

# Méthode d'étude de la stratégie de recherche de la nourriture chez les musaraignes

Autor(en): **Arditi, Roger / Genoud, Michel / Küffer, Pierre**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **76 (1982-1983)**

Heft 363

PDF erstellt am: **27.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-278156>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

## Méthode d'étude de la stratégie de recherche de la nourriture chez les musaraignes

PAR

ROGER ARDITI<sup>1,2</sup>, MICHEL GENOUD<sup>1,2</sup> ET PIERRE KÜFFER<sup>1,3</sup>

*Abstract.* – The study of foraging strategies has received much attention in the last few years, from a theoretical as well as an experimental point of view. However, few observations are available on mammals. We describe an apparatus designed to study the strategy of Soricidae. The animal must choose between two feeding places, simulating two prey patches of different densities. The whole set-up is controlled by an Apple II microcomputer which performs the tasks of food distribution, events acquisition and data handling. The program is sufficiently versatile to generate several possible prey population dynamics: constant density, patch depletion, increase or decrease because of external factors, etc. Besides the foraging and exploitation strategy, the apparatus will make it possible to study the energetical strategy of these small mammals, by relating to food availability the various energy expenditures: activity, rest, torpor. Two typical results are presented, showing that the animal perceives the difference in food availability but that its behaviour is more complex than predicted by the simplest theories of optimal foraging.

### INTRODUCTION

L'étude des stratégies liées à la recherche de la nourriture, à son choix et à son exploitation s'est considérablement développée ces dernières années, aussi bien sur le plan théorique que sur le plan expérimental (voir notamment PYKE *et al.*, 1977; KREBS, 1978, et les références qui s'y trouvent). Comme le font les auteurs anglo-saxons, nous proposons d'utiliser le terme de *fourragement* pour désigner l'ensemble de ces comportements.

En adoptant un point de vue darwinien, il est généralement admis que la sélection naturelle favorise les stratégies de fourragement qui assurent

---

<sup>1</sup>Institut de zoologie et d'écologie animale, Université de Lausanne, place du Tunnel 19, 1005 Lausanne.

<sup>2</sup>Au bénéfice des subsides 3.519.79 (R. A.) et 3.263.82 (R. A., M. G.) du Fonds national de la recherche scientifique.

<sup>3</sup>Adresse actuelle: Institut de physiologie, Université de Lausanne, rue du Bugnon 7, 1011 Lausanne.

l'aptitude (*fitness*) la plus élevée. Naturellement, il est exclu de calculer directement une telle grandeur qui dépend de toutes les conditions d'existence de l'espèce étudiée. C'est pourquoi, en première approximation, il est fait l'hypothèse que le comportement optimal est celui qui maximise la quantité d'énergie acquise pendant le fourragement.

Selon PYKE *et al.* (1977), les prédateurs chasseurs doivent prendre quatre principaux types de décision: le choix de la nature des proies, le choix du parcours à adopter lors de la recherche des proies, le choix du foyer de proies et le temps passé dans chaque foyer trouvé. Le choix du foyer de proies peut cependant être considéré comme un cas particulier du dernier type de décision, le temps passé dans un foyer rejeté étant nul.

Dans ce travail, nous ne considérons que le problème du choix entre foyers de proies de même nature mais de densités différentes. La stratégie optimale n'est pas la même suivant que la richesse de ces foyers reste constante au cours du temps ou qu'elle diminue en raison de la consommation des proies. Dans le premier cas, elle consiste simplement à exploiter exclusivement le foyer le plus riche. Dans le second cas, il faut cesser d'exploiter un foyer lorsque son rendement tombe au-dessous du rendement moyen de l'habitat («théorème de la valeur marginale» de CHARNOV, 1976). Ces prédictions supposent cependant que l'animal possède une connaissance préalable de l'habitat et qu'il adopte une stratégie à court terme.

Sur le plan expérimental, la stratégie de choix de foyers de densités différentes a été étudiée notamment chez la mésange charbonnière. SMITH & SWEATMAN (1974) ont observé chez cette espèce une nette discrimination entre foyers. Ils ont montré que le foyer le plus riche était préférentiellement exploité mais pas à l'exclusion des autres. En revanche, KREBS *et al.* (1978) ont observé une fréquentation pratiquement exclusive du foyer le plus riche. Ces expériences ont été faites avec des densités constantes de proies. SMITH & SWEATMAN (1974) et COWIE (1977) ont également étudié des situations se rapprochant plus ou moins du cas où les foyers s'appauvrissent par la prédation. Leurs résultats ne sont pas directement comparables, mais ils montrent une assez grande «inertie» dans la réponse de l'animal. Il faut cependant noter qu'aucune expérience où la richesse des foyers varie directement avec la prédation n'a été faite.

