

Influence d'une alimentation préalable et du jeûne sur l'apparition de la recherche intensive des proies chez *Semiadalia undecimnotata*

M. Ettifouri & A. Ferran

I.N.R.A., Laboratoire de biologie des invertébrés, 37 boulevard du Cap, Antibes, France

Accepted: May 1, 1992

Key words: Exploratory behaviour, extensive search, intensive search, prey capture, fasting, learning, Coccinellidae, *Semiadalia undecimnotata*

Résumé

Les prédateurs qui vivent aux dépens de ressources alimentaires groupées, modifient leur mode de déplacement après la capture et l'ingestion d'une proie. Ils passent de la recherche extensive (déplacements rapides et linéaires) à la recherche intensive (déplacements lents et sinueux). Chez les adultes et les larves de dernier stade de la coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Col., Coccinellidae), dans les premières heures qui suivent leur naissance ou leur mue, l'ingestion d'un premier puceron ne modifie pas les caractéristiques locomotrices individuelles: les déplacements restent de type extensif. Au début de chaque stade, cette coccinelle présente une période de sensibilisation à la proie rencontrée. Durant ces laps de temps, elle doit consommer plusieurs proies avant d'être capable d'adopter la recherche intensive. L'existence d'une période de jeûne avant cette première prise alimentaire favorise, au contraire, l'adoption de la recherche intensive.

Introduction

La plupart des insectes entomophages qui exploitent des ressources vivantes en groupe, des proies pour les prédateurs (Carter & Dixon, 1982; Chandler, 1969; Bond, 1980) ou des hôtes pour les parasitoïdes (Vinson, 1976), présentent deux modalités de déplacement, la recherche extensive et la recherche intensive (terminologie de Bond, 1980). La première qui correspond à des déplacements linéaires et rapides entre les groupes de ressources, est contrôlée par des informations issues de l'environnement (Bell, 1990). Sous l'action de stimuli divers émis par les ressources, les insectes entomophages adoptent la recherche intensive qui est caractérisée par une vitesse lin-

éaire faible, une vitesse angulaire et un nombre d'arrêts élevés. Cette tactique de recherche est considérée comme adaptative (Bell, 1985) car elle augmente pour l'entomophage la probabilité de rencontrer des ressources similaires (Murakami & Tsubaki, 1984; White *et al.*, 1984).

Chez les coccinelles, le déclenchement de la recherche intensive est consécutive à la perception à faible distance de stimuli visuels (Stubbs, 1980), olfactifs (Obata, 1986), gustatifs et/ou tactiles (Nakamura, 1984, 1985) émis par les pucerons. De nombreux facteurs du milieu naturel liés à la plante, à la proie et au prédateur lui-même sont susceptibles de modifier l'association, recherche extensive, prise alimentaire, recherche intensive et par conséquent, d'affecter l'efficacité de ces

entomophages. A l'heure actuelle, seule l'importance du végétal (Banks, 1957; Carter *et al.*, 1984; Ferran & Deconchat, 1991) et du jeûne (Carter & Dixon, 1982) a été précisée.

Dans le présent travail, nous avons déterminé l'influence d'une alimentation préalable et du jeûne sur l'enchaînement au cours du temps de ces deux modes de déplacement. Cette expérimentation a été réalisée chez les adultes et les larves de dernier stade (L4) de la coccinelle *S. undecimnotata*.

Matériel et méthodes

Les adultes de cette coccinelle proviennent de nymphes prélevées dans l'élevage, isolées en cage individuelle (diamètre: 3 cm, hauteur: 1 cm) et maintenues à 25 °C., 70 à 80% d'hygrométrie relative et 16 h d'éclairage. Un contrôle régulier permet d'obtenir des adultes âgés de moins d'une heure et qui sont parfaitement à jeûn. Les larves de quatrième stade sont issues de larves de troisième stade âgées (couleur noire, immobilité) récoltées également dans l'élevage et placées dans les mêmes conditions que les nymphes.

Dès leur obtention, les coccinelles d'un même stade sont réparties en deux lots. Celles du premier lot ne reçoivent pas de proie (coccinelles 'naïves') et sont soumises par groupe de 20 individus à 3 h, 5 h, 12 h ou 24 h de jeûne complet. A l'issue de ces différents laps de temps, chaque individu est placé au centre d'une arène (hauteur: 40 cm, diamètre: 50 cm) puis est filmé jusqu'à ce qu'il atteigne la périphérie de cette enceinte (déplacement avant prise alimentaire). Il reçoit alors une proie vivante (espèce proie: *Acyrtosiphon pisum*, Harris poids: environ 1 mg) et, dès la fin de l'ingestion, est à nouveau filmé dans les mêmes conditions (déplacement après prise alimentaire).

Les coccinelles du deuxième lot sont mises en présence, dès l'émergence (ou la mue) et pendant 6 h, d'une ration pléthorique de la même proie (coccinelles 'expérimentées'). Après cette période alimentaire, elles sont réparties en 4 groupes qui correspondent aux 4 durées précédentes de jeûne et sont ensuite soumises au même protocole ex-

périmental que les coccinelles naïves (film, prise alimentaire, film).

Les trajectoires filmées sont enregistrées sur une vidéo-cassette puis sont analysées automatiquement à l'aide d'un ordinateur équipé d'une carte de traitement des images et de différents logiciels (Coulon & Charras, 1983; Clément, 1983, Clément & Luciani, 1985).

Les déplacements de ces différentes larves ont été caractérisés à l'aide de 3 paramètres:

- le nombre de points d'arrêts par seconde.
- la vitesse linéaire sans arrêts (en mm/s).
- la vitesse angulaire (en degrés/s).

