

## COMPARAISON DE CINQ INDICES ALIMENTAIRES UTILISÉS DANS L'ANALYSE DES CONTENUS STOMACAUX

Elisabeth ROSECCHI (\*) et Yvon NOUAZE (\*\*)

(\*) Laboratoire d'Ichthyologie U.S.T.L.,  
34060 Montpellier Cedex, France.

(\*\*) Institut de Mathématiques U.S.T.L.,  
34060 Montpellier Cedex, France.

### *Abstract*

COMPARISON OF FIVE DIETARY INDICES USED IN STOMACH CONTENT ANALYSIS.

Compound indices are often used in the analysis of fish stomach contents to characterize diet. Five of these indices, combining two or three measures of prey importance : weight, abundance and frequency of occurrence, are mathematically compared in this work. Data from a feeding study of Sparid fish show that different indices can produce different results. Four classifications of food, in terms of preferences, are applied to Sparidae, compared and discussed. A new method of classifying the prey of fish into groups is proposed. It characterizes the main items in the diet, whatever feeding index is chosen for the analysis.

### *Résumé*

Dans l'étude des contenus stomacaux, les données recueillies sont souvent analysées par des indices alimentaires. Dans ce travail, cinq d'entre eux, combinant deux à trois paramètres : poids, abondance et fréquence d'occurrence des proies, sont comparés mathématiquement. Leur application à l'analyse de l'alimentation de cinq espèces de Sparidés, montre que les résultats sont liés à l'indice utilisé. Quatre classifications des aliments en catégories (en termes de préférences) sont appliquées aux Sparidés, comparées et discutées. Une nouvelle méthode de classification des proies est proposée. Elle permet de déterminer quelles sont les proies principales, quel que soit l'indice alimentaire utilisé.

### *Introduction.*

La connaissance de l'alimentation des poissons en milieu naturel est une étape indispensable à la compréhension de leur biologie et de leur écologie. L'alimentation d'une espèce peut permettre d'expliquer les variations de croissance, certains aspects de la reproduction, les migrations et le comportement de recherche et de prise de nourriture. En outre, l'étude du régime permet de comprendre comment s'effectuent le partage des ressources dans le milieu et les phénomènes de compétition. Le plus difficile est de reconstituer le plus finement, et donc le plus fidèlement possible, les préférences alimentaires, c'est-à-dire de distinguer au sein des proies celles qui sont dominantes de celles qui ne sont qu'accessoires. On parle parfois de proie indispensable ou essentielle, lorsque son absence dans le milieu nuit au bon développement (croissance, reproduction, ...) du prédateur (BERG, 1979).

L'analyse du régime alimentaire des populations naturelles, se fait le plus souvent de façon indirecte, par l'examen du contenu de l'estomac ou du tube digestif tout entier. Le traitement des données recueillies peut se faire, d'une part à l'aide de méthodes calorimétriques qui ont pour but d'évaluer l'apport énergétique de chaque constituant du régime (WINDELL et BOWEN, 1978 ; BOWEN, 1983), d'autre part à l'aide des

méthodes qui tiennent compte des proportions relatives des proies en termes de nombre (méthodes numériques), de poids (méthodes gravimétriques), de volume (méthodes volumétriques) ou de fréquence d'apparition dans les estomacs (méthodes d'occurrence). Ces différentes méthodes ainsi que leurs avantages et inconvénients sont traités par WINDELL (1971), BERG (1979) et HYSLOP (1980). L'évaluation du nombre ou du volume des proies peut se faire par des méthodes dites « des points ». Celles-ci consistent à allouer un certain nombre de points aux différentes catégories de proies en fonction de leur nombre ou de leur volume, évalué au jugé (HYNES, 1950 ; PILLAY, 1952). Ces différentes méthodes ont donné naissance à des indices alimentaires dont le rôle est de mettre en valeur les proies qui contribuent le plus à l'alimentation du prédateur. Ces indices doivent permettre des comparaisons interspécifiques et intraspécifiques (variation du régime avec la taille du poisson, la profondeur, le milieu, la saison, ...). En outre quelques auteurs (HUREAU, 1970 ; LAUZANNE, 1975 ; ZANDER, 1982) regroupent les proies d'une espèce étudiée en fonction de leur valeur indicielle, afin de séparer les proies principales des autres.

Le but de notre étude est de comparer les résultats obtenus en utilisant plusieurs méthodes mixtes. Nous nous sommes intéressés à deux aspects du problème. Tout d'abord à celui de la sensibilité des indices alimentaires à des variations de proportions des proies (en termes de nombre, de poids, ...), et à la hiérarchisation des proies qui en découle. Ensuite, à celui des regroupements des proies en « catégories » en fonction des valeurs de l'indice préalablement calculé. Pour réaliser ce travail, nous avons calculé trois pourcentages N, P et F et cinq indices alimentaires IA, IRI, MFI, Q et R1a qui combinent, selon le cas, 2 à 3 de ces pourcentages.

### Méthodes.

Les pourcentages calculés sont :

$$N = 100 \times \frac{\text{Nombre d'individus d'un item } i}{\text{Nombre total d'individus}} \quad P = 100 \times \frac{\text{Poids d'un item } i}{\text{Poids total des proies}}$$

$$F = 100 \times \frac{\text{Nombre d'estomacs contenant l'item } i}{\text{Nombre d'estomacs pleins examinés}}$$

Nous avons retenu les notations P, F et N et conservé dans la définition des cinq indices qui suivent la notation utilisée dans la publication originale. En voici les équivalences :

$$N = C_n \% = \% N \quad F = \% OC = \% F = 100 f \quad P = \% D.W. = C_p \%$$

Les indices alimentaires suivants ont été retenus.

- Indice alimentaire de LAUZANNE (1975) :  $IA = (\% OC \times \% V)/100$   
Comme l'écrit l'auteur « cet indice tient compte des préférences alimentaires des poissons (méthode d'occurrence) mais aussi de l'importance relative des proies (méthode volumétrique) ». IA peut varier de 0 à 100. LAUZANNE (1975) a admis, en fonction des résultats obtenus avec un Characidé, la classification suivante des proies :  $IA < 10$  proies d'importance secondaire ;  $10 < IA < 25$  non négligeables ;  $25 < IA < 50$  essentielles et  $IA < 50$  dominantes.

- Indice d'importance relative (PINKAS *et al.*, 1971) :  $IRI = (N + V)F$   
Etant donné les biais engendrés par l'utilisation d'une mesure unique (pourcentage volumétrique, pourcentage numérique, ...) l'auteur émet l'idée qu'il vaut mieux intégrer toutes ces mesures dans un indice, même si une base théorique fait défaut à cette formule mathématique.

