Le régime alimentaire des stades larvaires de *Chaoborus flavicans* (Diptera : Chaoboridae) dans une lagune d'épuration des eaux usées du Sud-Ouest de la France

M. Durieu¹
A. Thomas²

Mots clés : lagune d'épuration, *Chaoborus flavicans*, régime alimentaire, Indice d'Importance Relative.

Le régime alimentaire des larves de *Chaoborus flavicans* a été étudié dans le troisième bassin (profondeur = 0,8 m) de la lagune d'épuration des eaux usées d'un village de l'Aveyron. Sur un cycle annuel, l'eau a été constamment saturée en oxygène à la surface ; sur le fond, le pourcentage de saturation a varié entre 62,8 et 141,4%. La température de l'eau a varié de 4,6 à 25,7°C. La concentration moyenne annuelle en chlorophylle *a* a été de 99,3 µg/l, et la biomasse annuelle moyenne de zooplancton de 4,4g/m² en poids sec, incluant en particulier *Brachionus calyciflorus* et *Polyarthra remata* (Rotifères), et *Daphnia pulex* (Cladocères). La population de *C. flavicans* réalise cinq générations par an et sa densité a varié entre 1931 et 21586 individus/m². Le pourcentage d'estomacs vides n'est pas significativement différent pour les quatre stades larvaires. La caractérisation du régime alimentaire des larves a fait appel aux indices : de Fréquence, de Contribution Numérique, de Contribution Pondérale, et tout particulièrement d'Importance Relative — déjà utilisé en ichthyologie (Pinkas et al. 1971). Aux trois premiers stades, les larves se nourrissent exclusivement de *B. calyciflorus*. Au contraire, les larves de stade IV présentent une grande euryphagie, pas significativement différente sur le fond et en pleine eau. L'Indice d'Importance Relative et l'Indice de Sélectivité (Vanderploeg & Scavia 1979) indiquent que ces dernières exploitent les ressources trophiques de la lagune selon un gradient de vulnérabilité décroissante des proies.

The food of the larval instars of *Chaoborus flavicans* (Diptera : Chaoboridae) in a purification lagoon for waste water in the South-West of France

Keywords : purification lagoon, lake typology, macrobenthos, diet, Index of Relative Importance.

The food of larvae of *Chaoborus flavicans* was studied in the third basin (depth = 0,8 m) of a purification lagoon for waste water from a village. On an annual basis, the water was always saturated with oxygen at the surface, but saturation varied between 62,8 and 141,4 on the bottom. The mean annual concentration of chlorophyll *a* was 99,3µg/l and the mean annual biomass of zooplankton was 4,4g dry weight/m² ; the most important species being *Brachionus calyciflorus* and *Polyarthra remata* (rotifers), and *Daphnia pulex* (cladoceran). The population of *C. flavicans* attained five generations per year and its density varied from 1931 to 21586 larvae/m². The percentage of empty stomachs was not significantly different for the four larval instars. The food of the larvae was characterized by the following indices : Frequency, Numerical Contribution, Contribution by Weight, and especially Relative Importance, an index already used for fish (Pinkas et al. 1971). The first three larval instars fed exclusively on *B. calyciflorus*. In contrast, for the fourth instar the larvae fed on a wide range of food that was not significantly different on the bottom or in open water. The Index of Relative Importance and the Index of Selectivity (Vanderploeg & Scavia 1979) indicated that the latter larvae exploited the food resources of the lagoon along a gradient of decreasing vulnerability for the prey.

1. Introduction

Les larves de *Chaoborus* sont de puissants prédateurs qui présentent un éventail alimentaire très large.

Leur présence dans des milieux variés et leur abondance parfois importante (Bass & Sweet 1984, Cressa & Lewis 1984) peuvent être à l'origine d'un impact considérable sur les communautés animales des milieux dans lesquels elles vivent. De nombreux travaux ont apporté une connaissance assez précise du comportement alimentaire des larves de *Chaoborus*. Leurs principales proies sont des crustacés, Cladocères et Copépodes (Fedorenko 1975a et b, Lewis 1977, Hare & Carter 1987, Lair 1990, Riessen 1990, Arnott & Vanni 1993 etc.), et des Rotifères (Moore & Gilbert

1. Institut Aquapure, Pradines, 12160 Baraqueville, France.
2. Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Paul Sabatier, ERS 103, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France.

1987, Moore 1988 a et b, Havens 1990). Occasionnellement, ces larves peuvent se nourrir de larves d'insectes (Sirokova 1968), de vers (Parma 1971, Pastorok 1979), de cellules phytoplanctoniques (Sirokova 1968, Parma 1971, Green et al. 1973, Hare & Carter 1987, Shei et al. 1988) et même de jeunes alevins (Slabber 1778 et Felt 1904, cités par Parma 1971). L'utilisation des ressources alimentaires par les larves de *Chaoborus* et la sélectivité de ces dernières ont donné lieu à de multiples travaux (Sirokova 1968, Swift & Fedorenko 1975, Lewis 1977, Pastorok 1979, Riessen et al. 1984, Moore & Gilbert 1987). Ces derniers ont permis une estimation de l'impact de la prédation exercée par ce genre sur les communautés zooplanctoniques (Pastorok 1980, Chimney et al. 1981, Moore & Gilbert 1987, Vanni 1988, Christoffersen 1990, Havens 1990, Stenson 1990). L'étude du régime alimentaire des larves, souvent limitée au dernier stade, le stade IV, est basée sur l'analyse de leurs contenus stomacaux, appuyée sur des indices traduisant l'importance numérique ou pondérale des diverses proies (Fedorenko 1975b, Hare & Carter 1987, Moore 1988b).

Nous avons étudié le régime alimentaire de *Chaoborus flavicans* (Meigen, 1830) aux quatre stades larvaires, dans l'étang d'épuration des eaux usées d'un petit village de l'Aveyron, en utilisant un indice (Pinkas et al. 1971) qui ne privilégie individuellement ni la densité des populations de proies, ni leur biomasse. L'évolution annuelle de cet indice et de la sélectivité des différents stades larvaires devrait permettre de mieux comprendre le comportement alimentaire de *C. flavicans* en fonction des successions zooplanctoniques saisonnières.