Les données recueillies ont été soumises successivement à deux sortes d'analyses statistiques. La première orientation a pour objectif de préciser les variations des paramètres trajectométriques en fonction de la durée du jeûne, de l'état trophique des coccinelles (naïves et expérimentées) et de la période des déplacements (avant et après la prise alimentaire). Les comparaisons ont été réalisées à l'aide du logiciel ANOVA et font appel au test 'F'. La deuxième approche analytique est une classification des trajectoires de l'ensemble des coccinelles de chaque stade (analyse en composantes principales, classification hiérarchique ascendante). Elle permet de définir les deux modes de déplacements (recherche extensive, recherche intensive) en fonction de la variation des paramètres trajectométriques dans chaque population considérée (imaginale et larvaire), de mettre en évidence, pour chaque mode de déplacement, d'éventuelles expressions motrices différentes.

Résultats

Les déplacements chez les adultes

Variation des paramètres trajectométriques

Le jeûne modifie très significativement les paramètres trajectométriques de l'ensemble des larves (Tableau 1A). Il se traduit, en fonction de sa durée, par une augmentation du nombre d'arrêts ($F = 27,8$), de la vitesse angulaire ($F = 20,2$) et par une diminution de la vitesse lin-

Table 1. *S. undecimnotata* adults. Variation of path parameters according to fasting (A), trophic state of adults (B), and before and after feeding periods (C) (total number of adults: 320)

A-Effet du jeûne			
Durée du jeûne	Nombre d'arrêts (/s)	Vitesse linéaire (mm/s)	Vitesse angulaire (°/s)
3h	0,03 ± 0,01*	16,1 ± 0,3	9,8 ± 0,3
5h	0,7 ± 0,1	14,7 ± 0,5	17,9 ± 2,2
12h	0,8 ± 0,2	13,6 ± 0,5	17,2 ± 1,3
24h	1,8 ± 0,2	12,2 ± 0,6	30,8 ± 3,5
F:	27,8	33,7	20,2

B-Effet des conditions trophiques			
Larves	Nombre d'arrêts (/s)	Vitesse linéaire (mm/s)	Vitesse angulaire (°/s)
Naïves	0,6 ± 0,2	16,3 ± 0,5	17,7 ± 2,3
Expérimentées	1,4 ± 0,2	13,3 ± 0,6	23,8 ± 2,6
F:	13,8	10,7	8,1

C-effet de la période			
Ingestion de la proie	Nombre d'arrêts (/s)	Vitesse linéaire (mm/s)	Vitesse angulaire (°/s)
Avant	0,1 ± 0,4	16,7 ± 1,5	10,7 ± 0,3
Après	1,8 ± 0,2	11,0 ± 0,5	29,9 ± 3,1
F:	163,8	271,5	112,9

*: confidence interval at $P < 0,05$.

éaire ($F = 33,7$). Le jeûne favorise l'apparition de déplacements intensifs.

Par rapport aux larves expérimentées, les déplacements des larves naïves sont caractérisés par un nombre d'arrêts ($F = 13,8$, Tableau 1B), une vitesse angulaire ($F = 8,1$) plus faibles et par une vitesse linéaire plus forte ($F = 10,7$). Les larves naïves présentent des déplacements plus extensifs que les larves expérimentées. La Figure 1 représente l'interaction ($F = 6,3$) entre le jeûne et l'état trophique des larves (naïves et expérimentées). Il

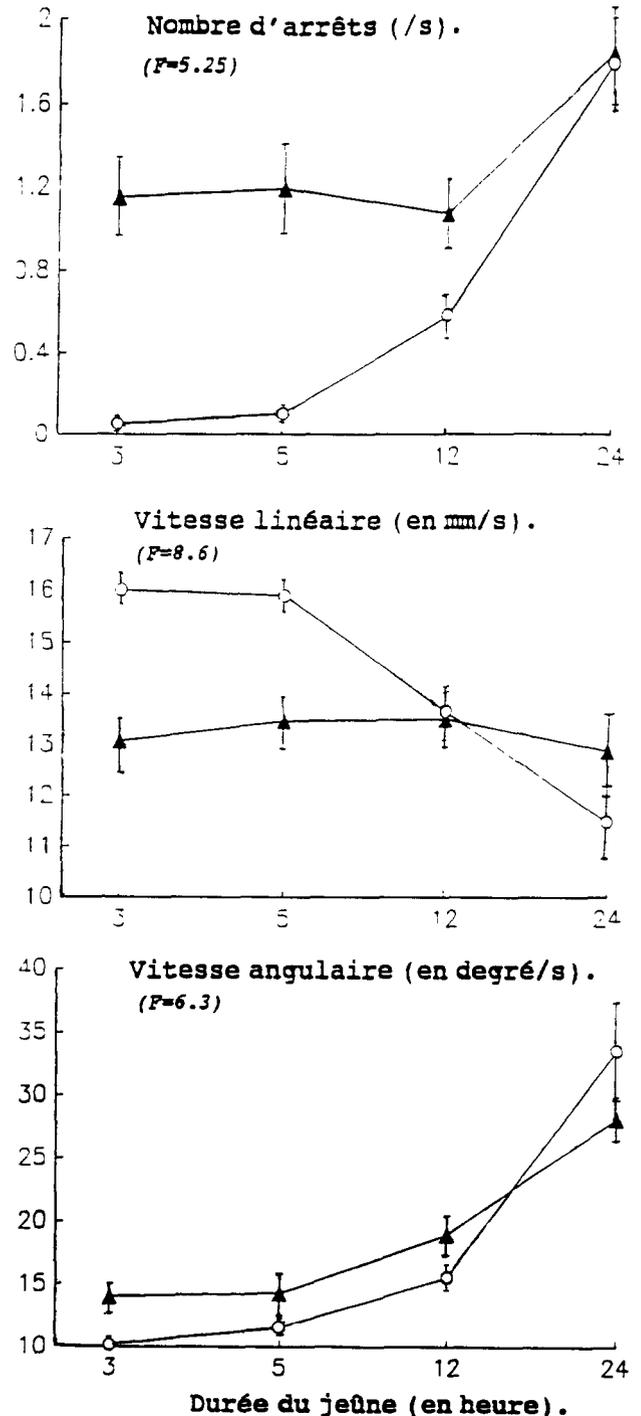


Fig. 1. *S. undecimnotata* adults. Variation of path parameters according to the duration of fasting and previous trophic conditions (-O-: naive coccinellids; -▲-: experienced coccinellids; confidence intervals at $P < 0,05$).

montre que seules les larves naïves soumises à 3 h et 5 h de jeûne présentent ces déplacements extensifs. Pour 12 h et 24 h de jeûne, les paramètres trajectométriques des deux groupes de larves sont globalement identiques.

