

COCCINELLIDS (COLEOPTERA) AND APHIDS (HOMOPTERA)

- The Overall Relationship (pp. 975-980) Baumgaertner et al.
Estimation of Coccinellid Numbers and Movement in the Field (pp. 981-997)
..... P. M. Ives
Feeding and Egg Production of Two Species of Coccinellids in the
Laboratory (pp. 999-1005) P. M. Ives
The Influence of Aphid Prey Consumption on Searching Behavior,
Weight Increase, Developmental Time, and Mortality of
Chrysopa carnea and *Hippodamia convergens* (pp. 1007-1014)
..... Baumgaertner et al.
Predator Reproduction and the Overall Predator-Prey Relationship (pp. 1015-1024)
..... Frazer et al.
Hunger, Movement, and Predation of *Coccinella californica* on
Pea Aphids in the Laboratory and in the Field (pp. 1025-1033)
..... B. D. Frazer and B. Gill
Control of Aphid Density by a Complex of Predators (pp. 1035-1041)
..... Frazer et al.
Predation of Aphids by Coccinellid Larvae (pp. 1043-1046) Frazer et al.
Comparison of Predation Rates (pp. 1047-1048) N. Gilbert

(Received 7 November 1980; accepted 18 June 1981)

THE OVERALL RELATIONSHIP

J. U. BAUMGAERTNER,^{1,5} B. D. FRAZER,² N. GILBERT,³ B. GILL,² A. P. GUTIERREZ,¹ P. M. IVES,^{3,6} V. NEALIS,³ D. A. RAWORTH,² and C. G. SUMMERS⁴

Frazer and Gilbert (1976) described the predation of pea aphids, *Acyrtosiphon pisum* (Harris), by adult coccinellids. They developed a formula to predict the predation rate as a function of temperature, predator density, and prey age-distribution and density. Gutierrez *et al.* (1979) extended the formula to describe several predators sharing the same prey. The following papers develop the study to cover the complete predator-prey relationship, including the dynamics of both predators and prey.

The most difficult part of the whole work has been the estimation of predator density. The reason is that the beetles, when not searching for prey, hide in the stubble at the base of the alfalfa plants, where they are rarely seen. Ives (this series) uses capture-recapture methods to estimate beetle numbers, and to calibrate the

¹Division of Biological Control, University of California, Berkeley 94720, U.S.A.

²Research Station, Agriculture Canada, Vancouver, British Columbia V6T 1X2, Canada.

³Institute of Animal Ecology, University of British Columbia, Vancouver V6T 1W5, Canada.

⁴Division of Entomology and Parasitology, University of California, Berkeley 94720, U.S.A.

⁵Present address: Department of Entomology, Swiss Federal Institute of Technology, CH-8092, Zurich, Switzerland.

⁶Present address: CSIRO Division of Plant Industry, Cotton Research Unit, Narrabri, N.S.W., 2390, Australia.

NOTE: A reprint of all nine papers may be obtained from B. D. Frazer.

"walking counts" subsequently used to estimate coccinellid densities in other alfalfa plots of the same size. Ives' data also estimate immigration and emigration rates, and lengths of stay of individual beetles. Rates of immigration and emigration depend on temperature, and emigration depends further on prey density: in particular, when the coccinellids cannot capture enough aphids to maintain their own body weight, they leave the alfalfa plots very quickly. The average length of stay of individual beetles varies between 5 and 15 days through the season. So the predator population turns over rapidly, in response to prey density and other factors.

Predator reproduction depends on intake of prey. In a series of laboratory experiments, Ives (this series) shows that coccinellids increase their feeding rate with temperature, and that female coccinellids lay eggs in proportion to food intake, after their maintenance requirement has been satisfied. Predicted rates of predation are therefore easily converted into predicted rates of egg-laying. Gutierrez *et al.* (1981) present a dry matter assimilation model for this process, which shows the interplay between metabolic costs of searching, and predation success with its resultant growth, reproduction, and development.

Baumgaertner *et al.* (this series) use another species of coccinellid, locally dominant in California, to investigate the effects of food intake on larval development. In a series of laboratory trials, they show that low feeding rates decrease the weight gains of coccinellid larvae, and increase their development time and mortality. This work ties in with field studies (Gutierrez *et al.* 1980) on the same coccinellid species in California. Frazer *et al.* observe that although the most critical part of the coccinellids' life-cycle is the poor searching ability of the young larvae, the different larval search-patterns of different coccinellid species do not explain the observed preferences of those species for different types of crop.