- Aliment principal, *Main Food Item* (ZANDER, 1982) :

$$MFI = \sqrt{\left(\frac{\%N + \%F}{2}\right)} \% D.W.$$

Pour ZANDER (1982) le facteur principal est le poids ; aussi, la formule qu'il propose lui donne une importance particulière. D'après l'auteur, pour que MFI soit élevé, il faut que F soit élevé car la fréquence est une mesure indépendante de toutes les composantes du régime. En outre, l'auteur admet que des valeurs élevées de D.W. excluent de fortes abondances puisque les petits organismes sont pris en plus grande quantité que les gros. Aussi, pour que MFI soit élevé, il faut que F soit élevé. Les valeurs intermédiaires (25 - 50) sont atteintes si seulement une des trois mesures est élevée et les autres pas trop faibles.

L'auteur a établi les catégories suivantes de proies :  $MFI > 75$  (essentiels) ;  $51 < MFI < 75$  (principales) ;  $26 < MFI < 50$  (secondaires) et  $MFI < 26$  (accessoires).

• Coefficient alimentaire (HUREAU, 1970) :

$$Q = C_n \% \times C_p \%$$

L'auteur distingue trois catégories de proies :  $Q > 200$  préférentielles ;  $20 < Q < 200$  secondaires et  $Q < 20$  accidentelles. « Le coefficient alimentaire permet une bonne appréciation de l'importance relative de la valeur des différentes proies dans le régime alimentaire des Poissons en tenant compte à la fois du poids et du nombre des proies, ... » (HUREAU, 1970). Comme l'auteur l'indique, les valeurs-clés de  $Q$  sont arbitraires mais en accord avec l'importance relative des proies ingérées par les Nothoteniidés.

- GEISTDOERFER (1975) propose d'autres regroupements à l'aide du même indice.
  - Proies principales  $Q > 100$  : préférentielles  $f > 0,3$  et occasionnelles  $f < 0,3$ .
  - Proies secondaires  $10 < Q < 100$  : fréquentes  $f > 0,1$  et accessoires  $f < 0,1$ .
  - Proies complémentaires  $Q < 10$  : de 1<sup>er</sup> ordre  $f > 0,1$  et de 2<sup>e</sup> ordre  $f < 0,1$ .

D'après l'auteur : « les trois grandes catégories traduisant la part prise dans la nourriture par tel ou tel item ; les sous-catégories, elles, expriment la fréquence avec laquelle chaque proie est capturée ; elles rendent compte d'une idée de « sélection » qui n'implique pas obligatoirement un choix subjectif volontaire (GEISTDOERFER, 1975).

• Importance relative de l'aliment « a ». Relative importance for food item « a » (GEORGE et HADLEY, 1979).

$$RIa = 100 \frac{Aa}{\sum_{a=1}^n Aa}$$

$n$  = nombre de catégories de proies

$Aa$  = % fréquence d'occurrence de l'item « a » + % en nombre + % en poids.

Les auteurs proposent d'améliorer cet indice en remplaçant le poids par la valeur calorique des différents composants, et en effectuant des corrections en fonction de l'état de digestion des différents aliments.

Nous avons employé ces indices alimentaires en substituant le poids ( $P$ ) au volume ( $V$ ) dans tous les cas. Certains auteurs préconisent l'utilisation du poids sec, plus fiable et plus régulier d'après WINDELL (1971). Nous avons préféré l'emploi du poids humide, après essorage des proies sur papier filtre, qui donne des résultats cohérents (GLENN et WARD, 1968) et qui est de pratique plus aisée.

Ces divers indices ont été calculés à partir de données recueillies avec les Sparidés. Le régime de cinq Sparidés, *Diplodus annularis*, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris*, *Pagellus erythrinus* et *Sparus aurata*, nous a ainsi servi d'exemple d'application. Pour cela nous avons identifié les proies contenues dans leurs estomacs, les avons comptées, pesées et avons relevé leur fréquence d'occurrence. Nous n'avons pas éliminé lors du pesage, les coquilles, os et pièces cartilagineuses, chitineuses, ... S'il est facile de séparer la chair de la partie solide chez certains groupes, comme les Mollusques, ce n'est pas toujours le cas (bras des Echinodermes, appendices des Crustacés). En outre ces débris de coquilles et matériel non digestibles ont une importance dans l'alimentation par la réplétion qu'ils provoquent. Les pontes ou les petites larves en multitude ont été comptées comme une unité, pour ne pas fausser le pourcentage numérique. Il en est de même des végétaux, débris, et de toutes les proies difficilement transformables en variables discrètes. Tous ces choix méthodologiques entraînent incontestablement des biais et peuvent masquer certains phénomènes. Nous avons regroupé les proies en grandes unités taxonomiques. L'appellation « larves » recouvre les larves d'Annélides et de Crustacés, les œufs de Poissons et Crustacés, les petits Copépodes en nuée et les quelques rares Protozoaires rencontrés. Pour chaque prédateur nous avons regroupé tous les individus sans distinction de taille, de milieu (mer et lagune salée) ou de saison. Nous avons donc considéré le régime global.

## Résultats.

### Indices et classement des proies.

Pour chacune des cinq espèces de Sparidés nous avons ordonné les proies par rang décroissant en fonction des cinq indices (tabl. 1) et comparé les classements obtenus. Nous constatons que le plus souvent les indices se scindent en deux groupes : les indices  $MFI$ ,  $IA$  et  $Q$  qui entraînent des classements similaires, ou très proches, des proies et les indices  $IRI$  et  $RIa$ , qui conduisent à des classements identiques entre eux, et différents de ceux établis à l'aide des indices précédents. Cette distinction entre les deux groupes n'est pas toujours vérifiée. Ainsi, pour *Pagellus erythrinus* nous avons aux 1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> rangs la même proie, quel que soit l'indice considéré. Avec *Sparus aurata*, les cinq indices ne s'accordent que pour la première

place. Dans ce cas, dès la deuxième ou troisième place, on retrouve entre les indices la dichotomie précédemment évoquée. Il semble que dans tous les exemples, les indices IRI et RIa privilégient de façon marquée des proies abondantes et fréquentes, mais ayant une faible valeur pondérale. Les trois autres indices, MFI, IA et Q, placent en tête des items dont les trois pourcentages (P, N et F) ont des valeurs moyennes ou élevées, ou au moins F et P moyens à élevées. Il est intéressant de souligner qu'à partir de la 2<sup>e</sup> place, on retrouve le classement établi à l'aide des autres indices, avec donc un léger décalage. Ainsi c'est au niveau des proies de 1<sup>er</sup> rang que les divergences entre les deux groupes d'indices sont les plus grandes. Pour les proies négligeables, tous les indices s'accordent sur les résultats.