L'intérêt d'étudier cette situation qui se rapproche des conditions naturelles ainsi que l'absence d'expériences sur des mammifères prédateurs nous ont incités à entreprendre la construction d'une installation automatique fonctionnant en temps réel, offrant des choix et enregistrant les réponses de l'animal. Toute l'installation a été adaptée aux caractéristiques morphologiques et comportementales des Soricidés européens: leur taille réduite et les intenses problèmes d'acquisition de l'énergie qu'ils sont susceptibles de rencontrer en font des sujets d'étude particulièrement intéressants. Notre choix s'est porté pour le moment sur la musaraigne musette (*Crocidura russula*) (10-12 g en nature) dont le comportement en captivité

comme dans la nature est aujourd'hui assez bien connu (GENOUD & HAUSER, 1979; GENOUD & VOGEL, 1981).

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Après une tentative d'utiliser uniquement des moyens électromécaniques (relais, enregistreurs à plumes, etc.), nous nous sommes rapidement aperçus de la nécessité de nous servir d'un micro-ordinateur pour commander la marche de l'expérience et pour enregistrer les résultats.

La figure 1 présente schématiquement la construction réalisée. L'animal dispose d'un petit nid en bois de 14×10×9 cm placé dans un terrarium de 50×50 cm. Ce dernier ouvre sur une structure en PVC qui offre à l'animal le choix entre deux couloirs d'environ 6 m. A l'extrémité de chacun de ces couloirs à plafond transparent se trouve l'entrée d'une «chambre» obscure d'où part un couloir sombre de longueur  $f=1,5$  m au bout duquel l'animal pénètre dans une mangeoire où peut éventuellement se trouver une proie. Les proies (vers de farine vivants) sont placées dans des godets fixés sur un plateau circulaire mû par un moteur électrique pouvant tourner dans l'un ou l'autre sens. L'animal n'a accès qu'à un seul godet à la fois qu'il atteint par un trou ménagé dans le plancher de la mangeoire. La partie sombre

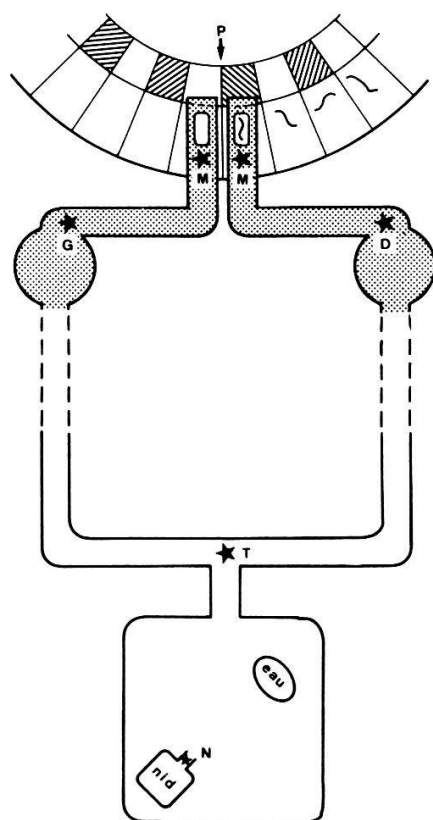


Fig. 1. – Schéma de principe de la construction où circule l'animal. Il a le choix entre deux couloirs de 6 m au bout desquels se trouvent les foyers simulés. Au passage en G ou D, le plateau circulaire se déplace de façon à fournir ou non une proie dans la mangeoire correspondante M.

du système simule donc le foyer souterrain de proies, dont la densité est simulée par la fréquence avec laquelle une proie sera présentée dans la mangeoire.

Les étoiles dans la figure 1 indiquent les emplacements où la proximité de l'animal est détectée par des senseurs de capacité. Il s'agit des passages au nid (N), sur le trajet vers les foyers (T), dans les foyers gauche (G) et droit (D), et dans l'une ou l'autre des mangeoires (M). Ces détecteurs définissent les cinq événements N, T, G, D et M qui sont définis comme le passage au détecteur correspondant précédé d'un passage en un autre détecteur. La répétition de passages au même point est donc ignorée. Tous les événements ainsi définis sont enregistrés par l'ordinateur auquel les détecteurs sont connectés. Il s'agit d'un micro-ordinateur Apple II équipé d'une horloge. L'interfaçage est réalisé par l'intermédiaire du «connecteur de jeux».

