

Relations spatio-temporelles dans le comportement constructeur chez l'Epeire diadème

par R. RAMOUSSE et L. LE GUELTE*

Summary

Web-building behavior of 9 *Araneus diadematus* was recorded 15 times. Webs were destroyed by the spider itself.

Temporal parameters of this behavior are interrelated:

- The closer to darkness onset web-building takes place, the longer it lasts.
- The sooner after darkness onset a web is built, the later the next one is.

Structural parameters are also interrelated: number of radii and spiral, spiral area, and thread length increase all together.

Webs built during darkness stage are larger than day-time ones. The correlations between structural and temporal parameters are weaker than the others.

Number of structures laid per time unit increases with latency but total number of structures and duration of building decrease in the same time. Web building rapidity varies with web-building time.

Web-building behavior appears then to be far more variable than previously believed. The spider is able to adapt his building behavior to environmental changes.

Résumé

En enregistrant à 15 reprises le comportement constructeur de 9 Epeires diadèmes, dont les toiles sont laissées en place, on met en évidence d'une part une relation entre les paramètres temporels de ce comportement, en particulier, entre les durées de ses deux phases principales (pose des rayons et de la spirale définitive) et le moment où il

* Adresse des auteurs: Laboratoire d'Ethologie Expérimentale, 86 rue Pasteur, 69007 Lyon.

débute: plus il commence tôt après l'extinction de la lumière, plus il dure longtemps. D'autre part, la toile qui résulte du comportement constructeur présente des relations entre ses éléments constitutifs: le nombre de rayons, de spires, de jonctions, ainsi que la surface caprice et la longueur de fil augmentent de pair.

Cette toile varie dans une certaine mesure en dimension et en nombre d'éléments en fonction du moment où elle a été construite. Les principales différences de structure s'observent entre les toiles diurnes et nocturnes, ces dernières étant de taille supérieure. Cependant il n'y a pas de correspondance stricte entre paramètres temporels et structuraux.

Par contre, les vitesses d'exécution de ce comportement (nombre d'éléments mis en place par unité de temps) sont inversement liées à la durée du comportement et au nombre de jonctions réalisées, mais elles augmentent avec la latence. La rapidité d'exécution du comportement constructeur est fonction du moment où s'exprime ce comportement.

Bien que le comportement constructeur d'*Araneus diadematus* soit globalement stéréotypé, il présente une variabilité au niveau du résultat liée aux variations de l'environnement.

La toile "géométrique" des araignées orbitèles, résultat de leur comportement constructeur, est mesurable et analysable. De nombreux auteurs, depuis FABRE (1923), ont tenté de mieux comprendre ce comportement à partir de la toile.

La forme de la toile est le résultat des contraintes imposées par le problème du placement des fils, par la taille de l'animal constructeur (TILQUIN, 1939; WITT, 1960; LE GUELTE, 1966), par l'environnement (espace disponible: SZLEP, 1958; nourriture: WITT, 1956; LE GUELTE, 1966; photopériode: RAMOUSSE, 1977), par l'état psychophysiological, par les programmes génétiques (WITT, 1963) et l'expérience ontogénétique propre à chaque individu (LIVECCHI, 1978). Il est ainsi possible de distinguer aussi bien les toiles construites par des animaux d'espèces différentes que celles construites par des animaux de la même espèce appartenant à différentes lignées (WITT & coll., 1972). Ces études ont été rendues possibles par le développement de techniques de quantification des différents paramètres de la toile (REED & coll., 1965; LE GUELTE & coll., 1976).

Mais jusqu'alors, les paramètres temporels du comportement constructeur faisaient défaut. Des enregistrements en continu de l'activité des araignées ont permis de définir et de mesurer les composantes temporelles de l'activité constructrice (RAMOUSSE, 1977).

La confrontation de ces différentes données temporelles et spatiales recueillies pour une même toile, nous permettra d'obtenir une meilleure compréhension du comportement constructeur et nous donnera la possibilité de définir de nouveaux paramètres caractérisant de façon plus précise ce comportement.

