

Mise en évidence d'une tendance au groupement chez les jeunes de l'araignée solitaire *Coelotes terrestris*

par A. HOREL, Ch. ROLAND et R. LEBORGNE*

Résumé

Chez *Coelotes terrestris*, les jeunes restent avec la mère pendant un mois. Une tendance au groupement en l'absence de la mère a été mise en évidence en comparant la distribution des jeunes dans des enceintes circulaires virtuellement subdivisées en compartiments, à une distribution selon les lois du hasard. Dans nos conditions expérimentales, cette tendance subsiste au moins jusqu'au stade 6 après la sortie du cocon, c'est-à-dire bien après la période de dispersion dans la nature. Elle est associée à un taux de cannibalisme relativement faible.

Summary

The young of *Coelotes terrestris* stay with their mother for a month. A clustering tendency, in the mother's absence, has been shown by comparing the distribution of the spiderlings in a circular enclosure, virtually subdivided into equal portions, to a random distribution. In our experimental conditions this clustering tendency lasts at least until the 6th instar, i.e. quite a long while after the time of dispersion in the field. Together with this tendency there is a rather low rate of cannibalism.

Introduction

Chez les araignées sociales un certain nombre de travaux ont été effectués sur les mécanismes qui empêchent la dispersion des individus, permettant ainsi l'établissement

* Adresse des auteurs: Laboratoire de Biologie du Comportement, Université de Nancy I, Case officielle 140, 54037 Nancy cedex.

de la vie sociale (KRAFFT, 1966, 1970; KULLMANN, 1968, 1972). En ce qui concerne les araignées solitaires, on a décrit chez quelques espèces un comportement maternel qui se manifeste par le fait que les jeunes restent, pendant un nombre de stades plus ou moins grand, groupés près de la mère qui leur procure nourriture et protection (LOCKET, 1926; BRISTOWE, 1958; TRETZEL, 1961; KULLMANN, 1969, 1970). Cependant, chez ces espèces on ne dispose jusqu'à présent d'aucun travail visant à évaluer la tendance au groupement des jeunes, ainsi que l'évolution de cette tendance au cours de l'ontogénèse.

C'est afin d'aborder ce problème que nous avons étudié *Coelotes terrestris* (Wider), espèce d'Agelenides, chez laquelle les jeunes, selon TRETZEL (1961), restent avec la mère pendant 34 jours pour, après la 3^{ème} mue, se disperser et mener une vie solitaire.

La technique employée par KRAFFT (1970) chez *Agelena consociata*, et inspirée de celle mise au point par P.E. ELLIS (1953) chez le Criquet migrateur, nous a permis de suivre la tendance au groupement en l'absence de la mère chez les jeunes de *C. terrestris* jusqu'à près la 5^{ème} mue.

Matériel et méthode

L'expérience a été menée avec 350 araignées, issues de 15 cocons pondus au laboratoire par des femelles de *C. terrestris* récoltées dans la nature.

Dès leur sortie du cocon, les jeunes sont placés dans des boîtes d'élevage (dimensions: 10 x 7 x 2,5 cm) par groupes de 5 en moyenne. Leur stade est déterminé par l'évaluation des mues relevées dans les boîtes. Les premiers stades sont facilement repérables du fait du synchronisme des mues, mais, au-delà du 4^{ème} stade, le décalage, qui apparaît dans les vitesses de développement des individus d'un même cocon, entraîne une relative incertitude.

La technique employée par KRAFFT (1970) pour l'étude de l'interattraction chez l'araignée sociale *Agelena consociata* a pour but de démontrer mathématiquement la présence ou l'absence d'une tendance au groupement, sans préjuger les modalités de l'interattraction. Elle consiste à relever la répartition d'individus selon des secteurs égaux découpés arbitrairement dans une enceinte isotrope, et à comparer cette répartition observée à la répartition théorique donnée par les lois du hasard. Tenir compte de la distance interindividuelle permettrait, certes, la comparaison quantitative des répartitions de lots d'animaux différents, mais pas la mise en évidence d'une tendance au groupement ou d'une répulsion, ce qui est l'objectif du présent travail, dans la mesure où l'on ignore, pour l'instant, à partir de quelle distance une araignée détecte la présence d'un congénère.

