

SHORT COMMUNICATIONS

**SÉLECTION DE PROIES DE TAILLES DIFFÉRENTES EN FONCTION
DE LEUR ABONDANCE ABSOLUE ET RELATIVE PAR LES LARVES
D'*ANAX IMPERATOR* LEACH (ANISOPTERA: AESHNIDAE)**

C. BLOIS

Laboratoire d'Ethologie, Université de Rennes I, Avenue du Général Leclerc, Campus de
Beaulieu, F-35042 Rennes Cedex, France

Reçu le 1 décembre 1981/Accepté le 11 mars 1982

SELECTION OF PREY OF DIFFERENT SIZES ACCORDING TO THEIR
RELATIVE AND ABSOLUTE ABUNDANCE BY LARVAE OF *ANAX*
IMPERATOR LEACH (ANISOPTERA: AESHNIDAE) - Two groups of larvae (F +
F-1, F-2 + F-3) were presented 2 different sizes of *Daphnia magna* at various densities.
F + F-1 larvae chose preferentially the bigger prey when overall prey densities were
high, independently of relative densities. Larvae from the 2 other instars chose bigger
prey even when density was low, but were more selective when prey densities were high
than when they were low. This preferential choice was not exclusive: *Anax* larvae never
completely ignored smaller prey. The analysis of selectivity at different phases of
feeding behaviour shows that selection generally occurs prior to the orientation
towards a prey item.

INTRODUCTION

Ces dernières années de nombreux travaux montrent que les individus
optimisent leur bilan énergétique en adoptant des stratégies alimentaires
adéquats. L'animal agirait comme s'il devait faire une série de choix: choix du
moment d'alimentation (KALCENIK, 1977), du lieu (GOSS-CUSTARD, 1977),
de la technique de prise alimentaire (HULSCHER, 1977) et de la proie (KREBS
et al., 1977).

Un des facteurs majeurs influençant le choix alimentaire du prédateur, suivant
théories de fourrage optimal, est la profitabilité de la proie. Celle-ci est définie
en fonction de l'énergie fournie par la proie, l'énergie dépensée par le prédateur
pour poursuivre, capturer et ingérer sa proie, et modulée par la durée mise pour
cette poursuite, capture et ingestion. La profitabilité ainsi définie permet un

classement des items entre eux; le prédateur, non opportuniste, qui optimiserait sa prise devrait choisir les éléments les plus profitables si ceux-ci sont suffisamment abondants (KREBS, 1976).

Le meilleur moyen de tester cette hypothèse est de présenter des proies d'une espèce donnée, mais de tailles variables. Ainsi nous supprimons les variations des caractéristiques spécifiques des proies autres que leur profitabilité, car compte tenu du temps passé à repérer une proie et compte tenu de leurs tailles, les gros individus d'une espèce sont généralement plus profitables que les petits. Ainsi donc, si les rencontres sont plus nombreuses, le prédateur aura intérêt à délaisser les petites proies pour les grandes.

Ainsi avant de pouvoir aborder une analyse des caractéristiques (morphologiques, comportementales...) pouvant influencer le choix d'un prédateur euryphage comme *Anax imperator*, qui semble faire un choix actif dans la nature (CLOAREC, 1977), il nous a semblé important de tester expérimentalement l'influence de la densité relative d'une espèce proie, présente sous deux classes de grandeur différentes, en fonction du stade de développement du prédateur.

MATÉRIEL VIVANT

Le prédateur. - Les larves d'*Anax imperator* sont pêchées localement en Bretagne et sont divisées suivant leur mensuration en deux groupes (Tabl. I): la classe I correspondant aux individus des deux derniers stades et la classe II aux deux stades précédents. Le regroupement deux par deux a été nécessaire à cause du faible nombre d'individus disponibles pour cette expérimentation.

