

# Quelques difficultés de la détermination expérimentale des trois types de réponse fonctionnelle des prédateurs et des parasitoïdes : conséquences sur la distribution des réponses

Autor(en): **Arditi, Roger**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **55 (1982)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **19.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-402031>

## **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.

## Quelques difficultés de la détermination expérimentale des trois types de réponse fonctionnelle des prédateurs et des parasitoïdes: Conséquences sur la distribution des réponses<sup>1</sup>

ROGER ARDITI

Institut de zoologie et d'écologie animale, Université de Lausanne, place du Tunnel 19, CH-1005 Lausanne

*Difficulties of the experimental determination of the three types of functional response of predators and parasitoids: consequences on the distribution of responses* - When performing predation experiments to measure the functional response, the prey (or host) density often decreases rather heavily during the interaction time. In such a case, the average value of the response is obtained, instead of the exact value for the initial prey density. Using mathematical models, it is shown that this fact can considerably blur the differences between HOLLING's three «types»: all three types can appear as type II curves.

Nine formulas are given to identify the response parameters (searching efficiency and maximal response) for each type and for three cases: average response of predators, average response of parasitoids, and exact («instantaneous») response.

A total of 114 responses that were recorded in the literature are listed in a long table, along with their apparent type. For 36 cases, an identification procedure was attempted, using the nine formulas. Type I responses seem to be a little more frequent than what is usually believed, and are not restricted to filter-feeders. Type III seems to be rather common too, and not particularly characteristic of vertebrates. Nevertheless, type II responses are still the most frequent.

However, it is often impossible to identify the type reliably because many of these responses were measured in an average way. It is therefore strongly recommended that, as much as possible, the functional response be measured exactly, e. g. by replacing the prey as soon as eaten, and that at least fifteen experimental points be obtained, and preferably more.

Il est très souvent nécessaire de connaître l'impact d'une population de prédateurs sur leurs proies (ou celui d'une population de parasitoïdes sur leurs hôtes). Une grandeur essentielle que l'on mesure habituellement à cet effet est la *ration*, que nous définissons comme la quantité de proies attaquées par prédateur par unité de temps (ou la quantité d'hôtes attaqués par parasitoïde par unité de temps). Selon les cas la mesure la plus adéquate de cette «quantité» est soit la biomasse, soit le nombre d'individus.

La façon dont la *ration* répond à des variations de la densité de proies,  $x$ , a été appelée *réponse fonctionnelle* par SOLOMON (1949). Cette fonction sera notée  $g(x)$ . (La réponse numérique, qui décrit les variations de la quantité de prédateurs lorsque  $x$  varie, est en fait largement déterminée par la réponse fonctionnelle car la biomasse de prédateurs est étroitement liée à la consommation de proies, particulièrement chez les invertébrés [HOLLING, 1966; BEDDINGTON *et al.*, 1976; FERRAN & LARROQUE, 1977a, 1977b].) Depuis HOLLING (1959a) on distingue communément trois «types» de réponse fonctionnelle (fig. 1).

Un très grand nombre de travaux (qui seront passés en revue dans la section 5) ont été consacrés à la mesure de la réponse fonctionnelle de systèmes spécifiques. En général, ces travaux cherchent à identifier le type de la réponse et à en estimer les principaux paramètres comme la *ration* maximale et l'efficacité de

<sup>1</sup> Travail accompli avec le soutien du Fonds national suisse de la recherche scientifique.

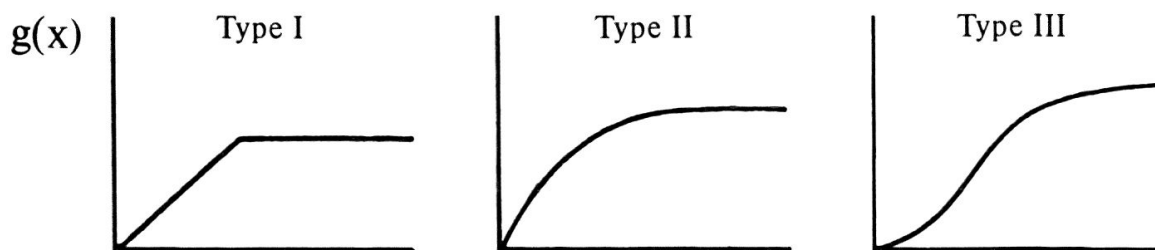


Fig. 1: Les trois types de réponse fonctionnelle des prédateurs à la densité des proies  $x$ , selon HOLLING. La densité de prédateurs est constante.

recherche. Les motivations de ces travaux expérimentaux sont assez diverses. Les plus nombreux visent des buts pratiques, comme l'estimation de l'efficacité d'un agent de lutte biologique. D'autres, à motivation plus théorique, cherchent à mettre en évidence les facteurs régulateurs d'écosystèmes précis. Parfois ce sont les causes physiologiques ou comportementales des divers types de réponse qui sont recherchées. Quelques travaux cherchent encore à étudier l'influence stabilisante ou non des trois types sur la dynamique des systèmes proie-prédateur. Enfin il arrive que des expériences soient entreprises dans un but de modélisation.

Nous nous proposons, dans cet article, de traiter les questions suivantes:

1. - Discuter la procédure expérimentale habituellement utilisée pour la mesure de la réponse fonctionnelle et montrer que ce n'est souvent pas la valeur exacte de la réponse qui est obtenue, mais une valeur moyenne.

2. - A l'aide de modèles mathématiques, comparer les trois types de réponse lorsque la mesure est faite sous forme moyenne, et montrer que dans ces conditions les différences entre les trois types peuvent s'estomper.

3. - Présenter un grand nombre de réponses que nous avons inventoriées dans la littérature et tenter d'en identifier le type.

Notre propos n'est donc pas de contribuer ici aux discussions relatives aux problèmes ayant motivé les mesures de réponse fonctionnelle, tels ceux mentionnés plus haut. Le présent travail se donne un but purement pratique: en discutant la méthodologie des nombreux travaux de laboratoire, il s'agit de rendre les expérimentateurs attentifs aux difficultés entraînées par le mode de mesure le plus courant.

#### LES DIVERS TYPES DE RÉPONSE FONCTIONNELLE

La fig. 1 présente les trois types de réponse introduits par HOLLING (1959a). Le type I est celui où les prédateurs tuent les proies proportionnellement à leur abondance. Dans le cas II, l'efficacité des prédateurs,  $g(x)/x$ , décroît à mesure que la densité de proies augmente.

Les interprétations communément admises (p.ex. HOLLING, 1959a, 1965; MURDOCH & OATEN, 1975; HASSELL, 1978) sont les suivantes. Le type I est censé caractériser les organismes qui se nourrissent par filtrage: la quantité de proies capturées est proportionnelle à la densité et le traitement des proies n'empêche pas le prédateur de continuer à s'alimenter. Le type II se présente lorsque la capture d'une proie occupe le prédateur un certain temps et l'empêche de chasser, ou bien lorsque la «motivation» des prédateurs décroît avec le niveau de satiété. Des explications diverses et parfois contradictoires ont été avancées pour le type III. La plus plausible est que le prédateur «dédaigne» les proies lorsqu'elles sont

peu nombreuses, soit qu'il ait une autre source de nourriture à disposition (proies multiples), soit qu'il soit capable de se passer momentanément de nourriture. Il est également possible que les proies soient à l'abri des prédateurs lorsqu'elles sont rares (refuges).

