestion sont mesurés par la comparaison des distributions du plancton dans les contenus stomacaux et dans l'environnement au voisinage des poissons capturés. Cependant, l'estimation des disponibilités relatives des proies pour le prédateur est biaisée par de nombreux facteurs qui limitent l'interprétation des résultats. Ce sont, en particulier : la sélectivité de l'échantillonnage du plancton, l'incertitude sur les déplacements relatifs poisson/plancton pendant la période d'alimentation et sur le comportement de recherche alimentaire ("foraging behaviour") du poisson en fonction de la distribution spatiale (dispersée ou en taches) du plancton, les différences de vitesses de transit stomacal entre les proies, la macération par des dents pharyngiennes ou par un estomac musculueux.

Dans l'environnement, les interactions trophiques entre communautés aquatiques déterminent les habitats et les ressources utilisés par les différentes espèces. Le partage des ressources entre planctophages via les processus de compétition interspécifique (WERNER et HALL, 1976 ; WERNER, 1977, 1979 ; WERNER *et al.*, 1977), les changements d'habitats engendrés par les risques de prédation exercés par les piscivores (WERNER *et al.*, 1983a ; MITTELBAACH, 1984), la limitation des ressources planctoniques et les réponses adaptatives (physiologiques, morphologiques et comportementales) du plancton vis-à-vis des poissons, affectent également, et de façon incontrôlable, la diète observée. Dans l'environnement, il est donc difficile d'extraire la part intrinsèque de la sélectivité alimentaire (appelée souvent 'préférence', bien qu'un 'choix' soit rarement impliqué).

L'objectif de cette note est de démontrer l'intérêt d'une expérimentation complémentaire au laboratoire afin d'identifier les mécanismes de sélection et de quantifier l'utilisation (sélective ou non) du plancton par les poissons planctophages. Le contrôle de la disponibilité des différentes proies et la simplification du réseau trophique y représentent des avantages décisifs. Les mécanismes de sélection, les approches expérimentales et les modèles de prédation (au sens large) sont amplement discutés dans une révision sur les interactions poisson/plancton (LAZZARO, 1986).

## COMPORTEMENTS ALIMENTAIRES : DÉFINITIONS

Les poissons planctophages utilisent deux comportements distincts pour s'alimenter de plancton : la prédation visuelle et la filtration.

### ■ Les prédateurs visuels

Ils attaquent des proies planctoniques individuelles qu'ils sélectionnent visuellement (CONFER et BLADES, 1975 ; JANSSEN, 1976, 1978 ; VINYARD, 1980). Cependant, plusieurs proies peuvent être aspirées accidentellement pendant la capture de la proie poursuivie (WRIGHT *et al.*, 1983).

Les filtreurs, par contre, retiennent les proies contenues dans un certain volume d'eau en le passant sur des structures piégeantes de leurs cavités buccales (branchiospines et microbranchiospines sur les arcs branchiaux ; chez les Cichlidae, d'autres structures ou mécanismes sont responsables de la rétention efficace de microparticules : DRENNER *et al.*, 1986). On distingue deux groupes :

### ■ Les filtreurs par déplacement

Ils englobent leurs proies avec leurs bouches laissées largement ouvertes, tandis qu'ils nagent rapidement (WALTERS, 1966 ; DURBIN et DURBIN, 1975 ; COLIN, 1976 ; ROSEN et HALES, 1981).

### ■ Les filtreurs par pompage

Ils capturent leurs proies par des succions buccales rythmiques non-directionnelles tout en nageant lentement ou en restant presque immobiles (DRENNER, 1977 ; JANSSEN, 1976, 1978, 1980 ; HOLANOV et TASH, 1978 ; DRENNER *et al.*, 1978, 1982a, 1982b, 1984a).

Certains poissons changent de comportement alimentaire au cours de leur croissance. Par exemple, le menhaden adulte, *Brevoortia tyrannus* (Clupéidae), est un filtreur obligatoire (DURBIN et DURBIN, 1975), mais la larve et le préjuvénile sont des prédateurs visuels (JUNE et CARLSON, 1971). Il en est de même pour deux Cichlidae : *Tilapia aurea* et *Sarotherodon galilaeus* (GOPHEN *et al.*, 1983). Il existe une période de transition pendant laquelle les différents comportements coexistent et peuvent être utilisés alternativement en fonction des conditions de l'environnement : lumière, turbidité, composition et densité du plancton. C'est le cas d'*Alosa pseudoharengus* (Clupéidae) entre 50 et 70 mm LT (JANSSEN, 1976).

La prédation visuelle est une activité diurne, qui s'exerce sélectivement sur des proies mobiles et de grandes tailles. Par contre, la filtration, induite par chémoreception, est une activité indépendante de la lumière (VOLKOVA, 1973). Ainsi, *Dorosoma petenense* (Clupéidae) commence à filtrer dans une eau dépourvue de matière en suspension, mais préférentiellement peuplée de zooplancton (HOLANOV et TASH, 1978). La filtration est stimulée par des densités élevées d'organismes de petites tailles. Par exemple, 100.000 daphnies  $m^{-3}$  provoquent la filtration chez *A. pseudoharengus* (JANSSEN, 1978). *S. galilaeus* filtre les copépodes et les nauplii après l'élimination, par prédation visuelle, des cladocères et des adultes de cyclopidés de tailles supérieures à 0,38 mm (DRENNER

et al., 1982c). La fréquence de chaque comportement est déterminée par la composition et l'abondance des différents types de proies présents (O'CONNELL, 1972).

## SÉLECTIVITÉS ALIMENTAIRES

### ■ Prédateurs visuels

Ils ne consomment pas de phytoplancton et sont des prédateurs actifs du zooplancton dont la sélectivité dépend de la visibilité des proies (taille, forme, contraste, pigmentation, locomotion). Mises à part les larves et les espèces de petites tailles, dont les ouvertures buccales limitent la taille maximale des proies ingérables (BLAXTER, 1966 ; ROSENTHAL et HEMPEL, 1970 ; WONG et WARD, 1972 ; FELLER et KACZYNSKI, 1975 ; FURNASS, 1979), les prédateurs visuels 'sensu-stricto' sont hautement efficaces dans la capture des plus grands et plus mobiles zooplanctontes. Leur sélectivité croît avec la visibilité (généralement proportionnelle à la taille) des proies (figure 1). Leur efficacité de