Matériel et méthodes

Neuf araignées adultes (au stade imaginal) sont placées dans des cages vitrées de 40 x 40 x 10^{cm}. Cinq de ces araignées ont été élevées au laboratoire depuis l'éclosion. Les quatre dernières ont été récoltées dans la région Rhône-Alpes, au cours des derniers

stades nymphaux et ont été acclimatées au moins un mois aux conditions du laboratoire avant l'expérimentation.

Les cages sont placées dans une enceinte climatisée avec une alternance de séquences claires (7-19 h.) et sombres (19-7 h.). L'éclairage reçu par les cages au cours de la séquence lumineuse est de 100 Lux, la température de 25° plus ou moins 1°C et l'humidité relative de 50%. Au cours de la séquence sombre, l'éclairage est inférieur à 1 Lux, la température de 15° plus ou moins 1°C et l'humidité relative de 75%.

Les animaux sont nourris d'une mouche domestique projetée dans leur toile chaque cycle de 24 h. Les toiles sont laissées en place jusqu'à destruction par l'araignée elle-même.

Le comportement est enregistré en continu à l'aide d'une caméra SOFRETEC (CF 123 M) reliée à un magnétoscope HITACHI (SV 612). Une photographie de chaque nouvelle toile construite est réalisée, à partir de laquelle une analyse semi-automatique est effectuée (LE GUELTE & coll., 1976).

Grace à une horloge filmée simultanément, le moment et la durée des différentes phases d'activité des animaux sont déterminés. A partir de ces données sont calculés les paramètres suivants:

- La fréquence du comportement: rapport du nombre de comportements observés au nombre de cycles de 24 heures nécessaires pour les obtenir.
- La latence de construction (LAT): temps en minutes entre l'extinction de la lumière et le début du comportement constructeur.
- L'amplitude du comportement: durée de chaque phase de la construction pour chaque animal; durée totale (DT); durée de pose des rayons (DR), durée de pose des spires (DS).
- Le délai: temps en minutes séparant les moments (heures locales) de deux constructions successives (les cycles sans construction n'étant pas pris en compte puisque le comportement ne s'est pas exprimé).

Résultats

Composantes temporelles

Dans nos conditions expérimentales, les animaux construisent au mieux une toile par cycle de 24 h., mais le comportement peut être absent au cours d'un ou plusieurs cycles successifs de 24 h.

Chaque animal présente un moment de construction qui lui est propre. Ce comportement est généralement nocturne: 6 animaux sur 9 construisent plus de toiles de nuit que de jour. La distribution horaire de l'ensemble des comportements constructeurs de tous les animaux (en pourcentage) met en évidence trois moments principaux de construction: en début et fin de séquence sombre, en début de séquence claire (fig. 1).

Les médians des délais séparant 2 toiles successives sont toujours voisins de 24 plus ou moins 6 heures. Chez tous les animaux, les latences par rapport à l'extinction et les délais qui leur succèdent sont en corrélation ($0,04 < p < 0,001$). Donc, plus un comportement constructeur est précoce après l'extinction, plus le suivant est tardif.

La durée de pose de la spirale provisoire est stable (médián: 3 minutes) quel que soit l'animal considéré. Mais cette stabilité semble due à la faible précision de la mesure du temps (de l'ordre de la minute). La durée de pose des rayons (médián: 23 minutes) est

d'environ le tiers de la durée de pose de la spirale définitive (médian: 67 minutes). Chez les animaux construisant des toiles de jour, la durée de pose de la spirale définitive des toiles nocturnes est toujours plus longue que celle des toiles diurnes (Mann-Whitney: $p = 0,05$). Mais chez tous ces animaux, la durée totale du comportement (pose des rayons, de la spirale provisoire, et de la spirale définitive) est liée à son moment d'expression. Donc plus le moment de construction est proche de l'extinction, plus la durée de construction est longue. Les deux phases principales dépendent naturellement de ce moment: la durée des rayons (chez 5 araignées) et la durée de pose de la spirale définitive (chez 8 araignées; fig. 2 et 3).

Aucune relation significative ne peut être mise en évidence entre les fréquences de construction et les médians des autres paramètres temporels.