Dans ces trois types, la réponse atteint un plafond aux densités élevées. Cette saturation des prédateurs n'est pas surprenante. Quel que soit le mode de prédation, ils doivent forcément rencontrer une limite: vitesse de digestion, capacité de chasse, etc. Cette limite est déterminée au premier chef par les caractéristiques du prédateur, mais celles des proies peuvent jouer un rôle, par exemple si des proies nombreuses se défendent mieux. HOLLING (1961) a montré qu'aux densités élevées la réponse pouvait même décroître, par exemple en raison d'une inhibition des prédateurs (HOLLING, 1965). Nous qualifierons ces réponses «en dôme» de type D (fig. 2). HOLLING & BUCKINGHAM (1976) utilisent l'expression «type IV». Cette appellation est à notre avis inadéquate car ce comportement à haute densité peut - en principe - accompagner chacun des types I à III qui désignent quant à eux un comportement à basse densité. Pour être complet on pourrait ainsi introduire les types I-D, II-D et III-D. Mais le petit nombre de cas observés ne justifie pas cette multiplication des catégories.

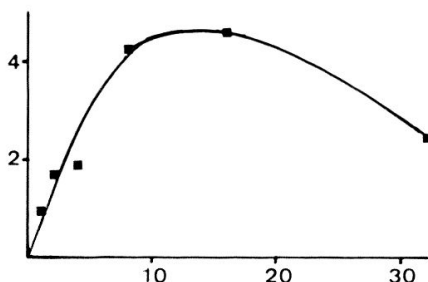


Fig. 2: Un exemple de réponse «en dôme» (type D): femelle de *Phytoseiulus persimilis* consommant des femelles de *Tetranychus urticae* (acariens). Le nombre de proies tuées en 12 h est porté en fonction du nombre de proies offertes sur une surface de 12,9 cm<sup>2</sup> (d'après MORI & CHANT, 1966).

#### LA RÉPONSE FONCTIONNELLE MOYENNE

La procédure expérimentale habituelle pour mesurer la ration est la suivante. On met en présence, dans un milieu constant, un nombre connu de prédateurs,  $y$ , et de proies,  $x_0$ , à l'exclusion de toute autre nourriture pour les prédateurs. Après avoir laissé les populations interagir durant un temps  $\Delta t$ , et s'être assuré que le nombre de prédateurs n'a pas varié, on compte les proies restantes, ce qui donne le nombre de proies attaquées  $\Delta x$ . On peut alors calculer la quantité de proies attaquées par prédateur par unité de temps,  $\Delta x/(y\Delta t)$ . Une erreur fréquente est de considérer qu'on obtient là la ration recherchée. Or la ration  $g(x)$  est une notion instantanée et varie au cours de  $\Delta t$ , à mesure que la densité de proies,  $x$ , diminue. Ce qu'on obtient, c'est la valeur moyenne de la ration sur la durée  $\Delta t$ . En répétant l'expérience avec différentes densités initiales de proies,  $x_0$ , on obtient la fonction suivante que nous appellerons réponse fonctionnelle moyenne:

$$G(x_0, y, \Delta t) = \frac{\Delta x}{y\Delta t}$$

La discussion précédente concernait la prédation. Le problème est différent pour le parasitisme puisque les hôtes attaqués ne disparaissent pas et sont suscep-

tibles d'être attaqués plusieurs fois. Nous supposons ici que les parasitoïdes sont incapables de reconnaître les hôtes sains des hôtes déjà atteints et pratiquent donc le superparasitisme. Dans ce cas, la procédure expérimentale précédente fournit de nouveau une réponse moyenne qui diffère de la réponse instantanée, mais pas de la même manière que pour la prédation. Nous la noterons  $G'(x, y\Delta t)$ . Dans l'hypothèse inverse où les parasitoïdes reconnaissent instantanément et sans erreur les hôtes déjà atteints, on se trouve dans un cas identique à la prédation puisque les hôtes atteints peuvent être considérés comme absents de la population. Enfin le cas intermédiaire où les parasitoïdes évitent le superparasitisme de façon imparfaite est traité ailleurs (ARDITI, 1980b).

Pour que la ration moyenne coïncide avec la ration instantanée dans les conditions expérimentales que nous avons décrites, il faut que les prédateurs aient un comportement tel qu'ils n'explorent jamais une région où un prédateur est déjà passé. De cette façon, ils se déplacent toujours vers une zone où la densité de proies est celle fixée au début de l'expérience. Il faut en outre supposer que les proies soient quasiment immobiles. Ces conditions sont sans doute fort rares en laboratoire, mais existent peut-être dans la nature.

Il est en fait possible de mesurer la valeur exacte (instantanée) de la ration. S'il s'agit de prédation, il faut remplacer immédiatement les proies tuées de manière à maintenir constante la densité  $x$ . S'il s'agit de parasitisme, il faut tenir compte du nombre d'attaques et non du nombre d'hôtes attaqués. Dans le cas le plus fréquent les parasitoïdes pondent un nombre constant d'œufs à chaque attaque (souvent un seul). Le nombre d'attaques peut donc être connu en disséquant les hôtes à l'issue de l'expérience et en y comptant les œufs déposés.

Nous voyons que mesurer directement la ration instantanée implique un travail considérable. Il est donc intéressant de savoir jusqu'à quel point elle peut être estimée d'après la mesure de la ration moyenne. C'est la question dont nous traiterons dans la prochaine section. Mais auparavant, faisons une dernière remarque concernant les modalités d'expérience.

Dans certains cas, avant de mesurer la réponse fonctionnelle, on laisse les deux populations interagir longtemps. Les prédateurs sont donc nourris. Dans d'autres cas, on mesure au contraire la réponse fonctionnelle de prédateurs affamés. Il n'est pas évident que ces deux méthodes donnent le même résultat. Ainsi ERNSTING (1977) a montré que lorsque le carabe prédateur *Notiophilus biguttatus* est affamé, il peut exercer d'abord un fort taux de prédation qui ralentit et se stabilise par la suite. Ce phénomène s'observe lorsque la proie est le collembole *Orchesella cincta*. Par contre, lorsqu'il s'agit de *Tomocerus minor*, le taux de prédation s'établit d'emblée au niveau stable. Cette différence est peut-être due au fait que *N. biguttatus* ne capture pas facilement *T. minor* qui reste quasiment immobile et est donc difficilement repéré. *O. cincta*, en revanche, est très actif pendant le jour, et attire fortement les prédateurs (ERNSTING & JANSEN, 1978). Un autre exemple de l'influence du niveau de satiété préalable des prédateurs sur leur réponse fonctionnelle est donné par ANDERSON *et al.* (1978).

#### RAPPORTS ENTRE RÉPONSE INSTANTANÉE ET RÉPONSE MOYENNE

Nous allons montrer comment se transforme la réponse fonctionnelle de chacun des trois types lorsqu'elle est mesurée de façon moyenne. Considérons par exemple les modèles suivants pour les trois types de réponse instantanée.

$$\text{Type I : } g_I(x) = \begin{cases} ax & \text{si } ax \leq b \\ b & \text{si } ax > b \end{cases} \quad (\text{Arditi et al., 1978}) \quad (1)$$

$$\text{Type II : } g_{II}(x) = \frac{bax}{b+ax} \quad (\text{Holling, 1959b}) \quad (2)$$

$$\text{Type III : } g_{III}(x) = \frac{b(a+cx)x}{b+(a+cx)x} \quad (\text{Arditi, 1979}) \quad (3)$$

Dans les trois cas le paramètre  $a$  est la pente de la réponse à l'origine (l'efficacité de recherche). Le paramètre  $b$  est la ration maximale. Quant au paramètre  $c$  du type III, il décrit la convexité du début de la courbe.

Nous donnons directement ci-dessous la forme moyenne de ces trois modèles. Le calcul pour le cas du parasitisme figure en annexe, à titre d'exemple. Le calcul complet, pour la prédation comme pour le parasitisme, peut être trouvé ailleurs (ARDITI, 1980a).

