

**VARIATIONS QUANTITATIVES CIRCADIENNES DE LA PRISE
ALIMENTAIRE DES LARVES D'*ANAX IMPERATOR* LEACH
(ANISOPTERA: *AESHNIDAE*)**

A. CLOAREC

Laboratoire d'Éthologie, Université de Rennes-Beaulieu,
E.R.A. no 489, Mécanismes épigénétiques du Comportement,
Avenue du Général Leclerc, B.P. 25 A, F-35031 Rennes Cedex, France

Reçu le 25 mars 1975 / Accepté le 16 avril 1975

CIRCADIAN QUANTITATIVE VARIATIONS IN FOOD UPTAKE BY LARVAE OF *ANAX IMPERATOR* LEACH (ANISOPTERA: *AESHNIDAE*). – The hourly feeding activity rhythm of *A. imperator* has been studied. The larvae were placed in individual dishes with 10 standard sized chironomid larvae each: eaten prey were replaced every hour. In the laboratory, under natural lighting, the number of hourly captures, the number of larvae having eaten, and the number of prey captured per larva, all reached a first maximum in the evening at dusk, and a second maximum early morning, at dawn. Data from observations in February, June and October were qualitatively comparable but differed quantitatively. Excretion does not seem to be influenced by nycthemeral variations. Variations of light intensity seem to influence the nycthemeral distribution of feeding activity of larvae provided with plenty of prey: in continuous light no significant variations of feeding activity could be observed.

INTRODUCTION

Les larves d'Aeshnidé réagissent de manière différente à la présentation d'un stimulus alimentaire à différents moments du nyctémère. Pour tenter de mettre en évidence les facteurs responsables de ces fluctuations circadiennes, nous avons étudié les variations quantitatives de la prise alimentaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les larves d'*Anax imperator* utilisées pour ces expériences proviennent de mares des environs de Rennes. Seules des larves des trois dernières stades ont été testées. A cause du nombre variable de mues larvaires d'individus n'ayant pas été suivis depuis l'éclosion, des sigles ont été employés pour désigner les stades: *APS*: antépenultième stade; *ADS*: avant dernier stade; *DS*: dernier stade. Quel que soit leur type de développement, les auteurs considèrent qu'aux trois derniers stades les larves sont toutes comparables.

Les larves sont maintenues dans la salle d'élevage dans les conditions expérimentales au moins 4 semaines avant le test. L'eau des bacs individuels (17,0 x 10,5 x 5,0 cm) est à la température de la pièce et elle est changée une fois par semaine.

Les proies utilisées sont des larves de Chironomidés de 12 mm de longueur moyenne et de 8 mg de poids vivant moyen.

Les larves d'*Anax* ont une nourriture surabondante continuellement à leur disposition pendant au moins 10 à 15 jours avant l'expérimentation pour éliminer les perturbations dues au jeûne.

A intervalles réguliers d'une heure pendant un test qui dure une trentaine d'heures consécutives, le nombre de proies ingérées par chaque larve est noté, et le lot de proies à la disposition de chaque larve est maintenu constant (généralement 10).

Pour chaque test les données suivantes ont été calculées: (1) le pourcentage de proies ingérées chaque heure par rapport au total ingéré durant une période de 24 h; — (2) le pourcentage de larves ayant capturé au moins une proie, par heure; — (3) le nombre moyen de proies capturées par larve qui mange pendant l'heure considérée.

Les déchets alimentaires des Odonates étant rejetés entourés de membranes péritrophiques, le moment de leur expulsion, facilement repérable, a été noté en complément.

RÉSULTATS

Plusieurs séries de tests ont été effectuées, notamment en février, en juin et en octobre 1974.

F é v r i e r. — Deux lots de 38 et de 51 larves respectivement ont été testés successivement. Toutes les larves étaient placées au laboratoire devant la fenêtre ouvrant à l'est; elles y subissaient la photopériode naturelle. La luminosité était mesurée chaque heure à l'aide d'un luxmètre. La température de la pièce a varié entre 20° et 21,5°C et celle de l'eau entre 20° et 20,5°C.