Tableau I

Mesures moyennes (mm) des individus des deux classes de prédateurs (CC: capsule céphalique; - EA₁: étui alaire métathoracique; - F₁: fémur de la patte métathoracique; M: labium; - *m*: valeur moyenne; - σ : écart type; - n: nombre d'individus mesurés)

	Classe I				Classe II			
	CC	EA ₁	F ₁	M	CC	EA ₁	F ₁	M
<i>m</i>	8,65	12,68	9,01	8,70	7,09	6,25	7,05	7,19
σ	0,31	1,26	0,50	0,56	0,5	0,55	0,74	0,35
n	16	16	16	16	13	13	13	13

La proie. - Les proies utilisées sont des daphnies (*Daphnia magna*). Elles proviennent d'une mare proche du lieu d'expérimentation. Des individus de deux classes de tailles sont utilisées: les petites (p) mesurant 2,08 ($\pm 0,04$) millimètres et les grandes (g) de 2,62 ($\pm 0,04$) millimètres. Les tailles sont mesurées de la tête jusqu'à l'extrémité de l'épine caudale et ces valeurs correspondent à la moyenne (\pm erreur standard) calculée pour cent individus. Les daphnies des deux tailles sont séparées à l'aide d'une série de tamis de mailles différentes. Les différents pourcentages des densités relatives testées sont résumés dans le Tableau II. En l'absence de données précises sur les densités de daphnies

Tableau II
Densités relatives (en pourcentage) des deux tailles de proies
(p: petite daphnie; - g: grande daphnie)

%	Faible				Forte	
	d_1	d_2	d_3	d_4	d_5	d_6
P	50	25	75	50	25	75
g	50	75	25	50	75	25

rencontrées par *A. imperator* dans la nature, des observations préliminaires nous ont permis de choisir les densités suivantes pour ces expériences: les faibles densités (p+g) sont de trois daphnies pour cent ml et les fortes densités (pour p+g) sont de dix huit daphnies pour cent ml.

MÉTHODE

Les individus sont nourris chaque jour uniquement avec un mélange de différentes tailles de daphnies. Le jour précédant le test, les individus sont placés dans les boîtes test exemptes de proie. Les prédateurs à jeun ont donc leur réactivité au stimulus alimentaire accentué le jour du test.

Ces boîtes test sont des boîtes transparentes en plastique de 5x17x10,5 cm comprenant deux aérateurs et une branche d'élodée. Les bulleurs permettent une répartition homogène des daphnies et donc une probabilité de rencontre identique quel que soit l'endroit où se trouve le prédateur. Les *A. imperator* sont testés seulement deux à trois jours après une mue et les individus du dernier stade ne sont jamais testés dix à douze jours avant l'émersion.

Le jour du test les bulleurs sont branchés cinq minutes avant le début de l'expérience. Les daphnies à la densité choisie sont ensuite placées dans la boîte test, l'ordre de présentation des densités s'est fait au hasard. Le test dure dix minutes, à partir de la première tentative de capture faite par le prédateur: nous nous assurons ainsi que l'animal est effectivement stimulé par les proies. Les densités sont maintenues constantes le long du test par remplacement immédiat de chaque daphnie mangée.

Nous notons pendant ces dix minutes: la taille de la proie choisie, les différents actes moteurs (orientation, projection du masque, saisie de la proie) et le résultat (saisie ou non de la proie). La température de l'eau est voisine de 19°C. Neuf individus au minimum ont été testés pour chaque densité: un individu ne subit qu'une seule fois le même test.

Pour étudier le choix alimentaire de ce prédateur, nous avons été amené à établir une formule de la sélectivité, la formule d'Ivlev ne convenant pas à notre situation: en effet celle ci permet d'analyser les choix alimentaires d'un prédateur en fonction seulement d'un seul type de proie.

Notre formule est la suivante:

$$S = \frac{N_g - N_p}{N_t} - \frac{N_{gd} - N_{pd}}{N_{td}}$$

Le premier membre se définit comme étant le nombre de grandes daphnies vers lequel un acte moteur est exprimé (N_g) moins le nombre de petites daphnies vers lequel s'exprime un acte moteur (N_p): cette différence divisée par le nombre total de daphnies vers lequel l'acte moteur est exprimé (N_t). Le second membre est la différence entre le nombre de petites daphnies disponibles (N_{pd}) et le nombre de grandes daphnies disponibles (N_{gd}), par rapport au nombre total de daphnies disponibles (N_{td}). La valeur de S tend vers zéro lorsque les individus ne sont pas ou peu sélectifs, et s'en éloigne lorsqu'ils sont sélectifs;

positivement lors de préférence pour les daphnies de grandes taille, négativement lors de choix vers les proies plus petites.