2. Milieu étudié

Située au S.O. du Massif Central, à 400 m d'altitude, la station d'épuration par lagunage de la Salvétat-Peyrales a été réalisée en 1989. D'une capacité de 700 Eq/h, cette station fonctionne en sous-saturation car elle reçoit une charge de seulement 350 Eq/h. Elle est constituée d'une série de trois bassins successifs dont le dernier a servi de support à cette étude. Ce bassin à fond plat, d'une profondeur moyenne de 0,80 m et d'une superficie de 1700 m², présente les caractéristiques d'un petit étang eutrophe abritant de fortes populations d'invertébrés (Rotifères, Cladocères, larves d'insectes, en particulier Chironomidae et *C. flavicans*), tout en étant exempt de populations piscicoles.

Les caractéristiques physico-chimiques de l'eau (température, pH, transparence, concentrations en oxygène, en composés azotés et en composés phosphorés) ont été suivies pendant un an selon un rythme

de relevés hebdomadaires, hormis lors des mois les plus froids (novembre à février) au cours desquels la périodicité des mesures a été mensuelle.

Les différentes caractéristiques physico-chimiques de la lagune étudiée sont celles d'un milieu très fortement eutrophe. La température (Fig. 1) de l'eau varie entre 4,6 et 25,7 °C et il n'existe pas de différence significative entre la surface et le fond ($X^2 = 0,045 < 3,841$ au seuil de 5 % et pour 1 ddl). Riches en composés azotés (les concentrations moyennes en N-NO₃, N-NO₂, et N-NH₄ sont respectivement de 3,6, 0,3 et 3,6 mg/l) et en composés phosphorés (la concentration moyenne en P-PO₄ est de 2,7 mg/l), les eaux de ce milieu sont propices à un fort développement du phytoplancton (la concentration moyenne en Chlorophylle *a* est de 99,3 µg/l). Ce dernier assure une bonne oxygénation (Fig. 2) tant en surface (en moyenne 142,0 ± 43,3 % d'O₂) que près du fond (en moyenne 102,1 ± 39,3 % d'O₂) et empêche de ce fait la création d'une zone anoxique.

3. Matériels et méthodes

Le zooplancton et les larves de *C. flavicans* ont été collectés pendant une année, selon la même périodicité que les mesures physico-chimiques. Le zooplancton de grande taille, crustacés et larves pélagiques de *C. flavicans*, a été prélevé par traits de filets horizontaux (vide de maille : 150 µm ; diamètre : 0,20 m) sur 15 m et échelonnés tous les 0,20 m, de la surface jusqu'au fond, afin d'échantillonner toute la colonne d'eau. Le zooplancton de petite taille (Rotifères, nauplii de Copépodes) qui échappe aux traits de filet a été prélevé grâce à une bouteille autofermante horizontale de type Van Dorn, d'une capacité de 5 litres ; ces prélèvements, réalisés tous les 0,20 m de profondeur, ont été filtrés sur un tamis de vide de maille de 25 µm.

Les populations benthiques, 63,8 ± 27,9 % du total, ont été échantillonnées grâce à un carottier (type KB) d'une surface de 40,7 cm². Lors de chaque campagne d'échantillonnage, vingt carottes ont été prélevées, lavées sur un tamis de vide de maille de 300 µm (Jonasson 1955), puis les organismes ont été extraits du sédiment par flottation (Anderson 1959).

La fixation des échantillons planctoniques et benthiques a été effectuée au formol à 4 %.

Les individus des espèces zooplanctoniques et zoobenthiques ont été identifiés en utilisant les travaux de Pontin (1978), Pourriot & Francez (1986), Amoros (1984), Harding & Smith (1960), Saether (1967), Parma (1969) et Balvay (1977), puis dénombrés sous loupe binoculaire (x 20 à 40). L'abondance de certaines

Fig. 1. Évolution annuelle de la température moyenne de l'eau (au midi solaire).

Fig. 1. Annual changes in the mean temperature of the water (at mid-day).

Fig. 2. Évolution annuelle de la concentration moyenne et du pourcentage de saturation moyen en oxygène dissous (au midi solaire).

Fig. 2. Annual changes in the mean concentration and mean percentage saturation for dissolved oxygen (at mid-day).

espèces a parfois rendu nécessaire la réalisation de sous-échantillons dont la précision a été testée par un test de χ^2 . Il en résulte que le fractionnement des échantillons s'est toujours effectué avec une précision supérieure à 95 % ($\chi^2 = 2,03 < 12,833$ au seuil de 5 % et pour 5 ddl). Les densités de populations résultent de la sommation des densités benthiques et des densités planctoniques par unité de surface. Ces dernières sont calculées par : addition des abondances au m^3 à chaque

profondeur retenue, division par quatre et multiplication par 0,8 m (profondeur moyenne).

L'estimation de la biomasse des différentes espèces a été basée, d'une part sur des poids secs dans le cas des Rotifères, et d'autre part sur des équations de régression de type $W = aL^b$, en ce qui concerne les Crustacés et les larves de *C. flavicans* (Tableau 1). Les mesures de longueur ont été réalisées sous loupe binoculaire ($\times 40$) avec une précision de $\pm 25 \mu m$.

Tableau 1. Poids secs des principales espèces en μm (L : longueur corporelle en μm pour les Cladocères et les Copépodes, et en mm pour les larves de *C. flavicans*).

Table 1. Dry weights of the chief species in μm (L : body length in μm for the cladocerans and copepods, and in mm for the larvae of *C. flavicans*).