Lorsqu'il s'agit de parasitisme, les réponses moyennes ont la forme suivante:

$$G_I'(x, y\Delta t) = \begin{cases} \frac{x}{y\Delta t} \left(1 - e^{-ay\Delta t}\right) & \text{si } ax \leq b, \\ \frac{x}{y\Delta t} \left(1 - e^{-\frac{b}{x}y\Delta t}\right) & \text{si } ax \geq b, \end{cases} \quad (4)$$

$$G_{II}'(x, y\Delta t) = \frac{x}{y\Delta t} \left(1 - e^{-\frac{ba}{b+ax}y\Delta t}\right), \quad (5)$$

$$G_{III}'(x, y\Delta t) = \frac{x}{y\Delta t} \left(1 - e^{-\frac{b(a+cx)}{b+(a+cx)x}y\Delta t}\right). \quad (6)$$

Lorsqu'il s'agit de prédation, la forme moyenne des modèles s'exprime de façon un peu plus compliquée:

$$G_I(x_0, y\Delta t) = \begin{cases} b & \text{si } x_0 \geq \frac{b}{a} + by\Delta t, \\ \frac{x_0}{y\Delta t} \left[1 - \frac{b}{ax_0} e^{\frac{ax_0}{b}} e^{-1-ay\Delta t}\right] & \text{si } \frac{b}{a} \leq x_0 \leq \frac{b}{a} + by\Delta t, \\ \frac{x_0}{y\Delta t} \left(1 - e^{-ay\Delta t}\right) & \text{si } x_0 \leq \frac{b}{a}, \end{cases} \quad (7)$$

$$1 - \frac{y\Delta t}{x_0} G_{II} = e^{-ay\Delta t} e^{\frac{ay\Delta t}{b}} G_{II}, \quad \text{où } G_{II} = G_{II}(x_0, y\Delta t), \quad (8)$$

$$1 - \frac{ay\Delta t G_{III}}{(a + c(x_0 - y\Delta t G_{III}))x_0} = e^{-ay\Delta t} e^{\frac{ay\Delta t}{b}} G_{III}, \quad \text{où } G_{III} = G_{III}(x_0, y\Delta t). \quad (9)$$

Les expressions (8) et (9) sont des équations transcendentes implicites qui doivent être résolues par des méthodes numériques. Les équations (5) et (8) ont déjà été obtenues, de façon assez compliquée, par ROGERS (1972) qui les a nommées respectivement «random parasite equation» et «random predator equation».

La fig. 3 compare réponses exactes et réponses moyennes. On voit que, mesurées sous forme moyenne, les trois réponses présentent des différences très atténuées. En particulier, les types I et II deviennent pratiquement indiscernables si la durée d'interaction est trop longue. (Même le type III devient difficile à identifier car il perd de sa concavité.)

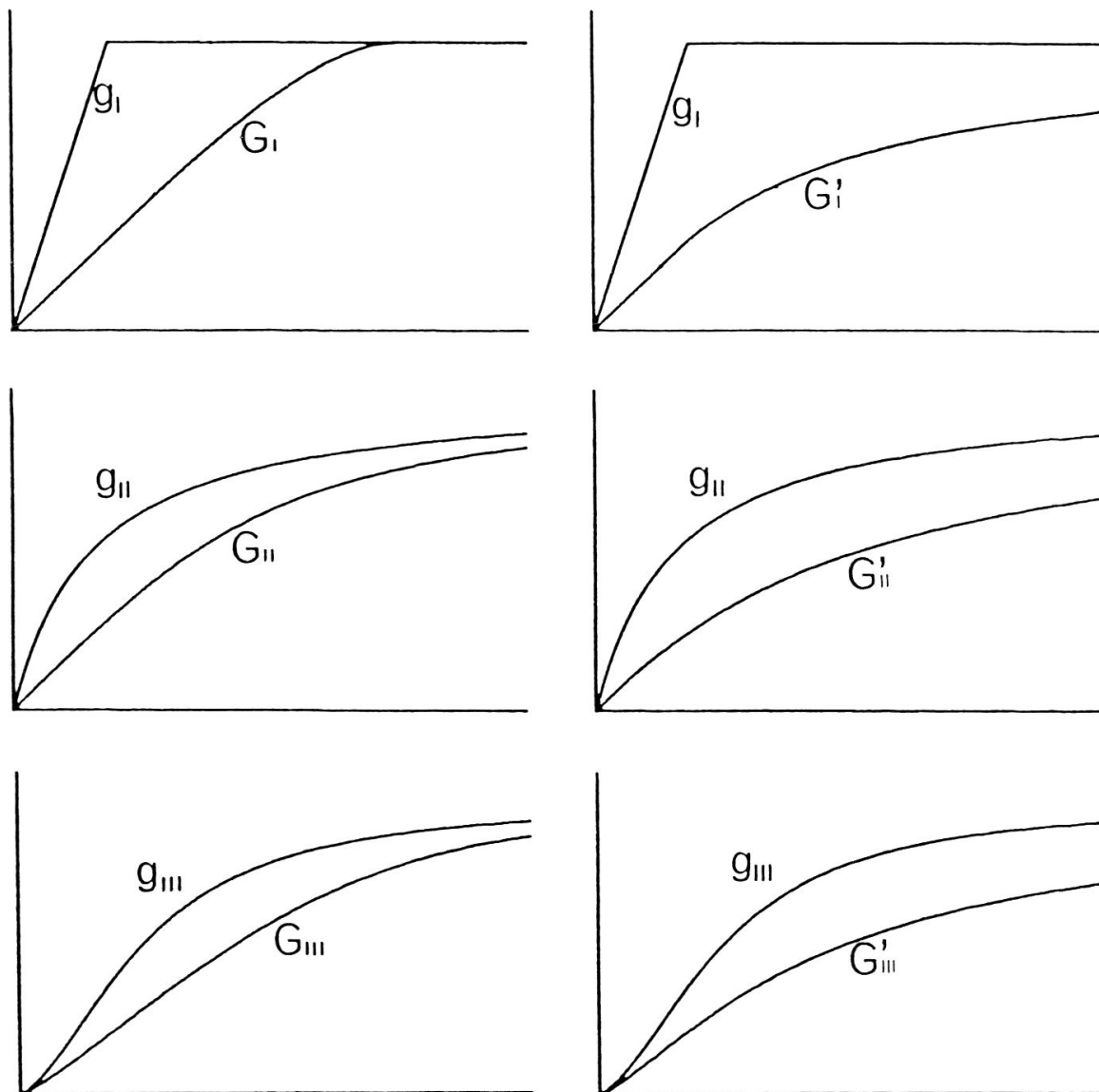


Fig. 3: Comparaison des réponses fonctionnelles exactes  $g$  et des réponses moyennes  $G$  (prédation) et  $G'$  (parasitisme). La forme moyenne des réponses atténue considérablement les différences entre les trois types.

Par exemple, la fig. 4 présente l'ajustement des types I et II à des données expérimentales. Ces ajustements, ainsi que l'estimation des paramètres, sont faits à l'aide d'une méthode classique de régression non-linéaire dont l'application à ce problème est décrite ailleurs (ARDITI, 1980a). On remarque immédiatement que les deux courbes, très semblables, s'ajustent avec la même qualité aux points

expérimentaux, rendant impossible l'identification de la «vraie» réponse fonctionnelle.