Sur l'ensemble de la population larvaire les paramètres trajectométriques diffèrent très significativement en fonction de la période d'observation par rapport à la prise alimentaire (Tableau 1C). Les déplacements avant et après prise alimentaire correspondent à des déplacements respectivement extensifs et intensifs. Le jeûne a une action très différente sur les déplacements avant et après prise alimentaire ($F = 163,8$). Avant la capture d'une proie, les paramètres trajectométriques sont peu dépendants de la durée du jeûne (Fig. 2). Au contraire, après l'ingestion d'une proie, leur évolution traduit l'acquisition de déplacements intensifs.

Les nombreuses variations des paramètres trajectométriques observées dans cette expérimentation mettent en évidence la difficulté de définir les deux modes classiques de déplacement (la recherche extensive et la recherche intensive). Par exemple, après la prise alimentaire, les valeurs prises par les 3 paramètres trajectométriques pour chaque durée de jeûne semblent correspondre à autant d'expressions motrices de la recherche intensive. Pour identifier les modes de déplacement et les expressions motrices correspondantes qui sont effectivement utilisés par ces coccinelles, nous avons réalisé une comparaison de l'ensemble des trajectoires.

Définition des modes de déplacement: comparaison des trajectoires des adultes

Le tableau regroupant l'ensemble des trajectoires pré- et post-alimentaires des adultes (nombre total: 320), chacune d'elle étant caractérisée par les 3 paramètres trajectométriques considérés, a été soumis à une analyse factorielle en composantes principales puis à une classification hiérarchique ascendante.

L'analyse en composantes principales a porté sur les valeurs non modifiées (ni centrées ni réduites) des paramètres trajectométriques. Les deux premiers axes expliquent 90,0% de la vari-

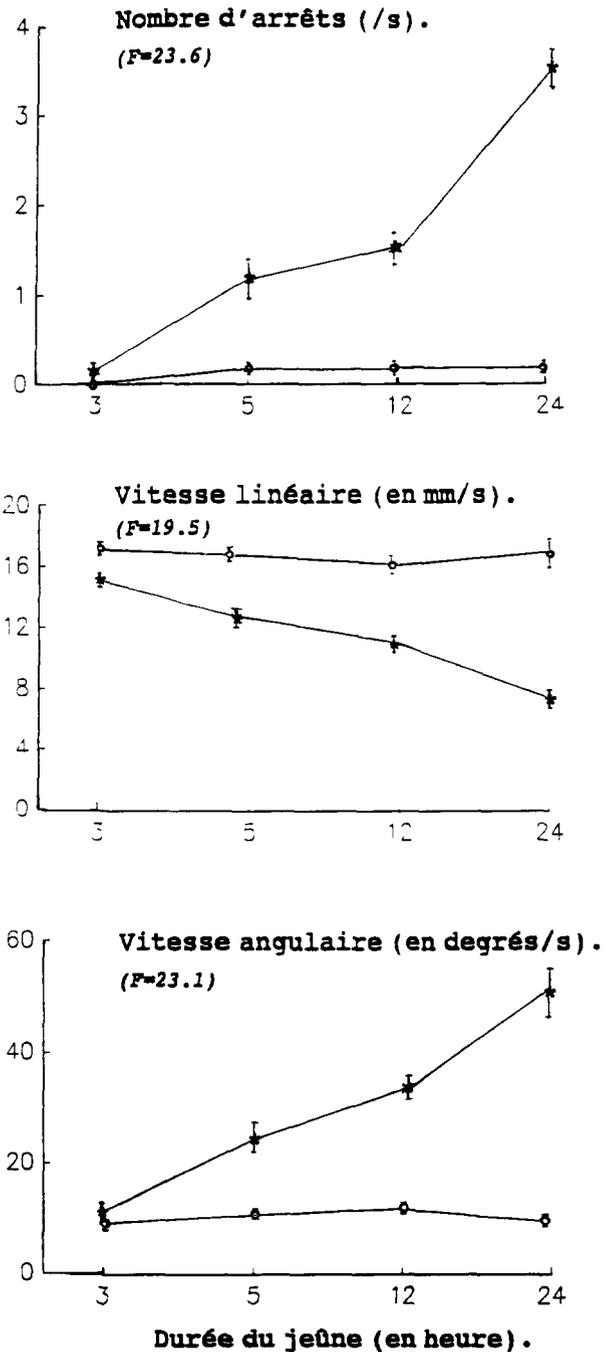


Fig. 2. *S. undecimnotata* adults. Variation of path parameters according to the duration of fasting and time period before and after feeding (-○-: before feeding period; -*-: after feeding period; confidence intervals at $P < 0.5$).

abilité totale. Les projections du nombre d'arrêts et de la vitesse angulaire sur le plan défini par ces

deux axes sont très voisines et s'opposent à celle de la vitesse linéaire.

La coupure de l'arbre hiérarchique (Fig. 3A) au niveau 0.3 donne naissance à 3 groupes de trajectoires caractérisés par une valeur particulière des paramètres trajectométriques (Tableau 2 Adultes).

Le groupe 1 qui rassemble 39,6% des trajectoires, correspond par la valeur des paramètres à la recherche extensive: nombre d'arrêts, vitesse

angulaire les plus faibles et vitesse linéaire maximale (Tableau 2 Adultes). Le groupe 3 (33,6%), pour des raisons inverses, représente la recherche intensive. Le groupe 2 (26,8%) peut être considéré comme une expression motrice intermédiaire rattachée à la recherche extensive d'après le graphique 3.