Frazer *et al.* use field experiments, in large cages and enclosures, to estimate overall larval survival from egg to adult as a function of prey density. A population model then links the dynamics of predator and prey *via* the predation process. The model represents both the survival of the prey, and the reproduction and larval survival of the predators. Comparison with Ives' estimates of coccinellid densities in the field shows that, to an order of magnitude, observed beetle numbers come reasonably close to the densities that would, according to the model, best exploit the available prey resource, to maximize predator reproduction. The coccinellids rarely overwhelm their prey.

The remaining papers extend the study in various directions. (1) Gilbert briefly compares the technical merits of the mathematical expression for predation rate, used here, with Holling's (1959) well-known alternative, "the disc equation". (2) Frazer *et al.* show that coccinellid search rates are affected, not merely by hunger and temperature, but also by a circadian rhythm. (3) Although coccinellid predation can, in warm weather and at low aphid densities, seriously reduce prey numbers, the beetles do not occur in sufficient numbers to hold down aphid density through the season. Frazer *et al.* present a series of field-cage experiments which suggest very strongly that aphid density is controlled by a complex of predator species, each reacting to changes in aphid density. Aphid density in turn affects, not only the movements and reproduction of adult predators, but also their larval survival.

The picture of the coccinellid-aphid relationship, arising from this field study, differs greatly from previous accounts of insect predation. Every aspect is dominated by temperature, so that the predators are ineffective at low temperatures, but become somewhat effective at high temperatures. In consequence, the predation process, or "functional response", is inherently unstable: no steady-state is possible, even in theory (Frazer and Gilbert 1976). But the predators' "numerical response", correlated

with hunger, prevents extinction of the prey; the coccinellids leave the alfalfa plot as prey density declines. Such behaviour confers a form of stability on the relationship (Wang and Gutierrez 1980). The distinction between "functional" and "numerical" responses is arbitrary — the same behaviour is a numerical response when viewed in one way, and a functional response when viewed in another (Frazer *et al.*). The predator-prey relationship involves far more than the total numbers of predators and prey. Besides temperature, the age-distribution of the aphid prey is important: older aphids are much more difficult to capture than first- or second-instar aphids, and the first-instar coccinellid larvae (whose survival is the weakest link in the coccinellid life-cycle) cannot capture older aphids at all. The predation success of the larvae affects not only their survival, but also their development rate and ultimate size. The population of adult predators in the alfalfa plot is in continual flux: the rate of departure depends on temperature and on aphid density (which in turn affect predation rate and predator hunger), but the rate of arrival depends on conditions outside the alfalfa plot, over a wide area of country. The coccinellids nevertheless respond appropriately — the beetle numbers observed in the alfalfa are, to an order of magnitude, those which best exploit the available prey to maximize total beetle production. The coccinellids' rapid movements, partly in response to prey density, make prediction of predation rates impossible unless we use observed daily numbers of coccinellids as an external input; and that makes it very difficult to devise an effective scheme of biological control, using coccinellids alone. But the pea aphids at Vancouver are subject to continuous, natural biological control by numerous predator species, which holds aphid density to 10/plant (and usually fewer); when the predator complex is artificially excluded, the alfalfa plants easily support outbreaks of aphid density up to 250 or more.

The most important conclusion drawn from this study, is that the population dynamics of both predators and prey must be included in any investigation of a predator-prey relationship. To study the predation process, or "functional response", alone is quite misleading. Beddington *et al.* (1976), discussing various aspects of insect predation, lament that "although these relationships have been documented for a wide variety of organisms, concentration on one species and all its components has not occurred". (We might add that reliance on laboratory studies, untested in the field, has led in the past to neglect of the most important factor of all, temperature, in theories of insect predation.) In this series, all relevant aspects of coccinellid - pea aphid predation in the field, are put together.

References

- Beddington, J. R., M. P. Hassell, and J. H. Lawton. 1976. The components of arthropod predation. II. The predator rate of increase. *J. Anim. Ecol.* 45: 165-185.
- Frazer, B. D. and N. Gilbert. 1976. Coccinellids and aphids: a quantitative study of the impact of adult ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) preying on field populations of pea aphids (Homoptera: Aphididae). *J. ent. Soc. Br. Columb.* 73: 33-56.
- Gutierrez, A. P., J. U. Baumgaertner, and K. S. Hagen. 1981. A conceptual model of predator growth, development, and reproduction in the ladybird beetle, *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae). *Can. Ent.* 113: 21-33.
- Gutierrez, A. P., C. G. Summers, and J. Baumgaertner. 1980. The phenology and distribution of aphids in California alfalfa as modified by ladybird beetle predation (Coleoptera: Coccinellidae). *Can. Ent.* 112: 489-495.
- Gutierrez, A. P., Y. Wang, and R. E. Jones. 1979. Systems analysis applied to crop protection. *Bull. E.P.P.O.* 9: 133-148.
- Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Ent.* 91: 385-398.
- Wang, Y. and A. P. Gutierrez. 1980. An assessment of the use of stability analyses in population ecology. *J. Anim. Ecol.* 49: 435-452.

