

Variations de l'organisation séquentielle des comportements prédateur et sexuel reliés à l'état physiologique chez *Araneus suspicax* (Pickard-Cambridge) (Argiopidae, Araneae)

1. Comportement prédateur

par Graciela OLIVERA-CUROTTI*

Résumé

L'organisation séquentielle des actes moteurs du comportement prédateur est envisagée au cours de l'ontogenèse. Les premiers résultats chez *Araneus suspicax* (Pickard-Cambridge) montrent que les successions d'actes spécifiques chez les individus à divers stades de maturation sont différentes. L'observation objective des actes moteurs liés au comportement prédateur a permis de décrire 13 séquences motrices simples (SMS). Six d'entre elles sont présentes dans tous les stades étudiés. L'analyse factorielle des correspondances a permis de dégager et de discuter les différents paramètres.

Mots clés: comportement prédateur, analyse factorielle des correspondances, ontogenèse, araignée.

Summary

Predatory and sexual behavior unit organisation are considered and its ontogenic variation. First data in *Araneus suspicax* (Pickard-Cambridge) show that behavioral sequences are different in various maturity individual states. Objective observation of motor-patterns occurring in predatory behavior allowed us to list and described 13 simple motor sequences (SMS). Out of these only 6 are always presented for all states studied. A factorial analysis of correspondance allowed us to evaluate the results.

Key words: predatory behavior, factorial analysis of correspondances, ontogeny, spider.

* Laboratoire d'Ethologie expérimentale, Université Claude Bernard, 86 rue Pasteur, 69007 Lyon (France).

I. Introduction

L'étude de l'organisation des séquences d'actes moteurs est, en éthologie, l'une des façons de mettre en évidence la valeur, en tant que signal, des actes les uns par rapport aux autres. Beaucoup de chaînes plus ou moins stéréotypées ont été décrites chez l'animal adulte pour le comportement prédateur (CARICO 1978, MIELLE 1978, RAPP 1978, ROBINSON & al., 1969, 1971...). Peu de travaux envisagent l'étude des variations de ces séquences d'actes spécifiques au cours de l'ontogenèse (LE BERRE, 1979, IBARRA-NUÑEZ 1983).

Dans ce travail, nous avons étudié la succession d'actes spécifiques au cours du comportement prédateur chez *Araneus suspicax* (Pickard-Cambridge) à différents stades de développement du mâle et de la femelle. La comparaison de ces séquences comportementales entre elles doit nous permettre de dégager l'évolution éventuelle de ce comportement en fonction de la maturation des animaux.

II. Matériel et méthodes

Les araignées ont été élevées au laboratoire dans une enceinte dont l'éclairage est de 800 lux, LD 12h/12h, température moyenne de 25°C. L'humidité relative est de 55 pour cent.

Le terme de mâles immatures s'applique aux mâles qui n'ont pas subi la 7^e mue nymphale. Donc, le développement des bulbes copulateurs n'est pas achevé et ces individus tissent encore des toiles géométriques. Les femelles sont adultes à partir de la 8^e mue nymphale.

Les jeunes et les mâles adultes sont élevés dans des boîtes en plastique transparent (17x40x10cm) et les femelles adultes dans des cages vitrées (40x40x10cm). Les individus sont nourris d'une mouche domestique toutes les 24 heures.

Chaque observation a eu une durée d'au moins 30 minutes. Nous avons étudié les séquences de comportement de mâles et de femelles à divers stades de maturation vis-à-vis d'un même type de proie. Pour étudier le comportement prédateur, nous avons observé les cas suivants :

Mâles	Nombre d'observations	Femelles	Nombre d'observations
Immatures (I)	29	Immatures (I)	25
Adultes (A)	33	Adultes (A)	104
		Fécondées (F)	89

Les individus utilisés plus d'une fois sont choisis au hasard et un intervalle d'au moins 5 jours est observé entre deux expériences consécutives.

Les observations sont enregistrées à l'aide d'une caméra vidéo munie d'un objectif Micro-Nikkor P auto 1:3.5 f = 55 mm, reliée à un magnétoscope National Panasonic. Le tableau 2 présente les actes spécifiques et leur description, ainsi que leur codage. Les actes spécifiques et les données sont résumées et chiffrées dans une

matrice de fréquences et traitées par l'analyse factorielle de correspondances (BENZECRI, 1973)(figure 1). Les calculs statistiques sont réalisés à l'aide d'un micro-ordinateur CBM modèle 3032.