RÉSULTATS

ANALYSE GLOBALE DE LA SÉLECTIVITÉ

Individus du groupe I (larves des deux derniers stades DS et PS). - La répartition des valeurs de S , de part et d'autre de l'axe zéro, varie suivant les densités des proies. (Fig. 1, partie supérieure). Pour les densités d_4 , d_5 , et d_6 ces *Anax* présentent des valeurs de S toutes de même signe positif. Ils sont donc sélectifs pour les grandes proies, pour les fortes densités (Binomial $p \leq 0,05$), alors que pour les faibles densités d_1 , d_2 et d_3 , ces *Anax* ne sont pas sélectifs.

Individus du groupe II (larves des stades D S-2 et D S-3). - Les valeurs de S ne sont pas réparties de façon identique par rapport à l'axe zéro pour les six densités (Fig. 1, partie inférieure). Les *Anax* pour d_3 présentent comparativement à ceux pour les autres densités, plus de valeurs de signe négatif. En effet, statistiquement pour la densité d_3 les individus ne sont pas sélectifs (Binomial $p = 0,055$), alors qu'ils le sont pour d_1 , d_2 , d_4 , d_5 et d_6 (Binomial $p \leq 0,046$). Néanmoins ces valeurs moyennes de S sont significativement plus élevées pour les fortes densités (Mann-Whitney $p \leq 0,05$).

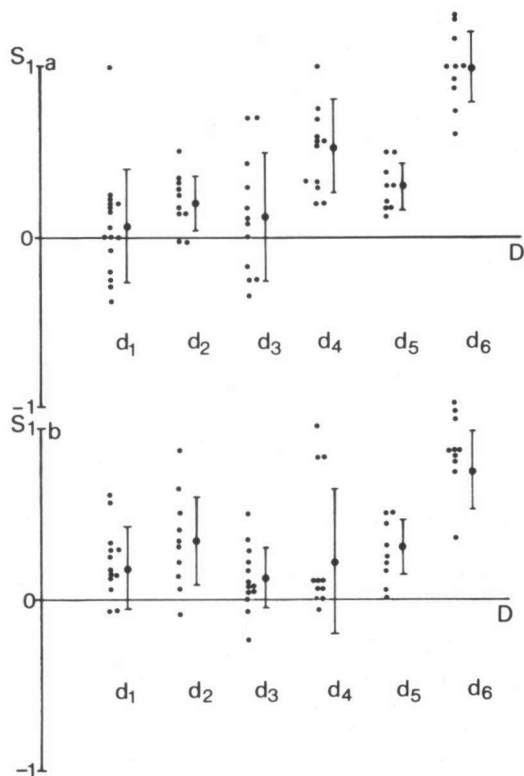


Fig. 1. Valeur de la sélectivité S exprimée par les prédateurs du groupe I (partie supérieure) et du groupe II (partie inférieure) en fonction de la densité D . - (Etoile: valeur individuelle; - Point: moyenne du groupe; - Trait vertical: écart type).

VARIATIONS DE LA SÉLECTIVITÉ AU COURS DU COMPORTEMENT PRÉDATEUR

Nous avons également essayé de voir à quel moment du comportement

prédateur la sélection s'établit. Le comportement de prise alimentaire de diverses odonates a été étudié par de nombreux auteurs (e.g. CAILLÈRE, 1965, 1967, 1968; ÉTIENNE 1968, 1969; PRITCHARD, 1965; RICHARD, 1961, 1965). L'enchaînement des différentes phases motrices alimentaires comporte les étapes suivantes: position de repos → prise d'intérêt → orientation → déplacement → reconnaissance de la proie → capture → ingestion → toilette.

Il a donc été possible d'analyser la sélectivité des individus aux différentes étapes motrices, car le choix peut se faire dès la perception de la proie (l'animal s'oriente ou non vers elle), lors du mouvement de capture (la proie déclenche ou non un mouvement de capture) et lors de la réussite de cette capture (saisie ou non de la proie).