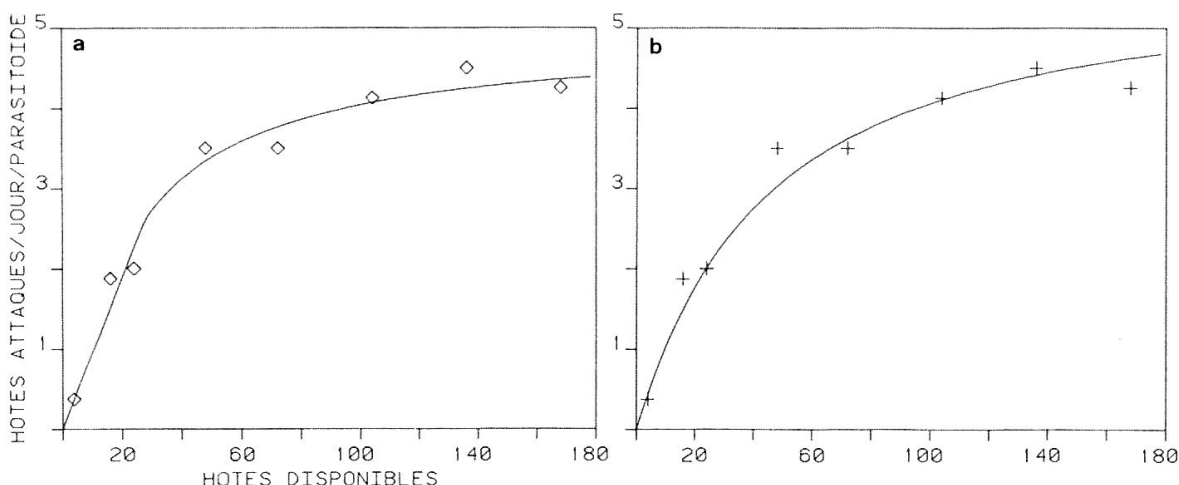


Fig. 4: Réponse fonctionnelle du parasitoïde *Nasonia vitripennis* (hyménoptère, ptéromalidé) attaquant des pupes de *Musca domestica*.  $Y = 8$  et  $\Delta t = 24$  h (d'après EDWARDS, 1961). (a) Ajustement du modèle  $G'_I$ :  $a = 0,17 \text{ jour}^{-1}$ ,  $b = 4,9 \text{ hôtes/jour}$ . (b) Ajustement du modèle  $G''_{II}$ :  $a = 1,0 \text{ jour}^{-1}$ ,  $b = 5,1 \text{ hôtes/jour}$ .

L'atténuation des différences entre les réponses, qui leur donne à toutes une allure II, peut expliquer le fait que la grande majorité des réponses concrètement observées aient été considérées comme étant du type II, comme on le verra dans la section suivante.

Signalons enfin que cette atténuation des différences entre les trois types de réponses, lorsqu'elles sont mesurées de façon moyenne, ne dépend pas du choix particulier fait pour les trois modèles  $g_i$  (éq. 1-3). D'autres modèles pour le type II (p. ex. IVLEV, 1961) et le type III (p. ex. WATT, 1959; JOST *et al.*, 1973) donneraient un résultat qualitativement identique.

#### RECENSEMENT DES RÉPONSES OBSERVÉES

Le tabl. 1 présente toutes les mesures de réponse fonctionnelle dont nous avons pu avoir connaissance. La colonne TA donne le type de courbe présenté par ces réponses, suivant la numérotation des fig. 1 et 2.

Suivant les conditions dans lesquelles les mesures ont été faites, ces courbes peuvent être soit la «vraie» réponse fonctionnelle  $g(x)$ , soit la réponse moyenne  $G(x_0, y\Delta t)$  ou  $G'(x, y\Delta t)$ . Lorsque la consultation de la source bibliographique a permis de trancher, nous avons indiqué dans la colonne «g ou G» de quelle réponse il s'agissait.

Nous avons considéré qu'il s'agissait de la réponse exacte  $g(x)$  dans les trois cas suivants: (1) s'il y a eu remplacement immédiat des proies ou hôtes attaqués, (2) si le nombre d'attaques de parasitoïdes a été compté (réponse en nombre d'œufs déposés), (3) si la prédation ou le parasitisme étaient suffisamment légers pour que la densité de proies disponibles ne varie pas trop pendant l'interaction des populations (proportion de proies attaquées ne dépassant pas 15%). Nous indiquons notamment ces détails dans la colonne «Remarques». Nous y notons également si les estimations ont été faites sur le terrain (sinon elles proviennent d'expériences de laboratoire).



Tabl. 1: Classification de réponses fonctionnelles selon les types des fig. 1 et 2. TA = type apparent, TI = type identifié (I-II = I et II indiscernables), NP = nombre de points expérimentaux de la courbe. Le type identifié est celui qui s'ajuste le mieux selon le critère des moindres carrés.

PREDATEUR	PROIE	g ou G	TA	TI	NP	REMARQUES	SOURCE
<b>PROTOZOAIRES</b>							
<i>Stentor coerulens</i>	Divers flagellés, séparément ou mélangés	?	III				Murdoch & Oaten, 1975
<i>Didinium nasutum</i>	<i>Paramecium aurelia</i>	g	II			Avec remplacement	Salt, 1974
<b>ACARIENS</b>							
<i>Typhlodromus occidentalis</i>	<i>Tetranychus telarius</i> , protonymphes	G	II	I-II	10		Chant, 1961
<i>Typhlodromus floridanus</i>	<i>Oligonychus punicae</i>	?	II				Sandness & McMurtry, 1970
<i>Amblyseius largoensis</i>	id.	G	II	II	10		id.
<i>Amblyseius concordis</i>	id.	G	II	II	10		id.
<i>Amblyseius fallalis</i>	<i>Tetranychus urticae</i>	G	II				Santos, 1975
id.	id., oeufs	G	I				id.
id.	id., oeufs	G	I	I	17		Dover <i>et al.</i> , 1979
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	id.	G	D				Mori & Chant, 1966
id.	id.	G	II	II	9		Everson, 1979
id.	id., deutonymphes	?	II	II	10		Pruszyński, 1973
id.	<i>Tetranychus kansawai</i>	?	II				Ashihara <i>et al.</i> , 1976
id.	<i>Tetranychus pacificus</i>	?	II				Takafuji & Chant, 1976
id., immatures	id.	?	II				id.
<i>Iphiseius degenerans</i>	id.	?	II				id.
id., immatures	id.	?	II				id.

ARAIGNEES					
<i>Linyphia triangularis</i>	<i>Drosophila melanogaster</i>	G II	II	9	Turnbull, 1962
<i>Philodromus rufus</i>	id.	G D			Haynes & Sisojevic, 1966
<i>Pardosa laura</i>	id.	G I			Nakamura, 1977
<i>Pardosa T-insignata</i>	id.	g II			id.
id.	<i>Drosophila virilis</i>	G -		Courbe très particulière	id.
<i>Lycosa pseudoannulata</i>	<i>Nephotettix cincticeps</i> (Homoptère)	? II			Sasaba et al., 1970
<i>Tetragnatha</i> spp.	id.	? II			id.
CRUSTACES					
<i>Artemia salina</i> (anostracé)	Trois espèces d'algues	g -		D'allure I en coordonnées log-log	Reeve, 1963
<i>Daphnia magna</i> (cladocère)	<i>Chlorella vulgaris</i>	g II	II	11	Prédation légère Rigler, 1961
id.	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	g I	I	7	Prédation légère id.
<i>Macrocyclus albidus</i> , nauplies (copépode)	<i>Paramecium</i> sp.	? II			Shushkina & Klekowski, 1968
<i>Cyclops bicuspidatus thomasi</i> (copépode)	<i>Keratella cochlearis</i> (rotifère)	G II			McQueen, 1969
id.	<i>Ceriodaphnia</i> sp. (cladocère)	g III			Prédation légère id.
id.	<i>Diaptomus</i> spp., nauplies (copépode)	G III			id.
id.	id., copépodites	g III			Prédation légère id.
id.	<i>C. b. th.</i> , nauplies	G III			id.
id.	id., copépodites	g III			Prédation légère id.
<i>Hyperoche medusarum</i> (amphipode)	Hareng du Pacifique, larves <i>Clupea harengus pallasii</i>	G II			Expérience répétée à diverses densités de prédateurs Westernhagen & Rosenthal, 1976