*Pagellus erythrinus*

Proies	F	N	P	Q	I.R.I.	RIa	I.A.	M.F.I.
Amphipodes	20	36,8	0,5	18,4 (5)	746,0 (3)	15,5 (3)	0,1 (6)	3,8 (5)
Annélides	58	21,4	42,2	903,1 (1)	3688,8 (1)	33,0 (1)	24,5 (1)	40,9 (1)
Décapodes	29	15,3	19,8	302,9 (2)	1017,9 (2)	17,4 (2)	5,7 (2)	20,9 (2)
Echinodermes	14	7,1	5,0	35,5 (4)	169,4 (5)	7,1 (5)	0,7 (4)	7,3 (4)
Mollusques	9	7,0	20,5	143,5 (3)	247,5 (4)	9,9 (4)	1,8 (3)	12,8 (3)
Divers crustacés	10	3,2	2,2	7,0 (6)	54,0 (6)	4,2 (6)	0,2 (5)	3,8 (5)
Indéterminés	11	3,2	3,5					
Divers (Poissons, Ascidiés, Cnidaires, sable)	7	2,1	4,7					
« Vers »	4	1,4	0,6	0,8 (8)	8,0 (7)	1,6 (7)	< 0,05 (7)	1,3 (7)
Isopodes	3	1,2	0,9	1,1 (7)	6,3 (8)	1,4 (9)	< 0,05 (7)	1,4 (7)
« Larves »	4	1,2	0,1	0,1 (9)	5,2 (9)	1,5 (8)	< 0,05 (7)	0,5 (9)

Nombre d'estomacs pleins examinés : 204 ; nombre total de proies : 719 ; poids total des proies : 279,5 g ; taille du prédateur LT : 45 à 470 mm.

*Diplodus annularis*

Proies	F	N	P	Q	I.R.I.	RIa	I.A.	M.F.I.
Amphipodes	38	45,3	0,7	31,7 (5)	1748,0 (1)	22,0 (1)	0,3 (6)	5,4 (5)
Mollusques	21	23,4	22,6	528,8 (1)	966,0 (2)	17,5 (2)	4,8 (2)	22,4 (1)
Décapodes	20	5,1	31,0	158,1 (2)	722,0 (3)	14,7 (3)	6,2 (1)	19,7 (2)
Cnidaires	18	4,7	8,2	38,5 (4)	232,2 (5)	8,1 (5)	1,5 (4)	9,6 (4)
Annélides	19	4,5	23,2	104,4 (3)	526,3 (4)	12,2 (4)	4,4 (3)	16,5 (3)
Divers crustacés	13	3,9	0,3	1,2 (9)	54,6 (7)	4,5 (7)	< 0,05 (9)	1,6 (9)
« Larves »	17	3,7	2,8	10,4 (6)	110,5 (6)	6,2 (6)	0,5 (5)	5,4 (5)
Indéterminés	15	3,0	4,2					
Echinodermes	5	1,7	2,7	4,6 (7)	22,0 (9)	2,5 (9)	0,1 (8)	3 (8)
Poissons	6	1,3	3,4	4,4 (8)	28,2 (8)	2,8 (8)	0,2 (7)	3,5 (7)
Isopodes	1	0,9	0,1	0,1 (12)	1,0 (12)	0,5 (12)	< 0,05 (9)	0,3 (12)
« Vers »	3	0,8	0,2	0,2 (10)	3,0 (10)	1,0 (10)	< 0,05 (9)	0,6 (11)
Divers (écailles, bois, débris)	3	0,8	0,2					
Végétaux	3	0,6	0,3	0,2 (10)	2,7 (11)	1,0 (10)	< 0,05 (9)	0,7 (10)

Nombre d'estomacs pleins examinés : 512 ; nombre total de proies : 2 558 ; poids total des proies : 135,4 g ; taille du prédateur LT : 7 à 250 mm.

TABL. 1. — Indices alimentaires et classement des proies ( ) = rang.  
Dietary indices and prey ranking ( ) = rank.

Cas général : étude mathématique.

Remarquons tout d'abord que pour des nombres positifs a et b, et pour tout nombre t strictement positif quelconque, les quatre inégalités suivantes sont vraies ou fausses en même temps :  $a \leq b$  ;  $\sqrt{a} \leq \sqrt{b}$  ;  $a^2 \leq b^2$  ; t.a.  $\leq$  t.b.

Ceci implique que pour comparer des nombres positifs  $x, y, z$ , on pourra, au choix, comparer soit  $\sqrt{x}, \sqrt{y}, \sqrt{z}$ , soit  $x^2, y^2, z^2$ , soit  $tx, ty, tz, \dots$  Ceci étant, reprenons les différents indices tels que nous les avons définis (notamment en remplaçant  $V$  par  $P$  dans certains).

Nous avons :

$$IA = \frac{F.P}{100} ; IRI = (N+P).F ; MFI = \sqrt{\left(\frac{F+N}{2}\right).P} ; Q = N.P ; Ala = F+N+P ;$$

$$RIa = 100 Ala/\Sigma Ala = (100/\Sigma Ala).Ala.$$

Il apparaît que  $Ala$  et  $RIa$  se déduisent l'un de l'autre par la multiplication par un même nombre strictement positif et donc que ces deux indices vont donner le même classement des proies. Nous conserverons donc le seul indice  $Ala$ .

L'indice  $MFI$  est la moyenne géométrique de  $\frac{F+N}{2}$  et  $P$ , et de ce fait est inférieur ou égal à la moyenne arithmétique de ces deux nombres. Nous avons donc :

$$MFI \leq \frac{1}{2} \left( \frac{F+N}{2} + P \right) = \frac{F+N+P}{4} + \frac{P}{4} = \frac{Ala}{4} + \frac{P}{4} = \frac{1}{2} \left( \frac{F+P}{2} + \frac{N+P}{2} \right)$$

D'autre part, puisque  $MFI$  s'écrit aussi  $\sqrt{\frac{FP+NP}{2}} = \sqrt{\frac{100 IA+Q}{2}}$  il résulte des propriétés élémentaires de la fonction  $\sqrt{\quad}$  que nous avons :

$$\frac{\sqrt{100 IA} + \sqrt{Q}}{2} = \frac{10 \sqrt{IA} + \sqrt{Q}}{2} \leq MFI$$

De plus puisque  $\frac{100 IA+Q}{2}$  est compris entre  $100 IA$  et  $Q$ , l'indice  $MFI = \sqrt{\frac{100 IA+Q}{2}}$  est compris entre  $10 \sqrt{IA}$  et  $\sqrt{Q}$ .

Ainsi, si, pour un item donné, nous avons  $F \leq N$ , nous aurons :

$$10 \sqrt{IA} \leq \frac{10 \sqrt{IA} + \sqrt{Q}}{2} \leq MFI \leq \sqrt{Q} \tag{1}$$

$$10 \sqrt{IA} \leq \frac{10 \sqrt{IA} + \sqrt{Q}}{2} \leq MFI \leq \frac{Ala + P}{4}$$

Enfin, puisque  $MFI$  est la racine carrée de la moyenne arithmétique de  $100 IA$  et de  $Q$ , il est clair que  $MFI^2$  est la moyenne arithmétique de  $100 IA$  et de  $Q$ .

Tout ceci montre que les indices  $10 \sqrt{IA}$ ,  $\sqrt{Q}$  et  $MFI$  sont liés et donc que les indices  $IA$ ,  $Q$  et  $MFI$  le sont : c'est ainsi la justification de la similitude des classements des proies obtenus pour ces trois indices. Toutefois les classements donnés par  $IA$  et  $Q$  peuvent différer et  $MFI$  donner un classement intermédiaire.