LE RAPPORT GLOBAL

Frazer et Gilbert (1976) ont étudié la prédation du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) par les coccinelles adultes. Ils ont formulé un modèle pouvant prédire le taux de prédation en fonction de la température, de la densité du prédateur, de la densité de la proie et de leur distribution d'âges. Gutierrez *et al.* (1979) ont étendu l'application du modèle au cas de plusieurs prédateurs partageant la même proie. Dans les articles qui suivent, l'étude est développée et couvre tous les aspects de la relation prédateur-proie, y compris la dynamique des prédateurs et de la proie.

La partie la plus difficile de cette étude a été l'estimation de la densité des prédateurs. En effet, lorsque les coccinelles ne sont pas à la recherche de proies, elles se cachent dans la végétation à la base des plants de luzerne où elles sont peu visibles. Ives utilise des méthodes de capture-recapture pour estimer l'abondance des coccinelles, et pour ajuster les "relevés à la marche" utilisés subséquemment pour estimer la densité des coccinelles dans d'autres parcelles de luzerne de la même taille. Les données d'Ives estiment aussi les taux d'immigration et d'émigration, de même que la durée de séjour de chaque coccinelle. Les taux d'immigration et d'émigration sont dépendants de la température, et l'émigration dépend aussi de la densité de la proie: ainsi lorsque les coccinelles ne peuvent capturer suffisamment de pucerons pour maintenir leur poids, elles quittent rapidement la parcelle de luzerne. La durée moyenne de séjour des coccinelles varie de cinq à quinze jours durant la saison. Ainsi la population de prédateurs se renouvelle rapidement en réponse à la densité des proies et à d'autres facteurs.

La reproduction du prédateur dépend du nombre de proies consommées. Dans une série d'expériences de laboratoire, Ives montre que la vitesse d'alimentation des coccinelles augmente avec la température, et que les coccinelles femelles pondent en proportion de leur prise de nourriture une fois que leurs besoins pour leur propre soutien sont satisfaits. Les taux de prédation estimées sont donc facilement convertis en taux de ponte estimés. Gutierrez *et al.* (1980) présentent un modèle d'assimilation de la matière sèche applicable à ce processus, modèle qui décrit les interrelations entre les coûts métaboliques associés à la recherche, et le succès de la prédation, avec la croissance, la reproduction et le développement qui en résultent.

Baumgaertner *et al.* utilisent une autre espèce de coccinelle, localement dominante en Californie, pour étudier les effets de la consommation sur le développement larvaire. Par une série d'essais de laboratoire, ils montrent qu'une vitesse réduite de consommation diminue le gain de poids des larves de coccinelles, et augmente la durée de développement et la mortalité. Ce travail fait pendant à des études de terrain (Gutierrez *et al.* 1980) sur la même espèce de coccinelle en Californie. Frazer *et al.* font remarquer que bien que la phase la plus critique du cycle vital des coccinelles soit la capacité de recherche réduite des jeunes larves, les différentes stratégies de recherche utilisées par différentes espèces de coccinelles n'expliquent pas les préférences que montrent ces mêmes coccinelles pour différents types de cultures.

Frazer *et al.* par des expériences de terrains en cages ou enclos de grande taille, évaluent globalement la survie des larves de l'oeuf jusqu'à l'adulte, en fonction de la densité de la proie. Un modèle de population lie ensuite la dynamique du prédateur à celle de la proie via le processus de prédation. Le modèle représente à la fois la survie de la proie, et la reproduction et la survie larvaire des prédateurs. Une comparaison avec les estimés obtenus par Ives de la densité des coccinelles sur le terrain montre, qu'à un ordre de grandeur près, les nombres observés de coccinelles s'approchent sensiblement des densités qui — selon le modèle — permettent la meilleure exploitation de la ressource qu'est la proie, pour maximiser la reproduction du prédateur. Les coccinelles surexploitent rarement leur proie.