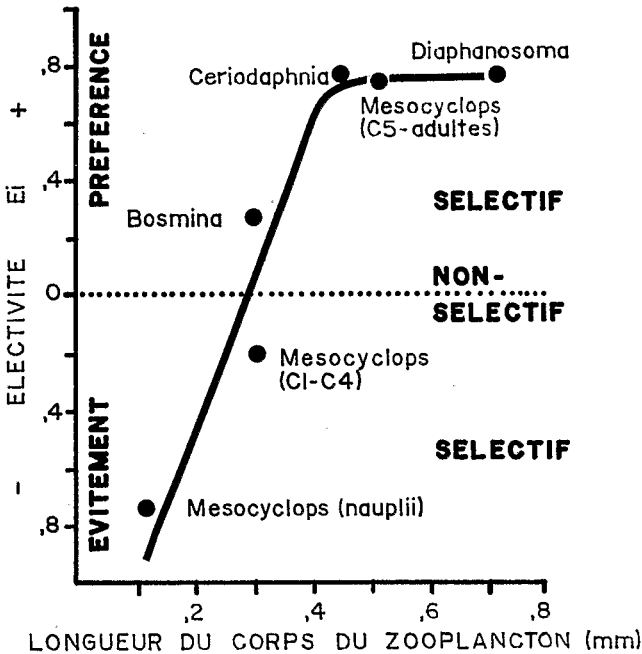


Figure 1.- Sélectivités des prédateurs visuels. Electivités de *Sarotherodon galilaeus* (Cichlidae) capturant visuellement du zooplancton (modifié d'après DRENNER et al., 1982c).

- Electivities of visual predators.

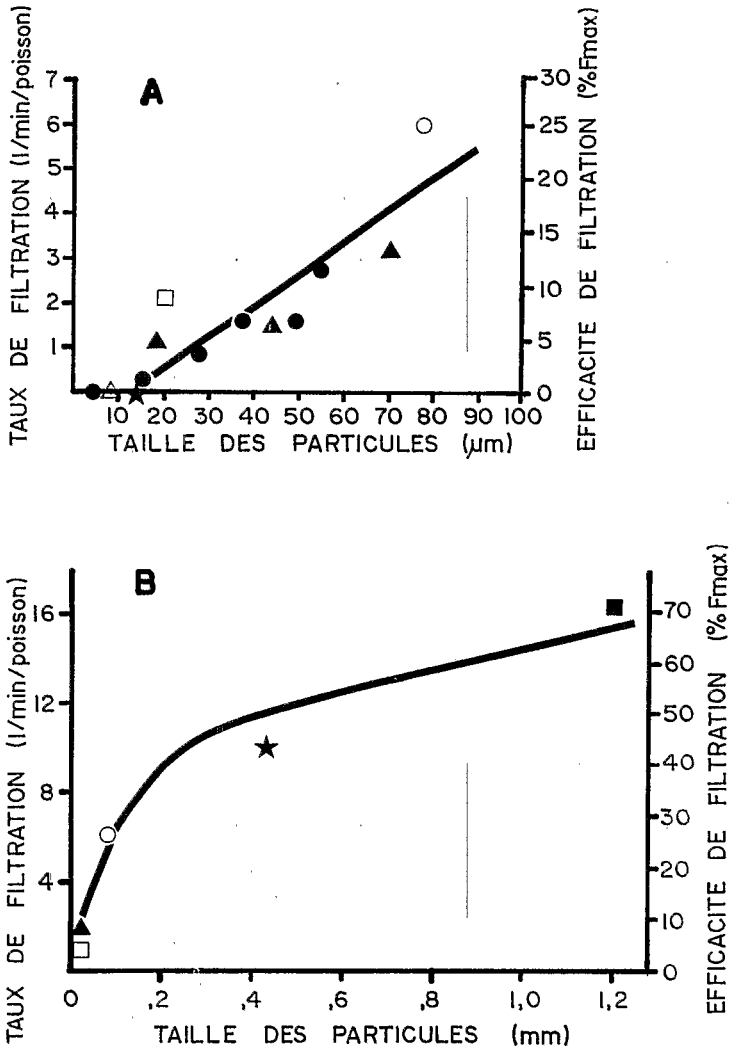


Figure 2. - Sélectivités des filtreurs par déplacement. Taux et efficacité de filtration d'adultes de menhaden de l'Atlantique, *Brevoortia tyrannus* (Clupéidae), filtrant par déplacement sur :

A) cinq espèces de phytoplancton en fonction de leur taille ou de la longueur de leur chaîne : *Dunaliella* ( $\Delta$ ), *Carteria* ( $\star$ ), *Skeletonema* ( $\bullet$ ), *Thalassiosira* sp1. ( $\square$ ), *Thalassiosira* sp2. ( $\blacktriangle$ ) et *Ditylum* ( $\circ$ ),

B) trois espèces de phytoplancton de formes régulières : *Ditylum* ( $\circ$ ), cellules isolées de *Thalassiosira* sp1. ( $\blacktriangle$ ) et de *Thalassiosira* sp2. ( $\square$ ) ; et deux zooplanctontes : *Artemia salina* nauplii ( $\star$ ) et *Acartia tonsa* ( $\blacksquare$ ), en fonction de leur taille (modifié d'après DURBIN et DURBIN, 1975).

- Electivities of tow-net filter feeders.

capture peut être augmentée par leur capacité de reconnaissance des proies (BEUKEMA, 1968 ; WARE, 1971, 1972 ; CONFER et BLADES, 1975 ; JANSSEN, 1978 ; VINYARD *et al.*, 1982) fondée sur la recherche d'images mémorisées ("searching images" : TINBERGEN, 1960).

#### ■ Filtreurs par déplacement

Nageant le plus souvent à grande vitesse (plusieurs longueurs de corps par seconde), ils ne créent antérieurement aucune traînée d'eau qui pourrait être détectée par les copépodes possédant des mécanorécepteurs. Ils n'aspirent pas leurs proies, mais les englobent dans leurs cavités buccales. Aussi, ce sont des prédateurs et des brouteurs passifs dont la sélectivité n'augmente avec la taille du zoo- et du phytoplancton, qu'en fonction de la maille de leur filtre branchial (WALTERS, 1966 ; DURBIN et DURBIN, 1975 ; ROSEN et HALES, 1981) (figure 2). Cependant, comme toute proie rencontrée sur le trajet de nage du poisson est capturée avec la même efficacité, la filtration par déplacement est probablement le mode d'alimentation le moins sélectif (JANSSEN, 1976).