Nous avons vu que les deux indices  $Ala$  et  $RIa$  donnent le même classement. Dans les exemples étudiés, les classements établis à partir de  $Ala$  et  $IRI$  sont très proches (et souvent très différents de ceux résultant de  $Q$ ,  $IA$  et  $MFI$ ). Nous montrons maintenant comment cela se justifie (en partie, du moins).

Nous avons  $Ala = F + N + P$  et  $IRI = (N + P) F$ .

Donc  $F.Ala = F(F + N + P) = F^2 + FN + FP = F^2 + IRI$

$$\text{ou encore, } Ala = F + \frac{IRI}{F}$$

Ainsi, si pour des items donnés,  $F$  varie peu, on passe de  $IRI$  à  $Ala$ , en divisant  $IRI$  par une quantité « presque fixe »  $F$  (ce qui ne modifie pas l'ordre des valeurs prises par  $IRI$ ) et en ajoutant une quantité « presque fixe »  $F$  ce qui ne change pas non plus l'ordre des valeurs prises. Cette situation se vérifie dans la plupart des exemples que nous avons étudiés, même quand  $F$  varie dans des proportions de 1 à 2 (tabl. 1).

*Diplodus sargus*

Proies	F	N	P	Q	I.R.I.	Rla	I.A.	M.F.I.
Amphipodes	17	34,8	0,5	17,4 (6)	600,1 (1)	14,7 (1)	0,1 (8)	3,6 (7)
Divers crustacés	13	14,4	0,5	7,2 (9)	193,7 (5)	7,8 (6)	0,1 (8)	2,6 (9)
Mollusques	11	10,3	19,6	201,9 (1)	328,9 (3)	11,5 (3)	2,2 (2)	14,4 (1)
Isopodes	8	7,0	0,7	4,9 (10)	61,6 (10)	4,4 (10)	0,1 (8)	2,3 (10)
« Larves »	13	5,2	0,2	1,0 (11)	70,2 (9)	5,2 (8)	< 0,05 (11)	1,3 (11)
Végétaux	21	5,1	2,7	13,8 (7)	163,8 (7)	8,1 (4)	0,6 (5)	5,9 (6)
Poissons	20	5,1	16,3	83,1 (2)	428,0 (2)	11,6 (2)	3,3 (1)	14,3 (2)
Annélides	15	4,9	8,9	43,6 (4)	207,0 (4)	8,1 (4)	1,3 (4)	9,4 (4)
Décapodes	10	3,3	14,6	48,2 (3)	179,0 (6)	7,8 (6)	1,5 (3)	9,9 (3)
Indéterminés	12	2,9	19,8					
Echinodermes	7	2,5	8,7	21,8 (5)	78,4 (8)	5,1 (9)	0,6 (5)	6,4 (5)
« Vers »	1	1,8	0,4	0,7 (12)	2,2 (12)	0,9 (12)	< 0,05 (11)	0,8 (12)
Cnidaires	3	1,4	4,9	6,9 (8)	18,9 (11)	2,6 (11)	0,2 (7)	3,3 (8)
Divers (écailles, sable)	5	1,2	2,1					

Nombre d'estomacs pleins examinés : 471 ; nombre total de proies : 1 954 ; poids total des proies : 149,0 g ; taille du prédateur LT : 10 à 480 mm.

*Diplodus vulgaris*

Proies	F	N	P	Q	I.R.I.	Rla	I.A.	M.F.I.
Amphipodes	43	53,5	0,4	21,4 (7)	2317,7 (1)	21,9 (1)	0,2 (7)	4,4 (7)
Décapodes	48	13,5	10,4	140,4 (2)	1147,2 (3)	16,3 (3)	5,0 (3)	17,9 (2)
Echinodermes	40	13,1	23,4	306,5 (1)	1460,0 (2)	17,3 (2)	9,4 (1)	24,9 (1)
Mollusques	23	7,2	11,0	79,2 (3)	418,6 (5)	9,3 (6)	2,5 (5)	12,9 (5)
Annélides	34	4,2	15,8	66,4 (4)	680,0 (4)	12,2 (4)	5,4 (2)	17,4 (3)
Cnidaires	14	3,5	7,9	27,7 (6)	159,6 (7)	5,7 (7)	1,1 (6)	8,3 (6)
Divers (Végétaux larves, débris)	12	2,0	0,3					
Poissons	13	1,4	29,1	40,7 (5)	396,5 (6)	9,8 (5)	3,8 (4)	14,5 (4)
Isopodes	5	0,6	< 0,05	< 0,05 (8)	3,0 (8)	1,3 (8)	< 0,05 (8)	< 0,5 (8)
Divers crustacés	5	0,5	< 0,05	< 0,05 (8)	2,5 (9)	1,2 (8)	< 0,05 (8)	< 0,5 (8)
Indéterminés	5	0,4	1,6					

Nombre d'estomacs pleins examinés : 101 ; nombre total de proies : 1 131 ; poids total des proies : 35,0 g ; taille du prédateur LT : 30 à 400 mm.

*Sparus aurata*

Proies	F	N	P	Q	I.R.I.	Rla	I.A.	M.F.I.
Amphipodes	30	31,1	0,1	3,1 (7)	936,0 (2)	18,1 (2)	< 0,05 (7)	1,7 (7)
Divers crustacés	30	22,1	0,7	15,5 (5)	684,0 (3)	15,6 (3)	0,2 (5)	4,3 (5)
Mollusques	14	15,0	59,6	894,0 (1)	1044,4 (1)	26,1 (1)	8,3 (1)	29,4 (1)
Ecaillés	21	9,3	0,7	6,5 (6)	210,0 (6)	9,1 (6)	0,1 (6)	3,3 (6)
Annélides	14	7,8	13,4	104,5 (2)	296,8 (4)	10,4 (4)	1,9 (2)	12,1 (2)
Poissons	15	6,9	9,9	68,3 (4)	252,0 (5)	9,4 (5)	1,5 (3)	10,4 (3)
Décapodes	9	4,9	15,5	76,0 (3)	183,6 (7)	8,7 (7)	1,4 (4)	10,4 (3)
Divers (Végétaux, ponte)	4	2,0	0,1					
Indéterminés	1	0,5	< 0,05					
Isopodes	1	0,5	< 0,05	< 0,05 (8)	< 0,5 (8)	0,4 (8)	< 0,05 (7)	< 0,05 (8)

Nombre d'estomacs pleins examinés : 183 ; nombre total de proies : 408 ; poids total des proies : 25,1 g ; taille du prédateur LT : 25 à 285 mm.

Ceci étant dit, nous proposons un aménagement des indices ci-dessus afin de leur donner une même dimension et de pouvoir ainsi les comparer plus facilement. Tout d'abord, l'indice F n'est pas, contrairement à N et P un nombre de 1/100<sup>e</sup> puisque  $\sum_{i=1}^n F > 100$ . Nous remplaçons donc F par  $F_c = 100 F / \sum F$  que nous appelons fréquence corrigée ; ainsi,  $\sum F_c = 100$ .