Espèces	Poids sec (μg)	Références
<i>B. calyciflorus</i>	0,20	Moore 1988b
<i>F. longiseta</i>	0,42	Dumont <i>et al.</i> 1975
<i>K. quadrata</i>	0,32	"
<i>A. priodonta</i>	0,44	Bottrell <i>et al.</i> 1976
<i>P. remata</i>	0,74	"
<i>D. pulex</i>	$2,4 \cdot 10^{-8}$ L 2,77	Dumont <i>et al.</i> 1975
<i>C. vicinus</i> (copépodites et nauplii)	$1,1 \cdot 10^{-5}$ L 1,89	"
<i>C. vicinus</i> (adultes)	$4,9 \cdot 10^{-8}$ L 2,75	"
<i>C. flavicans</i> (stade I)	0,6769 L 1,478	Dumont et Balvay 1979
<i>C. flavicans</i> (stade II)	0,0533 L 3,4906	"
<i>C. flavicans</i> (stade III)	0,0252 L 3,9229	"
<i>C. flavicans</i> (stade IV)	0,0010 L 5,4704	"

La technique d'analyse des contenus stomacaux a été empruntée à Swift & Fedorenko (1973). A quelques modifications mineures près, le mode opératoire est le suivant : les larves triées par stade larvaire sont prises au hasard ; leur estomac est délicatement arraché, déposé sur une lame de verre et dilacéré à l'aide de pinces fines. L'observation sous microscope ($\times 100$) permet d'identifier le matériel stomacal (lorsque ceci est possible) et de le mesurer à $10 \mu\text{m}$ près. L'analyse des contenus stomacaux aux quatre stades larvaires a été réalisée selon une fréquence mensuelle.

L'interprétation des aspects du régime alimentaire des larves de *C. flavicans* est facilitée par le calcul de divers indices : Indice de Vacuité (% I.V.), Indice de Fréquence (% F.), Contribution Numérique (% C.N.), Contribution Pondérale (% C.P.) (Green *et al.* 1973; Fedorenko 1975b, Lewis 1977, Chimney *et al.* 1981, Moore 1988b, Shei *et al.* 1988).

Néanmoins, bien que relativement précis, tous ces indices présentent individuellement des inconvénients qui faussent la réalité. Par exemple, les méthodes numériques favorisent la prise en compte des petites proies nombreuses, dont le poids ou le volume ne re-

présentent au contraire qu'une faible part du régime alimentaire, et inversement en ce qui concerne l'Indice Pondéral.

L'utilisation de l'Indice d'Importance Relative (% I.R.I.) de Pinkas *et al.* (1971), — utilisé en ichtyologie — est la résultante de la combinaison de % F., % C.N. et % C.P., et permet une approche plus satisfaisante de la réalité (Hyslop 1980).

$$\% \text{IRI}_i = \frac{[(\% \text{CN}_i + \% \text{CP}_i) \times \% \text{F}_i] \times 100}{\sum (\% \text{CN}_i + \% \text{CP}_i) \times \% \text{F}_i}$$

avec i (type de proie) = 1, ..., n .

D'autre part, la sélectivité présentée par les larves de *C. flavicans* vis-à-vis de leurs principales proies a été estimée par le calcul de l'indice de Vanderploeg & Scavia (1979).

$$W_i = (R_i / P_i) / \sum (R_i / P_i)$$

avec : R_i : % de l'espèce i dans le régime alimentaire
et P_i : % de l'espèce i dans le milieu naturel.

Les valeurs comprises entre 0 et $1/n$ indiquent un «évitement», tandis que les valeurs supérieures à $1/n$ sont révélatrices, au contraire, d'une «préférence».

4. Résultats

Le peuplement zooplanctonique est largement dominé par les Rotifères qui représentent 58,5 à 100 % (moyenne : 94,8 %) des effectifs des populations zooplanctoniques (Fig. 3) et 2,5 à 100 % (moyenne : 74,3 %) de leur biomasse (Fig. 4). Les crustacés sont temporairement dominants, par suite du développement massif des Daphnies, au printemps mais surtout en automne. Grâce à une succession d'espèces, les Rotifères domi-

nent les peuplements zooplanctoniques d'avril à octobre, et *D. pulex* prédomine durant l'autre partie de l'année (novembre à avril). En valeur absolue, la biomasse zooplanctonique est considérable, fluctuant entre 0,04 et 21,5 g (poids sec)/m² (moyenne = 4,4 g/m²).

Ce type de plan d'eau fortement eutrophe est caractérisé par la faible diversité spécifique de la faune zooplanctonique (Amoros 1984, Cauderlier 1985, Guerrin 1990). L'analyse des contenus stomacaux a permis

Fig. 3. Abondances relatives des principales espèces du zooplancton (en pourcentages de l'effectif total).

Fig. 3. Relative abundance of chief species of zooplankton (as percentages of the total).

Fig. 4. Biomasses relatives des principales espèces du zooplancton.

Fig. 4. Relative biomass of chief species of zooplankton.

d'identifier les proies les plus représentées dans le régime alimentaire de *C. flavicans* : il s'agit des Rotifères *Brachionus calyciflorus*, *Filinia longiseta* et *Keratella quadrata*, du Cladocère *Daphnia pulex* et du Copépode *Cyclops vicinus*. D'autres types de proies ont pu être identifiés : les Rotifères *Polyarthra remata*, *Asplanchna priodonta*, des larves de Chironomidae, de Culicidae, de Notonectidae, de Dytiscidae et de *C. flavicans* (cannibalisme), un ostracode du genre *Cypria*, l'Oligochète *Tubifex tubifex*, mais leur présence dans les contenus stomacaux est rare. Les résultats suivants sont basés sur les espèces zooplanctoniques fréquemment ingérées.

La densité de la population de *C. flavicans* (Fig. 5) est relativement importante, variant de 1 931 individus/m² à la fin de l'hiver, à 21 586/m² à la fin de l'automne suivant (moyenne : $8\,465 \pm 5\,231$ individus/m²). La biomasse de cette population fluctue entre 0,492 et 6,130 g/m² (moyenne : $2,533 \pm 1,310$ g/m²). Le cycle biologique et

la production de *C. flavicans* seront étudiés en détail prochainement (Durieu, en préparation).