#### ■ Filtreurs par pompage

Leurs succions buccales rythmiques ne sont pas dirigées vers des proies individuelles. Leurs caractéristiques sont constantes et ne peuvent être adaptées au type de proies rencontrées. Les succions créent

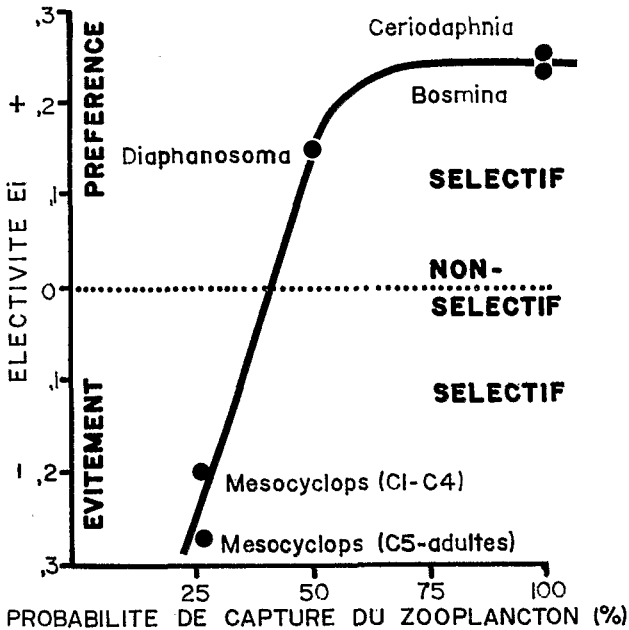


Figure 3. - Sélectivités des filtreurs par pompage. Electivités de *Sarotherodon galilaeus* (Cichlidae) filtrant du zooplancton par pompage (modifié d'après DRENNER *et al.*, 1982c).

- Electivities of pump filter feeders.

des variations de pressions détectées et évitées par les proies les plus fuyantes (particulièrement les grands copépodes et les insectes, tels *Chaoborus*). Aussi, les filtreurs par pompage sont des prédateurs passifs du zooplancton dont la sélectivité augmente avec la diminution de la capacité d'évitement des proies (STAROSTKA et APPLGATE, 1970 ; DRENNER *et al.*, 1978, 1982c ; DRENNER et McCOMAS, 1980) et des brouteurs passifs du phytoplancton dont la sélectivité augmente avec la taille des algues en fonction de la maille du filtre branchial (DRENNER *et al.*, 1984a, 1984b) (figures 3 et 4).

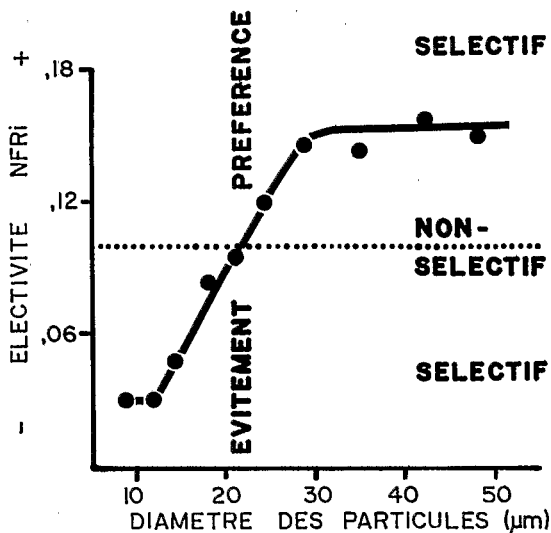


Figure 4.- Sélectivités des filtreurs par pompage. Electivités du *Tilapia* bleu, *Tilapia aureus* (Cichlidae), filtrant par pompage sur un mélange de microsphères en polystyrène (de 7 à 52 µm de diamètre), de phytoplancton et de zooplancton (modifié d'après DRENNER *et al.*, 1984b).

- *Electivities of pump filter feeders.*

## LIMITATIONS ET BIAIS DES MESURES DE TERRAIN

### A) Sélectivités et taux d'ingestion

La sélectivité se mesure en comparant la composition des proies dans l'estomac du poisson à celle du milieu environnant. Dans l'environnement naturel, d'importants biais limitent l'interprétation quantitative des contenus stomacaux (voir une révision des limitations dans O'BRIEN et VINYARD, 1974), tels que :

(a) L'estimation de la 'disponibilité' des proies dans l'environnement dépend essentiellement de l'engin d'échantillonnage utilisé : bouteille, pompe ou filet. Par contre, la consommation des proies par un planctophage est affectée par leurs tailles, formes, pigmentations,



contrastes, comportements de locomotion et capacités d'évitement. Son efficacité de prédation dépend de sa vue, préférence, expérience, faim, comportement alimentaire, succès de capture et/ou de rétention. Les capacités de détection (prédateurs visuels) et de capture (filtreurs) d'un planctophage pour une proie particulière ne dépendent que de la visibilité et/ou de la capacité d'évitement de cette proie, alors que l'échantillonnage de cette même proie par l'expérimentateur ne dépend que de la sélectivité de l'engin utilisé. Ainsi, une proie abondamment échantillonnée par l'expérimentateur peut être absente dans l'estomac du poisson tout simplement parce qu'elle ne peut être détectée ou capturée. Cette proie n'est donc pas réellement 'disponible' pour le prédateur. Les engins filtrant (filets à plancton, pompes) sont détectés et évités par les grands zooplanctontes (copépodes), alors que les filtreurs par déplacement et les prédateurs visuels capturent efficacement ces proies (FLEMMINGER et CLUTTER, 1965 ; DRENNER et McCOMAS, 1980).

(b) La connaissance des distributions horizontales et verticales du prédateur et de ses proies pendant la période d'alimentation est indispensable afin de mesurer effectivement la sélectivité. Des migrations antagonistes prédateurs/proies rendent certaines proies 'indisponibles'. La distribution spatiale des proies (dispersée ou en taches) modifie le comportement de recherche alimentaire du prédateur. La présence de taches ("patches") de plancton rend indispensable l'identification de la stratégie de leur exploitation séquentielle par le prédateur. Les comportements alimentaires utilisés entre les taches et à l'intérieur de celles-ci conditionnent la composition de la diète observée. Cette information indispensable échappe cependant complètement à l'expérimentateur sur le terrain.

(c) Des taux de digestion différentiels entre proies peuvent effectuer significativement les mesures de sélectivité basées sur l'analyse des contenus stomacaux. Des proies rapidement digérées seront sous-estimées dans la diète. Elles seront considérées à tort comme apparemment évitées (GANNON, 1976). C'est souvent le cas des daphnies rapidement digérées (RHODES, 1971) et évacuées plus vite du tractus digestif que les autres proies (WINDELL, 1978 ; WERNER *et al.*, 1981).

(d) Les taux d'ingestion mesurés dans l'environnement naturel ne sont qu'approchés en raison de l'imprécision inévitable sur la durée de la période d'alimentation correspondante.

Ainsi, si l'analyse des contenus stomacaux dans l'environnement permet de discerner effectivement les niveaux trophiques utilisés, elle est insuffisante pour quantifier leurs utilisations. Seules les conditions contrôlées du laboratoire offrent la possibilité d'analyser les mécanismes gouvernant la sélectivité et le niveau d'utilisation des ressources alimentaires.

## B) Taux de filtration

Ils ne peuvent être mesurés avec précision qu'au laboratoire. Des mesures indirectes sur le terrain (par exemple, à partir des teneurs en chlorophylles des contenus stomacaux) sont totalement invalides du fait de l'hétérogénéité de l'environnement et de l'extrême souplesse des poissons à répondre aux modifications du milieu par des changements de leurs comportements alimentaires.