L'étude de ces variations de la sélectivité au cours du comportement prédateur nous conduit aux résultats suivants pour chaque groupe de prédateurs:

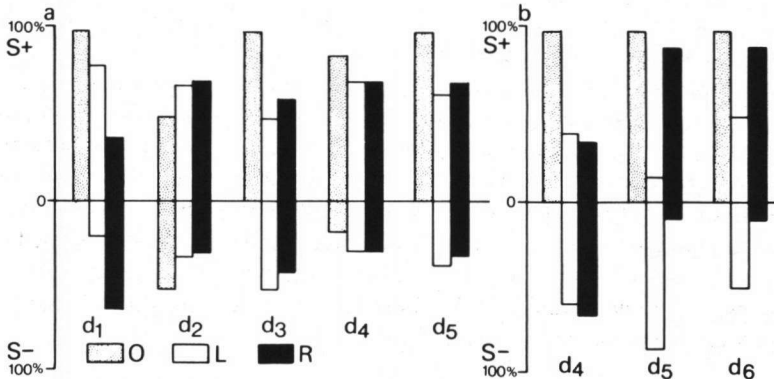


Fig. 2. Pourcentage des individus ayant une valeur de S de même signe en fonction des densités (uniquement pour les densités où il y a une sélection) et en fonction des actes moteurs: (a) pour les individus du groupe I; - (b) pour les individus du groupe II. - (O: orientation; - L: lancé du masque; - R: réussite du lancé).

Individus du groupe I. - Pour les trois fortes densités 100% des individus ont un S de même signe lors de la première étape motrice et 90% des individus ont un S positif lors de la troisième étape motrice pour les densités d₃ et d₄ (Fig. 2a). Ainsi donc les *Anax* sont sélectifs lors de l'orientation pour les trois densités (Binomial $p \leq 0,002$) et pour d₃ et d₄ présentent une double sélection lors de l'orientation et la réussite du lancé du masque.

Individus du groupe II. - 100 à 80% des individus présentent une valeur de S de même signe lors de la première étape motrice pour les densités d₁, d₄, d₅, d₆. Les *Anax* sont donc sélectifs pour ces quatre densités lors de leur orientation vers la proie (Binomial $p \leq 0,035$). Toutefois nous remarquons que la sélection s'établit

globalement au cours du lancé du masque et de sa réussite pour la densité d_2 (Fig. 2b).

ÉVOLUTION DE LA SÉLECTIVITÉ AU COURS DU TEST

L'analyse comparative des trois premières et trois dernières minutes de test (Test de Wilcoxon) ne met pas en évidence de différences significatives de la sélectivité entre ces deux fractions de trois minutes. Nous ne notons donc aucune évolution de la sélectivité entre le début et la fin du test quel que soit le groupe de prédateurs considéré et quelle que soit la densité testée. La sélection s'établit d'emblée et les conditions de test ne la modifie pas.

ANALYSE COMPARATIVE DES DEUX GROUPES D'INDIVIDUS

Cette analyse semble difficile car de nombreux paramètres n'ont pu être contrôlés (par exemple l'expérience alimentaire précédente aux tests, vécue par le prédateur des deux groupes, certains ayant passé plus de temps dans leur milieu d'origine; cependant tous ont passé au moins une semaine au laboratoire uniquement nourris de daphnies avant d'être testés.). Les résultats présentent toutefois certaines ressemblances: une sélectivité importante vers les grandes daphnies lors des fortes densités: les valeurs sont pratiquement égales entre ces deux groupes mais supérieures à celles observées pour de faibles densités. Dans les deux groupes les individus n'ignorent jamais, malgré un choix préférentiel, les daphnies de moindre taille, et le choix de proies se fait généralement dès l'orientation du prédateur vers sa proie.

DISCUSSION

Nos résultats nous indiquent l'existence d'un choix sélectif pour les deux groupes de prédateurs. Cette sélectivité varie suivant les densités: les *Anax*, en effet, sont sélectifs en présence de fortes densités de proies. Mais nous ne pouvons pas - faute d'une étude plus précise sur les valeurs énergétiques réelles des proies - conclure à une prise alimentaire d'*A. imperator* suivant les modèles de profitabilité issus de la théorie du fourrage optimal.

Toutefois nous pouvons remarquer que tous nos individus n'ignorent pas les daphnies moins préférées. Ceci est en totale contradiction avec les modèles mathématiques de profitabilité, mais s'accorde avec les travaux de KREBS et al. (1977) et de ELNER & HUGHES (1978). Les prédateurs n'ignorent jamais complètement les petites proies: le régime alimentaire demeure toujours plus varié que celui prédit par le modèle, la proportion de proies peu profitables prises n'étant pas indépendante du nombre de rencontres, peut-être parce qu'il faut du temps pour reconnaître des petites proies ou que le prédateur sacrifie du temps

pour obtenir des informations sur les valeurs relatives de profitabilité de chaque type de proie.