Les captures des proies ne sont pas réparties uniformément au cours du

nyctémère. Si elles se faisaient uniquement au hasard 4,1% des proies seraient mangées chaque heure. Pendant ces observations le nombre de captures atteint un premier maximum entre 19 et 21 heures et un deuxième maximum, plus faible en valeur absolu, à 7 heures: les maximums se situent le soir après la tombée de la nuit et le matin juste avant le lever du jour. Les larves d'*Anax* mangent légèrement moins la nuit que le jour (Fig. 1a).

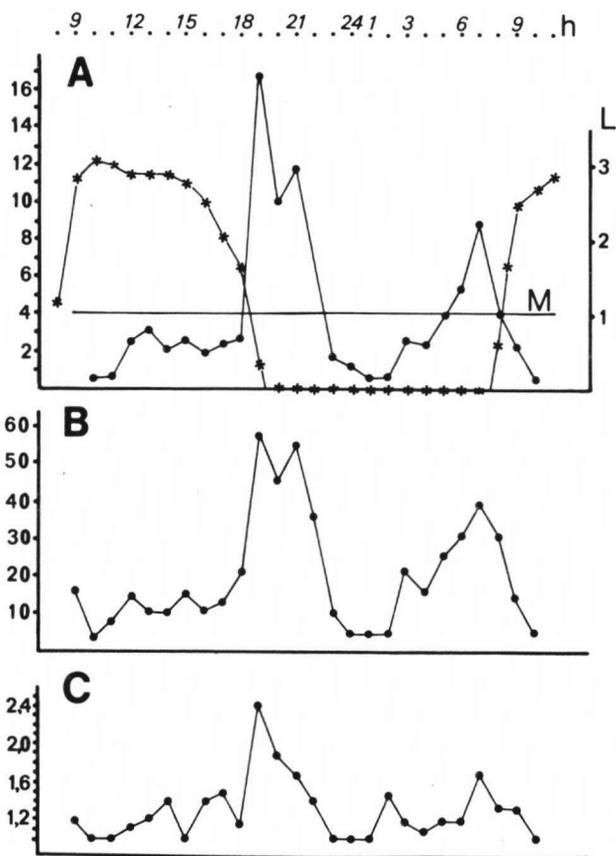


Fig. 1. Février: (A) pourcentage de proies ingérées chaque heure par rapport au nombre total de proies ingérées durant une période de 24 heures; *L*: intensité lumineuse au niveau des bacs d'élevage en *log. Lux* (étoiles); *M*: répartition des captures si seulement le hasard intervenait (moyenne: 4,1%). – (B) pourcentage de larves ayant capturé au moins une proie pendant l'heure. – (C) nombre moyen de proies capturées par larve (ayant mangé) pendant l'heure considérée.

Le nombre de larves d'*Anax* qui mangent au moment des maximums est plus élevé qu'aux autres moments: près de 60% des larves ont mangé au moins une proie à 19 et à 21 heures (Fig. 1b).

L'augmentation du nombre des proies ingérées n'est pas due uniquement à une augmentation du nombre de larves d'*Anax* ayant mangé: le nombre moyen de proies ingérées par chaque larve d'*Anax* est maximum à 19 heures (2,4). Cette valeur peut descendre jusqu'à 1,0 au milieu de la nuit ou du jour (Fig. 1c).