## AVANTAGES D'UNE EXPÉRIMENTATION AU LABORATOIRE

### A) Sélectivités et taux d'ingestion

Ils sont mesurés précisément en aquariums, bacs ou piscines (selon la taille et l'activité du poisson) car la disponibilité des différentes proies, l'homogénéité de leurs compositions et leurs densités sont parfaitement contrôlés. Afin d'éviter les biais liés à l'analyse des contenus stomacaux, les sélectivités et les taux d'ingestion sont calculés par différence des densités planctoniques du milieu avant et après une courte période d'alimentation. Sa durée doit être inférieure à celle du transit stomacal et intestinal pour éviter, pendant l'expérimentation, toute défécation d'organismes ingérés. Mais elle doit être suffisamment longue pour qu'une diminution significative des densités soit observée. Une durée d'une heure environ est généralement utilisée. Une enceinte de contrôle similaire, avec le même plancton mais sans poisson, est utilisée simultanément pour le calcul des autres sources de mortalités planctoniques (à déduire). Le phyto- et/ou zooplancton introduits peuvent provenir de l'environnement ou de cultures. Des particules sphériques en polyéthylène (diamètres de 1 à 60  $\mu\text{m}$ ) peuvent être utilisées en combinaison avec les algues pour le calcul précis des efficacités de rétention de différentes tailles de particules par les filtreurs (DRENNER *et al.*, 1984a, 1984b). Par groupes de tailles voisines, les poissons sont utilisés au cours d'expériences répétées. En début et en fin d'expériences, de chaque enceinte préalablement homogénéisée, 2 ou 3 colonnes d'eau sont prélevées à l'aide d'un tube en acrylique rapidement descendu sur un bouchon en caoutchouc disposé de façon aléatoire sur le fond (DRENNER *et al.*, 1978). La transparence du tube permet de noter directement la hauteur de la colonne d'eau pour le calcul du volume de l'échantillon. La bouteille à prélèvement est indispensable en enceintes de grands volumes

Les indices d'électivité (tableau 1) ne sont que des mesures de 'préférences relatives' utilisées pour discerner et comparer les modes d'alimentation. Le rôle d'un indice d'électivité est : a) de classer les proies par ordre croissant (ou décroissant) de 'sélection apparente' et b) d'exprimer, pour un facteur de proportionnalité, les différences de sélection entre ces proies (par exemple, une proie classée première avec une valeur d'indice  $x$  est deux fois moins sélectionnée qu'une proie classée seconde avec une valeur  $2x$ ). L'indice  $E_i = [r_i - p_i]/[r_i + p_i]$  d'IVLEV (1961), bien que le plus couramment utilisé, présente de sérieuses limitations qui le rendent inapproprié à la comparaison d'échantillons de tailles et/ou de compositions différentes : ce qui est, en fait, toujours le cas.  $r_i$  représente la proportion de la proie  $i$  (au sens large : organisme, algue, particule, etc.) dans la diète et  $p_i$  celle dans l'environnement. Les mesures de  $E_i$  dépendent étroitement des abondances relatives et des densités des différentes proies dans l'environnement. Parmi les nombreux indices disponibles, le 'Normalized Forage Ratio'

$$NFR_i = [r_i/p_i] / [\sum_{i=1}^m r_i/p_i]$$
 de Paloheimo (1979) est le plus approprié à

la comparaison d'échantillons de tailles et de compositions différentes (LECHOWICZ, 1982 ; LAZZARO, 1986).

Plusieurs expressions du taux d'ingestion peuvent être employées pour mesurer le niveau d'utilisation des proies, telles que : le nombre de proies  $i$  ingérées par prédateur et par unité de temps; le pourcentage de la densité initiale de proies  $i$  ingéré par prédateur et par unité de temps, ou la biomasse de proies  $i$  ingérée par biomasse corporelle de

Tableau 1.- Principaux indices d'électivité. Avec PM = préférence maximum, NS = alimentation non sélective, EM = évitement maximum,  $r_i$  = proportion de la proie  $i$  dans la diète et  $p_i$  = proportion de la proie  $i$  dans le milieu. Par calcul, on trouve que  $\alpha_i = \text{NFRI} = W_i$ .

Table 1.- Main electivities indices

INDICES D'ELECTIVITE	PM	NS	EM	AUTEURS
$\text{FRI} = r_i/p_i$	0	1	$+\infty$	IVLEV (1961) EDMONDSON & WINBERG (1971)
$E_i = (r_i - p_i)/(r_i + p_i)$	- 1	0	+ 1	IVLEV (1961)
$Q_i = [r_i(1 - p_i)]/[p_i(1 - r_i)]$	0	+ 1	$+\infty$	JACOBS (1974)
$D_i = (r_i - p_i)/(r_i + p_i - 2 r_i p_i)$	- 1	0	+ 1	JACOBS (1974)
$\alpha_i = [(1 + E_i)/(1 - E_i)]/[ \sum_{i=1}^m (1 + E_i)/(1 - E_i) ]$	$\alpha > 1/m$	$1/m$	$\alpha < 1/m$	CHESSON (1978)
avec $m$ = nombre de types (ou espèces) de proies et $\sum_{i=1}^m \alpha_i = 1$				
$\text{NFRI} = (r_i/p_i) / ( \sum_{i=1}^m r_i/p_i )$				PALOHEIMO (1979)
$W_i = \text{NFRI}$				VANDERPLOEG & SCAVIA (1979)
$L_i = r_i - p_i$	- 1	0	+ 1	STRAUSS (1979)
$E_i^* = [W_i - (1/m)]/[W_i + (1/m)]$	- 1	0	+ 1	VANDERPLOEG & SCAVIA (1979)
$V_i = (n_i n_o - n_o n_i)/(abde)^{1/2}$ avec $N_i$ = nombre de proies $i$ dans le milieu, $N_o$ = somme de toutes les autres proies (sauf $i$ ) dans le milieu, $n_i$ = nombre de proies $i$ dans la diète, $n_o$ = somme de toutes les autres proies (sauf $i$ ) dans la diète, $a = n_i + N_i$ , $b = n_o + N_o$ , $d = n_i + n_o$ , $e = N_i + N_o$ et $n = n_i + N_i + n_o + N_o$				PEARRE (1982)
$C_i = \pm [  n_i n_o - n_o n_i  - n/2 ]^2 / abde ]^{1/2}$ le signe de $C_i$ est donné par la considération de $(n_i n_o - n_o n_i)$				PEARRE (1982)
$S_i = (r_i/p_i)/(r_R/p_R) = \text{FRI}/\text{FRR}$ avec $R$ = proie de référence, $\text{SR} = 1$ et $S_i < 1$ pour $i \neq R$				GRAS & SAINT-JEAN (1982)

prédateur et par unité de temps. Le taux d'alimentation constant ("feeding rate constant")  $k_i = [- \ln(D_{fi}/D_{di})] \cdot X_T$  de DODSON (1975) est particulièrement adapté aux études comparatives.  $D_{di}$  et  $D_{fi}$  sont les densités respectives de la proie  $i$  au début et à la fin de la période d'alimentation  $T$ .  $X$  est la densité (ou la biomasse) de poisson utilisée pendant l'expérimentation.