L'étude comparative des deux groupes d'individus ne nous permet pas de dégager des différences nettes entre eux. Mais il serait intéressant de poursuivre cette étude dans le cadre d'une approche ontogénétique des stratégies alimentaires, en étendant notre travail aux individus de tous les stades larvaires. Ceci nous permettrait de mettre en évidence d'éventuelles différences du choix de proies, et du moment de sélection.

CONCLUSION

Cette étude n'était qu'une approche à un travail plus complexe. Certains points seront intéressants à étudier ultérieurement, notamment le rôle de l'apprentissage dans le choix alimentaire et la relation possible entre la profitabilité des proies choisies et la sélectivité exprimée par nos prédateurs.

Toutefois des études dans un cadre naturel sont indispensables afin d'appréhender ce problème de choix alimentaire au niveau d'un ensemble biologique plus vaste: le peuplement ou la biocénose.

RÉFÉRENCES

- CAILLÈRE, L., 1965. Contribution à l'étude du comportement de capture des larves d'*Agrion splendens* Harris (Odonates - Zygoptères): rôle des antennes dans le déclenchement du réflexe de capture. *C.R. 89e Congr. natn. Soc. sav. Lyon (Sci)*: 435-442.
- CAILLÈRE, L., 1967. Variation du comportement de capture chez les larves d'*Agrion splendens* Harris 1782 (Insectes, Odonates, Zygoptères) en fonction de la nature et du diamètre du leurre. *C.R. 19e Congr. natn. Soc. sav. Rennes* 3: 311-319.
- CAILLÈRE, L., 1968. Rôle des organes des sens dans le comportement de capture chez les larves d'*Agrion splendens* Harris 1782 (Insectes, Odonates, Zygoptères). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon* 37: 25-34.
- CLOAREC, A., 1977. Alimentation d'*Anax imperator* Leach dans un milieu naturel. (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 6 (4): 227-243.
- ELNER, R.W. & R.N. HUGHES, 1978. Energy maximisation in the diet of the shore crab *Carcinus maenas*. *J. Anim. Ecol.* 47: 103-106.
- ETIENNE, A., 1968. La perception du mouvement de la proie chez l'insecte carnivore. *Heb. physiol. pharmac. Acta* 26 (2): 214-246.
- ETIENNE, A., 1969. Analyse der schlagauslösenden Bewegungsparameter einer Punktförmigen Beuteattrappe bei der Aeschnalarve. *Z. vergl. physiol.* 64: 71-110.
- GOSS-CUSTARD, J.D., 1977. Optimal foraging and the size of worms by redshank, *Tringa totanus* in the field. *Anim. Behav.* 25: 10-29.
- HULSCHER, J., 1976. Localisation of cockles (*Cardium edule*) by the oyster catcher (*Haematopus ostrategus*) in the darkness and daylight. *Ardea* 64: 292-310.
- KALCENIK, A., 1979. The foraging efficiency of the great tits (*Parus major*) in relation to light intensity. *Anim. Behav.* 27: 237-241.
- KREBS, J.R., 1978. Optimal foraging: decision of rules for predators. In: J.R. Krebs & N.B. Davies, (Eds), *Behavioral ecology: an evolutionary approach*, pp. 23-63. Blackwell sci.

Publs, Oxford.

KREBS, J.R., J.T. ERICHEN & M.I. WEBBER, 1977. Optimal prey selection by the great tit, *Parus major*. *Anim. Behav.* 25: 30-38.

PRITCHARD, G., 1965. Prey capture by dragonfly larvae (Odonata; Anisoptera). *Can. J. Zool.* 43: 271-289.

RICHARD, G., 1961. Ontogénèse du comportement chez diverses larves d'odonates. *Congr. Psychol. Arcachon*, 5 pp. (sep.).

RICHARD, G., 1965. La régulation nerveuse de la prise d'aliment chez l'insecte. *J. Psychol. norm. path.* 62: 33-55.