Composantes structurales

Pour une araignée, il existe une forte variabilité des structures d'une construction à l'autre. Néanmoins, les 15 valeurs de chacun des différents paramètres structuraux sont globalement en corrélation (test de correspondance) chez chaque animal. Il en va de

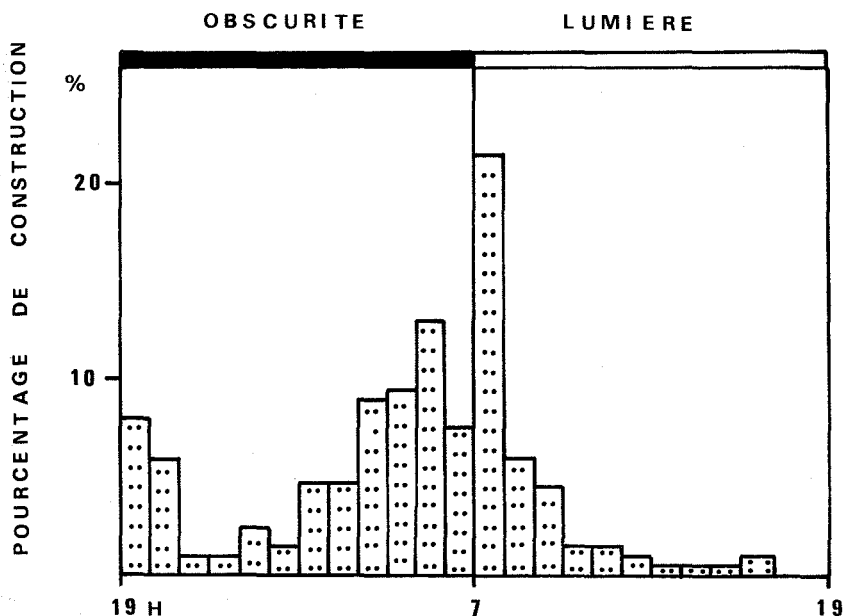
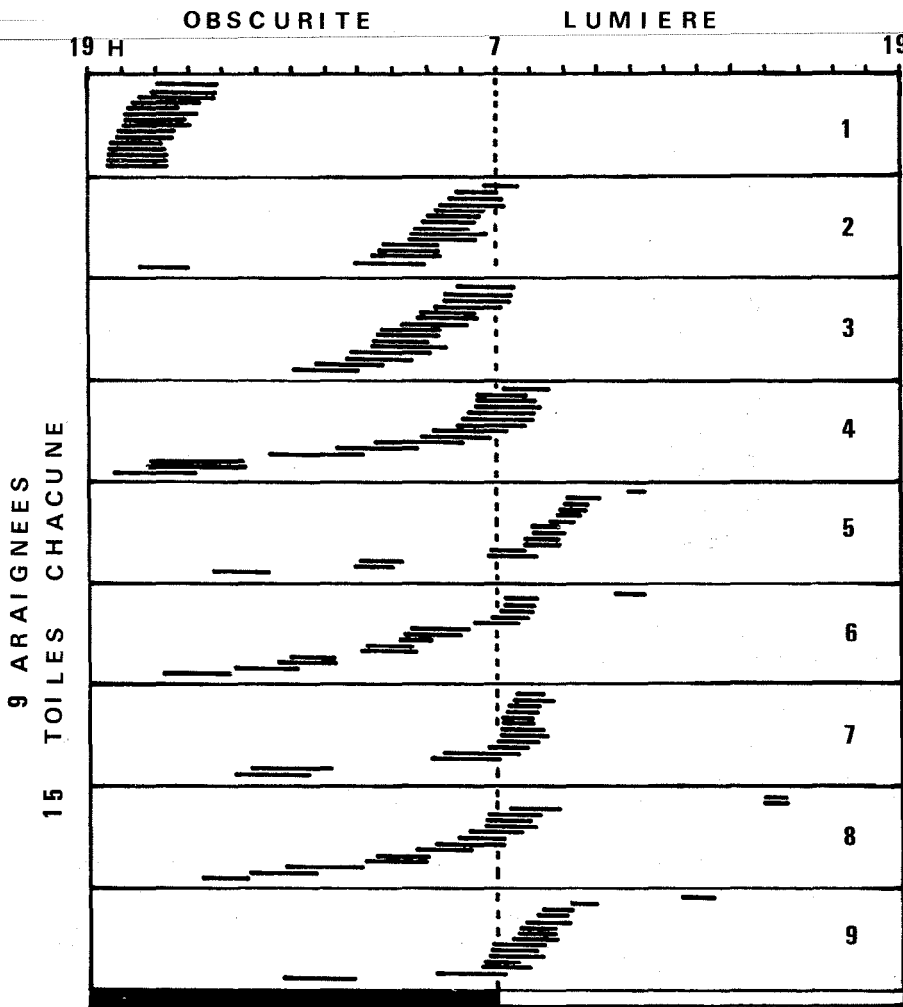