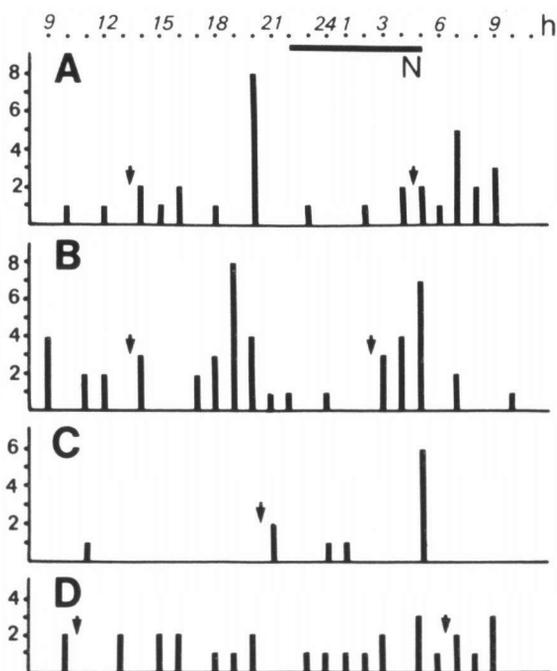


Fig. 2. Juin: Exemples de répartition nyctémérale des captures de proies par une seule larve. N: nuit; ↓: excrétion; pour plus d'explications, voir texte.

La majorité des résultats individuels (Fig. 2) concordent étroitement avec les résultats globaux (Fig. 2a-b); certains cependant ne montrent qu'un maximum, soit le matin (Fig. 2c), soit le soir. Les captures de quelques rares larves se répartissent sans maximum (Fig. 2d).

J u i n. — Ces expériences ont été reprises en juin, en photopériode naturelle, avec deux lots de 40 et de 53 larves respectivement. La température de la pièce a

varié entre 22°C et 26°C, et celle de l'eau, entre 23,5°C et 24,5°C.

Au cours du nyctémère le nombre de captures présente deux maximums: un le soir, l'autre le matin, comme au mois de février (Fig. 3a); mais à des heures différentes: un à 20-21 heures, juste avant la tombée de la nuit et l'autre à 5 heures, juste après le lever du jour. On observe donc un certain décalage par rapport aux variations de l'intensité lumineuse entre février et juin. Les larves d'*Anax* mangent moins lors du minimum nocturne que lors du minimum diurne. Le maximum du petit matin est le plus élevé, contrairement à ce qui a été observé en février.

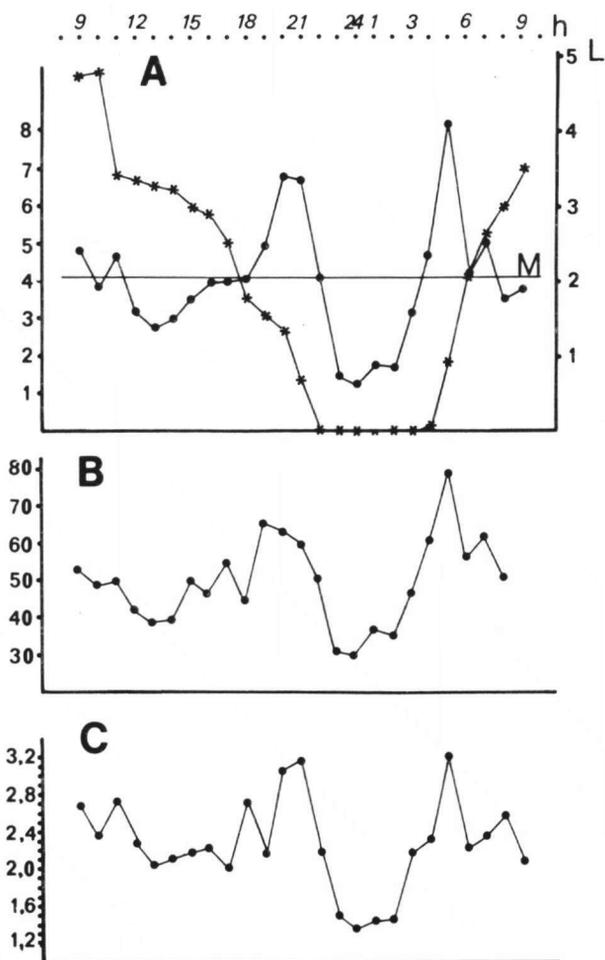


Fig. 3. Juin: Même légende que pour la Figure 1.

Le nombre de larves d'*Anax* ayant mangé à ces moments est aussi plus élevé: plus de 75% des larves mangent au moins une proie à 5 heures (Fig. 3b).