## B) Taux de filtration

## ■ Filtreurs par déplacement

Le taux maximum de filtration TFmax (en unités de volume d'eau par poisson [ou par biomasse corporelle de poisson] et par unité de temps) d'un filtreur par déplacement est le produit de l'aire de l'ouverture buccale AOB par la vitesse moyenne de nage VMN (obtenue par chronométrage, filmage ou enregistrement vidéo) pendant la séquence de filtration (DURBIN et DURBIN, 1975). TFmax peut, éventuellement, être corrigé par la fréquence des séquences de filtration FSF, c'est-à-dire la proportion du temps passé à filtrer pendant la période d'alimentation :

$$TF_{max} = AOB \cdot VMN \cdot FSF$$

TFmax n'est pas une mesure absolue mais une mesure potentielle du taux maximum de filtration (tableau 2). Cette valeur maximale correspond à une situation (forcément irréelle) où a) le volume d'eau passant par l'ouverture buccale est entièrement filtré sur l'appareil branchial, b) l'ouverture buccale utilisée pendant les séquences de filtration est toujours maximale, c) la vitesse de nage est constante pendant la séquence de filtration et d) le même volume d'eau n'est jamais filtré plusieurs fois. Compte tenu de cette simplification majeure, TFmax représente une mesure d'impact potentiel.

*Tableau 2.* - Taux de filtration des filtreurs par déplacement. Taux de filtration maximums d'adultes de menhaden de l'Atlantique, *Brevoortia tyrannus* (Clupéidae) déterminés par le produit de l'aire de l'ouverture buccale du poisson (8,93 cm<sup>2</sup>) par la vitesse moyenne de nage pendant la période considérée (d'après DURBIN et DURBIN, 1975).

*Table 2.* - Filtration rate of tow-net filter feeders.

Vitesse de nage (cm/sec)	Taux maximum de filtration (l/min/poisson)
65,0	34,8
43,4	23,3
26,0	13,9

## ■ Filtreurs par pompage

Le taux maximum de filtration Fmax d'un filtreur par pompage est le produit du volume buccal VB (obtenu par moulage) par le taux de pompage TP (obtenu par chronométrage, filmage ou enregistrement vidéo) (DRENNER, 1977 ; DRENNER *et al.*, 1982b) (figure 5). Fmax peut être corrigé par la fréquence des séquences de pompage FSP, c'est-à-dire la proportion du temps passé à pomper pendant la période d'alimentation :

$$F_{max} = VB \cdot TP \cdot FSP$$

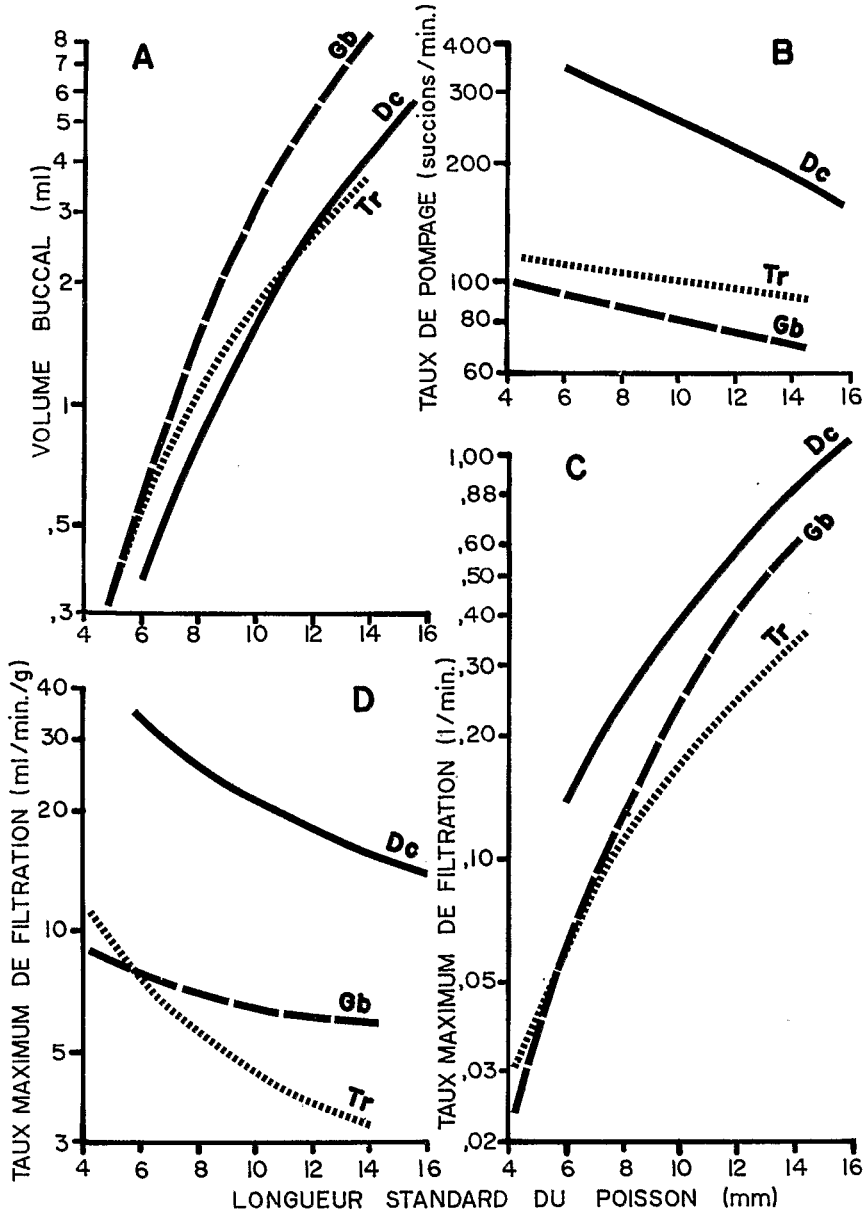


Figure 5.- Taux de filtration des filtreurs par pompage. Relations fonctionnelles entre la longueur standard LS du poisson et (A) le volume buccal VB, (B) le taux de pompage TP, (C) le taux maximum de filtration TFmax et (D) le taux maximum de filtration par gramme de poids du corps TFmax/g, pour l'aloose à gesier, *Dorosoma cepedianum* (Dc : Clupéidae) (modifié d'après DRENNER *et al.*, 1982b), l'acara, *Geophagus brasiliensis* (Gb : Cichlidae) et le Tilapia du Congo, *Tilapia rendalli* (Tr : Cichlidae) (modifié d'après LAZZARO, 1984).