Figure 1. Distribution des comportements constructeurs des neuf animaux étudiés, au cours du nyctémère. — Trois moments se distinguent: un en début, un en fin de séquence sombre (la majorité des comportements constructeurs s'observent au cours de cette séquence), un en début de séquence claire.



MOMENTS ET DUREES DE CONSTRUCTION

Figure 2. Moments et durée des comportements constructeurs au cours du nyctémère. — Pour mettre en évidence la corrélation moment de construction proche de l'extinction, durée de construction longue, qui apparait tant au niveau intra-individuel qu'au niveau inter-individuel, les moments de construction de chaque araignée sont classés par rapport à leur proximité de l'extinction et non pas en ordre chronologique.

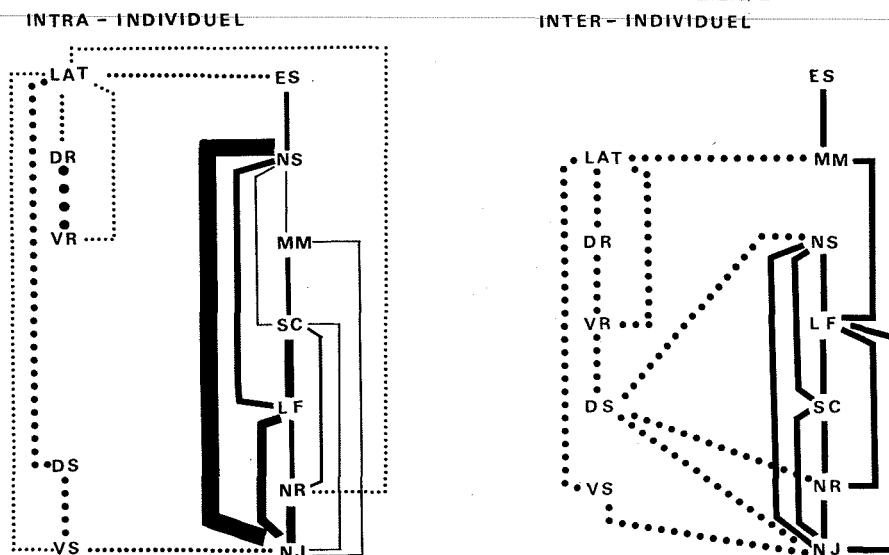


Figure 3. Corrélations paires par paires des différents paramètres temporels et structuraux.

— Paramètres temporels: LAT: latence de construction; DR: durée de pose des rayons; DS: durée de pose des spires.

— Paramètres structuraux: NR: nombre de rayons; NS: nombre de spires; NJ: nombre de jonctions; ES: écartement des spires; MM: maille moyenne; SC: surface captrice; LF: longueur estimée de fil.

— Paramètres spatio-temporels: VR: vitesse de pose des rayons; VS: vitesse de pose des spires.

Au niveau individuel, l'épaisseur des liaisons entre deux paramètres est proportionnelle au nombre d'animaux présentant une corrélation significative pour ces deux paramètres. De plus, seules les corrélations apparaissant chez quatre animaux différents au moins sont représentées. Les mêmes corrélations se retrouvent aux deux niveaux: intra et inter-individuel.

même des médians de ces paramètres. Aussi, nous ne retiendrons dans la comparaison suivante que les valeurs correspondant au nombre de rayons (NR), au nombre de spires (NS), à l'écartement moyen des spires (ES), à la surface captrice (SC), à la maille moyenne (MM), et à la longueur de fil estimée (LF).