Les autres articles approfondissent l'étude dans plusieurs directions. (1) Gilbert compare les avantages techniques de l'expression mathématique de la vitesse de prédation utilisée ici, avec l'alternative bien connue due à Holling (1959), l'"Equation-Disque" ("Disc Equation"). (2) Frazer *et al.* montrent que les taux de recherche sont affectés non seulement par le jeûne et la température mais également par un rythme circadien. (3) Quoique la prédation par les coccinelles peut, par temps chauds et à faible densité des pucerons, réduire considérablement les nombres de la proie, les nombres de coccinelles restent trop faibles pour empêcher la densité de la proie de s'accroître au cours de la saison. Frazer *et al.* présentent une série d'expériences de terrain sous cages, qui suggèrent fortement que la densité des pucerons est régulée par un complexe d'espèces de prédateurs, dont chacune réagit aux changements de la densité des pucerons. En retour la densité des pucerons affecte non seulement les mouvements et la reproduction des prédateurs à l'état adulte, mais aussi leur survie larvaire.

L'image d'ensemble des relations coccinelles-pucerons qui émerge de cette étude de terrain diffère grandement du schème conceptuel de la prédation chez les insectes qui prévalait antérieurement. Tous les aspects de ces relations sont dominés par la température, de sorte que les prédateurs sont inefficaces à basse température, et ne deviennent efficaces qu'à haute température. En conséquence, le processus de prédation, ou "réponse fonctionnelle", est instable en soi: l'état d'équilibre est impossible, même en théorie (Frazer et Gilbert 1976). Mais la "réponse numérique" des prédateurs face au jeûne, prévient l'extinction de la proie: les coccinelles quittent le champ de luzerne lorsque la densité de la proie diminue. Ce comportement confère une certaine stabilité à la relation (Wang et Gutierrez 1980). La distinction entre réponse "numérique" et "fonctionnelle" est arbitraire. Le même comportement vu d'une façon peut être une réponse numérique et vu d'une autre façon une réponse fonctionnelle (Frazer *et al.*). La relation prédateur-proie implique beaucoup plus que les nombres totaux de prédateurs et de proies. En plus de la température, la distribution d'âges de la proie est aussi très importante: les pucerons plus d'âgés sont beaucoup plus difficiles à capturer que les larves de stade un ou deux, et les larves de premier stade des coccinelles (dont la survie est le chaînon le plus faible du cycle vital des coccinelles) sont incapables de capturer les pucerons les plus âgés. Le succès de prédation des larves n'affecte pas seulement leur survie, mais aussi leur vitesse de développement et leur taille ultime. La population d'adultes des prédateurs est en renouvellement continu dans le champ de luzerne: le taux d'émigration dépend de la température et de la densité des pucerons (qui elle affecte la vitesse de prédation et l'appétit des prédateurs), mais le taux d'immigration dépend de conditions prévalant hors du champ de luzerne, sur une vaste étendue de territoire. Néanmoins la réponse des coccinelles semble appropriée — leurs nombres observés dans la luzerne correspondent, à un ordre de grandeur près, à ceux qui permettent le meilleur niveau d'exploitation de la proie et maximise la production totale du prédateur. Les mouvements rapides des coccinelles, partiellement en réponse à la densité de la proie, rendent impossible la prédiction des taux de prédation sans l'usage du nombre de coccinelles observé quotidiennement en guise d'entrées externes; et ceci rend difficile l'élaboration d'un programme efficace de lutte biologique basé uniquement sur les coccinelles. Cependant le puceron du pois à Vancouver est continuellement et naturellement maintenu sous contrôle biologique par plusieurs espèces de prédateurs qui limitent la densité des pucerons à dix par plant (et généralement moins); lorsque le complexe de prédateurs est exclu artificiellement, la luzerne peut facilement maintenir à des explosions de la densité des pucerons allant jusqu'à 250 ou plus par plant.

La conclusion la plus significative qui se dégage de cette étude est que la dynamique des populations à la fois du prédateur et de la proie doit faire partie de toute étude portant sur les relations prédateurs-proies. Le processus de prédation, ou réponse fonctionnelle, lorsque considéré isolément, conduit à des conclusions erronées. Beddington *et al.* (1976), dans leur essai sur divers aspects de la prédation chez les insectes, déplorent que "quoique ces relations aient été documentées pour une grande diversité d'organismes, la concentration sur une espèce en particulier et sur toutes ses composantes ne s'est pas produite". (Nous pourrions ajouter que la dépendance sur des études de laboratoire non vérifiées sur le terrain, a conduit dans le passé à une négligence totale du facteur le plus important de tous, la température, dans les théories de la prédation chez les insectes.) Dans cette série, tous les aspects pertinents de la prédation du puceron du pois par les coccinelles sur le terrain, sont intégrés.