- Filtration rate of tow-net filter feeders.

VB, TP et donc Fmax varient au cours de la croissance du poisson (DRENNER *et al.*, 1982b ; LAZZARO et RAMOS, en prép.). DRENNER *et al.*, (*op. cit.*) (figure 5) utilisent TFmax pour estimer, dans différents lacs, l'impact potentiel de populations d'aloses à gésier (*D. cepedianum*, Clupéidae). Ils estiment, par exemple, que la population du lac Barkley (84,9 hectares,  $1,86 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ ,  $10,2 \text{ g m}^{-3}$ , taille moyenne 7,9 cm LS) pourrait filtrer un volume d'eau équivalent à celui du lac en 56 heures d'alimentation, alors qu'il lui faudrait, très probablement, plusieurs semaines pour filtrer tout le lac. Les réponses fonctionnelles du poisson aux variations de température, de densité de proies et de disponibilité d'autres ressources alimentaires étant inconnues, les taux absolus de filtration ne peuvent être estimés.

---

## CONCLUSIONS

---

Les mesures de sélection obtenues dans l'environnement, à partir d'analyses de contenus stomacaux, sont composites. Elles reflètent non seulement la 'préférence' d'origine comportementale et/ou purement mécanique du prédateur, mais aussi l'abondance relative des proies, leur détectabilité et leur capturabilité respectives. Les études de sélectivité réalisées dans l'environnement et complémentées par des expérimentations au laboratoire permettent d'identifier et de tester les mécanismes responsables des 'préférences' alimentaires observées dans la diète. En l'absence de méthodologies fiables sur le terrain, des mesures expérimentales de taux de filtration sont développées au laboratoire pour tenter d'estimer l'impact des poissons filtreurs.

Au cours des deux dernières décennies, de nombreuses théories ont été avancées pour explorer et prédire le mode de recherche alimentaire des poissons planctophages, en relation avec la composition et l'abondance du plancton. Une attention toute particulière a été dédiée aux prédictions issues de théories basées sur l'optimisation des recherches alimentaires ("optimal foraging") (WERNER *et al.*, 1983a, 1983b). La validation de nombreux modèles de prédation a donné naissance à une ample théorie mécanistique concernant l'utilisation sélective des espèces planctoniques par les populations de poissons planctophages (révisions par O'BRIEN, 1979 ; ZARET, 1980 ; LAZZARO, 1986). Ce type d'approche se révèle d'un grand intérêt pratique dans l'élaboration de stratégies écologiques pour le contrôle et l'aménagement (préservation et restauration) de la qualité des eaux de lacs et de réservoirs. Initialement proposée par SHAPIRO *et al.*, (1975), la 'biomanipulation' de chaînes trophiques, par induction de modifications biotiques, est actuellement testée, de par le monde, comme une approche alternative permettant de contrôler les productivités aquatiques (ANDERSSON *et al.*, 1978 ; SHAPIRO, 1978, 1979 ; HENRICKSON *et al.*, 1980 ; HURLBERT et MULLA, 1981 ; SHAPIRO *et al.*, 1982 ; SHAPIRO et WRIGHT, 1984).

La manipulation des interactions entre piscivores, planctophages, benthophages, zooplancton et phytoplancton est au centre des préoccupations des limnologues pour tenter de contrôler la composition et l'abondance des algues, via les processus de prédation et de broutage sélectifs. Les mesures de sélectivités, d'ingestion et de filtration sont essentielles pour quantifier les interactions trophiques entre communautés aquatiques. A ce titre, de nouvelles approches expérimentales

restent à développer. Pour s'orienter vers une vision globale et mécanistique des relations poisson-plancton et atteindre les exigences requises pour leur modélisation, il est indispensable de dépasser les limitations et les biais inhérents aux études de terrain, tout en restant objectif quant aux restrictions imposées par l'expérimentation au laboratoire. Des rapports plus étroits entre le terrain et le laboratoire ne peuvent qu'être bénéfiques à la production et aux tests d'idées nouvelles.

---

## APPENDICE : MÉTHODES UTILISÉES DANS LES FIGURES

---

### Figure 1

Valeurs moyennes (7 expériences répétées) de l'indice  $E_i$  d'IVLEV calculées à partir de la décroissance des densités zooplanctoniques au cours de périodes d'alimentation inférieures à 1 heure, en aquariums de 20 à 30 litres, par groupes de 1 à 10 poissons de tailles comprises entre 24 et 422 mm LS (DRENNER *et al.*, 1982c).

### Figure 2

Les expériences sont réalisées à l'extérieur, en piscines circulaires en fibre de verre (1600 l de contenance, 6 m de diamètre) (DURBIN et DURBIN, 1975). Pour les filtres, la mesure du taux de filtration spécifique  $F_i$  (en unité de volume d'eau par unité de temps et par poisson [ou par biomasse corporelle de poisson]) est aussi informative que celle de la sélectivité. Pour une proie  $i$  donnée,  $F_i$  représente le volume d'eau fictif duquel ont dû être éliminées, par filtration, toutes les proies  $i$  afin que soit effectivement obtenu le taux d'ingestion mesuré pour ces proies (en anglais, simplement "volume swept clear"). On calcule  $F_i = V \cdot g_i / N$ , où  $V$  = le volume d'eau de l'enceinte expérimentale,  $g_i$  = le taux instantané de filtration pour la proie  $i$  (mesuré par la pente de la régression linéaire entre le logarithme de la densité des proies  $i$  et le temps écoulé) et  $N$  = le nombre de poissons dans l'enceinte. Le quotient  $F_i / F_{\max}$  mesure l'efficacité de filtration du poisson pour les proies  $i$  (ici, différentes tailles de particules).

### Figure 3

Valeurs moyennes (8 expériences répétées) de l'indice  $E_i$  d'IVLEV calculées à partir de la décroissance des densités zooplanctoniques au cours de périodes d'alimentation inférieures à 1 heure, en aquariums de 20 à 30 litres, par groupes de 1 à 10 poissons de tailles comprises entre 62 et 127 mm LS (DRENNER *et al.*, 1982c). Les probabilités de capture sont obtenues à l'aide d'une pompe péristaltique simulant les succions rythmiques du poisson (DRENNER et McCOMAS, 1980).