Alors, soient :

$$IA_c = F_c.P ; IRI_c = \left(\frac{N+P}{2}\right).F_c ; MFI_c = \sqrt{\frac{F_c+N}{2}}.P ; Q = N.P ; Ala_c = F_c+N+P.$$

Compte tenu de la définition de IA et IA<sub>c</sub>, (on a  $IA_c = IA \cdot \frac{F}{\sum F}$ ), le classement obtenu à partir de

chacun de ces deux indices sera le même. Il en est également ainsi des classements obtenus à partir des indices IRI et IRI<sub>c</sub>.

Par contre, les indices MFI et MFI<sub>c</sub> d'une part, et Ala et Ala<sub>c</sub> d'autre part, peuvent donner des classements différents. L'indice MFI<sub>c</sub> est obtenu à partir de MFI en remplaçant F par F<sub>c</sub>, qui lui est strictement inférieur ; l'indice N a ainsi une importance plus grande dans MFI<sub>c</sub>. De même, l'indice Ala<sub>c</sub> accorde une importance plus grande à N+P que l'indice Ala.

Les indices IA<sub>c</sub>, MFI<sub>c</sub> et Q constituent un groupe d'indices analogue à celui constitué par IA, MFI et Q. Ainsi, si pour un item donné, nous avons  $F_c \leq N$ , et donc  $IA_c \leq Q$ , l'inégalité (1) devient :

$$\sqrt{IA_c} \leq \frac{\sqrt{IA_c} + \sqrt{Q}}{2} \leq MFI_c \leq \sqrt{Q} \tag{2}$$

D'autre part, il résulte de la définition de nos indices, que :

$$(MFI_c)^2 = \left(\frac{F_c+N}{2}\right).P = \frac{F_c.P+N.P}{2} = \frac{IA_c+Q}{2} \tag{3}$$

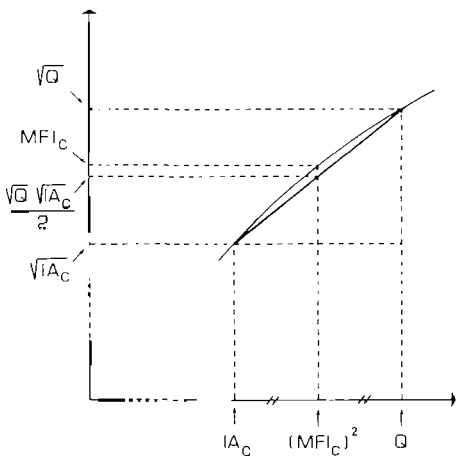


FIG. 1. — Relations entre les indices Q, IA<sub>c</sub> et MFI<sub>c</sub>.  
Relationship between Q, IA<sub>c</sub> and MFI<sub>c</sub> indices.

Ainsi,  $(MFI_c)^2$  est la moyenne arithmétique de IA<sub>c</sub> et Q, ce qui traduit sous une forme particulièrement simple la relation qui lie ces trois indices. Cette dernière relation montre aussi que l'on pourrait avantageusement se restreindre aux seuls indices IA<sub>c</sub> et Q, ou, encore mieux, au seul indice MFI<sub>c</sub> (ou  $(MFI_c)^2$ ). En tout état de cause, si l'on veut conserver ces trois indices, il nous semble préférable de conserver IA<sub>c</sub>, Q et  $(MFI_c)^2$  ou  $\sqrt{IA_c}$ ,  $\sqrt{Q}$  et MFI<sub>c</sub>. La figure 1 illustre les relations (2) et (3) ci-dessus et justifie le choix éventuel d'un triplet d'indices.

De même, les liens entre IRI<sub>c</sub> et Ala<sub>c</sub> sont du même type que ceux existant entre IRI et Ala. Nous avons calculé les coefficients tels que nous les avons définis, dans deux situations différentes : le premier exemple est une espèce chez laquelle les fréquences des proies principales sont très semblables : *Diplodus annularis* ; le deuxième exemple est une espèce chez laquelle les fréquences divergent considérablement les unes des autres : *Pagellus erythrinus* (tabl. 2). Nous constatons que les classements sont très peu affectés par les transformations qu'ont subi la fréquence d'occurrence et les divers

indices alimentaires. Ce sont essentiellement les proies de moindre importance, dont les valeurs indicelles sont très voisines entre elles qui sont susceptibles de voir leur rang légèrement changé. Enfin, la figure 2

montre les relations entre les indices  $\sqrt{IA_c}$ ,  $\sqrt{Q}$ ,  $\frac{\sqrt{IA_c} + \sqrt{Q}}{2}$  et MFI<sub>c</sub>.

Etant donné les divergences observées, il paraît imprudent de n'utiliser qu'un seul indice alimentaire pour ordonner les proies. Toutefois ces indices donnent des résultats d'autant plus proches que les proies

sont de même type, c'est-à-dire de tailles et de fréquences voisines. Il est difficile de justifier, du point de vue biologique, la formulation mathématique de ces indices, et donc d'interpréter leur signification. En outre, leur distribution de fréquence n'étant pas connue, on ne peut établir de comparaisons statistiques entre différentes classes (classes de taille, de profondeur, ...). MAC DONALD et GREEN (1983) ont montré que les variables N, P et F sont corrélées, et que l'adjonction d'une variable supplémentaire dans un indice, apporte souvent peu d'information. Il est pourtant nécessaire de tenir compte à la fois du poids et d'une deuxième variable, surtout si les proies ne sont pas de même type.

**Indices et classification des proies en catégories (tabl. 3).**

- **MFI et I.A.** — Pour les espèces euryphages, comme les trois *Diplodus*, les classements ne permettent pas de distinction au sein des proies. Par contre, les proies principales sont mises en évidence chez les prédateurs relativement plus spécialisés, comme *Sparus aurata* et *Pagellus erythrinus*.

- **Q** — La méthode de HUREAU permet une hiérarchisation dans laquelle, le plus souvent, une proie occupe la classe des préférentielles. Les autres proies sont toujours distribuées dans les deux autres classes proposées par l'auteur. Le découpage de GEISTDOERFER est plus nuancé puisqu'il tient compte de F, et que les classes sont plus nombreuses. Ici le problème est l'absence de proies dans plusieurs classes intermédiaires. Quelle est la signification écologique, par exemple chez *Diplodus annularis*, de la présence de proies secondaires fréquentes et de proies complémentaires de 1<sup>er</sup> ordre, alors qu'il n'y a aucune proie secondaire accessoire ? Les classifications obtenues à partir des indices MFI et IA indiquent que chez les Sparidés toutes les proies ont relativement la même importance. A notre avis ces deux indices ne sont pas assez discriminants. La méthode de HUREAU est applicable au régime des Sparidés dans la mesure où elle effectue un tri simple des proies. La classification de GEISTDOERFER nous semble trop rigide et complexe. La multiplicité des catégories est difficilement interprétable du point de vue écologique. En outre, la valeur de F n'est pas un critère suffisant pour apprécier la sélection des proies exercée par le poisson.