L'ordinogramme de la figure 2 montre les deux tâches essentielles du programme de l'ordinateur: détecter et enregistrer les événements, commander la distribution des proies.

Celle-ci est effectuée par une rotation du plateau de proies, dont la position est contrôlée par une cellule photo-électrique. L'octroi d'une proie constitue l'événement P. Lors de chaque événement G ou D, le micro-ordinateur décide si une proie doit être mise à disposition en M ou, au contraire, en être retirée. Les proies sont fournies avec une probabilité  $P_G$  ou  $P_D$ . La valeur maximale  $P_G=100\%$  impose à l'animal un parcours de 3 m entre deux proies (distance M-G-M = 2f). En revanche, la valeur  $P_G=50\%$ , par exemple, nécessite *en moyenne* deux événements G pour obtenir une proie, ce qui représente un parcours moyen de 6 m (M-G-M-G-M = 4f). Les probabilités  $P_G$  et  $P_D$  peuvent éventuellement varier au cours du temps pour simuler des variations de la densité de proies.

En fait, la décision de fournir ou non une proie lors d'une exploitation n'est pas prise aussi simplement que cela est indiqué sur la figure 2. En effet, lorsque la distribution des proies est décidée par la comparaison d'un nombre aléatoire R et de la probabilité de récompense  $P_i$ , le rendement souhaité n'est obtenu qu'à long terme; à court terme il peut varier très fortement. C'est pourquoi nous avons adopté un algorithme plus compliqué qui permet d'assurer que même à court terme le rapport proies données/exploitations correspond au rendement souhaité de chaque côté.

Cet algorithme, ainsi que de nombreux détails supplémentaires sur le programme et le matériel, sont donnés dans un rapport technique (ARDITI *et al.*, 1982) disponible auprès des auteurs.

### *Modèle expérimental*

L'installation décrite ci-dessus simule la situation naturelle représentée par la figure 3: celle d'une musaraigne vivant dans un habitat unidimensionnel