Dans nos conditions expérimentales, chaque enceinte est constituée par un cristalliseur de verre de 15 cm de diamètre, isolé de l'extérieur par un cache en bois et éclairé de manière uniforme de 7h à 19h. Pour assurer une humidité homogène, on dépose au centre du cristalliseur une boîte de Petri de 5,5 cm de diamètre remplie d'eau et on recouvre le cristalliseur d'un couvercle de plexiglass. Une feuille, sur laquelle on a tracé un cercle divisé en 8 secteurs, glissée sous le cristalliseur, délimite virtuellement 8 compartiments égaux dans l'enceinte.

On introduit dans chaque enceinte 5 araignées du même stade provenant de la même boîte d'élevage, ou tout au moins du même cocon. La répartition des animaux dans l'enceinte est suivie en relevant le nombre d'individus par compartiment, et ceci à 4 reprises:

- 1) au début de l'expérience (10h): ce premier relevé indique la position des animaux quelques minutes après leur introduction;
- 2) à 12h : lors de la phase d'exploration;
- 3) à 18h : avant la phase d'activité nocturne;
- 4) le lendemain matin (8h): après la phase d'activité nocturne.

La répartition des araignées dans les compartiments peut être comparée à la répartition théorique calculée en considérant les animaux comme indépendants les uns des autres. En effet, 5 objets ne peuvent se répartir dans 8 compartiments que selon 7 combinaisons, dont une loi mathématique nous fournit les probabilités d'apparition (tableau 1).

Symboles	Type de combinaisons	Probabilité d'apparition sur 8^4 soit 4.096
A	5 objets dans un seul compartiment	1
B	4 objets dans un compartiment +1 dans un autre	35
C	3 objets dans un compartiment +2 dans un autre	70
D	3 + 1 + 1	420
E	2 + 2 + 1	630
F	2 + 1 + 1 + 1	2.100
G	1 + 1 + 1 + 1 + 1	840

Tableau 1

On voit que la combinaison F est, et de loin, celle qui a la plus forte probabilité d'apparition (plus d'une chance sur deux). Les combinaisons A à E, qui représentent des groupements plus denses que F, sont classées selon leur probabilité d'apparition. La combinaison G représente la dispersion maximale.

Si la distribution des groupements effectivement observés est conforme à cette distribution théorique, cela signifie que les araignées se répartissent au hasard dans l'enceinte, donc, sans tenir compte de la présence des congénères. Si les fréquences des combinaisons A à E sont supérieures à leurs probabilités théoriques d'apparition, c'est que les araignées sont plus groupées que selon les lois du hasard et manifestent une tendance au groupement. Une fréquence de G supérieure à la fréquence théorique indiquerait une tendance à la dispersion, c'est-à-dire une répulsion entre les individus.

Le traitement statistique s'effectue par la méthode du X^2 . Les valeurs observées, d'une part pour l'ensemble des combinaisons A à E, d'autre part pour l'ensemble F + G, sont comparées aux valeurs théoriques de ces deux groupements de combinaisons, calculées en fonction de leurs probabilités d'apparition, soit respectivement $\frac{1156}{4096}$ et $\frac{2940}{4096}$.

Résultats

Le tableau 2 montre que, pour le 1^{er} stade, la répartition du 1^{er} relevé (peu après l'introduction) n'est pas différente du hasard. Au stade 1, les jeunes sont très peu mobiles et restent pendant un temps assez long à l'endroit où ils ont été placés. Ce résultat

Stade	10 h		12 h		18 h		8 h		Mortalité globale	Pourcentage de groupes avec mortalité
	n	p	n	p	n	p	n	p		
1	51	N.S.	51	<.02	51	<.01	45	<.01	8	12%
2	29	<.05	28	N.S.	24	<.001	17	<.001	13	41%
3	30	<.01	29	N.S.	24	N.S.*	23	<.001	7	23%
4	22	N.S.	22	N.S.	21	<.02	20	<.001	2	9%
5	22	<.05	22	N.S.	22	<.05	22	<.001	0	0%
6	21	N.S.	21	N.S.	21	<.05	20	<.05	0	0%

Tableau 2: Comparaison entre distribution théorique et distribution observée pour les quatre relevés au cours des 6 premiers stades.

n : nombre de groupes de 5 araignées.

p : probabilité du X^2 à 1 d.d.l.