Individuellement, c'est la longueur de fil (LF) qui est le plus souvent en corrélation avec la surface captrice (SC; 8 animaux sur 9), le nombre de spires (NS, 7/9) et le nombre de rayons (NR, 6/9). Ces trois paramètres augmentent de pair. L'écartement des spires (ES) croît avec la surface de la maille moyenne (MM, 8/9), alors qu'il diminue lorsque le nombre de spires augmente (7/9).

Interindividuellement, ces relations subsistent. Un animal qui tisse des toiles avec un grand nombre de rayons, pose un nombre important de spires et réalise ainsi un filet avec une grande surface captrice et une maille moyenne réduite.

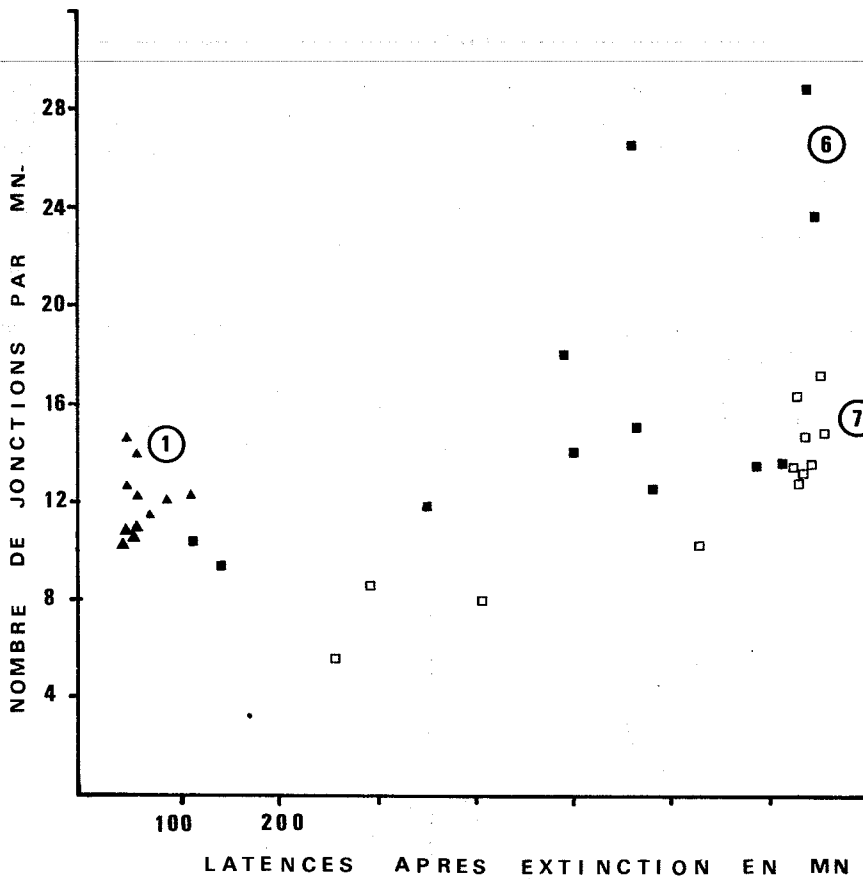


Figure 4. Relation entre la vitesse de pose des spires et le moment de construction. — La rapidité d'exécution des jonctions rayons-spires de chaque toile de trois individus différents est représentée en fonction du moment de construction. Le classement des animaux est le même que dans la figure 2.

Il existe une corrélation entre la vitesse de pose des spires VS et le moment de construction de la toile: deux exemples sont donnés (araignées 6 et 7). L'évolution de ces vitesses au cours du nyctémère semble caractéristique de l'individu. Pour un certain nombre d'individus cette corrélation ne peut être mise en évidence: un exemple (araignée 1).