Comme au mois de février, l'augmentation du nombre de proies ingérées n'est pas due uniquement à une augmentation du nombre de larves d'*Anax* qui capturent: le nombre moyen de proies ingérées par larve est supérieur à 3,0. Cette valeur ne dépasse pas 1,6 au milieu de la nuit, et oscille autour de 2,2 le jour (Fig. 3c).

O c t o b r e. — Une autre série d'observations de 35 larves, en photopériode naturelle, a eu lieu en octobre.

COMPARAISONS

Les résultats des trois séries sont similaires, mais ceux d'octobre sont quantitativement plus proches de ceux de février que de ceux de juin. Le nombre moyen de proies ingérées par larve d'*Anax* en juin est beaucoup plus fort, tant pour tout le nycthémère que pour n'importe quelle tranche horaire. Le nombre moyen de proies capturées par heure d'activité alimentaire et le nombre moyen d'heures durant lesquelles celle-ci se manifeste sont plus élevés en juin (Tab. I).

Tableau I

Comparaison de trois séries de tests concernant la prise alimentaire chez des larves d'*Anax imperator*

Série	Nombre moyen de proies ingérées par 24 h	Nombre de proies ingérées par heure d'activité alimentaire			Nombre moyen d'heures d'activité alimentaire
		Moyen	Minimum	Maximum	
Février	7,8	1,4	1,0	2,4	5,0
Juin	29,1	2,4	1,4	3,1	12,5
Octobre	12,9	1,4	1,2	2,8	6,0

En février, juin ou octobre, le nombre moyen de proies ingérées par 24 heures par une larve du dernier stade est supérieur à celui ingéré par une larve de l'avant dernier stade, lui-même étant plus élevé que celui d'une larve de l'antépénultième stade (Fig. 4, Tab. II).

Tableau II

Nombre moyen de proies ingérées en 24 heures par larve, par stade

Stade	Février	Juin	Octobre
DS	11,1	39,5	13,8
ADS	8,3	19,5	13,0
APS	6,6	18,6	11,5

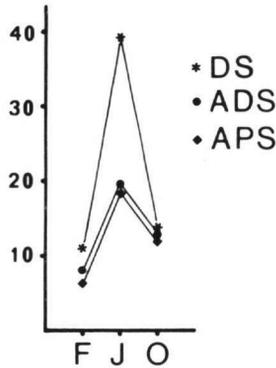


Fig. 4. Variations saisonnières du nombre de proies ingérées par 24 heures en fonction du stade. *ADS*: avant-dernier stade; *APS*: antépénultième stade; *DS*: dernier stade; *F*: février; *J*: juin; *O*: octobre.

La différence entre stades larvaires est surtout marquée au mois de juin: la quantité maximale de proies ingérées quotidiennement est bien moindre en dehors de la période précédant immédiatement l'émergence dans la nature.

L'EXCRÉTION

Un autre révélateur de l'activité alimentaire est l'excrétion: les excréments pouvant être facilement comptés, leur émission a été notée. Cette activité ne semble pas subir de variations nyctémérales (Fig. 5).

Le nombre moyen d'excréments émis par un individu en 24 heures varie au cours des saisons, et atteint un maximum en juin.

La durée entre deux émissions successives est très variable, mais plus élevée en février et en octobre qu'en juin (Tab. III).

Le nombre de proies ingérées entre deux émissions successives de déchets alimentaires varie aussi d'un individu à un autre, mais il est plus élevé en juin qu'en octobre ou en février.

Tous ces résultats soulignent une activité alimentaire plus importante en juin, mais ne reflètent pas son aspect rythmique.