Les classifications des quatre auteurs sont parfaitement adaptées aux espèces qu'ils ont étudiées. Cependant les catégories retenues et leurs bornes sont empiriques, et ne peuvent donc être appliquées à tous les prédateurs. Par exemple, certaines de ces classifications ne séparent pas toujours des catégories de proies. Bien que ceci soit une indication sur l'équité des proies dans l'estomac, il est des cas où une séparation plus fine est nécessaire pour apprécier, par exemple, les risques de concurrence. Il y a donc un problème de sensibilité des échelles de classifications à des variations du régime.

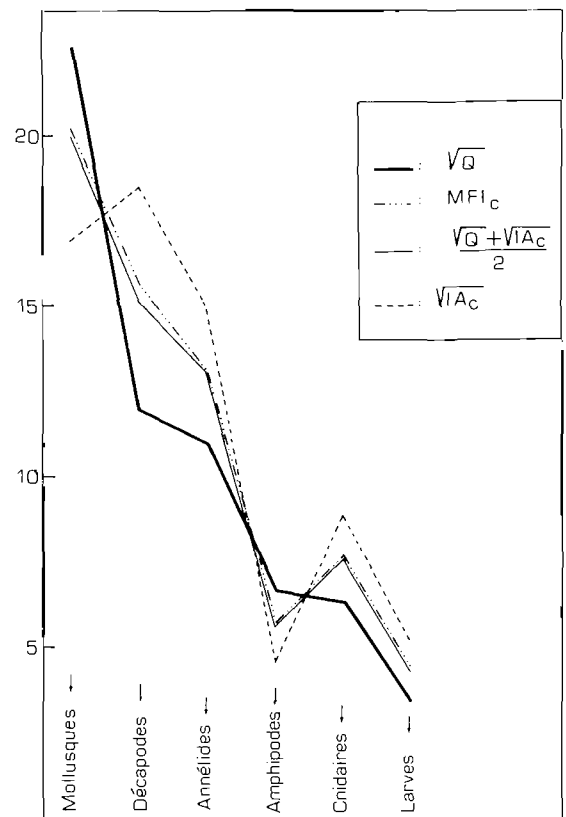


FIG. 2. — Comparaisons des indices  $\sqrt{Q}$ , MFI<sub>c</sub>,  $\frac{\sqrt{Q} + \sqrt{IA_c}}{2}$ ,  $\sqrt{IA_c}$ . Cas de *Diplodus annularis*.

**Discussion.**

**Proposition d'une nouvelle classification.**

Nous avons constaté que les échelles de classements utilisées ne permettent pas toujours une bonne répartition des proies dans les différentes catégories, surtout lorsque celles-ci sont nombreuses et d'abondances voisines. Afin de mieux séparer les proies préférentielles des autres, nous proposons l'emploi de la



méthode suivante. Quel que soit l'indice alimentaire utilisé, nous calculons la somme des valeurs indicielles des proies, et nous exprimons chaque valeur indicielle en pourcentage de cet indice total. C'est ce que fait SIMENSTAD (1979) pour IRI. Ceci permet de rapporter tous les indices à une même échelle et donc facilite les comparaisons inter et intra-spécifiques. En outre, les valeurs sont bien plus évocatrices.

Une fois cette transformation effectuée, les indices sont placés par ordre de rang décroissant. En partant de la proie de rang 1 on additionne les indices de chacune des proies de la première à la nième jusqu'à obtenir 50 %, ou plus, de l'indice total. Ces proies sont appelées préférentielles. On continue d'ajouter les pourcentages des proies dans l'ordre, et on établit ainsi la courbe des pourcentages cumulés, jusqu'à

*Diplodus annularis*

Proies	F <sub>c</sub>	N	P	Q	IRI <sub>c</sub>	Ala <sub>c</sub>	IA <sub>c</sub>	MFI <sub>c</sub>
Amphipodes	21	45	1	45 (4)	483 (1)	67 (1)	21 (6)	6 (5)
Mollusques	12	24	23	552 (1)	282 (2)	59 (2)	276 (2)	20 (1)
Décapodes	11	5	31	155 (2)	198 (3)	47 (3)	341 (1)	16 (2)
Cnidaires	10	5	8	40 (5)	65 (5)	23 (5)	80 (4)	8 (4)
Annélides	10	5	23	115 (3)	140 (4)	38 (4)	230 (3)	13 (3)
Divers crustacés	7	4	0,5	2 (9)	15 (7)	11 (7)	3 (9)	2 (8)
« Larves »	9	4	3	12 (6)	32 (6)	16 (6)	27 (5)	4 (6)
Indéterminés	8	3	4	—	—	—	—	—
Echinodermes	3	2	3	6 (7)	8 (8)	8 (8)	9 (7)	3 (7)
Poissons	3	1	3	3 (8)	6 (9)	7 (9)	9 (7)	2 (8)
Isopodes	1	1	0,5	0,5 (10)	1 (10)	2 (12)	0,5 (12)	0,5 (12)
« Vers »	2	1	0,5	0,5 (10)	1 (10)	3 (10)	1 (10)	1 (10)
Divers (écailles, bois, débris)	2	1	0,5	—	—	—	—	—
Végétaux	2	1	0,5	0,5 (10)	1 (10)	3 (10)	1 (10)	1 (10)

Nombre d'estomacs pleins examinés : 512 ; nombre total de proies : 2 558 ; poids total des proies : 135,4 g ; taille du prédateur LT : 7 à 250 mm.

*Pagellus erythrinus*

Proies	F <sub>c</sub>	N	P	Q	IRI <sub>c</sub>	Ala <sub>c</sub>	IA <sub>c</sub>	MFI <sub>c</sub>
Amphipodes	12	37	1	37 (4)	225 (3)	49 (3)	12 (5)	5 (5)
Annélides	34	21	42	882 (1)	1071 (1)	97 (1)	1428 (1)	34 (1)
Décapodes	17	15	20	300 (2)	298 (2)	52 (2)	340 (2)	18 (2)
Echinodermes	8	7	5	35 (5)	48 (5)	20 (5)	40 (4)	6 (4)
Mollusques	5	7	20	140 (3)	70 (4)	33 (4)	100 (3)	11 (3)
Divers crustacés	6	3	2	6 (6)	15 (6)	11 (6)	12 (5)	3 (6)
Indéterminés	7	3	4	—	—	—	—	—
Divers (Poissons, Ascidies, Cnidaires, sable)	4	2	5	—	—	—	—	—
« Vers »	2	1	1	1 (7)	2 (7)	4 (7)	1 (8)	1 (7)
Isopodes	2	1	1	1 (7)	2 (7)	4 (7)	2 (7)	1 (7)
« Larves »	2	1	0,5	0,5 (9)	1 (9)	3 (9)	1 (8)	1 (7)

Nombre d'estomacs pleins examinés : 204 ; nombre total de proies : 719 ; poids total des proies : 279,5 g ; taille du prédateur LT : 45 à 470 mm.

TABL. 2. — *Diplodus annularis* et *Pagellus erythrinus* : indices alimentaires corrigés et classement des proies ( ) = rang.  
*Diplodus annularis* et *Pagellus erythrinus* : corrected dietary indices and prey ranking.