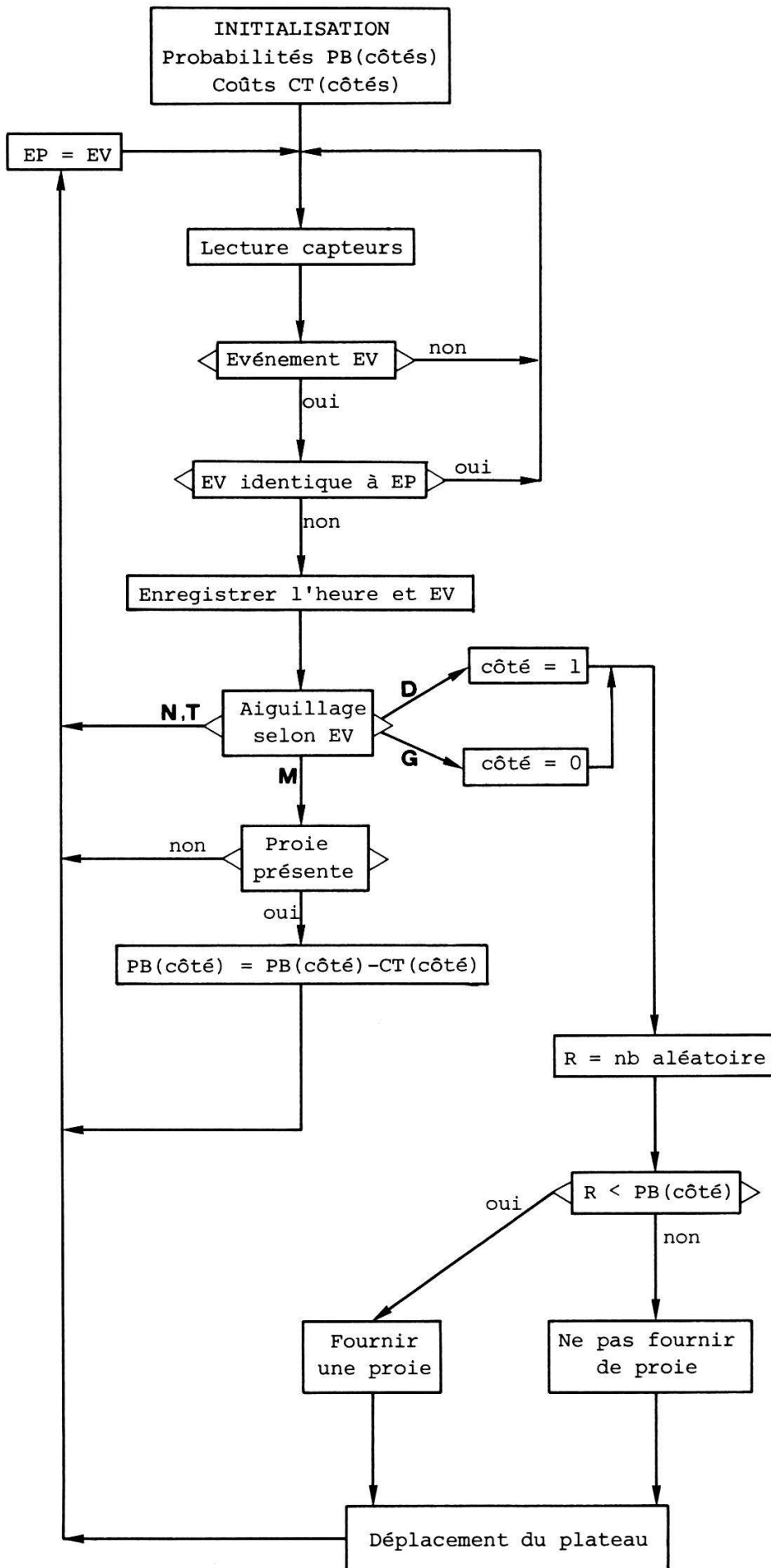


Fig. 2. - Les traits principaux du programme de commande et d'enregistrement des événements.

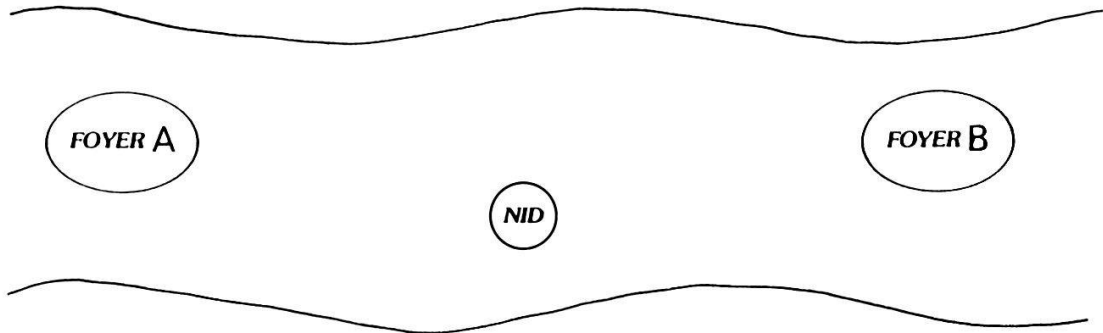


Fig. 3. – Situation naturelle étudiée. L'appareillage simule un habitat unidimensionnel comportant deux foyers de proies à égale distance du nid de l'animal.

(par ex. haie), avec un nid où elle passe en principe son temps de repos, et dont elle sort pour accomplir ses diverses activités. Les proies sont supposées concentrées dans deux foyers souterrains (par ex. composts, terriers) pouvant avoir des densités différentes, et pouvant suivre diverses évolutions au cours du temps. L'animal doit donc choisir entre ces deux foyers et peut les exploiter de façon plus ou moins intense.

La densité de proies dans chaque foyer  $n_i$  est simulée par la probabilité  $P_i$  de recevoir une proie. Pour établir la relation entre  $P_i$  et la densité simulée, il est possible d'utiliser un raisonnement analogue à celui qui permet en physique de calculer le libre parcours moyen dans les gaz. Il est ainsi facile de montrer que le parcours moyen d'un prédateur entre deux rencontres avec des proies vaut

$$L_i = \frac{1}{2rn_i} \quad (1)$$

où  $n_i$  est le nombre de proies par unités de surface dans le (vrai) foyer simulé et  $r$  la distance de réaction du prédateur. La conception de l'appareil fixant  $L_i = 2f/P_i$  où  $f$  est la longueur des «foyers», la densité simulée de chaque côté est donc donnée par

$$n_i = \frac{N_i}{S_i} = \frac{1}{2f} \frac{P_i}{2r} \quad (2)$$

où  $N_i$  et  $S_i$  sont respectivement le nombre de proies et la surface du (vrai) foyer simulé.