Le niveau trophique élevé de la lagune et les conditions abiotiques favorables (température élevée, bonne oxygénation etc.), permettent le développement de cinq générations par an. Le quatrième stade larvaire, prédominant, représente respectivement 8,3 à 100 % (moyenne = 68,9 %) de la densité, et 60,0 à 100 % (moyenne = 94,0 %) de la biomasse de cette population.

L'analyse des contenus stomacaux des larves de *C. flavicans* a révélé qu'une proportion non négligeable d'entre elles présentait un estomac vide ou contenant des éléments non identifiants (Tableau 2). Les résultats suivants ne reposent donc que sur la fraction identifiable des contenus stomacaux, c'est-à-dire sur seulement 34,5, 43,9, 49,9 et 30,2 % des larves analysées, respectivement des stades I à IV.

Fig. 5. Évolution annuelle de l'effectif total (larves et nymphes) de *C. flavicans*.

Fig. 5. Annual changes in the total abundance of larvae and pupae of *C. flavicans*.

Tableau 2. Nombre de larves analysées pour chacun des quatre stades de *C. flavicans*, pourcentages d'estomacs vides (% I.V.) et d'estomacs contenant de la nourriture identifiable (% I.) ou non identifiable (% N.I.).

Table 2. Number of larvae examined for each of four stages of *C. flavicans*, percentages of empty stomachs (% I.V.) and stomachs containing identifiable (% I.) and non-identifiable (% N.I.) food.

Stade	Nombre	% I.V.	% N.I.	% I.
I	117	$54,7 \pm 9,0$	$10,8 \pm 6,5$	$34,5 \pm 11,0$
II	182	$40,4 \pm 15,0$	$15,7 \pm 9,9$	$43,9 \pm 17,5$
III	182	$40,1 \pm 8,2$	$10,0 \pm 7,6$	$49,9 \pm 8,1$
IV	883	$51,1 \pm 11,6$	$19,1 \pm 6,9$	$30,2 \pm 12,7$

Les larves de stade IV analysées proviennent à la fois des prélèvements planctoniques (554 individus) et des prélèvements benthiques (329 individus) sans distinction. En effet, les indices de vacuité des estomacs, et de fréquence, de contributions numérique et pondérale des espèces ingérées, ne permettent pas la distinction de différences significatives entre les régimes alimentaires des larves de stade IV en fonction de leur provenance, planctonique ou benthique ($\chi^2 = 0,008$ à $3,438 < 3,841$ au seuil de 5 % pour 1 ddl).

Toutefois une évolution des valeurs de l'indice de vacuité des estomacs au stade IV peut être relevée au cours de l'année (Fig. 6), en fonction du pourcentage de larves situées sur le fond lors du prélèvement. Les valeurs minimales de l'indice de vacuité sont observées durant l'été, lorsque le pourcentage de larves «benthiques» est minimal. Cette observation est à mettre en relation avec la plus grande disponibilité en proies durant la période estivale, mais aussi avec une probabilité de rencontre proie-prédateur moindre lorsque les larves sont sur le fond. Il en résulte que les larves de stade IV présentent de forts indices de vacuité en hiver par la combinaison des facteurs : faibles densités de population des proies, phase benthique prolongée et métabolisme ralenti par les basses températures.

L'indice d'importance relative de chaque espèce de proie, tenant compte à la fois de leur présence et de leur abondance dans les estomacs de larves de stade IV, est présenté dans le Tableau 3. Au cours de l'année,

cet indice (Fig. 7) évolue, à quelques exceptions près (*P. remata*, *A. priodonta*), selon la succession d'espèces observée dans le milieu naturel (Fig. 4).

La sélectivité (Tableau 4) des larves vis-à-vis des différentes proies selon l'indice de Vanderploeg & Scavia (1979) est positive pour les valeurs supérieures à 0,20 ($= 1/n$, avec $n = 5$: *B. calyciflorus*, *F. longiseta*, *K. quadrata*, *D. pulex*, *C. vicinus*) et négative en dessous. Nous constatons que seules deux espèces (*B. calyciflorus* et *D. pulex*) sont sélectionnées positivement par les larves du stade IV. Il s'agit des deux espèces les plus représentées dans le milieu et nous pouvons observer que les larves de dernier stade «préfèrent» les proies de grande taille : elles sélectionnent positivement les Daphnies dont la taille varie entre 250 et 1200 μm (moyenne = $603 \pm 177 \mu\text{m}$). Sur un bilan annuel (Fig. 8), il apparaît une nette tendance des larves de stade IV à la sélection de proies de grande taille : les Daphnies sont des proies activement «recherchées» dès lors qu'elles sont présentes dans le peuplement zooplanctonique.

5. Discussion et conclusion

La présente analyse des contenus stomacaux met en évidence de fortes valeurs de l'indice de vacuité comparativement aux 90 % d'estomacs pleins observés par Green et al. (1973). Cependant, en tenant compte du fait que nos prélèvements ont été réalisés au midi solaire, nos résultats sont comparables à ceux de

Fig. 6. Évolution annuelle de l'indice de vacuité (% I.V.) des larves de *C. flavicans* au stade IV.

Fig. 6. Annual changes in the index of empty stomachs (% I.V.) for instar IV larvae of *C. flavicans*.

Tableau 3. Fréquence (% F.), Contribution Numérique (% C.N.), Contribution Pondérale (% C.P.), et Indice d'Importance Relative (% I.R.I.) des différentes proies dans les contenus stomacaux de *Chaoborus flavicans* aux quatre stades larvaires.

Table 3. Frequency (% F.), Numerical Contribution (%C.N.), Contribution by Weight (% C.P.), and Index of Relative Importance (% I.R.I.) of different prey in the stomach contents of the four larval instars of *C. flavicans*.