La Figure 4 représente, pour chaque durée du jeûne, la fréquence de ces trois groupes.

Pour 3 h de jeûne, la prise alimentaire se traduit

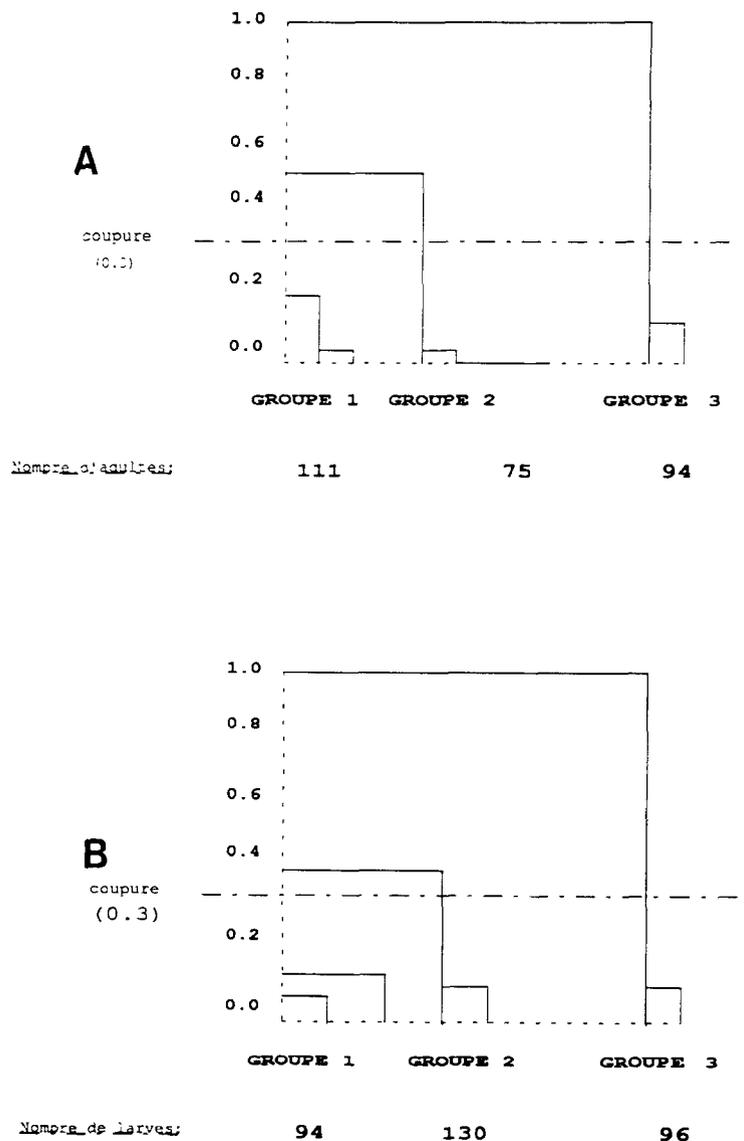


Fig. 3. Adults (A) and larvae (B) of *S. undecimnotata*. Hierarchical classification of individual paths: definition of locomotory patterns (extensive search, intermediate extensive search, and intensive search).

Table 2. *S. undecimnotata*. Estimation of path parameters for every locomotory pattern arising from hierarchical classification of paths (G1: extensive search; G2: intermediate extensive search; G3: intensive search)

A-Adultes				
Groupes de trajets	Number d'arrêts (/s)	Vitesse linéaire (mm/s)	Vitesse angulaire ($^{\circ}$ /s)	Nombre
G 1.	0,09 \pm 0,003	18,0 \pm 1,9	9,2 \pm 0,2	111
G 2.	1,7 \pm 0,5	13,8 \pm 0,2	13,7 \pm 0,4	75
G 3.	2,5 \pm 0,2	9,3 \pm 0,2	38,3 \pm 2,1	94

B-Larves				
Groupes de trajets	Number d'arrêts (/s)	Vitesse linéaire (mm/s)	Vitesse angulaire ($^{\circ}$ /s)	Nombre
G 1.	0,1 \pm 0,2	14,4 \pm 1,4	12,6 \pm 1,4	94
G 2.	1,5 \pm 1,2	9,9 \pm 1,9	23,3 \pm 8,7	130
G 3.	5,0 \pm 1,4	6,1 \pm 0,4	77,3 \pm 15,9	96

chez les adultes expérimentés (Fig. 4A et B) par une diminution de la fréquence de la recherche extensive (de 50% à 15%) et de la recherche intermédiaire (de 50% à 40%) au profit de la recherche intensive (de 0% à 45%). Chez les larves naïves correspondantes la recherche extensive décroît légèrement (de 75% à 60%) au profit de la recherche intermédiaire (de 25% à 40%) mais la recherche intensive n'est pas adoptée par ces adultes (Fig. 4C et D).

Pour 5 h jeûne, la prise alimentaire provoque chez les adultes expérimentés (Fig. 4A et B) une diminution de la recherche extensive (de 55% à 5%), une augmentation de la recherche intensive (de 0% à 50,0%) tandis que la fréquence de la recherche intermédiaire reste stable (45% et 40%). Chez les adultes naïfs l'ingestion d'une proie se traduit par une augmentation de la fréquence de la recherche intermédiaire (de 40,0% à 80%) mais, contrairement aux adultes expérimentés, aucun individu n'adopte la recherche intensive (Fig. 4C et D).

Pour 12 h de jeûne, la fréquence des deux types de recherche extensive (Fig. 4A et C) est sensi-

blement identique dans les deux lots d'adultes (naïves: 50,0%, 50,0%, expérimentées: 55,0%, 45,0%). La prise alimentaire (Fig. 4B et D) se traduit dans les deux cas par la diminution de la recherche extensive, l'augmentation de la recherche intermédiaire et l'apparition de la recherche intensive (naïves: 30,0%, expérimentées: 45,0%).

Pour 24 h de jeûne, l'ingestion de la proie (Fig. 4B et D), la recherche intensive domine dans les deux lots (naïves: 85,0%, expérimentées: 80,0%).