Comme la valeur de  $P_i$  peut être modifiée au cours du temps, il est possible de simuler plusieurs dynamiques des proies, dont deux sont utilisées actuellement. Ces deux dynamiques correspondent aux deux cas mentionnés dans l'Introduction à propos des modèles de stratégie optimale. La plus simple est évidemment de maintenir les densités constantes ( $P_i$  constants). La seconde consiste à simuler la situation où le prédateur vide graduellement les foyers de proies. La diminution de  $N_i$  d'une unité dans (2) se traduit par la soustraction à  $P_i$  d'une valeur constante  $c_i$  chaque fois

qu'une proie est consommée. La valeur de  $c_i$ , que nous appellerons le «coût» d'une proie du foyer  $i$ , est

$$c_i = \frac{4fr}{S_i} \quad (3)$$

### *Procédure expérimentale*

Une expérience se compose habituellement de trois phases. La première est une phase de conditionnement qui débute lorsqu'une musaraigne naïve est introduite dans l'installation. Cette phase comprend elle-même deux parties. Durant la première, les rendements des foyers sont maximaux ( $P_G = P_D = 100\%$ ,  $c_G = c_D = 0$ ); la musaraigne se familiarise avec l'installation, établit son nid dans la boîte prévue à cet effet et apprend à chercher sa nourriture dans les deux foyers. Durant la seconde partie du conditionnement,  $c_G = c_D = 50\%$ . La musaraigne doit alors apprendre que les exploitations ne sont pas toujours fructueuses et qu'il est nécessaire de parcourir les foyers plusieurs fois pour obtenir des proies. La phase de conditionnement est considérée comme achevée lorsque la musaraigne présente face au modèle expérimental un comportement approprié durant plus de 100 exploitations. Elle dure généralement un à trois jours.

Durant la seconde phase de l'expérience, une différence de rendement est introduite entre les foyers, mais ils restent constants au cours du temps ( $P_G \neq P_D$ ,  $c_G = c_D = 0$ ). C'est toujours le foyer qui a été le plus exploité durant la phase de conditionnement qui est fixé au rendement le plus bas. La durée de cette phase dépend du comportement de l'individu étudié et varie par conséquent d'une expérience à l'autre. Elle est considérée comme terminée lorsqu'une réponse stationnaire est obtenue.

Dans la dernière phase de l'expérience,  $c_G$  et  $c_D$  prennent des valeurs non nulles de sorte que les rendements des foyers diminuent sous l'action de la prédation. Il est indispensable d'introduire des coûts assez faibles (de l'ordre de 0,1%) pour que l'animal ait le temps d'adapter son comportement au changement graduel de rendement des foyers.

### *Traitement des résultats*

A la fin de chaque expérience, le fichier complet des événements est transféré sur un autre ordinateur, où il est analysé. Un certain nombre de variables sont calculées lors de cette analyse, chaque variable correspondant à une séquence donnée d'événements. Les définitions figurent au tableau I, où l'on notera en particulier la définition des termes «visite» et «exploitation».

Les visites rendent compte du nombre de fois où l'animal se rend dans un foyer donné, en provenance du nid ou de l'autre foyer. Les exploitations, elles, rendent compte de l'intensité avec laquelle l'animal se déplace à l'intérieur de chaque foyer. L'activité et le repos tels qu'ils sont définis peuvent ne pas correspondre aux grandeurs réelles. En effet, l'animal peut



Tableau I : Définition de diverses séquences d'événements.

Comportement	Séquence
Début repos, fin activité	T - N
Début activité, fin repos	N - T
Visite dans le foyer gauche	T - G - ... - T
Visite dans le foyer droit	T - D - ... - T
Exploitation dans le foyer gauche	G - (P) - M - G
Exploitation dans le foyer droit	D - (P) - M - D
Proie mangée à gauche	G - P - M - G
Proie mangée à droite	D - P - M - D

être au repos dans les couloirs alors qu'il est supposé actif. Inversement, il peut être supposé au repos alors qu'il est actif (dans le terrarium) s'il passe en N sans passer ensuite en T. La pratique a cependant montré que ces cas étaient rares.