Comparaison des paramètres temporels et structuraux

Au niveau individuel, des liaisons significatives apparaissent entre les latences et tous les paramètres structuraux mais chez un nombre réduit d'animaux. Les liaisons entre durées de pose des rayons et des spires et les paramètres structuraux sont encore moins nombreuses (fig. 3).

Au niveau inter-individuel, la latence est en corrélation avec la maille moyenne seulement, mais la durée de pose des spires, le nombre de spires et de rayons sont corrélés.

Pour avoir une idée de la rapidité d'exécution d'une phase du comportement, deux indices spatio-temporels peuvent être définis :

– La vitesse de pose des rayons (VR): nombre de rayons posés par unité de temps (minute), $VR = NR/DR$.

– La vitesse de pose des spires (VS): nombre de jonctions rayons-spires (NJ) réalisées par unité de temps (minute), $VS = (NR \times NS) / DS$ ou $VS = NJ / DS$. Au niveau individuel, les deux vitesses sont en corrélation avec la latence chez 4 animaux sur 9.

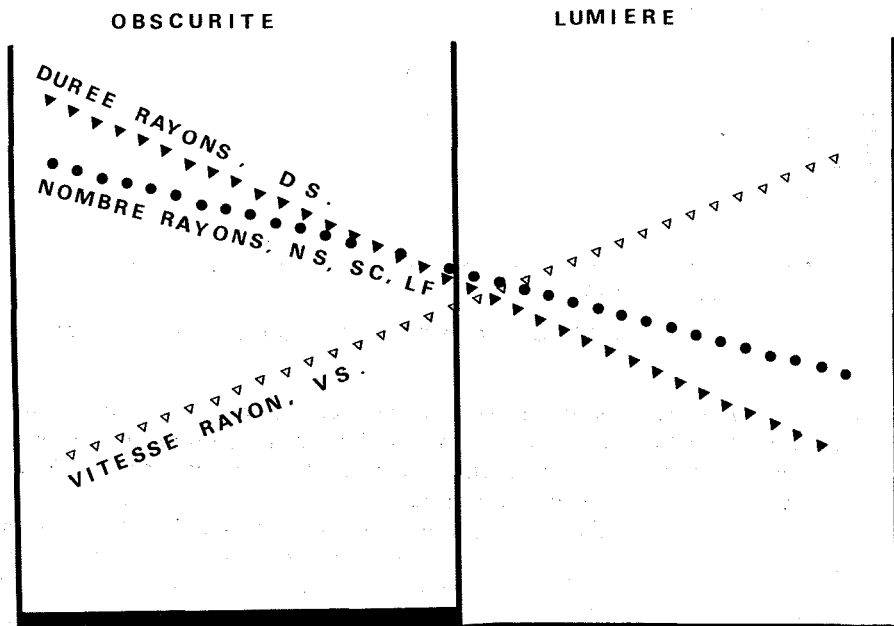


Figure 5. Modèle d'évolution des différents paramètres d'une construction au cours du nyctémère. — La pente des droites est arbitraire et peut varier suivant les individus, dans certaines limites propres à l'espèce.

Cette liaison existe aussi au niveau interindividuel. Ainsi, sur les plans intra et inter-individuels, plus la latence de construction après l'extinction est longue, plus la vitesse d'exécution est rapide. Il faut, néanmoins, garder présent à l'esprit que ces vitesses sont des indices globaux et que pour une construction donnée elles ne sont pas constantes, elles sont lentes en début de construction et plus rapide en fin. Si l'on considère les quatre araignées pour lesquelles existe une corrélation entre le moment de construction et la vitesse de pose des spires, on constate que l'évolution est différente selon les individus (fig. 4).

Conclusions et discussion

Dans nos conditions expérimentales, les Epeires diadèmes adultes construisent leurs toiles de préférence au cours de la séquence sombre du nyctémère, et ce suivant un rythme voisin de 24 heures, car une toile précoce après l'extinction au cours d'un cycle de 24 heures est suivie d'une toile plus tardive au cours du cycle suivant. Néanmoins, chaque individu semble avoir un moment propre de construction.