Les déplacements chez les larves

Variation des paramètres trajectométriques

Chez les larves de dernier stade, les variations des paramètres trajectométriques en fonction de la durée du jeûne, de leur état trophique (naïves et expérimentées) et de la période considérée (avant et après prise alimentaire) sont comparables à celles observées chez les adultes (Tableau 3).

Comparativement aux larves expérimentées, les déplacements des larves naïves (Tableau 3B) sont caractérisés par un nombre d'arrêts ($F = 7.5$), une vitesse angulaire ($F = 12.6$) plus faible et par une vitesse linéaire ($F = 6.8$) sensiblement plus élevée: elles présentent, comme les adultes, des déplacements plus extensifs que ceux des larves expérimentées. Ces déplacements intensifs apparaissent uniquement chez les individus naïfs qui ont subi une période de 3 h et de 5 h de jeûne (Fig. 5). Les larves naïves et expérimentées soumises à 12 h et 24 h de jeûne présentent sensiblement les mêmes caractéristiques locomotrices.

Définition des modes de déplacement: comparaison des trajectoires des larves

L'analyse en composantes principales et la classification hiérarchique des larves (Fig. 3) donne naissance à une représentation graphique tout à fait comparable à celle obtenue chez les adultes. La coupure au niveau 0.3 (Tableau 2) les répartit en 3 groupes qui correspondent respectivement à la recherche extensive (groupe 1), à la recherche

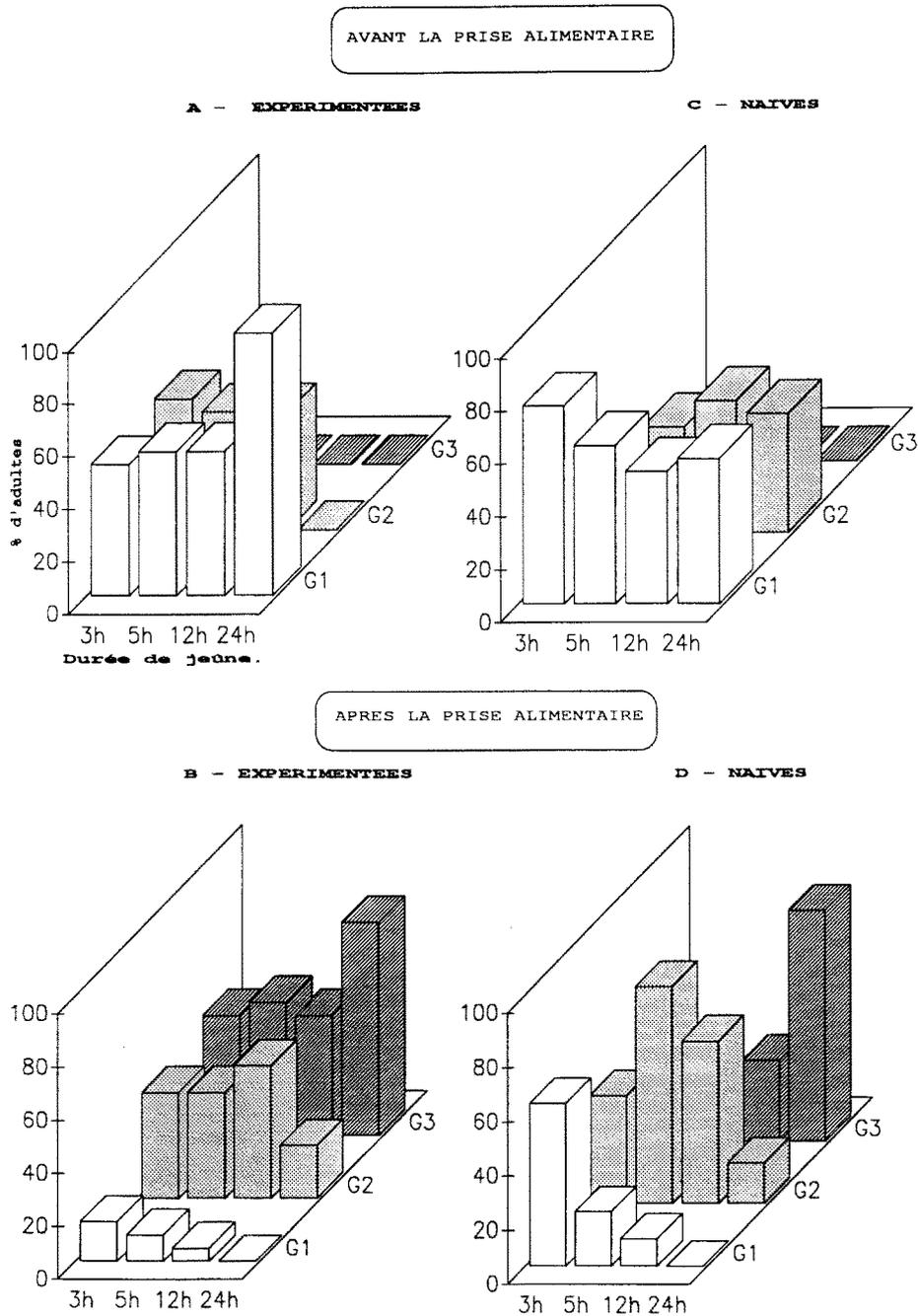


Fig. 4. *S. undecimnotata* adults. Variation of locomotory pattern frequency according to fasting duration and previous trophic conditions (G1: extensive search; G2: intermediate extensive search; G3: intensive search).

intermédiaire, expression motrice de la précédente (groupe 2) et à la recherche intensive (groupe 3).