Le traitement des données d'une expérience débute par la décomposition de la suite d'événements en «tranches» de durée variable mais comprenant un nombre fixe d'exploitations. La définition des tranches sur la base d'un nombre fixe d'exploitations plutôt que sur la base d'une durée fixe permet d'éviter que certaines d'entre elles comprennent trop peu d'événements, rendant impossibles les calculs statistiques. Des tranches de plusieurs dizaines d'exploitations (100 dans les exemples présentés ci-après) paraissent convenables dans le cas des musaraignes étudiées.

Pour chaque tranche d'événements, les variables élémentaires suivantes sont calculées: durée du repos, durée de l'activité, nombre de visites dans chaque foyer VS (côté), nombre d'exploitations EX (côté), nombre de proies mangées PM (côté). Le côté gauche est désigné par l'indice 0, le côté droit par l'indice 1. Ces variables permettent de calculer diverses grandeurs caractérisant le comportement de l'animal et les rendements des foyers telles que:

$$\text{proportion de visites à gauche} = \frac{VS(0)}{VS(0) + VS(1)}$$

$$\text{proportion d'exploitations à gauche} = \frac{EX(0)}{EX(0) + EX(1)}$$

$$\text{rendement relatif du foyer gauche} = \frac{PM(0)/EX(0)}{PM(0)/EX(0) + PM(1)/EX(1)}$$

$$\text{efficacité du prédateur} = \frac{PM(0) + PM(1)}{EX(0) + EX(1)}$$

etc.

#### EXEMPLES DE RÉSULTATS

Un exemple typique (fig. 4) permet d'illustrer la procédure expérimentale et le traitement des résultats présentés ci-dessus. Une musaraigne musette a d'abord subi une phase de conditionnement d'un peu plus de

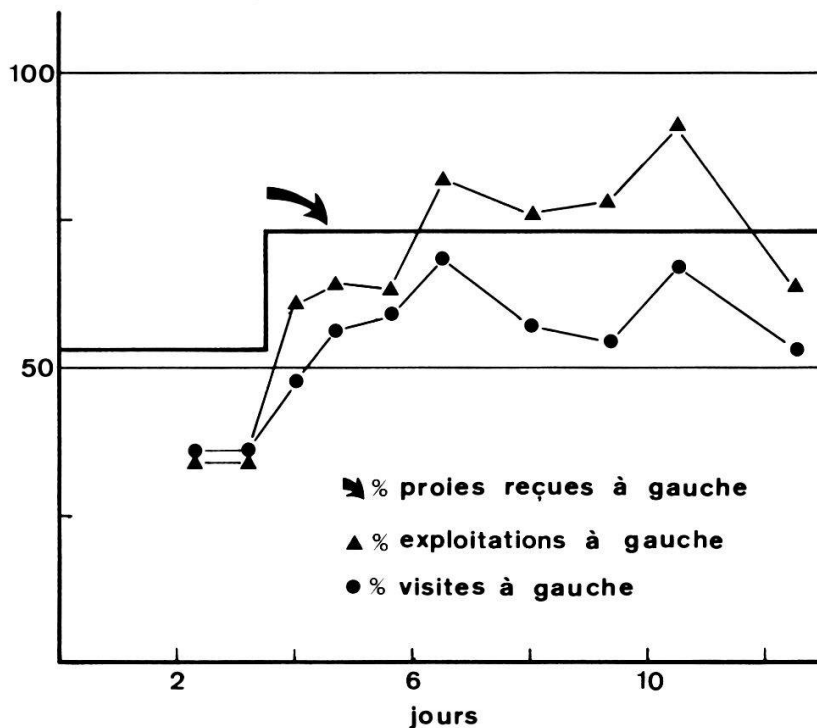


Fig. 4. – Evolution du comportement d'une musaraigne musette durant une expérience. Tranches de 100 exploitations. Lors de la phase d'apprentissage, l'animal a marqué une préférence pour le foyer droit. Lors de la phase d'expérience, le foyer gauche est rendu deux fois plus profitable que le foyer droit. Les pourcentages d'exploitations et de visites se renversent en faveur du foyer gauche. La préférence est plus marquée en termes d'exploitations.

200 exploitations. Durant cette phase, qui a duré trois jours, les rendements des deux foyers ont fluctué autour de 50%. La musaraigne a cependant nettement choisi le foyer droit pour s'alimenter: elle y a réalisé en moyenne 65% des exploitations et des visites. On peut admettre que ce choix est indépendant des caractéristiques énergétiques des foyers.