Indices		<i>B. calicyflorus</i>	<i>F. longiseta</i>	<i>K. quadrata</i>	<i>D. pulex</i>	<i>C. vicinus</i>
% F.	Stade I	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade II	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade III	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade IV	61,8 ± 34,4	1,3 ± 3,0	9,0 ± 17,0	29,0 ± 30,2	0,5 ± 1,5
% C.N.	Stade I	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade II	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade III	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade IV	60,8 ± 34,1	0,9 ± 2,0	7,9 ± 16,1	27,9 ± 27,8	0,5 ± 1,5
% C.P.	Stade I	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade II	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade III	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade IV	42,5 ± 37,6	1,6 ± 3,6	8,3 ± 14,5	45,8 ± 37,9	1,9 ± 6,2
% I.R.I.	Stade I	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade II	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade III	100,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	Stade IV	60,7 ± 39,3	0,2 ± 0,4	8,0 ± 17,5	31,0 ± 35,6	0,1 ± 0,4

Fig. 7. Évolution annuelle de l'Indice d'Importance Relative (% I.R.I.) des proies des larves de *C. flavicans* au stade IV.

Fig. 7. Annual changes in the Index of Relative Importance (% I.R.I.) for prey of instar IV larvae of *C. flavicans*.

Tableau 4. Indices de Sélectivité (W) de *C. flavicans* aux quatre stades larvaires pour les principales espèces de proies.Table 4. Indices of Selectivity (W) of the four larval instars of *C. flavicans* for the principal species of prey.

Proies	Stade I	Stade II	Stade III	Stade IV
<i>B. calicyflorus</i>	1,00 ± 0,00	1,00 ± 0,00	1,00 ± 0,00	0,29 ± 0,40
<i>F. longiseta</i>	0,00 ± 0,0	0,00 ± 0,0	0,00 ± 0,0	0,00 ± 0,00
<i>K. quadrata</i>	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,12 ± 0,22
<i>D. pulex</i>	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,52 ± 0,40
<i>C. vicinus</i>	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,09 ± 0,25

Fig. 8. Évolution annuelle de la sélectivité des larves de *C. flavicans* au stade IV, en fonction des différentes proies.Fig. 8. Annual changes in the selectivity of instar IV larvae of *C. flavicans* as a function of different prey.

Lewis (1977) et de Chimney et al. (1981) qui rapportent des indices de vacuité supérieurs le jour par rapport à la nuit, ainsi que des valeurs supérieures pour les larves du stade I. Toutefois, contrairement à Lewis (1977) qui note une diminution du nombre d'estomacs vides avec la croissance des larves, nous observons que les indices de vacuité aux quatre stades larvaires (durant la période où tous les stades larvaires sont présents dans le milieu, l'indice de vacuité moyen des larves de stades IV est de $40,0 \pm 9,0$ %) ne sont pas significativement différents ($\chi^2 = 3,619 < 7,815$ au seuil de 5 % et pour 3 ddl) même si ceux des larves de stade I sont nettement inférieurs, traduisant des aptitudes moindres à la prédation.

La présence simultanée des larves de stades I, II et III, de juin à octobre, s'accompagne d'une plus grande

stabilité des indices de vacuité aux stades II, III et IV, s'expliquant par la prédominance des Rotifères, proies ne permettant pas aux larves les plus âgées d'exploiter pleinement l'étendue de leurs aptitudes à la prédation. Il en résulte que face à ces proies de petite taille, les larves de stade II à IV ont des capacités prédatrices similaires. Bien que plusieurs auteurs (Green et al. 1973, Hare & Carter 1987) aient démontré que les larves de *Chaoborus* se nourrissaient non seulement de zooplancton mais aussi de cellules algales et ce, même en présence de proies animales (Shei et al. 1988), nous ne pouvons confirmer ces observations. Si l'analyse de contenus stomacaux nous a permis de noter la présence d'algues (*Scenedesmus*, *Chlorella*, *Volvox*, *Euglena*, *Pediastrum*), ce n'est que de manière anecdotique et jamais massivement comme le rapportent Shei et al.

(1988). Les larves des jeunes stades ingèrent certainement du phytoplancton, mais nous n'avons pu établir de manière irréfutable si les cellules algales observées dans les contenus stomacaux provenaient des proies zooplanctoniques herbivores, ou si, au contraire, elles avaient été directement ingérées, que ce soit activement ou passivement.

La dominance des proies de petite taille, c'est-à-dire des Rotifères, est déterminante pour la survie des jeunes stades larvaires (Moore & Gilbert 1987), inaptes à la manipulation et à l'ingestion des proies de grande taille, telles que les Cladocères et les Copépodes. Les trois premiers stades présentent des régimes alimentaires identiques, basés uniquement sur les Rotifères et plus précisément sur *B. calyciflorus*. Malgré des aptitudes croissantes à la prédation (Fedorenko 1975a, Shei et al. 1988), les larves de stade II et III n'élargissent pas leur éventail alimentaire par rapport aux larves de stade I (Tableau 5). Si la longueur de la capsule céphalique des larves augmente considérablement après chaque mue, la taille moyenne des proies ingérées aux trois premiers stades reste stable. Lorsque *B. calyciflorus* se raréfie, le comportement prédateur des larves de stades I et III ne s'exerce pas au détriment d'autres espèces de Rotifères. L'importance de *B. calyciflorus* dans le régime alimentaire des jeunes stades larvaires s'explique par le fait que cette proie de petite taille est présente toute l'année, abondante et sans défenses morphologiques (contrairement à *K. quadrata*, *F. longiseta*, *P. remata*), ni réaction de fuite, ce qui la rend très vulnérable et aisément ingérable (Pastorok 1981, Riessen et al. 1984 et 1988). Malgré la présence d'autres proies potentielles, les trois premiers stades restent sélectifs envers une proie

facile à capturer et à ingérer, c'est-à-dire une proie dont la prédation requiert peu d'énergie, et présente ainsi une profitabilité élevée (Moore & Gilbert 1987).

Les larves de stade IV ont des capacités de prédation nettement plus étendues que celles des stades précédents (Swift & Forward 1981). L'augmentation du diamètre de la bouche (Moore 1988b) et de la longueur de la capsule céphalique (Tableau 5) permettent *de facto* au stade IV la manipulation et l'ingestion de proies de taille plus importante. L'éventail alimentaire s'étend ainsi aux diverses espèces de Rotifères mais aussi aux crustacés *D. pulex* et *C. vicinus*.