Avant la prise alimentaire (Fig. 6A et C), l'évolution des modalités de déplacement en fonc-

tion de la durée du jeûne est relativement comparable dans les deux lots de larves: une diminution assez progressive de la recherche extensive, une augmentation corrélative de la recherche in-

Table 3. *S. undecimnotata* larvae. Variation of path parameters according to fasting (A), trophic state of adults (B), and before and after feeding periods (C) (total number of adults: 320)

A-Effet du jeûne			
Durée du jeûne	Nombre d'arrêts (/s)	Vitesse linéaire (mm/s)	Vitesse angulaire (°/s)
3h	1,1 ± 0,2*	12,2 ± 0,3	22,3 ± 2,1
5h	1,4 ± 0,2	11,3 ± 0,4	26,5 ± 2,7
12h	2,6 ± 0,3	9,3 ± 0,4	42,8 ± 3,3
24h	3,5 ± 0,3	7,5 ± 0,3	53,7 ± 3,3

F: 50,2 61,2 63,2

B-Effet des conditions trophiques

Larves	Nombre d'arrêts (/s)	Vitesse linéaire (mm/s)	Vitesse angulaire (°/s)
Naïves	2,5 ± 0,2	9,5 ± 0,4	41,3 ± 3,4
Expérimentées	1,8 ± 0,2	10,6 ± 0,4	31,4 ± 2,9

F: 7,5 6,8 12,6

C-effet de la période

Ingestion de la proie	Nombre d'arrêts (/s)	Vitesse linéaire (mm/s)	Vitesse angulaire (°/s)
Avant	1,0 ± 0,1	11,6 ± 0,4	20,6 ± 1,3
Après	3,3 ± 0,3	8,5 ± 0,4	52,3 ± 3,5

F: 190,2 132,5 241,2

*: confidence interval at $P < 0,05$.

termédiaire et à un moindre niveau, de la recherche intensive. Chez les larves expérimentées, ce dernier mode de déplacement est adopté par quelques individus soumis à 5 h de jeûne (5%, Fig. 6A) et atteint 30% de l'effectif total dans le lot 24 h de jeûne. Chez les larves naïves (Fig. 6C), il apparaît seulement après 24 h de jeûne (5%).

Chez les larves expérimentées après la prise alimentaire (Fig. 6B), les deux formes de la recherche extensive diminuent en fonction de la

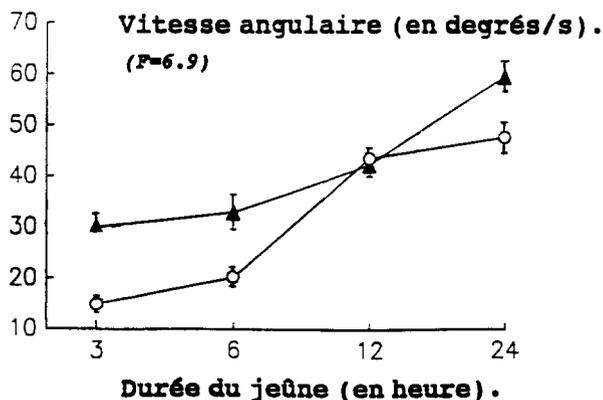
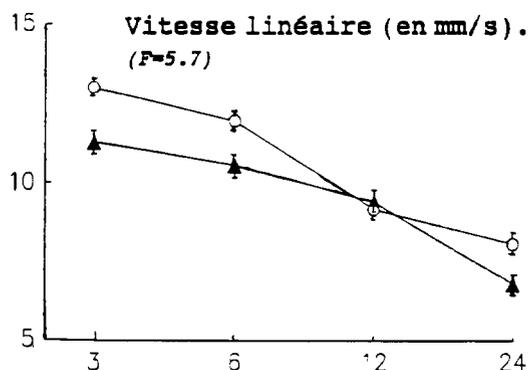
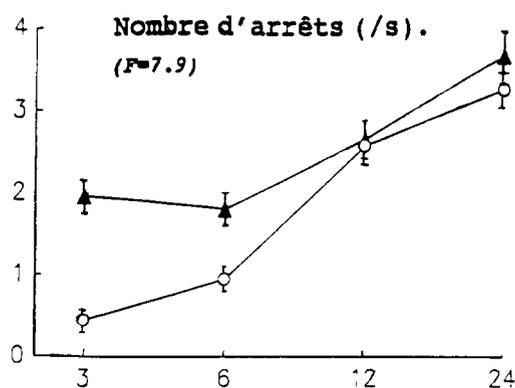


Fig. 5. *S. undecimnotata* larvae. Variation of path parameters according to the duration of fasting and previous trophic conditions (—○—: naïve coccinellids; —▲—: experienced coccinellids; confidence intervals at $P < 0,05$).

durée du jeûne au profit de la recherche intensive qui atteint 100% de la population larvaire soumise