Les paramètres temporels des toiles (latences, durées et vitesses) sont étroitement en corrélation les uns avec les autres, ainsi que les paramètres structuraux entre eux, aussi bien au niveau individuel qu'interindividuel. D'une part, le temps de réalisation d'une toile, construite tôt après l'extinction, est plus long que celui d'une construction plus tardive mais sa vitesse d'exécution est plus lente. D'autre part, une toile construite avec un grand nombre de rayons, a un plus grand nombre de spires et une plus grande surface caprice qu'une toile tissée avec un plus petit nombre de rayons. Enfin, il existe une relation entre les composantes temporelles et structurales d'une toile. Mais cette relation est moins stricte qu'à l'intérieur de chaque groupe de composantes. Aussi, pouvons-nous penser qu'à l'intérieur du cadre comportemental caractéristique de l'espèce, chaque individu peut moduler son comportement propre suivant ses caractéristiques psycho-physiologiques (fréquence de construction plus ou moins élevée, moment préférentiel de construction, espace disponible...). WITT & coll., 1972, avaient déjà montré, au niveau structural de ce comportement, qu'il était possible de distinguer d'une part des espèces voisines, et d'autre part, les individus d'une même espèce.

Nous pouvons résumer l'ensemble des observations sur un diagramme modèle où l'évolution des différents paramètres, au cours du nyctémère, est représentée par des droites dont les pentes sont arbitraires et peuvent varier suivant les individus, dans des limites propres à l'espèce (fig. 5). L'Epeire diadème, malgré un comportement constructeur relativement stéréotypé, tant au niveau du résultat global que de la structure des mouvements mis en jeu, se caractérise, sur le plan individuel, par une large variabilité au niveau de l'organisation spatio-temporelle de ce comportement. Celle-ci permet à l'animal d'intégrer les données de son état interne et de son environnement. Elle peut présenter un caractère bénéfique pour l'espèce. En effet, la présence de toiles fonctionnelles à divers moments du nyctémère dans la nature, entraîne une diminution de la compétition intra-spécifique ainsi qu'une diversification des proies potentielles.

Bibliographie

- FABRE, J.H., 1923. — Souvenirs entomologiques. Etude sur l'instinct et les moeurs des insectes. *Delagrave éd., Paris*.
- LE GUELTE, L., 1966. — Structure de la toile de *Zygiella x-notata* (Araignées, Argiopidae) et facteurs qui régissent le comportement de l'Araignée pendant la construction de la toile. Thèse, Nancy, 77p.
- LE GUELTE, L. & RAMOUSSE, R., 1976. — Analyse semi-automatique de photographies. Toiles géométriques d'Araignées. — *Biol. Behavior*, 2: 97-100.
- LIVECCHI, G., 1978. — Ontogénèse du rythme du comportement constructeur chez deux espèces d'Araignées (*Araneus diadematus*; *Zygiella x-notata*). Thèse 3^o cycle, Lyon, fasc. 1, 64p., fasc. 2, 42 p.
- RAMOUSSE, R., 1977. — Organisation spatio-temporelle du comportement constructeur chez *Araneus diadematus* (Araignée, Argiopidae). Thèse 3^o cycle, Lyon. Fasc. 1, 60p., fasc. 2, 60p.
- REED, C.F. & JONES, R.L., 1965. — The measuring function of the first legs of *Araneus diadematus* Cl. — *Behaviour*, 25: 93-98.
- SZLEP, R., 1958. — Influence of external factors on some structural properties of the garden spider (*Aranea diademata*) web. — *Biol. Exp.*, 16: 5-22.
- WITT, P.N., 1956. — Die Wirkung von Substanzen auf den Netzbau der Spinne als biologischer test. *Springer, Berlin*.
- WITT, P.N., 1963. — Environment in relation to the behavior of spiders. — *Arch. Environm. Hlth.*, 7: 4-12.
- WITT, P.N. & BAUM, R., 1960. — Changes in orbwebs of spiders during growth (*Araneus diadematus* & *Neoscona vertebrata*). — *Behaviour*, 16: 309-318.
- WITT, P.N., RAWLINGS, J.O. & REED, C.F., 1972. — Ontogeny of web-building behavior in two orb-weaving spiders. — *Am. Zool.*, 12: 445-454.