Indices		PROIES	PRÉDATEURS					
			<i>D. annularis</i>	<i>D. sargus</i>	<i>D. vulgaris</i>	<i>Pagellus erythrinus</i>	<i>Sparus aurata</i>	
IA	50-100	Dominantes	—	—	—	—	—	
	25- 50	Essentielles	—	—	—	Annélides	—	
	10- 25	Non négligeables	—	—	—	—	—	
	0- 10	Secondaires	Toutes proies	Toutes proies	Toutes proies	Autres proies	Toutes proies	
MFI	> 75	Essentielles	—	—	—	—	—	
	51-75	Principales	—	—	—	—	—	
	26-50	Secondaires	—	—	—	Annélides	Mollusques	
	< 26	Accessoires	Toutes proies	Toutes proies	Toutes proies	Autres proies	Autres proies	
Q	> 200	Préférentielles	Mollusques	Mollusques	Echinodermes	Annélides Décapodes	Mollusques	
	20-200	Secondaires	Décapodes Annélides Cnidaires Amphipodes	Poissons Décapodes Annélides Echinodermes	Décapodes Mollusques Annélides Poissons Cnidaires Amphipodes	Mollusques Echinodermes Amphipodes	Annélides Décapodes Poissons	
	< 20	Accidentelles	Autres proies	Autres proies	Autres proies	Autres proies	Autres proies	
Q	> 100	F > 0,3	Principales Préférentielles	—	—	Echinodermes Décapodes	Annélides	—
		F < 0,3	Principales occasionnelles	Mollusques Décapodes Annélides	Mollusques	—	Décapodes Mollusques	Mollusques Annélides
	10-100	F > 0,1	Secondaires fréquentes	Cnidaires Amphipodes « Larves »	Poissons Décapodes Annélides Végétaux Amphipodes	Mollusques Annélides Poissons Cnidaires Amphipodes	Echinodermes Amphipodes	Poissons Divers crustacés
		F < 0,1	Secondaires accessoires	—	Echinodermes	—	—	Décapodes
	< 10	F > 0,1	Complémentaires de 1 <sup>er</sup> ordre	Divers Crustacés	—	—	Divers Crustacés	Ecailles Amphipodes
		F < 0,1	Complémentaires de 2 <sup>e</sup> ordre	Autres proies	Autres proies	Autres proies	Autres proies	Autres proies

TABL. 3. — Classifications proposées par différents auteurs en fonction des indices alimentaires : IA (LAUZANNE, 1975), MFI (ZANDER, 1982) et Q (HUREAU, 1970). Application à cinq espèces de Sparidés.

Classifications proposed by various authors with regard to the dietary indices : IA (LAUZANNE, 1975), MFI (ZANDER, 1982) and Q (HUREAU, 1970). Application to five Sparidae species.

l'obtention d'un indice au moins égal à 75 % de l'indice total. Ces proies sont appelées secondaires. Enfin, les dernières proies de la liste sont considérées comme accessoires. Bien que cette classification soit arbitraire, elle permet un premier tri. Elle peut s'appliquer à tout indice et permet donc les comparaisons de régime entre deux espèces dont les spectres alimentaires ont été analysés par deux indices différents — sous réserve que ceux-ci ne privilégient pas sensiblement un des paramètres N, P ou F. Le nombre d'items nécessaire pour atteindre 50 % de l'indice total témoigne de l'euryphagie ou de la sténophagie du poisson. Il existe bien entendu des situations limites dans lesquelles l'application de cette méthode ne peut se faire aveuglément. Nous donnons ci-après quelques exemples.

• Valeurs limites — Proies a = 50 % de l'indice total ; b = 49 % ; c = 1 %. Les proies a et b ne diffèrent que de peu, et les distinguer entre préférentielles et secondaires n'aurait aucun sens.

Indices	Préférentielles		Secondaires		Accessoires	
	Proies	% Indice	Proies	% Indice	Proies	% Indice
Q	Mollusques Poissons	45 18	Décapodes Annélides	11 10	Echinodermes Amphipodes	5 4
IA <sub>c</sub>	Poissons Mollusques	34 22	Décapodes Annélides	14 14	Echinodermes Végétaux	7 6
MFI <sub>c</sub>	Mollusques Poissons Décapodes Annélides	20 19 13 13	Echinodermes Végétaux	9 8	Amphipodes Cnidaires ...	5 5
(MFI <sub>c</sub> ) <sup>2</sup>	Mollusques Poissons	33 28	Décapodes Annélides	14 13	Végétaux Echinodermes Amphipodes	5 3 2
IRI <sub>c</sub>	Amphipodes Poissons Mollusques	26 19 14	Annélides Divers crustacés	9 8	Décapodes Végétaux ...	7 7
Ala <sub>c</sub>	Amphipodes Mollusques Poissons	18 14 13	Décapodes Annélides Divers crustacés Végétaux	9 9 9 8	Echinodermes Larves ...	6 5

TABLE 4. — Nouvelle classification des proies : exemple de *Diplodus sargus*.  
New prey classification : example of *Diplodus sargus*.

• « Valeurs seuils » — Proies a = 30 % ; b = 19 % ; c = 10 % ; d = 2 %. Les deux premières proies atteignent à elles seules près de 50 %, et la troisième proie a une valeur très faible : il n'est donc pas possible de l'associer au groupe des proies préférentielles.

• Ex-aequo — Proies a = 40 % ; b = 10 % ; c = 3 % ; d = 9 %. La proie c est à classer également parmi les proies préférentielles.

La rigueur mathématique crée parfois des catégories artificielles qu'un biologiste pourra modifier en fonction de ses connaissances sur l'espèce étudiée.

Exemple d'application (tabl. 4).

A titre d'exemple nous avons utilisé cette classification pour mettre en évidence les proies préférentielles du régime de *Diplodus sargus*. Nous avons employé F<sub>c</sub> pour le calcul des indices alimentaires, auxquels nous avons adjoint l'indice (MFI<sub>c</sub>)<sup>2</sup>, qui n'est autre que la moyenne arithmétique de Q et IA<sub>c</sub>. Dans cet

exemple, et quel que soit l'indice pris en considération, les Mollusques et les Poissons font partie des proies préférentielles. Nous retrouvons les deux groupes d'indices précédemment mis en évidence :  $IA_c$ ,  $MFI_c$  et  $Q$  donnant des classements voisins, si ce n'est qu'avec  $IA_c$  et  $Q$  on obtient deux proies préférentielles contre quatre avec  $MFI_c$  ; par contre, l'indice  $(MFI_c)^2$  donne la même classification des proies préférentielles et secondaires, ce qui plaide encore pour l'abandon de  $IA_c$  et  $Q$  au profit de  $(MFI_c)^2$ . Les deux indices  $IRI_c$  et  $AI_c$  ajoutent aux proies préférentielles, déterminées par les indices précédents, les Amphipodes.

Comme nous l'avons souligné, notre méthode de classification permet de comparer des prédateurs dont les contenus stomacaux ont été analysés avec des indices alimentaires compatibles. Quel que soit l'indice utilisé nous obtenons toujours une distinction entre les proies préférentielles et les autres (tabl. 4), ce qui n'était pas toujours le cas avec les autres méthodes de classement (tabl. 3).