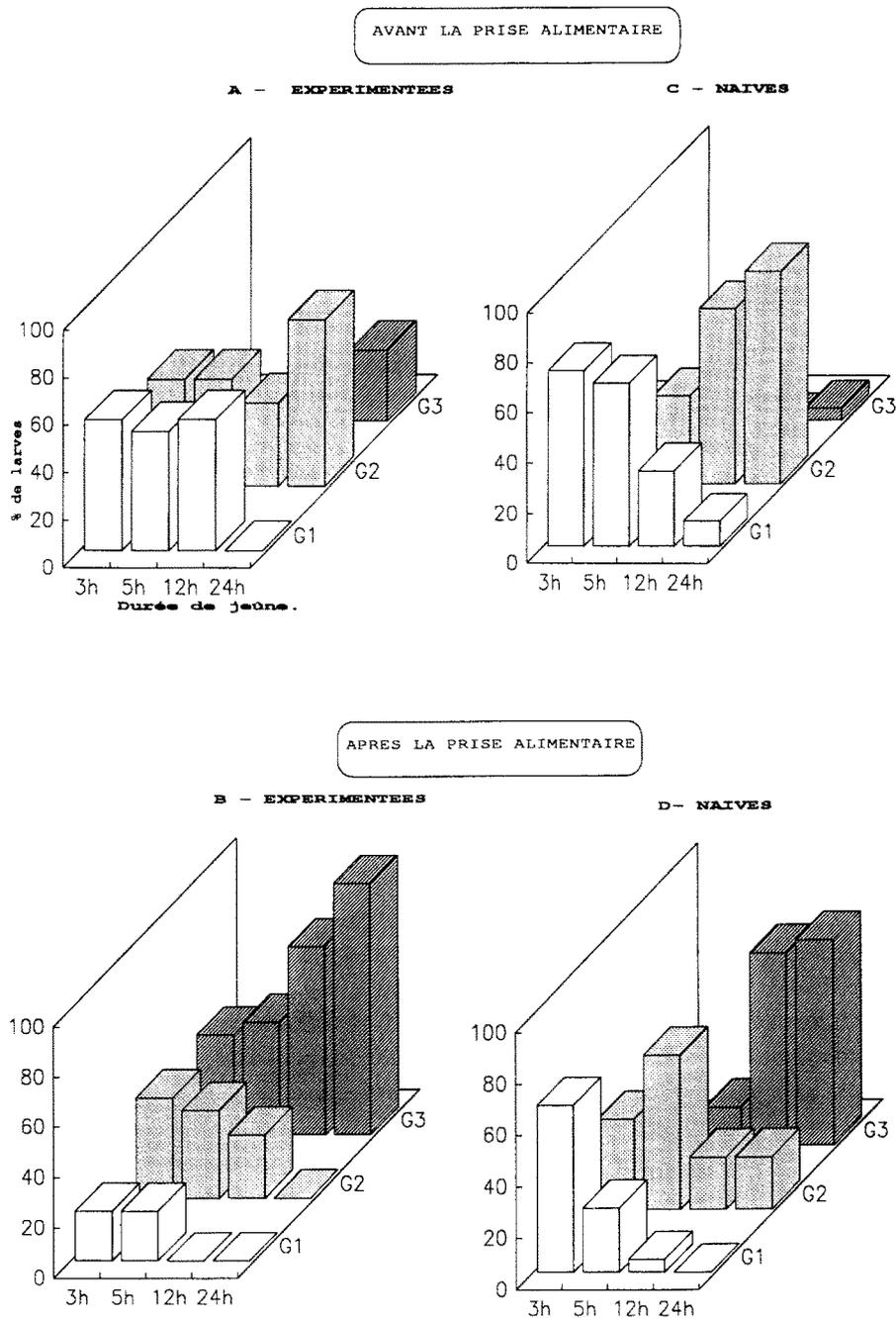


Fig. 6. *S. undecimnotata* larvae. Variation of locomotory pattern frequency according to fasting duration and previous trophic conditions (G1: extensive search; G2: intermediate extensive search; G3: intensive search).

à 24 h de jeûne. Cette évolution des différentes modalités de déplacement se retrouve globalement chez les larves naïves mais l'effectif des larves qui ont adopté la recherche intensive est

nettement inférieur à celui observé chez les larves expérimentées pour 3 h (naïves: 0%, expérimentées: 40%) et 5 h de jeûne (naïves: 15%, expérimentées: 45%).

Discussion

L'association 'recherche extensive – prise alimentaire – recherche intensive' a été étudiée chez les adultes et les larves de dernier stade de la coccinelle aphidiphage *Semiadalia undecimnotata* en fonction de la présence (coccinelles expérimentées) ou de l'absence (coccinelles naïves) d'une alimentation préalable et d'une exposition à des durées du jeûne variables. Ces manipulations de leur état trophique ont été réalisées dès leur naissance (ou leur mue) et avant l'ingestion de la proie expérimentale (prise alimentaire).

Avant la prise alimentaire, les paramètres trajectométriques des coccinelles expérimentées et naïves ne sont pas sensiblement différents. Carter & Dixon (1982) ont montré, chez une autre espèce de coccinelle, que le jeûne ne modifiait pas les caractéristiques trajectométriques des déplacements pré-alimentaires.

Dans le schéma classique, la prise alimentaire est suivie par une augmentation du nombre d'arrêts, de la vitesse angulaire et une diminution de la vitesse linéaire. Ce schéma se retrouve chez les adultes et les larves expérimentées, quelle que soit la durée du jeûne.

Chez les adultes et les larves naïves, la réponse à la prise alimentaire dépend de la durée du jeûne. Toutes les coccinelles naïves soumises à 3 h et 5 h de privation alimentaire ont conservé le mode de déplacement caractéristique de la période pré-alimentaire. Au delà de 5 h de jeûne préalable, les larves et les adultes naïfs adoptent des déplacements intensifs après l'ingestion d'une proie.

Une autre approche analytique, la comparaison des trajectoires, a mis en évidence trois modes de déplacements chez les adultes et les larves: la recherche extensive, une recherche intermédiaire qui est une expression motrice de la précédente et la recherche intensive. Bien que cette distinction résulte d'une coupure arbitraire du graphique représentant la distribution des trajectoires, les informations qui en résultent, confirment les conclusions issues de l'analyse des paramètres trajectométriques. L'existence de différentes expressions motrices des deux modes classiques de déplacement a été avancée par Delcomyn &

Cocatre-Zilgien (1988) pour expliquer la variabilité des paramètres trajectométriques dans les populations d'insectes.

Les adultes et les larves expérimentées qui reçoivent une proie après une période maximale de 5 h de jeûne, adoptent la recherche extensive intermédiaire ou plus fréquemment la recherche intensive. Les adultes et les larves naïves soumis aux conditions précédentes de jeûne soit ne changent pas leur mode de déplacement antérieur (recherche extensive) soit pratiquent la recherche extensive intermédiaire mais n'adoptent pas la recherche intensive. Pour expliquer cette différence de comportement entre ces populations, il est possible d'envisager que chez les coccinelles, la recherche intensive se met en place progressivement en réponse à une exposition continue (sensibilisation) aux stimuli issus de la proie.

Effectivement, au cours de leur ontogénie, les insectes présentent des périodes de sensibilisation relativement courtes durant lesquelles ils peuvent se conditionner par apprentissage de stimuli visuels ou olfactifs (Eilb-Eibesfeldt, 1970; Wardle & Borden, 1985).