### Figure 4

Valeurs moyennes (6 expériences répétées) de l'indice  $NFR_i$  de PALOHEIMO calculées à partir de la décroissance des densités des particules (classées en 10 groupes de tailles distinctes) au cours de périodes d'alimentation inférieures à 1 heure, en aquariums de 20 litres, par groupe de 10 poissons de tailles comprises entre 117 et 139 mm LS. Les particules sont dénombrées sur un Coulter-counter modèle ZM équipé d'un tube de 200  $\mu\text{m}$  d'ouverture. La valeur  $NFR_i = 1/m = 1/10$  ( $m = 10$  groupes

de particules de tailles distinctes) pour laquelle il n'y a pas d'ingestion sélective des particules est indiquée par la ligne pointillée (DRENNER *et al.*, 1984b).

### Figure 5

Le volume buccal est obtenu par moulage en plâtre (Dc) ou en Geltrate®, matériel odontologique (Gb et Tr). Le taux de pompage est calculé par analyse de séquences de films 16 mm à 64 images/sec. (Dc) ou par chronométrage (Gb et Tr). Le chronométrage sous-estimant fortement les fréquences supérieures à 2 succions/sec. (soit 120 succions/min. : difficiles à estimer à l'œil nu) est probablement responsable des taux de filtration relativement plus faibles des deux Cichlidae (Gb et Tr) (Dc : DRENNER *et al.*, 1982b ; Gb et Tr : LAZZARO, 1984).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSSON G., BERGGREN H., CRONBERG G., GELIN C., 1978, Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. *Hydrobiologia*, 59 (1), 9-15.
- BEUKEMA J.J., 1968, Predation by the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) : the influence of hunger and experience. *Behaviour*, 31, 1-126.
- BLAXTER J.H.S., 1966, The behavior and physiology of herring and other clupeids. In *Advances in Marine Biology*. F.S. RUSSEL (Ed.), Academic Press, New-York, 1, 261-393.
- CHESSON J., 1978, Measuring preference in selective predation. *Ecology*, 59, 211-215.
- COLIN P.L., 1976, Filter feeding and predation on the eggs of *Thalassoma* sp. by the scombrid fish *Rastrrelliger kanagurta*. *Copeia*, 596-597.
- CONFER J.L., BLADES P.I., 1975, Omnivorous zooplankton and planktivorous fish. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 571-579.
- DODSON S.I., 1975, Predation rates of zooplankton in arctic ponds. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 426-433.
- DRENNER R.W., 1977, *The feeding mechanics of the gizzard shad (Dorosoma cepedianum)*. Ph. D. Thesis. Univ. Kansas, Lawrence, 91 pp.
- DRENNER R.W., MCCOMAS S.R., 1980, The role of zooplankton escape ability in the selective feeding and impact of planktivorous fish. In *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. W.C. Kerfoot (Ed.), The Univ. Press of New England, Hanover, New-Hampshire, USA, 587-593.
- DRENNER R.W., DE NOYELLES F. Jr., KETTLE D., 1982a, Selective impact of filter-feeding gizzard shad on zooplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 27, 965-968.
- DRENNER R.W., O'BRIEN W.J., MUMMERT J.R., 1982b, Filter-feeding rates of gizzard shad. *Trans. am. Fish. Soc.*, 111, 210-215.
- DRENNER R.W., STRICKLER J.R., O'BRIEN W.J., 1978, Capture probability. The role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 34, 1370-1373.
- DRENNER R.W., TAYLOR S.B., LAZZARO X., KETTLE D., 1984b, Particle grazing and plankton community impact of an omnivorous cichlid. *Trans. am. Fish. Soc.*, 113, 397-402.
- DRENNER R.W., MUMMERT J.R., DE NOYELLES F. Jr., KETTLE D., 1984a, Selective particle ingestion by a filter-feeding fish and its impact on phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 29 (5), 941-948.
- DRENNER R.W., VINYARD G.L., GOPHEN M., MCCOMAS S.R., 1982c, Feeding behavior of the cichlid, *Sarotherodon galilaeum* : Selective predation on Lake Kinneret zooplankton. *Hydrobiologia*, 87, 17-20.
- DRENNER R.W., VINYARD G.L., GOPHEN M., POLLINGER U., HAMBRIGHT K.D., 1986, Size-selective particle grazing by a filter-feeding cichlid : effects of surgical removal of gill rakers and microbranchiospines. *IV International Congress of Ecology, SUNY & Syracuse Univ., Syracuse, NY, USA, August 10-16.*



- DURBIN A.G., DURBIN E.G., 1975, Grazing rates of Atlantic menhaden as a function of particle size and concentration. *Mar. Biol.*, 33, 265-277.
- EDMONDSON W.T., WINBERG G.G. (Eds.), 1971, *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. IBP Handbook no. 17, Blackwell, Oxford, 368 pp.
- FELLER R.J., KACZYNSKI V.M., 1975, Size selective predation by juvenile Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) on epibenthic prey by in Puget Sound. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 32, 1419-1429.
- FLEMMINGER A., CLUTTER R.I., 1965, Avoidance of towed nets by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 10, 96-104.
- FURNASS T.I., 1979, Laboratory experiments on prey selection by perch fry (*Perca fluviatilis*). *Freshwat. Biol.*, 9, 33-43.
- GANNON J.E., 1976, The effects of differential digestion rates of zooplankton by alewife, *Alosa pseudoharengus*, on determination of selective feeding. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 105, 89-95.
- GOPHEN M., DRENNER R.W., VINYARD G.G., 1983, Fish introduction into Lake Kinneret - Call for concern. *Fish Management*, 14 (1), 43-45.
- GRAS R., SAINT-JEAN L., 1982, Comments about IVLEV'S electivity index. *Revue Hydrobiol. trop.*, 15 (1), 33-37.
- HENRICKSON L., NYMAN H.G., OSCARSON H.G., STENSON J.A.E., 1980, Trophic changes, without changes in the external nutrient loading. *Hydrobiologia*, 68 (3), 257-263.
- HOLANOV S.H., TASH J.C., 1978, Particulate and filter feeding in threadfin shad, *Dorosoma petenense*, at different light intensities. *J. Fish Biol.*, 13, 619-625.
- HURLBERT S.M., MULLA M.S., 1981, Impacts of mosquito fish (*Gambusia affinis*) predation on plankton communities. *Hydrobiologia*, 83, 125-151.
- IVLEV V.S., 1961, *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale Univ. Press, New Haven, 302 pp.
- JACOBS J., 1974, Quantitative measurements of food selection. *Oecologia*, 14, 413-417.
- JANSSEN J., 1976, Feeding modes and prey size selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*). *J. Fish. Res. Bd Can.*, 33, 1972-1975.
- JANSSEN J., 1978, Feeding behaviour repertoire of the alewife *Alosa pseudoharengus*, and the ciscoes *Coregonus hoyi* and *C. artedii*. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 35, 249-263.
- JANSSEN J., 1980, Alewives (*Alosa pseudoharengus*) and ciscoes (*Coregonus artedii*) as selective and non-selective planktivores. In *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. W.C. Kerfoot (Ed.), The Univ. Press of New England, Hanover, New Hampshire, USA, 580-586.
- JUNE F.C., CARLSON F.T., 1971, Food of young Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*, in relation to metamorphosis. *Fish. Bull.*, USA, 68, 493-512.
- LAZZARO X., 1984, Filter-feeding rates and selectivities of two cichlids on the zooplankton of Broa reservoir. *IV Simposio Nipo Brasileiro de Ciência e tecnologia*. Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo, Brasil, 7 e 8 de Agosto.
- LAZZARO X., 1986, A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviours, selectivities and impacts. *Hydrobiologia*, sous presse, 71 pp.
- LECHOWICZ M.J., 1982, The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia*, 52, 22-30.
- MITTELBAACH G.G., 1984, Predation and resource partitioning in two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology*, 65 (2), 499-513.
- O'BRIEN W.J., 1979, The predator-prey interactions of planktivorous fish and zooplankton - a recent research with planktivorous fish and their zooplankton prey shows the evolutionary thrust and pary of the predator-prey relationship. *American Scientist*, 67, 572-581.
- O'BRIEN W.J., VINYARD G.L., 1974, Comment on the use of IVLEV'S electivity index with planktivorous fish. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 31, 1427-1429.
- O'CONNELL C.P., 1972, The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *J. Fish. Res. Bd Can.*, 29, 285-293.
- PALOHEIMO J.E., 1979, Indices of food type preference by a predator. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36, 470-473.
- PEARRE S. Jr., 1982, Estimating prey preference by predators: uses of various indices and a proposal of another based on X2. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39, 914-923.
- RHODES R.J., 1971, *The food habits of the alewife in Indiana waters of Lake Michigan*. M. Sc. Thesis, Ball State Univ., Muncie, Indiana, 82 pp.
- ROSEN R.A., HALES D.C., 1981, Feeding of paddlefish, *Polyodon spathula*. *Copeia*, 2, 441-455.