Les indices de fréquence (% F.) et de contribution numérique (% C.N.) donnent des résultats relativement similaires, car très souvent une seule proie est mise en évidence dans l'estomac des larves disséquées. La comparaison des résultats obtenus par le calcul de ces deux indices et de ceux obtenus par le calcul des contributions pondérales (% C.P.) divergent et ne permet pas de définir les caractéristiques du régime alimentaire des larves de stade IV.

L'évolution annuelle de l'indice d'importance relative des différentes proies dans le régime alimentaire des larves de stade IV dépend directement de leur abondance dans l'environnement. De mai à octobre, *B. calyciflorus* représente de 24,1 à 83,9 % du peuplement zooplanctonique, et de 77,2 à 100 % du régime alimentaire des larves de stade IV. *D. pulex*, peu abondante dans le milieu (0 à 18,4 %), ne constitue qu'une faible fraction de l'alimentation de ces larves (0 à 15,4 %). D'octobre à avril, les Cladocères sont nettement plus nombreux dans le milieu (4,4 à 41,5 %) mais aussi dans les estomacs des larves (25,6 à 99,7 %). Durant cette période, *B. calyciflorus* constitue 0 à 95,6 % du

Tableau 5. Longueur moyenne des capsules céphaliques (L.C.C.) de *C. flavicans* aux quatre stades larvaires, et longueur moyenne des proies (L.P.) ingérées ($\pm$ S.D.). (N.L. : nombre de larves ; N.P. : nombre de proies).

Table 5. Mean length of the head capsules (L.C.C.) for the different larval stages of *C. flavicans* and the mean length of the prey (L.P.) ingested ($\pm$ S.D.). (N.L. : number of larvae ; N.P. : number of prey).

	L.C.C. (mm)	N.L.	L.P. (mm)	N.P.
Stade I	0,247 $\pm$ 0,029	71	0,098 $\pm$ 0,017	63
Stade II	0,401 $\pm$ 0,053	72	0,105 $\pm$ 0,021	162
Stade III	0,721 $\pm$ 0,056	74	0,112 $\pm$ 0,034	218
Stade IV	1,212 $\pm$ 0,058	257	0,282 $\pm$ 0,240	330

peuplement zooplanctonique et entre pour 0 à 47,5 % dans le régime de ce stade larvaire. L'indice d'importance relative des diverses proies met en évidence la prépondérance de *B. calyciflorus* et celle, à un degré moindre, de *D. pulex* dans le régime alimentaire des larves de stade IV. L'indice d'importance relative de chaque proie est très proche de ceux de sa fréquence et de sa contribution numérique. Ces deux derniers indices sont similaires du fait que les estomacs des larves ne contiennent souvent qu'une seule proie. Ils influent très fortement sur le calcul de l'Indice d'Importance Relative et contribuent ainsi à l'obtention de résultats voisins, d'autant plus que leur effet n'est pas contrebalancé par les contributions pondérales, insuffisamment divergentes entre elles, les différences de poids entre les proies n'étant pas très importantes. Ainsi, une daphnie de taille moyenne ($603 \pm 177 \mu\text{m}$), soit 2,6 fois plus grande qu'un *B. calyciflorus* ($234 \pm 57 \mu\text{m}$), n'est que 6 fois plus lourde que ce dernier, dont le poids est de $0,2 \mu\text{g}$ ($W_{(\mu\text{g})} = 8,83 \cdot 10^{-5} L_{(\mu\text{m})}^{1,44}$, d'après Dumont et al. 1975).

Les résultats associés à l'indice d'importance relative sont confirmés par la sélectivité des larves de stade IV. En effet, *B. calyciflorus* et *D. pulex* sont positivement sélectionnées par les larves de *C. flavicans* ; cependant *D. pulex* est la proie la plus «recherchée». L'évolution annuelle de la sélectivité indique que les Cladocères, proies de grande taille, semblent activement «recherchés», même lorsqu'ils ne dominent pas le peuplement zooplanctonique. Les Copépodes sont rares à la fois dans le milieu et dans le régime des larves de stade IV. Cependant, malgré une sélectivité moyenne négative, ils peuvent être parfois fortement sélectionnés (octobre) lorsqu'ils sont plus abondants, et ce même en présence de fortes populations de Cladocères et de Rotifères. Les mêmes observations sont réalisées pour *K. quadrata*, la seconde espèce de Rotifères par ordre d'importance dans le régime des larves de stade IV. Pouvant composer jusqu'à 88,4 % du peuplement zooplanctonique et 67,0 % du régime alimentaire de ce stade larvaire, *K. quadrata* est l'objet d'une sélectivité maximale atteignant 0,82 en mai, malgré une sélectivité moyenne proche du seuil de neutralité. Enfin, une sélectivité négative est mise en évidence vis-à-vis des Rotifères *F. longiseta*, *P. remata* et *A. priodonta* qui n'apparaissent que très rarement dans les contenus stomacaux de *C. flavicans*. Ceci s'explique par leur faible abondance dans la lagune (*F. longiseta*, *A. priodonta*) et/ou parce qu'elles sont difficilement manipulables et ingérables, en raison de défenses morphologiques antiprédation (*F. longiseta*, *P. remata*).