L'appréciation de l'importance d'une proie dans l'alimentation d'une espèce est délicate. Selon l'objectif de l'étude, l'accent peut être mis sur la fréquence d'occurrence, le pourcentage numérique, gravimétrique ou volumétrique, de chacune des proies dans les estomacs. Ces trois approches répondent à des questions différentes (BOWEN, 1983). Cependant l'utilisation de ces pourcentages pour déterminer les préférences alimentaires est sujette à des biais, en particulier lorsque les différents organismes ingérés par un prédateur donné ne sont pas comparables : proies de tailles et de poids variables, abondantes ou rares dans les contenus stomacaux, facilement digestibles ou non. Ces pourcentages sont donc des sources d'erreur dans le calcul des indices alimentaires combinés, notamment lorsque l'un des paramètres est mis en valeur par l'expression mathématique de l'indice. Nous avons vu que les résultats sont souvent tributaires de l'indice choisi, surtout lorsque les proies ne sont pas comparables. C'est ce qu'ont montré également WALSH et FITZGERALD (1984), qui ont comparé  $IRI$  et  $IRi$  [où  $IRi = 100 IA_i/EIA_i$ , avec  $IA_i = (\%Ni + \%Oi) \%Vi$ ], qu'ils ont attribué à tort à GEORGE et HADLEY (1979). Il nous paraît donc souhaitable d'utiliser deux indices qui, par les paramètres qu'ils privilégient, donnent des résultats complémentaires (par exemple  $MFI$  et  $IRI$ ). En outre l'usage de ces indices entraîne une perte d'information sur la nature exacte (fréquence, poids ou nombre) de l'importance d'une proie. Enfin ces indices n'autorisent pas de comparaisons statistiques puisque leur distribution n'est pas connue. En revanche les simples comparaisons et tests non paramétriques restent applicables.

Ces indices permettent une appréciation globale des préférences alimentaires. Dans le cas d'un organisme qui serait par exemple abondant mais représenterait une biomasse négligeable dans les contenus stomacaux, ces indices permettent de pondérer les différents pourcentages. Ainsi, ils facilitent les comparaisons inter ou intra-spécifiques dans la mesure où ils intègrent plusieurs variables, et simplifient donc des données multidimensionnelles. Les deux approches, l'une analytique (paramètres individuels), l'autre synthétique (indices alimentaires combinés) nous paraissent donc complémentaires.

En ce qui concerne les classifications des proies, nous avons vu qu'elles sont parfois établies empiriquement pour traiter les données recueillies pour une espèce ou une guilda, et ne peuvent s'appliquer à tous les types de prédateurs (monophage ou euryphage, sélectif ou opportuniste). Ces classifications permettent souvent des comparaisons inter-spécifiques, mais n'ont pas toujours comme résultat une répartition des proies dans les catégories retenues, en raison du manque de flexibilité de leurs échelles de classement.

## **Conclusion.**

Nous proposons une classification qui a le mérite d'assurer une hiérarchisation des proies, quel que soit le type de prédateur étudié. Cette méthode permet des comparaisons inter et intra-spécifiques assez précises même lorsque les régimes ont été analysés avec des indices différents. Ceci est particulièrement nécessaire lorsqu'on compare des données recueillies par plusieurs auteurs. Les classifications traditionnelles fixent des bornes *a priori* ou *a posteriori* après analyse des résultats obtenus pour une espèce. Les proies sont ensuite distribuées individuellement dans chaque catégorie en fonction de leur valeur indiciaire. Avec notre classification, ce n'est pas seulement la valeur indiciaire individuelle qui est prise en compte, mais les valeurs indiciaires cumulées de toutes les proies.

BIBLIOGRAPHIE

- BERG (J.), 1979. — Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the food of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). — *Mar. Biol.*, **50** : 263-273.
- BOWEN (S.H.), 1983. — Quantitative description of the diet. In *Fisheries Techniques*, L.A. NIELSEN et D.L. JOHNSON ed. : 325-336. — American Fisheries Soc., Maryland, U.S.A.
- GEISTDOLFRER (P.), 1975. — Ecologie alimentaire des Macrouridae Téléostéens Gadiformes. — Thèse d'Etat, Université de Paris VI : 315 p.
- GEORGI (E.L.) et HADLEY (W.L.), 1979. — Food and habitat partitioning between rock bass (*Ambloplites rupestris*) and smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) young of the year. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, **108** : 253-261.
- GLENN (C.L.) et WARD (F.J.), 1968. — « Wet weight » as a method for measuring stomach contents of walleyes, *Stizostedion vitreum vitreum*. — *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **25** (7) : 1505-1507.
- HUREAU (J.C.), 1970. — Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). — *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **68** (1391) : 1-250.
- HYNES (H.B.N.), 1950. — The food of freshwater stickle-backs (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. — *J. anim. Ecol.*, **19** : 36-58.
- HYSLOP (E.J.), 1980. — Stomach contents analysis. A review of methods and their application. — *J. Fish. Biol.*, **17** : 411-429.
- LAUZANNE (L.), 1975. — Régimes alimentaires d'*Hydrocyon forskalii* (Pisces, Characidae) dans le Lac Tchad et ses tributaires. — *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Hydrobiol.*, **9** (2) : 105-121.
- MAC DONALD (J.S.) et GREEN (R.H.), 1983. — Redundancy of variables used to describe importance of prey species in fish diets. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **40** (5) : 635-637.
- PILLAY (T.V.R.), 1952. — A critic of the methods of study of food of fishes. — *J. zool. Soc. India*, **4** : 185-200.
- PINKAS (L.), OLIPHANT (M.S.) et IVERSON (I.L.K.), 1971. — Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. — *Fish. Bull.*, **152** : 1-105.
- SIMENSTAD (C.A.), 1979. — Fish food habits Analysis. — *Princ. Invest. Rep. Environ. Assess. Alaskan Cont. Shelf* : 441-450.
- WALSH (G.) et FITZGERALD (G.J.), 1984. — Analyses et commentaires. Biais inhérents à l'analyse de l'alimentation des poissons. Cas de trois espèces d'épinoches (Gasterosteidae). — *Naturaliste Can. (Rev. Ecol. Syst.)*, **111** : 193-202.
- WINDELL (J.T.), 1971. — Food analysis and rate of digestion. In *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*, W.E. RICKER, 2nd ed. : 215-226. — Oxford : Blackwell Scientific Publications Edit.
- WINDELL (J.T.) et BOWEN (S.H.), 1978. — Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. In *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*, T. BAGENAL, 3rd ed. : 219-226. — Oxford : Blackwell Scientific Publications Edit.
- ZANDER (C.D.), 1982. — Feeding ecology of littoral gobiid and blennioid fish of the Banyuls area (Mediterranean Sea). I Main food and trophic dimension of niche and ecotope. — *Vie et Milieu*, **32** : 1-10.

Manuscrit soumis le 18-5-1987, accepté le 28-9-1987.