PREDATEUR	PROIE	g ou G	TA	TI	NP	REMARQUES	SOURCE
<b>INSECTES</b>							
<b>ODONATES</b>							
<i>Ischnura elegans</i> , naiades	<i>Daphnia magna</i> (cladocère)	G	II	II	11	Expérience répétée à diverses tailles de proies et préd.	Thompson, 1975
<i>Ischnura ramburii</i> , naiades	id.	g	II	II	10	Prédation légère	Johnson <i>et al.</i> , 1975
<b>ORTHOPTERES</b>							
<i>Acheta domesticus</i>	<i>Musca domestica</i> , pupes	?	II				Pimentel & Cranston, 1960
<i>Hierodulla crassa</i>	id., adultes	g	II	II	9	Avec remplacement	Holling, 1965
<b>HEMIPTERES</b>							
<i>Corixa</i> sp.	Larves de moustique	?	II				id.
<i>Notonecta glauca</i>	<i>Asellus aquaticus</i> (isopode)	g	III	III	11	Prédation légère, petites proies	Hassell <i>et al.</i> , 1977
id.	id.	G	II	I	8	Grandes proies	id.
id.	<i>Daphnia magna</i>	?	II				Hassell <i>et al.</i> , 1976
id.	Larves de moustique	G	II				Holling, 1965
<i>Plea atomaria</i>	<i>Aedes aegypti</i> , larves	G	III				Hassell <i>et al.</i> , 1977
<i>Lethocerus</i> sp.	Têtards	?	II				Holling, 1965
<i>Anthocoris confusus</i>	<i>Aulacorthum circumflexus</i>	?	II				Hassell <i>et al.</i> , 1976
<i>Podisus maculiventris</i>	<i>Hyphantia cunea</i> , larves (lépidoptère)	g	II	II	9	Prédation légère	Morris, 1963
id.	<i>Galleria mellonella</i> (lépidoptère)	G	II				Mukerji & LeRoux, 1969
<i>Podisus modestus</i>	<i>Neodiprion swainei</i> (tenthrède)	g	D			Avec remplacement	Tostowaryk, 1972
id.	<i>Neodiprion pratti banksianae</i>	g	II			Avec remplacement	id.

COLEOPTERES		PUCERONS			
<i>Coccinella septempunctata</i>	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	? II			Kawauchi, 1973
id.	<i>Plectrochophorus glandulosa</i>	? II			id.
id.	<i>Brevicoryne brassicae</i>	G III	Petites proies		Hassell <i>et al.</i> , 1977
id.	id.	G II I-II	7 Grandes proies		id.
id.	Mélange de <i>Aphis fabae</i> et <i>Acyrtosiphon pisum</i>	G I	Choix de proies		Murdoch & Marks, 1973
<i>Harmonia axyridis</i>	<i>Aphis eraccivora</i>	? II			Mogi, 1969
<i>Tribolium castaneum</i> , adultes	<i>T. c.</i> , pupes	G II II	6	Expérience répétée à diverses densités de prédateurs	Mertz & Davies, 1968
<i>Acilius semisulcatus</i>	Larves de moustique	? II			Holling, 1965
DIPTERES					
<i>Syrphus</i> sp., larves	<i>Cardiaspina albitextura</i> , nymphes (homoptère)	? II	Terrain		Clark, 1963
<i>Calliphora vomitoria</i>	Goutelettes de sucre	? III	"Proie" artificielle		Murdie & Hassell, 1973
PARASITOIDES					
CHALCIDOIDES					
<i>Dahlbominus fuscipennis</i>	<i>Neodiprion sertifer</i> , cocons	G II II	8		Burnett, 1951
id.	id., cocons	G II II	8	Réponse en oeufs	id.
id.	id., cocons	G II II	6	Sur une pelouse	Burnett, 1954
id.	id., cocons	G II II	6	Réponse en oeufs	id.
id.	<i>Neodiprion lecontei</i> , cocons	G II		Dans un bois	Burnett, 1958
<i>Encarsia formosa</i>	<i>Trialeurodes vaporariorum</i> (homoptère)	? III			Burnett, 1964
<i>Muscidifurax raptor</i>	<i>Ceratitis capitata</i> , pupes (diptère)	G II I-II	5		Podoler & Mendel, 1979
id.	<i>Musca domestica</i> , pupes	G II I-II	7		DeBach & Smith, 1941
<i>Nasonia vitripennis</i>	id., pupes	G II			id.
id.	id., pupes	G II I-II	8	Expérience répétée à diverses densités de parasitoïdes	Edwards, 1961
<i>Trichogramma evanescens</i>	<i>Sitotroga cerealella</i> (lépidoptère)	G II		id.	id.

PREDATEUR	PROIE	g ou G	TA	TI	NP	REMARQUES	SOURCE
<b>PARASITOIDES (SUITE)</b>							
<b>ICHNEUMONOIDES</b>							
<i>Pleolophus basizonus</i>	<i>Neodiprion sertifer</i>	G II	I-II	6			Griffiths, 1969
<i>Nemeritis canescens</i>	<i>Cadra cautella</i> (lépidoptère)	? III					Takahashi, 1968
id.	id.	? II					Hassell & Rogers, 1972
id.	<i>Anagasta kühniella</i> (lépidoptère)	g I				Réponse en oeufs	Taylor, 1974
<i>Cryptus inornatus</i>	<i>Loxostege sticticalis</i> , cocons (lépidoptère)	G II					Ullyett, 1949-50
<i>Chelonus texanus</i>	<i>Anagasta kühniella</i> , oeufs	g D				Réponse en oeufs	Ullyett, 1949
id.	id., oeufs	G D					id.
<i>Aphidius uzbeckistanicus</i>	<i>Metapolophium dirhodum</i>	G II	I	5		Hôte préféré	Hassell et al., 1977
id.	<i>Hylopteroides humilis</i>	G III	III	5		Hôte moins apprécié	id.
<i>Praon ersoletum</i>	<i>Therioaphis maculata</i>	g I	I	5		Réponse en oeufs	Messenger & Force, 1963
id.	<i>Therioaphis trifolii</i>	G II	I	4			Messenger, 1968
id.	id.	g II	II	6		Réponse en oeufs	id.
<b>AUTRES INVERTEBRES</b>							
<i>Thais emarginata</i> (gastéropode)	<i>Mytilus edulis</i>	G II	II	5			Murdoch, 1969
<i>Acanthina spirata</i> (gastéropode)	id.	G II	II	5			id.
<i>Thais emarginata</i>	Mélange de <i>Mytilus edulis</i> et <i>Mytilus californianus</i>	G II				Choix de proies	id.
<i>Acanthina spirata</i>	Mélange de <i>Mytilus edulis</i> et <i>Balanus glandula</i>	G III				Choix de proies	id.
<i>Pisaster</i> sp. (étoile de mer)	<i>Tegula</i> sp. (gastéropode)	g III				Prédateurs "novices"	Murdoch & Oaten, 1975
id.	id.	g II	I	6		Prédateurs "accoutumés"	id.

POISSONS					
<i>Carassius auratus</i> , poisson rouge	<i>Daphnia pulex</i>	G I I	10	Expérience répétée à diverses densités de prédateurs	Chant & Turnbull, 1966
<i>Alburnus alburnus</i> (ablette)	<i>Daphnia</i> sp.	? II			Ivlev, 1945, 1961
<i>Rutilus rutilus</i> (gardon)	Larves de chironomides	? II			id.
<i>Cyprinus carpio</i> (carpe)	Oeufs de brème	? II			id.
id.	Divers invertébrés	? III		Choix de proies	id.
<i>Salmo gairdneri</i> (truite)	<i>Crangonyx richmondensis</i>	G I			Ware, 1972
id.	<i>Hyalella azteca</i> (amphipode)	G II			id.
<i>Lepomis macrochirus</i>	Larves de moustique	g III III	8	Avec remplacement	Murdoch & Oaten, 1975
id.	Mélange de larves de moustique et de chironomides	G II		Choix de proies	id.
<i>Poecilia reticulata</i>	<i>Daphnia pulex</i>	? II			Doi, 1969
<i>Brachydanio rerio</i>	<i>Daphnia magna</i>	g II II	8	Prédation légère	Anderson <i>et al.</i> , 1978
id.	<i>Transversotrema patialense</i> , cercaires (trématode)	G II			id.
OISEAUX					
<i>Dendroica castanea</i> (fauvette)	<i>Choristoneura fumiferana</i> , larves (tordeuse)	? III		Terrain, choix de proies	Mook, 1963
<i>Parus major</i> (mésange)	<i>Acantholyda nemoralis</i> , larves (tenthrède)	? III		Terrain, choix de proies	Tinbergen, 1960
<i>Bubo virginianus</i> (grand duc)	<i>Lepus americanus</i>	g II		Prédation faible, terrain	Keith <i>et al.</i> , 1977
<i>Buteo jamaicensis</i> (buse)	id.	g II		id. Choix de proies	id.
MAMMIFERES					
<i>Lynx canadensis</i>	id.	g II		id. Peu de choix de proies	id.
<i>Canis latrans</i> (coyote)	id.	g III		id. Choix de proies	id.
<i>Sorex cinereus</i> (musaraigne)	<i>Neodiprion sertifer</i> , cocons	? III		Terrain, choix de proies	Holling, 1959a
<i>Blarina brevicauda</i> (id.)	id., cocons	? III		id.	id.
<i>Peromyscus leucopus</i> (mulot)	id., cocons	? III		id.	id.
id.	biscuits pour chien et graines de tournesol	? III		Laboratoire, choix de proies	Holling, 1959a, 1965
Moutons	Pâturage	g I		Prédation faible, terrain	Alden & Whittaker, 1970
id.	id.	G II		Terrain	Hamilton <i>et al.</i> , 1973