D'après Pastorok (1981), la vulnérabilité des proies peut être considérée comme un bon élément de prédic-

tion de la sélectivité des larves de *Chaoborus* ; or cette vulnérabilité dépend du taux de rencontre proie-prédateur et de l'efficacité des proies à échapper à leur prédateur. Le taux de rencontre proie-prédateur (Giguerre et al. 1982) dépend essentiellement de la densité des populations et surtout de la vitesse de nage des proies (Pastorok 1981). Quant à l'aptitude de ces dernières à échapper à leur prédateur, elle est tributaire de la possession ou non de défenses antiprédation pré- ou post-contact (Walton 1988, Parejko 1991, Swift 1992). Riessen et al. (1984) ont analysé les composantes de l'acte de prédation des larves de *Chaoborus* jusqu'à la deuxième attaque incluse et ont calculé la vulnérabilité de diverses proies. Riessen & al. (1988) ont élaboré un modèle de vulnérabilité des proies, prédictif de la sélection de ces dernières. Il en a été conclu que les proies rapides, relativement petites, et en particulier dépourvues de défenses antiprédation, sont les plus vulnérables. Blais & Maly (1993) pensent que la sélection entre deux espèces de *Diaptomus* est conditionnée d'abord par la taille des proies, et ensuite que la sélection entre les sexes est déterminée par les différences de vitesse de nage. L'application du calcul des vulnérabilités relatives à notre étude (à partir des données empruntées à divers auteurs dont Pastorok 1981, Riessen et al. 1984, Moore & Gilbert 1987, Moore 1988b, Riessen et al. 1988, Walton 1988...) des différentes proies des larves de stade IV, permet de confirmer les résultats de Riessen et al. (1984). En effet, dans le sens d'une vulnérabilité décroissante des proies, nous obtenons une succession d'espèces identique à celle établie à la suite du calcul de l'indice d'importance relative, c'est-à-dire : *B. calyciflorus* > *D. pulex* > *K. quadrata* > *C. vicinus* > *F. longiseta*. La sélectivité des larves de stade IV repose donc principalement sur la vulnérabilité des proies.

L'Indice d'Importance Relative et l'Indice de Sélectivité permettent de classer les proies selon des gradients quasiment identiques. Notre étude indique que les trois premiers stades larvaires sélectionnent uniquement *B. calyciflorus* et se développent à ses dépens. Les larves de stade IV sont des prédateurs opportunistes capables d'assurer leur croissance sur un large éventail d'espèces zooplanctoniques. Cependant lorsque la diversité des espèces le permet, ce stade larvaire recherche préférentiellement les espèces les plus vulnérables et les plus profitables (Moore & Gilbert 1987). Ceci permet d'expliquer pourquoi *B. calyciflorus* est la proie la plus importante de son régime alimentaire, malgré une sélection nettement inférieure à celle de *D. pulex*. En effet le Rotifère *B. calyciflorus* est abondant et sans défense ; il constitue ainsi, durant presque toute l'année, une ressource alimentaire très vulnérable et très profitable aux larves de *C. flavicans*.

Remerciements

Nous avons plaisir à remercier Narcisse Giani, Toulouse, et Gérard Balvay, Thonon-les-Bains pour leur avis judicieux, ainsi que Pat McCafferty, West Lafayette, Indiana, pour son assistance.