Toutefois certains auteurs (Papaj & Prokopy, 1989) considèrent que ce mode de déplacement est un programme moteur inscrit dans le patrimoine génétique de l'espèce qui ne peut pas faire l'objet d'un apprentissage.

L'intérêt biologique de périodes de sensibilisation est peut-être en rapport avec la spécificité alimentaire de cette espèce. En effet, il est possible d'imaginer qu'au cours de la première prise alimentaire, cette coccinelle compare la proie attaquée à une certaine représentation 'mentale' spécifique, stockée dans son génome (Bell, 1990). S'ils y a similitude, elle adopte la recherche intensive qui lui permet de découvrir des proies identiques à la première. Si elle perçoit des différences, elle peut soit conserver le mode de déplacement extensif qui lui permet de quitter rapidement le milieu soit s'adapter à la nouvelle proie par une modification de son image de recherche. Dans cette hypothèse, le jeûne augmenterait la tolérance à l'égard de l'espèce proie et faciliterait ainsi l'apparition de la recherche intensive.

Abstract

Effect of a prior feeding period and of fasting on the appearance of intensive search of preys with S. undecimnotata

The ladybird, *Semiadalia undecimnotata*, like all other entomophagous insects feeding on relatively sedentary prey, exhibits two types of walking pattern during the search for prey: extensive and intensive search. The latter is engaged following detection of visual or chemical cues. Changes in the ladybird search pattern: extensive search – a single prey capture – intensive search, were investigated in relation to experience of prior feeding-periods (experienced coccinellids) or to lack of such experience (naïve coccinellids) and with respect to changes in duration of fasting. The analysis of their pathways was performed initially by comparison of three locomotory parameters: the number of stops (number/s), the walking speed (mm/s) and the turning-rate (degrees/s), and subsequently by statistical classification (principle components analysis). Unlike experienced coccinellids, observations of naïve coccinellids, indicate that a single feeding session during the three to five hours after emergence of an adult, or ecdysis of the larva, will change the walking pattern slightly. These animals will maintain extensive search or adopt a particular, intermediate locomotory pattern which is a development of extensive search but do not adopt intensive search. Fasting, for periods over twelve hours, favoured intensive search in populations studied. It is probable that the requirement to feed on more than one prey item before adopting intensive search involves concepts such as forms of learning (sensitization).

References

- Banks, C. J., 1957. The behaviour of individual coccinellid larvae on plants. *Brit. J. Anim. Behav.* 5: 12–24.
- Bell, W. J., 1985. Sources of information controlling motor pattern in arthropod local search orientation. *J. Insect Physiol.* 31: 837–847.
- Bell, W. J., 1990. Searching behavior patterns in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 447–467.
- Bond, A. B., 1980. Optimal foraging in a uniform habitat: the search mechanism of the green lacewing. *Anim. Behav.* 28: 10–19.
- Carter, M. C. & A. F. G. Dixon, 1982. Habitat quality and the foraging behaviour of coccinellid larvae. *J. Anim. Ecol.* 51:867–878.
- Carter, M. C., D. Sutherland & A. F. G. Dixon, 1984. Plant structure and the searching efficiency of coccinellid larvae. *Oecologia (Berlin)* 63: 394–397.
- Chandler, A. E. F., 1969. Locomotory behaviour of first instar larvae of aphidophagous Syrphidae (Diptera) after contact with aphids. *Anim. Behav.* 17: 673–678.
- Clément, P., 1983. Un dispositif de suivi automatique des déplacements d'animaux: premiers résultats et perspectives d'utilisation. *Bull. S.F.E.C.A.* 2: 119–130.
- Clément, P. & A. Luciani, 1985. Un système de trajectométrie automatique pour étudier la nage d'animaux planctoniques (Rotifères, miracidium de plathelminthes etc...). *Vehr. Intern. Verein. Limnol.* 22: 3002–3006.
- Coulon, P. Y. & J. P. Charras, 1983. An experimental system for the automatic tracking and analysis of rotifer swimming behavior. *Hydrobiologia* 104: 197–202.
- Delcomyn, F. & J. H. Cocatre-Zilgien, 1988. Individual differences and variability in the timing of motor activity during walking in insects. *Biol. Cybern* 59: 379–384.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1970. *Ethology, the biology of behavior.* New York: Holt, Rinehart, Winston.
- Ferran, A. & M. Deconchat, 1991. Exploration of wheat leaves by *Coccinella septempunctata* L. (Col., Coccinellidae). *J. Insect Beh.* 5, 2, 147–159.
- Murakami, K. & Y. Tsubaki, 1984. Searching efficiency of the ladybeetle *Coccinella septempunctata* L. (Col., Coccinellidae). *Appl. Ent. Zool.* 19: 123–125.
- Nakamuta, K., 1984. Aphid body fluid stimulates feeding of predatory ladybeetle *Coccinella septempunctata* L. (Col., Coccinellidae). *Appl. Ent. Zool.* 19: 123–125.
- Nakamuta, K., 1985. Mechanism of the switch over from extensive to area-concentrated search behaviour of the ladybird beetle *Coccinella septempunctata bruckii*. *J. Insect Physiol.* 31: 849–856.
- Obata, S., 1986. Mechanisms of prey finding in the aphidophagous ladybird beetle *Harmonia axyridis* Pallas (Col., Coccinellidae). *Entomophaga* 31: 303–311.
- Papaj, D. R. & R. J. Prokopy, 1989. Learning in phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 315–350.
- Stubb, M., 1980. Another look at prey detection by coccinellids. *Ecol. Ent.* 5: 179–182.
- Vinson, S. B., 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* ??: 109–133.
- Wardle, A. R. & J. H. Borden, 1985. Age-dependent associative learning by *Exeristes roborator* (F) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Can. Entomol.* 117: 605–616.
- White, J., T. R. Tobin & W.J. Bell, 1984. Local search in the housefly *Musca domestica* after feeding on sucrose. *J. Insect Physiol.* 30: 477–487.