* : $P < .10$.

tend à montrer que nous avons bien introduit les araignées au hasard dans les cristallisoirs. Pour certains stades ultérieurs le calcul statistique révèle une tendance au groupement lors du début de l'expérience. Ceci peut s'expliquer par le développement de l'activité locomotrice des araignées, qui ont ainsi la possibilité de se déplacer dans les minutes qui précèdent ce premier relevé. En effet, dans les secondes suivant leur introduction, les jeunes courent en tous sens, puis s'immobilisent, souvent au contact d'un congénère. Ce n'est qu'au bout de plusieurs minutes qu'elles repartiront pour se livrer à une intense activité d'exploration. Des observations semblables ont été effectuées par KRAFFT (1970) chez *Agelena consociata*.

Lors du relevé de 12h, on constate qu'à partir du stade 2 les répartitions ne sont pas différentes du hasard. A ce moment, les araignées sont en pleine activité exploratrice. L'exception du stade 1 s'explique par la faible mobilité des jeunes.

La tendance au groupement apparaît au relevé de 18h et s'accroît très nettement au relevé de 8h. Les diagrammes de la figure 1 montrent l'augmentation des fréquences des combinaisons A, B et C et la diminution des fréquences de G au cours du temps. On fait clairement apparaître la tendance au groupement en cumulant les résultats des relevés de 8h et en les comparant à la distribution théorique (fig. 2).

En ce qui concerne l'évolution stade par stade, il ressort que la tendance au groupement est mise en évidence de manière statistiquement significative à tous les stades étudiés. En l'absence de données sur les stades ultérieurs, il n'est pas possible, pour le moment, d'interpréter avec certitude le fléchissement constaté au stade 6 comme l'amorce d'une disparition de cette tendance.

Une expérience a toutefois été tentée avec des femelles adultes. Quarante femelles, récoltées dans la nature, ont été introduites, par groupes de 5 constitués au hasard, dans 8 enceintes. Pour 7 des 8 groupes il a fallu interrompre l'expérience dès le relevé de 12h, car les animaux s'entre tuaient. Le 8^{ème} groupe est resté intact jusqu'au dernier relevé. L'évaluation de la tendance au groupement chez les adultes s'annonce donc difficile: si une telle tendance existe, elle risque d'être entièrement masquée par ce type de compor-