Après l'apprentissage, le rendement du foyer gauche a été rendu deux fois supérieur à celui du foyer droit. Le comportement du prédateur durant cette phase se caractérise par les faits suivants:

- En l'espace d'environ 300 exploitations (environ trois jours), la musaraigne oriente son choix vers le foyer le plus riche: les proportions de visites et d'exploitations à gauche se stabilisent autour de valeurs significativement supérieures à 0,5.

- Bien que le foyer le plus riche soit très nettement choisi, il n'est pas visité et exploité à l'exclusion de l'autre: la musaraigne retourne régulièrement au foyer le plus pauvre et garde ainsi le contact avec toutes les régions de son domaine vital.

- La proportion d'exploitations à gauche se stabilise autour de 80%, tandis que la proportion de visites à gauche se situe seulement autour de 60%. Cela traduit le fait que lors d'une visite au foyer le plus pauvre le prédateur effectue peu d'exploitations alors que le foyer le plus riche peut être exploité très activement à chaque visite.

La figure 5 montre la situation où les rendements diminuent sous l'effet de la prédation. Les phénomènes suivants apparaissent:

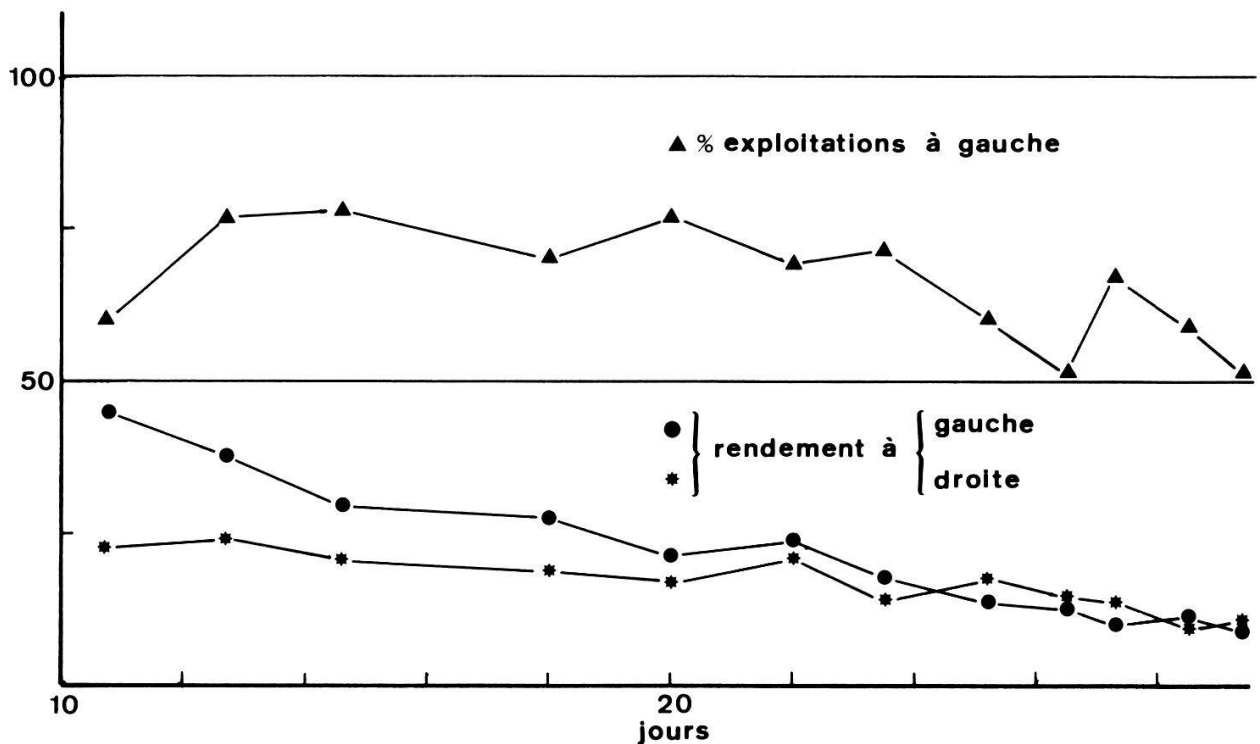


Fig. 5. - Comportement lors d'une phase de décroissance des rendements. La préférence pour le foyer gauche décroît à mesure que la différence de rendements diminue.