Le bilan de ce recensement est le suivant. Sur 114 réponses, 7 ne correspondent pas à l'un des trois types (5 sont «en dôme»), 11 semblent appartenir au type I, 72 au type II et 24 au type III. C'est donc le type II qui apparaît comme étant de loin le plus fréquent. Mais nous avons vu (fig. 4) que, mesurées sous forme moyenne, les réponses des trois types tendent à prendre la forme II. On ne peut donc guère se fier aux réponses «G» lorsqu'elles indiquent le type II. Par ailleurs, plusieurs cas qui ne sont pas de stricts systèmes proie-prédateur ne devraient pas être assimilés aux autres. La plupart de ces systèmes où les prédateurs ont un choix de différentes espèces de proies donnent des réponses de type III.

Dans 36 cas nous avons pu nous procurer les données et y appliquer la méthode d'identification décrite dans la section 4. Le type identifié, que nous choisissons comme celui qui s'ajuste le mieux selon le critère des moindres carrés, figure à la colonne TI, la colonne NP donnant le nombre de points expérimentaux. Etant donné le petit nombre de ces points (généralement entre cinq et dix), ce choix du type est évidemment entaché d'incertitude. Dans six cas il a même été impossible de décider entre les types I et II en raison de l'atténuation des différences que nous avons illustrée par la fig. 4. En s'en tenant aux réponses relativement fiables, c'est-à-dire les 30 réponses identifiées par cette méthode et les réponses directement mesurées de façon exacte (et sans la présence de plusieurs types de proies), le bilan est maintenant le suivant. Sur 44 réponses, 3 sont d'un type particulier, 10 sont du type I, 24 du type II et 7 du type III. Le type II reste donc le plus fréquent mais il domine un peu moins que dans le premier bilan. En se limitant aux types I et II, la proportion de réponses de type II passe de 87% à 71%. On constate donc que c'est un nombre non négligeable de réponses qui présentent le type I.

Ces simples dénombrements permettent, dans une certaine mesure, de faire quelques commentaires sur les théories avancées pour les divers types de réponse que nous avons rappelées dans la section 2. La théorie proposée pour le type I n'est pas bien soutenue par le tabl. 1. Ainsi le filtreur *Daphnia magna* présente le type I avec *Saccharomyces cerevisiae* et le type II avec *Chlorella vulgaris*. De plus le type I ne se présente pas seulement chez les filtreurs mais dans presque toutes les catégories du tabl. 1. Par contre, les explications avancées pour le type III paraissent mieux étayées. Sur les 24 réponses de ce type, 9 se présentent dans des cas où un choix de proies est offert et 6 lorsque la proie à disposition est peu appréciée. Enfin, rien ne contredit les théories proposées pour les types II et D.

## CONCLUSION

Nous avons vu que lorsque la ration est mesurée en laissant les populations interagir un certain temps  $\Delta t$ , il devient nécessaire de tenir compte de la diminution de densité des proies durant  $\Delta t$ . Il serait erroné d'ajuster directement les modèles de réponse fonctionnelle aux points expérimentaux, mais il faut les transformer dans leur forme «moyenne» qui est différente dans le cas du parasitisme et dans celui de la prédation.

Cette correction, qui est maintenant fréquemment effectuée (mais pas toujours: p. ex. EVERSON, 1979), n'est cependant pas une panacée. Si les populations sont laissées trop longtemps en interaction, le type de réponse devient impossible à identifier car la mesure sous forme moyenne «efface» les différences

de type et donne l'apparence du type II. De plus, l'évaluation des paramètres (surtout le paramètre  $a$ ) devient rapidement imprécise.

Pour éviter ce double inconvénient il est hautement souhaitable que lors d'expériences visant à mesurer la réponse fonctionnelle, tous les efforts soient fournis pour faire une mesure de la ration exacte. S'il n'est pas possible de suivre l'expérience en permanence pour remplacer les proies tuées, il vaut mieux faire plusieurs brèves séances d'interaction plutôt qu'une seule longue séance, surtout pour les faibles densités de proies. Il n'est pas du tout indispensable que la durée d'interaction  $\Delta t$  soit la même pour chaque densité  $x$ . Les procédures d'estimation des paramètres autorisent parfaitement que  $\Delta t$  soit, par exemple, augmenté pour les valeurs élevées de  $x$ . La durée  $\Delta t$  est alors considérée comme une seconde variable indépendante.

Par ailleurs, il est évident que plus les points expérimentaux seront nombreux, plus l'identification du type et l'estimation des paramètres seront précises. Nous préconisons la mesure d'une quinzaine de points au moins, dont une dizaine sur la partie croissante de la courbe, partie qui détermine la valeur de l'efficacité  $a$ , le paramètre le plus sensible.

En rassemblant un grand nombre de réponses fonctionnelles présentes dans la littérature, et en tâchant d'en identifier le type par la méthode corrigée, nous avons vu que les tendances qui se dégagent sont un peu différentes de ce qui est souvent admis. Le type I est probablement plus répandu que chez les seuls filtreurs. Le type III semble également assez répandu et, contrairement à ce que suggérait HOLLING (1965), il ne paraît pas caractéristique des vertébrés: il se présente notamment chez des insectes.

#### REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Monsieur J. CANCELA DA FONSECA, Maître de Recherche au C. N. R. S., pour son aide et ses suggestions.

#### ANNEXE

A titre d'exemple est donné ici le calcul de la réponse moyenne des parasitoïdes. On se reportera à ARDITI (1980a) pour le calcul dans le cas des prédateurs, qui est nettement plus compliqué. Soit  $x_1(t)$  et  $x_2(t)$  respectivement le nombre d'hôtes non parasités et parasités à l'instant  $t$ . Nous supposons que les parasitoïdes ne font pas la différence entre les deux types d'hôtes. Soit  $x$  le nombre total d'hôtes (constant).

Il faut calculer le nombre d'hôtes parasités durant  $\Delta t$ . Le nombre d'attaques effectuées par unité de temps par la totalité des parasitoïdes est par définition  $g(x)y$ . La proportion de ces attaques qui tombe sur des hôtes sains est donnée par le rapport  $x_1/x$ . On a donc

$$\frac{dx_1}{dt} = -g(x) \frac{y}{x} x_1 .$$

Si l'on suppose qu'au début de l'expérience tous les hôtes sont sains ( $x_1 = x$  à  $t = 0$ ), l'intégration de cette équation différentielle donne

$$x_1(t) = x e^{-g(x) \frac{y}{x} t} ,$$

et le nombre d'hôtes parasités durant  $\Delta t$  est donc

$$\Delta x = x \left[ 1 - e^{-g(x) \frac{y \Delta t}{x}} \right] .$$



La réponse moyenne étant par définition  $\Delta x/(y\Delta t)$ , on a finalement

$$G'(x, y\Delta t) = \frac{x}{y\Delta t} \left( 1 - e^{-g(x) \frac{y\Delta t}{x}} \right).$$

En substituant dans cette équation les trois modèles (1)–(3), on obtient les équations (4)–(6).