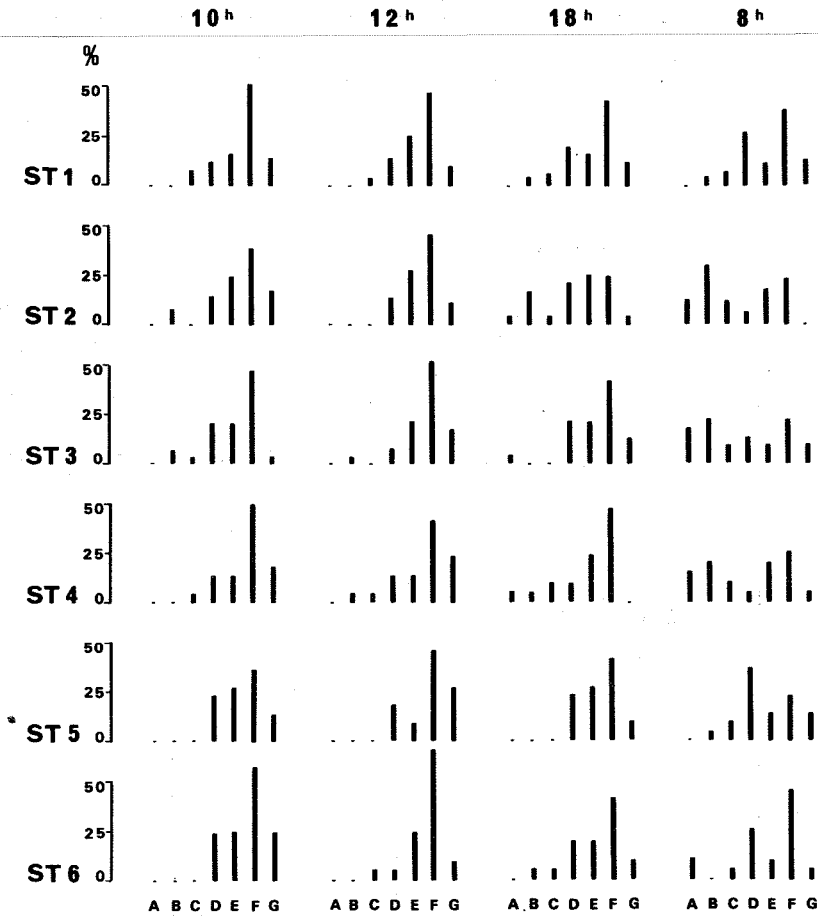


Figure 1. — Fréquences des différentes combinaisons de groupement pour les 4 relevés au cours des 6 premiers stades.

tement agressif. On peut d'ailleurs noter qu'on n'a pas observé de *C. terrestris* adultes groupées dans la nature. D'autre part, KRAFFT et ROLAND (1979) ont montré que les femelles semblent éviter d'emprunter dans un labyrinthe la branche suivie précédemment par une autre femelle.

Chez les araignées, une tendance au groupement doit obligatoirement s'accompagner d'une tolérance interindividuelle. Cependant celle-ci n'est pas totale chez *C. terrestris*, car nous avons relevé au cours de nos expériences plusieurs cadavres, dont certains avaient fait l'objet de cannibalisme. Le tableau 2 indique le nombre de jeunes morts durant l'expérience, à chaque stade, ainsi que le pourcentage de groupes où au moins un individu est mort. Etant donné l'éthologie de cette espèce, les jeunes quittant leur mère au bout d'un mois, on pouvait s'attendre à une augmentation du cannibalisme au cours du déve-

loppement. Nos observations auraient tendance à montrer le contraire puisque nous n'avons noté aucun cannibalisme aux stades 5 et 6. Étant donné les réactions agressives entre les femelles adultes, il est nécessaire de poursuivre ces expériences afin de préciser l'âge auquel réapparaît l'intolérance entre les araignées.

Conclusion

On peut dégager de cette étude deux points principaux :

1) Dans nos conditions expérimentales, les jeunes de *Coelotes terrestris* manifestent une nette tendance au groupement en l'absence de leur mère, au moins jusqu'au 6^{ème} stade après la sortie du cocon. Or, dans la nature, la dispersion des jeunes intervient beaucoup plus tôt; d'après les données de TRETZEL (1961), ce phénomène se produit au 4^{ème} stade.

2) Le cannibalisme présent aux stades les plus jeunes ne s'est plus manifesté aux 5^{ème} et 6^{ème} stades. Ce cannibalisme a été observé chez une espèce, pourtant sociale, de Thérédionides, *Anelosimus eximius*, par BRACH (1974). L'auteur a remarqué que, dans

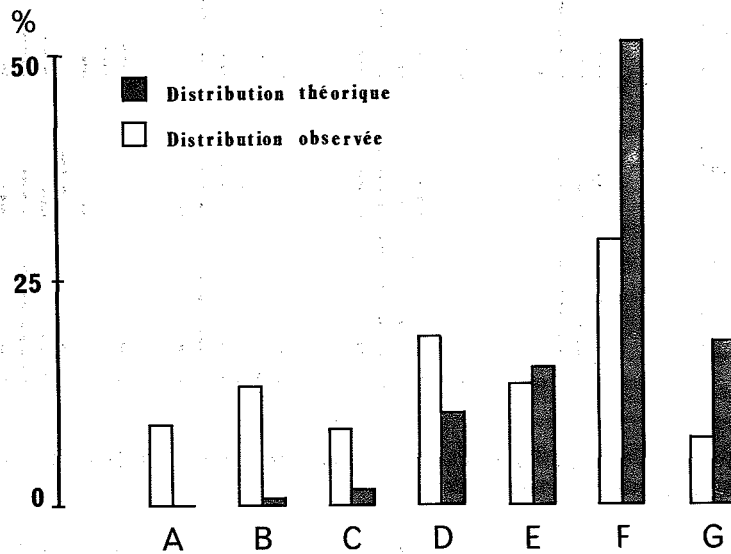


Figure 2. — Comparaison entre distribution théorique moyenne et distribution observée lors du relevé de 8 h pour l'ensemble des 6 premiers stades.