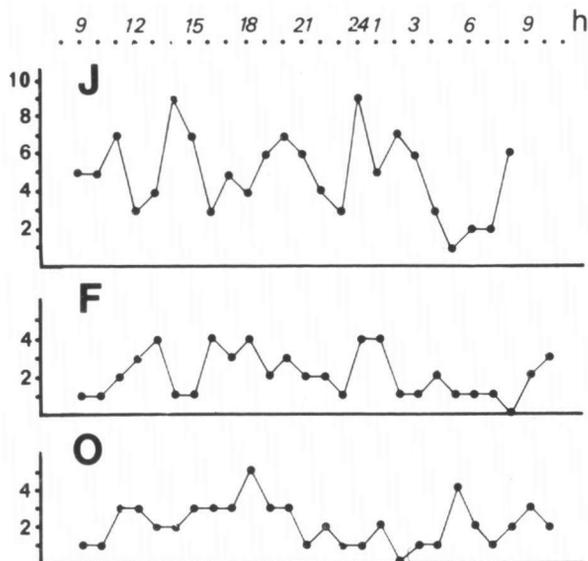


Fig. 5. Variations nyctémérales de l'excrétion. F: février; J: juin; O: octobre.

Tableau III

Comparaison des trois séries de tests sur la relation entre l'excrétion et la prise alimentaire chez des larves d'*Anax imperator*

Série	Durée moyenne de l'intervalle entre 2 excréations	Nombre moyen de proies ingérées entre 2 excréations	Nombre moyen d'excrétions par individu par 24 h
Février	13,5h	7,4	1,1
Juin	8,5h	12,0	2,4
Octobre	13,3h	7,5	1,2

La durée moyenne de l'intervalle entre deux excréations successives diminue avec l'âge, tandis que le nombre de proies ingérées pendant ce même intervalle augmente (Tab. IV).

Tableau IV

Excrétion et ingestion chez trois stades larvaires de la série de juin

Stade	Durée moyenne de l'intervalle entre 2 excréations	Nombre de proies ingérées entre 2 excréations
DS	8,2h	14,6
ADS	8,7h	9,9
APS	9,5h	7,4

L'excrétion semble influencer sur l'activité alimentaire: dans plus de 70% des cas observés une excrétion a été suivie immédiatement (c'est-à-dire dans l'heure qui suit) d'une augmentation du nombre de proies ingérées (Fig. 2).

LUMIÈRE CONTINUE

Un jour d'orage le ciel fut obscurci un certain temps à partir de 16 heures, le maximum de proies capturées se situa exceptionnellement à 17 et 18 heures.

Une expérience a été faite pour mettre en évidence l'influence des variations de l'intensité lumineuse sur l'activité alimentaire: au mois d'octobre une série de 44 larves d'*Anax* a été placée dans une pièce à éclairage constant (120 Lux au niveau des bacs) et à température constante (20,5°C). Au bout de 3 semaines en milieu alimentaire riche des relevés ont été faits. Le nombre de proies capturées, le nombre de larves d'*Anax* ayant mangé, et le nombre moyen de proies mangées par larve par heure, fluctuent légèrement, mais ne sont jamais statistiquement différents de la moyenne: aucun rythme n'est discernable (Fig. 6). Les valeurs pour 24 heures sont d'ailleurs voisines de celles déjà données pour la série d'octobre en photopériode naturelle – série témoin. Notons cependant que le nombre moyen d'heures durant lesquelles une larve mange est plus élevé (9.0). L'écart entre les valeurs extrêmes du nombre de proies ingérées par heure par

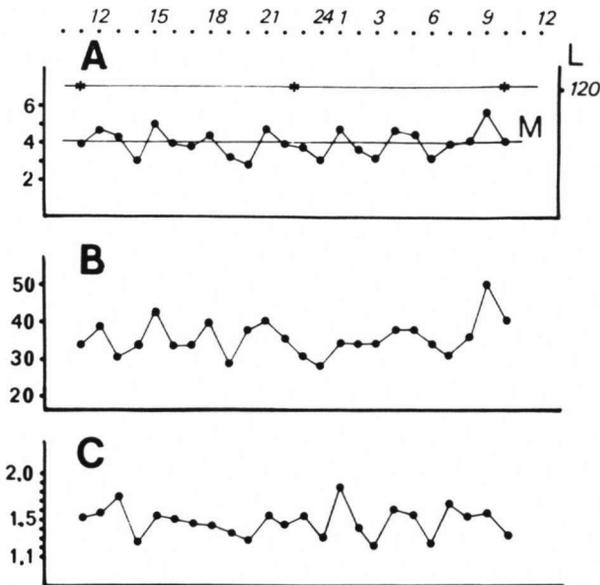


Fig. 6. Octobre: Même légende que pour la Figure 1.

une larve ayant mangé est plus faible en lumière constante (1,2 et 1,8 au lieu de 1,2 et 2,8): les larves en lumière continue mangent plus souvent mais moins à chaque fois que les témoins.