## BIBLIOGRAPHIE

- ALDEN W. G., WHITTAKER I. A. McD. 1970. *The determinants of herbage intake by grazing sheep: the interrelationship of factors influencing herbage intake and availability*. Aust. J. Agric. Res. 21: 755–766.
- ANDERSON R. M., WHITFIELD P. J., DOBSON A. P., KEYMER A. E. 1978. *Concomitant predation and infection processes: an experimental study*. J. Anim. Ecol. 47: 891–912.
- ARDITI R. 1979. *Les composants de la prédation, les modèles proie-prédateur et les cycles de populations naturelles*. Thèse de doctorat d'Etat, Université Paris 7, 335 pp.
- ARDITI R. 1980a. *Identification de la réponse fonctionnelle de prédateurs et de parasitoïdes*. Actes du 8<sup>e</sup> colloque Informatique et Biosphère, Paris, 20–21 mars 1980, pp. 333–349.
- ARDITI R. 1980b. *A model for the functional response of parasitoids*. Revue Suisse Zool. 87: 887–893.
- ARDITI R., ABILLON J. M., VIEIRA DA SILVA J. 1978. *A predator-prey model with satiation and intraspecific competition*. Ecol. Model. 5: 173–191.
- ASHIHARA W., SHINKAJI N., HAMAMURA T. 1976. *Experimental studies on the prey consumption and ovipositional rate of Phytoseiulus persimilis ATHIAS-HENRIOT as a predator of Tetranychus kanzawai KISHIDA (Acarina: Phytoseiidae)*. Bull. Fruit Tree Res. Stn., Ser. E, 1: 135–144.
- BEDDINGTON J. R., HASSELL M. P., LAWTON J. H. 1976. *The components of arthropod predation. II. The predator rate of increase*. J. Anim. Ecol. 45: 165–186.
- BURNETT T. 1951. *Effects of temperature and host density on the rate of increase of an insect parasite*. Am. Nat. 85: 337–352.
- BURNETT T. 1954. *Influences of natural temperatures and controlled host densities on oviposition of an insect parasite*. Physiol. Zool. 27: 239–248.
- BURNETT T. 1958. *Dispersal of an insect parasite over a small plot*. Can. Entomol. 90: 279–283.
- BURNETT T. 1964. *Host larval mortality in an experimental host-parasite population*. Can. J. Zool. 42: 745–765.
- CHANT D. A. 1961. *The effect of prey density on prey consumption and oviposition in adults of Typhlodromus (T) occidentalis NESBITT (Acarina: Phytoseiidae) in the laboratory*. Can. J. Zool. 39: 311–315.
- CHANT D. A., TURNBULL A. L. 1966. *Effects of predator and prey densities on interactions between goldfish and Daphnia pulex (DE GEER)*. Can. J. Zool. 44: 285–289.
- CLARK L. R. 1963. *The influence of predation by Sirphus sp. on the numbers of Cardiaspina albitextura (Psyllidae)*. Aust. J. Zool. 11: 470–487.
- DEBACH P., SMITH H. S. 1941. *The effect of host density on the rate of reproduction of entomophagous parasites*. J. Econ. Entomol. 34: 741–745.
- DOI T. 1969. *Experimental study of the feeding of the guppy, Poecilia reticulata*. Jpn. J. Ecol. 19: 62–66.
- DOVER M. J., CROFT B. A., WELCH S. M., TUMMALA R. L. 1979. *Biological control of Panonychus ulmi (Acarina: Phytoseiidae) on apple: A prey-predator model*. Environ. Entomol. 8: 282–292.
- EDWARDS R. L. 1961. *The area of discovery of two insect parasites, Nasonia vitripennis (WALKER) and Trichogramma evanescens WESTWOOD, in an artificial environment*. Can. Entomol. 93: 475–481.
- ERNSTING G. 1977. *Effects of food deprivation and type of prey on predation by Notiophilus biguttatus F. (Carabidae) on springtails (Collembola)*. Oecologia 31: 13–20.
- ERNSTING G., JANSEN J. W. 1978. *Interspecific and intraspecific selection by the predator Notiophilus biguttatus F. (Carabidae) concerning two collembolan prey species*. Oecologia 33: 173–184.
- EVERSON P. 1979. *Functional response of Phytoseiulus persimilis (Acarina - Phytoseiidae) to various densities of Tetranychus urticae (Acarina - Tetranychidae)*. Can. Entomol. 111: 7–10.
- FERRAN A., LARROQUE M. M. 1977a. *Etude des relations hôte-prédateur: la consommation et l'utilisation d'un puceron, Myzus persicae SULZ. par les différents stades larvaires de la Coccinelle Semiadalia undecimnotata SCHN. (Col. Coccinellidae)*. Ann. Zool. Ecol. Anim. 9: 665–692.
- FERRAN A., LARROQUE M. M. 1977b. *Sur une possibilité d'estimer l'action prédatrice des larves de la Coccinelle Aphidiphage Semiadalia 11-notata SCHN. (Col. Coccinellidae) grâce à la connaissance de leur évolution pondérale*. Ann. Zool. Ecol. Anim. 9: 693–708.
- GRIFFITHS K. J. 1969. *The importance of coincidence in the functional and numerical responses of two parasites of the European pine sawfly Neodiprion sertifer*. Can. Entomol. 101: 673–713.