la semaine qui suivait la sortie du cocon, les jeunes pouvaient se nourrir des individus les plus faibles. En revanche, l'absence, chez *C. terrestris*, de cannibalisme à des stades postérieurs à la période de dispersion dans la nature est plus surprenante. Ce fait contraste avec ce qui se passe chez un Ereside, *Eresus* sp. étudié par ZIMMERMANN (1972) chez laquelle la tolérance disparaît après la 6^{ème} mue correspondant à la période de dispersion.

Les résultats obtenus s'expliquent peut-être par une action de nos conditions expérimentales sur l'ontogénèse des relations sociales, du fait, notamment, que les araignées ont été maintenues constamment en groupe.

Cette tendance au groupement correspond-elle à une véritable interattraction de type social (dans l'acception habituelle de ce terme), ou bien, s'agit-il d'une attraction indirecte? En effet, le rôle important de la soie dans la cohésion du groupe chez les araignées sociales *Agelena consociata* et *Stegodyphus sarasinorum* a été mis en évidence par KRAFFT (1975), KRAFFT et ROLAND (1979). Pour ce qui est de *Coelotes terrestris*, on peut constater que, à tous les stades, le groupement est plus important à 8h qu'à 18h; or, entre ces deux relevés, les araignées ont déposé une quantité appréciable de soie, qui s'organise souvent en ébauches de tube. C'est en ces points que tendent à se regrouper les jeunes.

Bibliographie

- BRACH, V., 1974. — The biology of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). — *Bull. Soc. Calif. Acad. Sci.*, pp. 37-41.
- BRISTOWE, W.S., 1958. — The World of Spiders. *Collins, London*.
- ELLIS, P.E., 1953. — Social aggregation and gregarious behaviour in hoppers of *Locusta migratoria migratorioides*. — *Behaviour*, V, pp. 225-261.
- KRAFFT, B., 1966. — Etude du comportement social de l'Araignée *Agelena consociata*. — *Biologia Gabonica*, pp. 235-250.
- KRAFFT, B., 1970. — Contribution à la Biologie et à l'Ethologie d'*Agelena consociata* Denis (Araignée sociale du Gabon). — *Biologia Gabonica*, 4 pp. 307-369.
- KRAFFT, B., 1975. — Les interactions limitant le cannibalisme chez les Araignées solitaires et sociales. — *Bull. Soc. Zool. France*, 100, 2, pp. 203-221.
- KRAFFT, B. & ROLAND, Ch., 1979. — Un labyrinthe appliqué à l'étude des attractions sociale et sexuelle et de leur spécificité chez les araignées. — *Revue Arachnologique* t. 2.
- KULLMANN, E., 1968. — Soziale Phaenomene bei Spinnen. — *Ins. Soc.*, XV, 3, pp. 289-297.
- KULLMANN, E., 1969. — Unterschiedliche Brutfürsorge bei den Haubenestzspinnen *Theridion impressum* (L. Koch) *Theridion notatum* (Cleck) (Araneae: Eresidae und Theridiidae). — *Am. Zool.*, 12, pp. 419-426.
- LOCKET, G.H., 1926. — Observations on the mating habits of some web-spinning spiders. — *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 1125-1146.

- TRETZEL, E., 1961. — Biologie, Ökologie und Brutpflege von *Coelotes terrestris* (Wider) (Araneae, Agelenidae). — *Z. Morph. Okol. Tiere*, 50, pp. 375-542.
- ZIMMERMANN, W., 1972. — La tolérance réciproque chez les Eresides. Communication à la 1^{ère} Réunion des Arachnologues d'expression française, Strasbourg.