- ROSENTHAL H., HEMPEL G., 1970, Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.). In *Marine Food Chains*. J.H. Steele (Ed.), Oliver and Boyd, Edinburgh, 344-364.
- SHAPIRO J., 1978, The need for more biology in lake restoration. Contrib. # 183 from the Limnological Research Center, Univ. of Minnesota, Minneapolis, for the USEPA National Conference on Lake Restoration, Minneapolis, MN, Aug. 22-24, 17 pp.
- SHAPIRO J., 1979, The importance of trophic level interactions to the abundance and species composition of algae in lakes. In *SIL Workshop on Hypertrophic Ecosystems, Vaxjo, Sweden, Sept. 10-14, Developments in Hydrobiology*, 2, 105-116.
- SHAPIRO J., WRIGHT D.I., 1984, Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwat. Biol.*, 14, 371-383.
- SHAPIRO J., LAMARRA V., LYNCH M., 1975, Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration. In *Symposium on Water Quality Management Through Biological Control*, Jan. 20-23, Univ. of Florida, Gainesville, Dept. Env. Eng. Sci. & USEPA, P.L. Brezonik & J.L. Fox (Eds.), 85-96.
- SHAPIRO J., FORSBERG B., LAMARRA V., LINDMARK G., LYNCH M., SMELTZER E., ZOTO G., 1982, *Experiments and experiences in biomanipulation - studies on biological ways to reduce algal abundance and eliminate blue-greens*. Limnological Research Center, Univ. of Minnesota, Minneapolis, Minnesota, Intern. Report no. 19, 251 pp.
- STAROSTKA V.J., APPELEGATE R.L., 1970, Food selectivity of bigmouth buffalo, *Ictiobus cyprinellus*, in Lake Poinsett, South Dakota. *Trans. am. Fish. Soc.*, 99, 571-576.
- STRAUSS R.E., 1979, Reliability estimates for IVLEV's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. *Trans. am. Fish. Soc.*, 108, 344-352.
- TINBERGEN L., 1960, The dynamics of insect and bird population in pine woods. *Arch. Neerl. Zool.*, 13, 259-473.
- VANDERPLOEG H.A., SCAVIA D., 1979, Two electivity indices for feeding with special reference to zooplankton grazing. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36, 362-365.
- VINYARD G.L., 1980, Differential prey vulnerability and predator selectivity: the effects of evasive prey on sunfish (*Lepomis*) predation. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 37, 2294-2299.
- VINYARD G.L., DRENNER R.W., HANZEL D.A., 1982, Feeding success of hatchery-reared Kokanee salmon when presented with zooplankton prey. *Prog. Fish. Cult.*, 44, 37-39.
- VOLKOVA L.A., 1973, The effects of light intensity on the availability of food organisms to some fishes of Lake Baikal. *J. Ichthyol.*, 13, 591-602.
- WALTERS V., 1966, On the dynamics of filter feeding by the wavyback skipjack (*Euthynnus affinis*). *Bull. mar. Sci.*, 16, 209-221.
- WARE D.M., 1971, Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) the effect of experience. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 28, 1847-1852.
- WARE D.M., 1972, Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 29, 1193-1201.
- WERNER E.E., 1977, Species packing and niche complementarity in three sunfishes. *Am. Nat.*, 111 (975), 553-578.
- WERNER E.E., 1979, Niche partitioning by food size in fish communities. In *Predator-prey systems in fisheries management*. R.H. Stroud & H. Clepper (Eds.), Sport Fishing Institute, Washington, D.C., USA, 311-322.
- WERNER E.E., HALL D.J., 1976, Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. *Science*, 191, 404-406.
- WERNER E.E., MITTELBACH G.G., HALL D.J., 1981, The role of foraging profitability and experience in habitat use by bluegill sunfish. *Ecology*, 62 (1), 116-125.
- WERNER E.E., GILLIAM J.F., HALL D.J., MITTELBACH G.G., 1983a, An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, 64, 1540-1548.
- WERNER E.E., MITTELBACH G.G., HALL D.J., GILLIAM J.F., 1983b, Experimental test of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. *Ecology*, 64, 1525-1539.
- WERNER E.E., HALL D.J., LAUGHLIN D.R., WAGNER D.L., WILSMANN L.A., FUNK F.C., 1977, Habitat partitioning in a freshwater fish community. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 34, 360-370.
- WINDELL J.T., 1978, Digestion and the daily ratio of fishes. In *Ecology of Freshwater Fish Production*. S.D. Gerking (Ed.), John Wiley and Sons, New-york, 159-183.

WONG B., WARD F.J., 1972, Size selection of *Daphnia pulex* by yellow perch (*Perca flavescens*) fry in West Blue Lake, Manitoba. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 29, 1761-1764.

WRIGHT D.I., O'BRIEN W.J., LUECKE C., 1983, A new estimate of zooplankton retention by gill rakers and its ecological significance. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 112, 638-646.

ZARET T.M., 1980, *Predation and fresh-water communities*. Yale Univ. Press, New Haven, 187 pp.