- HAMILTON B. A., HUTCHINSON K. J., ANNIS P. C., DONNELLY J. B. 1973. *Relationship between the diet selected by grazing sheep and the herbage offer*. Aust. J. Agric. Res. 24: 271-277.
- HASSELL M. P. 1978. *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 237 pp.
- HASSELL M. P., LAWTON J. H., BEDDINGTON J. R. 1976. *The components of arthropod predation. I. The prey death rate*. J. Anim. Ecol. 45: 135-164.
- HASSELL M. P., LAWTON J. H., BEDDINGTON J. R. 1977. *Sigmoid functional response by invertebrate predators and parasitoids*. J. Anim. Ecol. 46: 249-262.
- HASSELL M. P., ROGERS D. J. 1972. *Insect parasite responses in the development of population models*. J. Anim. Ecol. 41: 661-676.
- HAYNES D. L., SISOJEVIC P. 1966. *Predatory behaviour of Philodromus rufus WALCKENAER (Araneae: Thomisidae)*. Can. Entomol. 98: 113-133.
- HOLLING C. S. 1959a. *The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly*. Can. Entomol. 91: 293-320.
- HOLLING C. S. 1959b. *Some characteristics of simple types of predation and parasitism*. Can. Entomol. 91: 385-398.
- HOLLING C. S. 1961. *Principles of insect predation*. Annu. Rev. Entomol. 6: 163-182.
- HOLLING C. S. 1965. *The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation*. Mem. Entomol. Soc. Can. 45: 1-60.
- HOLLING C. S. 1966. *The functional response of invertebrate predators to prey density*. Mem. Entomol. Soc. Can. 48: 1-86.
- HOLLING C. S., BUCKINGHAM S. 1976. *A behavioral model of predator-prey functional responses*. Behav. Sci. 21: 183-195.
- IVLEV V. S. 1945. *Density and distribution of food as factors determining the rations of fishes* (en russe). Zool. Zh. 24: 112-125.
- IVLEV V. S. 1961. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes* (traduit du russe). Yale Univ. Press, New Haven, CT.
- JOHNSON D. M., AKRE B. G., CROWLEY P. H. 1975. *Modeling arthropod predation: Wasteful killing by damselfly naiads*. Ecology 56: 1081-1093.
- JOST J. L., DRAKE J. F., TSUCHIYA H. M., FREDRICKSON A. G. 1973. *Microbial food chains and food webs*. J. Theor. Biol. 41: 461-484.
- KAWAUCHI S. 1973. *On the relation among the prey density and predation, growth and survival of the population of Coccinella septempunctata bruckii MULSANT (Col. Coccinellidae)*. Kurume Univ. J. 21: 105-111.
- KEITH L. B., TODD A. W., BRAND C. J., ADAMCIK R. S., RUSCH D. H. 1977. *An analysis of predation during a cyclic fluctuation of snowshoe hares*. Proc. 13th Int. Congr. Game Biol. (Atlanta).
- MCQUEEN D. J. 1969. *Reduction of zooplankton standing stocks by predaceous Cyclops bicuspidatus thomasi in Marion Lake, British Columbia*. J. Fish. Res. Board Can. 26: 1605-1618.
- MERTZ D. B., DAVIES R. B. 1968. *Cannibalism of the pupal stage by adult flour beetles: an experiment and a stochastic model*. Biometrics 24: 247-275.
- MESSENGER P. S. 1968. *Bioclimatic studies of the aphid parasite Praon exoletum. I. Effects of temperature on the functional response of females to varying host densities*. Can. Entomol. 100: 728-741.
- MESSENGER P. S., FORCE D. C. 1963. *An experimental host-parasite system: Therioaphis maculata (BUCKTON), Praon palitans MUESEBECK (Homoptera: Aphidae, Hymenoptera: Braconidae)*. Ecology 44: 532-540.
- MOGI M. 1969. *Predation response of the larvae of Harmonia axyridis PALLAS (Coccinellidae) to the different prey density* (en japonais). Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. 13: 9-16.
- MOOK L. J. 1963. *Birds and the spruce budworm*. Mem. Entomol. Soc. Can. 31: 268-271.
- MORI H., CHANT D. A. 1966. *The influence of prey density, relative humidity, and starvation on the predaceous behaviour of Phytoseiulus persimilis ATHIAS-HENRIOT (Acarina: Phytoseiidae)*. Can. J. Zool. 44: 483-491.
- MORRIS R. F. 1963. *The effect of predator age and prey defense on the functional response of Podisus maculiventris SAY to the density of Hyphantia cunea DRURY*. Can. Entomol. 95: 1009-1020.
- MUKERJI M. K., LEROUX E. J. 1969. *The effect of predator age on the functional response of Podisus maculiventris to the prey size of Galleria mellonella*. Can. Entomol. 101: 314-327.
- MURDIE G., HASSELL M. P. 1973. *Food distribution, searching success and predator-prey models*. In: BARTLETT M. S., HIORNS R. W. (éds.) *The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations*. 87-101, Academic Press, 347 pp.
- MURDOCH W. W. 1969. *Switching in general predators: Experiments on predator specificity and stability of prey populations*. Ecol. Monogr. 39: 335-354.
- MURDOCH W. W., MARKS R. J. 1973. *Predation by coccinellid beetles: experiments on switching*. Ecology 54: 160-167.

- MURDOCH W. W., OATEN A. 1975. *Predation and population stability*. Adv. Ecol. Res. 9: 1-131.
- NAKAMURA K. 1977. *A model for the functional response of a predator to varying prey densities; based on the feeding ecology of wolf spiders*. Bull. Natl. Inst. Agric. Sci. Jpn., Ser. C, 31: 29-89.
- PIMENTEL D., CRANSTON F. 1960. *The house cricket, Acheta domesticus, and the house fly, Musca domestica, as a model predator-prey system*. J. Econ. Entomol. 53: 171-172.
- PODOLER H., MENDEL Z. 1979. *Analysis of a host-parasite (Ceratitis-Muscidifurax) relationship under laboratory conditions*. Ecol. Entomol. 4: 45-60.
- PRUSZYNSKI S. 1973. *The influence of prey density on prey consumption and oviposition of Phytoseiulus persimilis ATHIAS-HENRIOT (Acarina: Phytoseiidae)*. Srop/Wprś Bull.: Integrated Control in Glasshouses 4: 41-46.
- REEVE M. R. 1963. *The filter-feeding of Artemia. I. In pure cultures of plant cells*. J. Exp. Biol. 40: 195-205.
- RIGLER F. H. 1961. *The relation between concentration of food and feeding rate of Daphnia magna STRAUS*. Can. J. Zool. 39: 857-868.
- ROGERS D. J. 1972. *Random search and insect population models*. J. Anim. Ecol. 41: 369-383.
- SALT G. W. 1974. *Predator and prey densities as controls of the rate of capture by predator Didinium nasutum*. Ecology 55: 434-439.
- SANDNESS J. N., McMURTRY J. A. 1970. *Functional response of three species of Phytoseiidae (Acarina) to prey density*. Can. Entomol. 102: 692-704.
- SANTOS M. A. 1975. *Functional and numerical responses of the predatory mite Amblyseius fallacis, to prey density*. Environ. Entomol. 4: 989-992.
- SASABA T., KIRITANI K., KAWAHARA S. 1970. *Assessment of the predatory ability of spiders for comparative purposes* (en japonais) Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. 14: 144-146.
- SHUSHKINA E. A., KLEKOWSKI R. A. 1968. *The relation between the feeding, growth and metabolism of Macrocyclus albidus JUR. (Copepoda) and food conditions and actual zooplankton production in lakes of various types* (en russe). Zool. Zh. 47: 525-533.
- SOLOMON M. E. 1949. *The natural control of animal populations* J. Anim. Ecol. 18: 1-35.
- TAKAFUJI A., CHANT D. A. 1976. *Comparative studies of predacious phytoseiid mites (Acarina: Phytoseiidae), with special reference to their responses to the density of their prey*. Res. Popul. Ecol. 17: 255-310.
- TAKAHASHI F. 1968. *Functional response to host density in a parasitic wasp, with reference to population regulation*. Res. Popul. Ecol. 10: 54-68.
- TAYLOR R. J. 1974. *Role of learning in insect parasitism*. Ecol. Monogr. 44: 89-104.
- THOMPSON D. J. 1975. *Towards a predator-prey model incorporating age structure: the effects of predator and prey size on the predation of Daphnia magna by Ischnura elegans*. J. Anim. Ecol. 44: 907-916.
- TINBERGEN L. 1960. *The natural control of insects in pine woods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds*. Arch. Néerl. Zool. 13: 265-343.
- TOSTOWARYK W. 1972. *The effect of prey defence on the functional response of Podisus modestus (Hemiptera: Pentatomidae) to densities of the sawflies Neodiprion swaini and N. pratti banksianae (Hymenoptera: Neodiprionidae)*. Can. Entomol. 104: 61-69.
- TURNBULL A. L. 1962. *Quantitative studies of the food of Linyphia triangularis CLERCK (Araneae: Linyphiidae)*. Can. Entomol. 94: 1233-1249.
- ULLYETT G. C. 1949. *Distribution of progeny by Chelonus texanus CRESS. (Hymenoptera: Braconidae)*. Can. Entomol. 81: 25-44.
- ULLYETT G. C. 1949-50. *Distribution of progeny by Cryptus inornatus PRATT (Hymenoptera: Ichneumonidae)*. Can. Entomol. 81: 285-299 et 82: 1-11.
- WARE D. M. 1972. *Predation by the rainbow trout (Salmo gairdneri): the influence of hunger, prey density, and prey size*. J. Fish. Res. Board Can. 29: 1193-1201.
- WATT K. E. F. 1959. *A mathematical model for the effect of densities of attacked and attacking species on the number attacked*. Can. Entomol. 91: 129-144.
- WESTERNHAGEN H. VON, ROSENTHAL H. 1976. *Predator-prey relationship between Pacific herring, Clupea harengus pallasi, larvae and a predatory hyperiid amphipod, Hyperoche medusarum*. U. S. Natl. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull. 74: 669-674.

(reçu le 26 janvier 1982)