Travaux cités

- Amoros C. 1984. — Crustacés Cladocères. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 55 : 148-176.
- Anderson R.O. 1959. — A modified flotation technique for sorting bottom fauna samples. *Limnol. Oceanogr.*, 4 : 223-225.
- Arnott S.E. & Vanni M.J. 1993. — Zooplankton assemblages in fishless bog lakes : influence of biotic and abiotic factors. *Ecology*, 74 : 2361-2380.
- Balvay G. 1977. — Détermination des larves de *Chaoborus* (Diptera, Chaoboridae) rencontrés en France. *Ann. Hydrobiol.*, 8 : 27-32.
- Bass D. & Sweet M.H. 1984. — Do *Chaoborus* larvae migrate in temporary pools ? *Hydrobiologia*, 108 : 181-185.
- Blais J.M. & Maly E.J. 1993. — Differential predation by *Chaoborus americanus* on males and females of two species of *Diaptomus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50 : 410-415.
- Bottrell H.H., Duncan A., Gliwicz Z.M., Grygierek E., Herzig A., Hillbricht-Ilkowska A., Kurasawa H., Larsson P. & Weglenska T. 1976. — A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* 24 : 419-456.
- Cauderlier E. 1985. — Etude de la physicochimie et la production planctonique d'une lagune d'épuration (Lagune de Baraqueville, 700 m d'altitude) en vue de sa valorisation piscicole. Thèse d'Université, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 195 p.
- Chimney M.J., Winner R.W. & Seilkop S.K. 1981. — Prey utilization by *Chaoborus punctipennis* Say in a small eutrophic reservoir. *Hydrobiologia*, 85 : 193-199.
- Christoffersen K. 1990. — Evaluation of *Chaoborus* predation on natural populations of herbivorous zooplankton in a eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 200/201 : 459-466.
- Cressa C. & Lewis W.M.Jr. 1984. — Growth and development patterns in a tropical *Chaoborus* species and their ecological significance. *Arch. Hydrobiol.*, 100 : 21-28.
- Dumont H.J. & Balvay G. 1979. — The dry weight estimate of *Chaoborus flavicans* (Meigen) as a function of length and instars. *Hydrobiologia*, 64 : 139-145.
- Dumont H.J., Van de Velde I. & Dumont S. 1975. — The dry weight estimate of biomass in a selection of cladocera, copepoda and rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19 : 75-97.
- Fedorenko A.Y. 1975a. — Instar and species-specific diets in two species of *Chaoborus*. *Limnol. Oceanogr.*, 20 : 238-249.
- Fedorenko A.Y. 1975b. — Feeding characteristics and predation impact of *Chaoborus* (Diptera, Chaoboridae) larvae in a small lake. *Limnol. Oceanogr.*, 20 : 250-258.
- Felt E.P. 1904. — Mosquitos or Culicidae of New York State. *Bull. N.Y. State Mus.*, 79 (Entomol. 22 : 241-400). (Corethrinae, p. 354-374, pl. 12-13, 27-28).
- Giguere L.A., Delage A., Dill L.M. & Gerritsen J. 1982. — Predicting encounter rates for zooplankton : a model assuming a cylindrical encounter field. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 237-242.
- Green J., Corbet S.A. & Betney E. 1973. — Ecological studies on crater in West Cameroon. The blood of endemic cichlids in Barombi Mbo in relation to stratification and their feeding habits. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 170 : 299-308.
- Guerrin F. 1990. — Valorisation aquacole d'eaux usées traitées par lagunage naturel. Thèse d'Université, Univ. P. Sabatier, Toulouse : 297 p.
- Harding J.P. & Smith W.A. 1960. — A key to the British Freshwater Cyclopoid and Calanoid Copepods. Freshwater Biological Association, Sci. Publ., 18 : 56 p.
- Hare L. & Carter J.C.H. 1987. — Zooplankton populations and the diets of three *Chaoborus* species (Diptera, Chaoboridae) in a tropical lake. *Freshwat. Biol.*, 17 : 275-290.
- Havens K.E. 1990. — *Chaoborus* predation and zooplankton community structure in a rotifer-dominated lake. *Hydrobiologia*, 198 : 215-226.
- Hyslop E.J. 1980. — Stomach content analysis : a review of methods and their applications. *J. Fish. Biol.*, 17 : 411-429.
- Jonasson P.M. 1955. — The efficiency of sieving techniques for sampling freshwater bottom fauna. *Oikos*, 6 : 183-207.
- Lair N. 1990. — Effects of invertebrate predation on the seasonal succession of a zooplankton community : a two year study in lake Aydat, France. *Hydrobiologia*, 198 : 1-12.
- Lewis W.M.Jr. 1977. — Feeding selectivity of a tropical *Chaoborus* population. *Freshwat. Biol.*, 7 : 311-325.
- Moore M.V. 1988a. — Density-dependent predation of early instar *Chaoborus* feeding on multispecies prey assemblages. *Limnol. Oceanogr.*, 33 : 256-268.
- Moore M.V. 1988b. — Differential use of food resources by the instars of *Chaoborus punctipennis*. *Freshwat. Biol.*, 19 : 249-268.
- Moore M.V. & Gilbert J.J. 1987. — Age-specific *Chaoborus* predation on rotifer prey. *Freshwat. Biol.*, 17 : 223-236.
- Parejko K. 1991. — Predation by Chaoborids on typical and spined *Daphnia pulex*. *Freshwat. Biol.*, 25 : 211-217.
- Parma S. 1969. — Notes on the larval taxonomy, ecology, and distribution of Dutch *Chaoborus* species (Diptera, Chaoboridae). *Beaufortia*, 17 : 21-50.
- Parma S. 1971. — *Chaoborus flavicans* (Meigen) (Diptera, Chaoboridae) : an autoecological study. *Bronder. Offset n.v., Rotterdam* : 128 p.
- Pastorok R.A. 1979. — Selection of prey by *Chaoborus* larvae : a review and new evidence for behavioral flexibility. In : Kerfoot (ed.), *Evolution and ecology of zooplankton communities*. American Society of Limnology and Oceanography, Special Symposium, 3 : 29-336.
- Pastorok R.A. 1980. — The effects of predator hunger and food abundance on prey selection by *Chaoborus* larvae. *Limnol. Oceanogr.*, 25 : 910-921.
- Pastorok R.A. 1981. — Prey vulnerability and selection by *Chaoborus* larvae. *Ecology*, 62 : 1311-1324.
- Pinkas L., Oliphant M.S. & Iverson I.L.K. 1971. — Food habits of Albacore, Bluefin Tuna and Bonito in Californian waters. *Calif. Fish Game*, 152 : 1-105.
- Pontin R. 1978. — A key to British freshwater planktonic Rotifera. *Freshwater Biological Association, Sci. Publ.*, 38 : 178 p.
- Pourriot R. & Francez A.J. 1986. — Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 55 : 148-176.
- Riessen H.P. 1990. — Demographic analysis of *Chaoborus* predation on *Daphnia pulex*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24 : 339-343.
- Riessen H.P., O'Brien W.J. & Loveless B. 1984. — An analysis of the components of *Chaoborus* predation on zooplankton and the calculation of the relative prey vulnerabilities. *Ecology*, 65 : 514-522.
- Riessen H.P., Sommerville J.W., Chiappari C. & Gustafson D. 1988. — *Chaoborus* predation, prey vulnerability, and their effect in zooplankton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45 : 1912-1920.
- Saether O.A. 1967. — Variation within immature stages of *Chaoborus flavicans* (Meig.) (syn. *Chaoborus alpinus* Peus syn. nov.). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 52 : 573-587.

- Shei P., Iwakuma T. & Fufii K. 1988. — Feeding of *Chaoborus flavicans* larvae (Diptera : Chaoboridae) on *Ceratium hirundinella* and *Daphnia rosea* in a eutrophic pond. *Jpn. J. Limnol.*, 49 : 227-236.
- Sirokova A. 1968. — Resistance of *Chaoborus* Licht. larvae to lack of food. *Ekol. Pol. A.*, 10 : 243-250.
- Slabber M. 1778. — Natuurkunridge behelzende microscopische waarneemingen van in - en uitlandse water - en land-dieren. *J. Bosch, Haarlem* : 166 p. (Vliegachtige *Tipula*, p. 17-33).
- Stenson J.A.E. 1990. — Creating conditions for changes in prey community structure by *Chaoborus* spp. in a lake in Sweden. *Hydrobiologia*, 198 : 205-214.
- Swift M. 1992. — Prey capture by the four larval instars of *Chaoborus crystallinus*. *Limnol. Oceanogr.*, 37 : 14-24.
- Swift M. & Fedorenko A.Y. 1973. — A rapid method for the analysis of the crops contents of *Chaoborus* larvae. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 795-798.
- Swift M. & Fedorenko A.Y. 1975. — Some aspects of prey capture by *Chaoborus* larvae. *Limnol. Oceanogr.*, 20 : 418-425.
- Swift M. & Forward R.B. 1981. — *Chaoborus* prey capture efficiency in the light and dark. *Limnol. Oceanogr.*, 26 : 461-466.
- 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.
- Vanni M.J. 1988. — Freshwater zooplankton community structure : introduction of large invertebrate predators and large herbivores to a small-species community. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45 : 1758-1770.
- Walton W.E. 1998. — The influence of zooplankton defenses on prey selection by young *Chaoborus* larvae. *J. Plankton Res.*, 10 : 101-114.