DISCUSSION

Les variations de l'intensité lumineuse influent sur la répartition nycthémerale de la prise alimentaire en milieu alimentaire surabondant, celle-ci est maximum au lever du jour et à la tombée de la nuit. Est-ce une activité crépusculaire, ou y-a-t-il inhibition au milieu de la journée par des intensités lumineuses anormalement fortes dans les conditions du laboratoire?

On sait que chez *Aeshna cyanea* la vue joue un rôle dominant dans la détection des proies après le 5ème stade larvaire, bien qu'une certaine sensibilité antennaire persiste toute la vie (RICHARD, 1960a; 1960b). L'augmentation progressive de l'importance des yeux a dû influencer le rythme de l'activité alimentaire.

Nos résultats concordent avec ceux de MORI & WADA (1974) sur *Symptetrum striolatum imitoides* et *Pantala flavescens*. Leur méthode: des relevés tous les 3 heures, pourrait masquer en un seul pic les deux maximums observés chez *Anax imperator*. Curieusement ils n'observent pas une telle tendance chez *Anax guttatus*, systématiquement plus proche de *Anax imperator*.

Les variations nycthémerales de la température ne coïncident pas avec les variations rythmiques de la prise alimentaire, mais ce facteur pourrait influencer sur la quantité de proies ingérées en 24 heures, car des différences de température existent entre les 3 groupes d'observations. Cependant à température basse, il faut une intensité lumineuse relativement plus forte pour que les larves puissent percevoir le mouvement d'un objet (CORBET, 1962). La différence de température entre février et juin expliquerait peut-être selon cette hypothèse, le décalage des maximums par rapport aux variations de l'intensité lumineuse entre ces deux séries.

Le problème se pose maintenant de savoir si les variations de l'intensité lumineuse influent directement sur l'activité alimentaire, ou par l'intermédiaire par exemple de l'activité générale. D'après PAULIAN & SERFATY (1944) les larves d'*Aeshna* à jeûn présentent un rythme d'activité nycthémerale très net. Un accroissement de l'intensité lumineuse provoque une augmentation de la fréquence des mouvements, de leur intensité et jusqu'à un certain point, de leur durée. D'autre part ils notent que le jour la larve nage plus qu'elle ne marche, et la nuit elle ne se déplace qu'en marchant, ce dernier mode de déplacement étant peut-être plus propice à la détection de proies éventuelles, comme le supposent aussi MORI & WADA (1974). CORBET (1962) a noté un rythme de comportement similaire chez *Anax imperator*.

RÉFÉRENCES

- CORBET, P.S., 1962. A biology of dragonflies. Witherby, London. 247 pp.
- MORI, A. & Y. WADA, 1974. The hourly activity of the larvae of three species of dragonflies in feeding on mosquito larvae. *Trop. Med.* 16 (1): 41-44.
- PAULIAN, R. & A. SERFATY, 1944. Le rythme nycthémeral des larves d'Aeschnes. *Bull. Mus. natn. Hist. Nat.* 16 (6): 442-447.
- PRITCHARD, G., 1965. Prey capture by dragonfly larvae (Odonata, Anisoptera). *Can. J. Zool.* 43: 271-289.
- RICHARD, G., 1960a. Contribution à l'étude éthologique des Odonates. *Proc. XIth Int. Cong. Ent.* 1: 604-607.
- RICHARD, G., 1960b. Les bases sensorielles du comportement de capture des proies par diverses larves d'Odonates. *J. Psychol. norm. path.* 57 (1): 95-107.