- Le foyer le plus riche (gauche) est d'abord le plus exploité.
- La préférence pour le foyer gauche a tendance à décroître à mesure que son rendement diminue.
- Comme les deux foyers sont exploités, les rendements de tous deux décroissent dans le temps. Mais cette décroissance ne se fait pas à la même vitesse et il y a une tendance à l'égalisation des rendements.

#### DISCUSSION

Malgré une importante variabilité individuelle, les résultats préliminaires obtenus jusqu'ici suggèrent d'ores et déjà plusieurs remarques:

- Le laps de temps nécessaire à la musaraigne pour adapter son comportement est presque toujours important (plusieurs jours). L'individu ne peut en effet évaluer la richesse des foyers qu'à travers un grand nombre d'exploitations. A cet égard, le modèle expérimental s'éloigne peut-être des conditions naturelles où il nous paraît vraisemblable que l'animal réagisse plus rapidement.

- La musaraigne musette est parfaitement capable de discriminer un foyer riche d'un foyer plus pauvre, et cela en dépit du fait que l'installation expérimentale à laquelle elle est confrontée ne simule qu'approximativement une situation naturelle. Il n'est toutefois pas possible, pour l'instant, d'estimer la différence minimale entre les foyers, au-dessous de laquelle une discrimination n'est pas possible.

- Le foyer le plus riche n'est pas choisi à l'exclusion de l'autre. Ce fait montre bien la part importante de l'exploration dans la stratégie alimentaire des musaraignes. Il est en désaccord avec le modèle de stratégie optimale à court terme mentionné dans l'introduction et peut être interprété comme une adaptation à long terme permettant à l'animal de faire face à des variations adverses de ses ressources.

- Selon le «théorème de la valeur marginale» exposé dans l'introduction, l'animal devrait cesser d'exploiter un foyer lorsque son rendement tombe au-dessous du rendement moyen de l'habitat. Il a été observé, au contraire, que l'animal continue (du moins pour un certain temps) d'exploiter préférentiellement le foyer qui était le plus riche. Ce comportement peut être dû, soit à un retard dans la perception de la différence de rendement, soit à l'anticipation d'une baisse du rendement global de l'habitat. Un tel comportement semble avoir également été observé chez des chauves-souris nectarivores (SCHLUTER 1982).

Ces conclusions ne sont que très provisoires et devront être revues lorsque nous disposerons de résultats plus nombreux.

## REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements à S. GRUNDLEHNER pour sa participation enthousiaste lors d'une phase préliminaire de ce travail. Notre reconnaissance chaleureuse va également à O. SCHNEIDER pour son importante contribution à la construction de l'installation et le soin porté aux animaux. Nous remercions aussi J. CHALLANDES et M. HÜRNI pour leur aide dans la préparation des figures. L'équipement informatique a été acquis grâce à un subside de la Fondation Herbette.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARDITI, R., KÜFFER, P. & GENOUD, M. 1982.— Commande automatique d'une installation expérimentale pour l'étude de la stratégie de recherche de la nourriture chez les musaraignes. *Actes 10<sup>e</sup> Colloque «Informatique et Biosphère», Paris 1982*, pp. 263-285.
- CHARNOV, E. L. 1976. — Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9, 129-136.
- COWIE, R. J. 1977. — Optimal foraging in the Great Tits (*Parus major*). *Nature* 268, 137-139.
- GENOUD, M. & HAUSSER, J. 1979. — Ecologie d'une population de *Crocidura russula* en milieu rural montagnard (Insectivora, Soricidae). *Terre Vie, Rev. Ecol.* 33, 539-554.
- GENOUD, M. & VOGEL, P. 1981. — The activity of *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) in the field and in captivity. *Z. Säugetierkunde* 46, 222-232.
- KREBS, J. R. 1978. — Optimal foraging: decision rules for predators. In KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. (eds), *Behavioural Ecology*, Blackwell, Oxford, pp. 23-63.
- KREBS, J. R., KACELNIK, A. & TAYLOR, P. J. 1978. — Test of optimal sampling by foraging Great Tits. *Nature* 275, 27-31.
- PYKE, G. H., PULLIAM, H. R. & CHARNOV, E. L. 1977. — Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52, 137-154.
- SCHLUTER, D. 1982. — Optimal foraging in bats: some comments. *Am. Nat.* 119, 121-125.
- SMITH, J. N. M. & SWEATMAN, H. P. A. 1974. — Food searching behaviour of titmice in patchy environments. *Ecology* 55, 1216-1232.

*Manuscrit reçu le 11 février 1983.*