Tableau 2

Code	Séquences motrices simples: comportement prédateur, mâles et femelles	
PEX	Extension	Palpes parallèles ou séparés, perpendiculaires par rapport au céphalothorax. Pattes écartées, pattes antérieures (PI et PII) en avant sur la toile.
TIR	Tiraillement des rayons	A l'arrêt, pattes antérieures (PI) en avant, étirement et relâchement des rayons. Avec parfois retournement brusque de quelques degrés par rapport à sa position initiale et reprise des tiraillements de rayons. Souvent cet acte est produit en position renversée (mâle).
P	Pause	Pattes serrées. L'articulation fémur-patella de PI et PII forme un angle de 30° en avant par dessus le céphalothorax qui est contre le substrat, ou pattes bien écartées, dirigées dans les 4 directions et céphalothorax élevé.
LC	Locomotion non orientée	Avancée très rapide sur la toile, sans direction déterminée, ou vers le centre de la toile. Il alterne avec (P) et (TIR).
LO	Locomotion orientée	Déplacement très bref et toujours dirigé vers l'objectif, proie ou partenaire, souvent les chélicères sont ouvertes chez les femelles.
SAI	Saisie	Les palpes sont en contact avec la proie et les pattes antérieures (PI) l'entourent. Les chélicères sont ouvertes. PIII peut intervenir dans cette phase.
M	Morsure	Enfoncement des chélicères sur le thorax dont la prise est maintenue. La durée de cet acte varie selon la manière dont la proie se débat ou selon la prise alimentaire du prédateur, si on prend en compte son état physiologique.
ENR	Enrobage	Palpes et PI (parfois PI et PIII) tiennent la proie. PIII l'immobilisent avec plusieurs tours de soie.
T	Transport	La proie est fixée aux griffes du tarse d'une des PIV ou par les chélicères. Le déplacement est direct vers la retraite ou le centre de la toile. Il alterne avec ENR, M, ou perte de la proie.
PP	Palpations	Contact dépassant 2 sec. entre les palpes et la proie.

Code Séquences motrices simples: comportement prédateur, mâles et femelles

ELG	Eloignement	Tous les déplacements écartant l'animal de la proie (quelques millimètres, parfois quelques centimètres) après la M ou la DIG. La durée varie entre 2 sec. et quelques minutes.
DIG	Digestion	La proie est saisie par les palpes, mastiquée par les chélicères et les lames maxillaires, et presque totalement liquéfiée. Des petites masses informes (restes de proies) sont jetées. Cet acte dure entre 10 mn et à peu près une heure.
NET	Nettoyage	Palpes ou pattes passés, de l'extrémité proximale vers l'extrémité distale, entre les chélicères et les lames maxillaires.

III. Résultats

L'analyse factorielle de correspondances du comportement prédateur des mâles et des femelles aux différents stades de maturation fait apparaître deux facteurs, qui expliquent 91,5% de la variance totale (fig. 1).

Le premier facteur (F1) oppose les comportements des mâles à ceux des femelles et explique 71,5% de la variance. La projection des variables «locomotion non orientée» (LC) et «pause» (P) sur cet axe met en évidence l'hésitation des mâles avant la capture de la proie se débattant dans la toile. Les variables «tiraillement des rayons» (TIR), «transport» (T) et «éloignement» (ELG) expliquent le comportement le plus courant des femelles.

Le deuxième facteur (F2) (20% de la variance) oppose les comportements des femelles immatures à celui des femelles adultes et fécondées. Les variables «locomotion non orientée», «transport» et «éloignement» sur l'axe (F2) sont associées au comportement des femelles immatures. «Tiraillement des rayons» se retrouve associé aux femelles adultes et fécondées.

Les actes spécifiques «extension» (PEX), «locomotion orientée» (LO), «saisie» (SAI), «morsure» (M), «enrobage» (ENR) et «palpations» (PP) sont présents dans tous les stades étudiés, aussi bien chez les mâles que chez les femelles.

IV. Discussion et conclusion

Le premier facteur (F1) (fig. 1) serait lié au sexe car il oppose le comportement des individus en fonction du sexe.

La «locomotion non orientée» (LC) et la «pause» (P) pour les mâles immatures montrent que ces animaux n'attaquent pas immédiatement la proie qui se débat dans la toile. On peut émettre l'hypothèse qu'ils ont de la difficulté à la localiser. Cette proposition irait dans le sens du comportement de non-attaque observé chez *Nephila clavipes* (HILL & CHRISTENSON, 1981) dont les jeunes reçoivent rarement la vibration

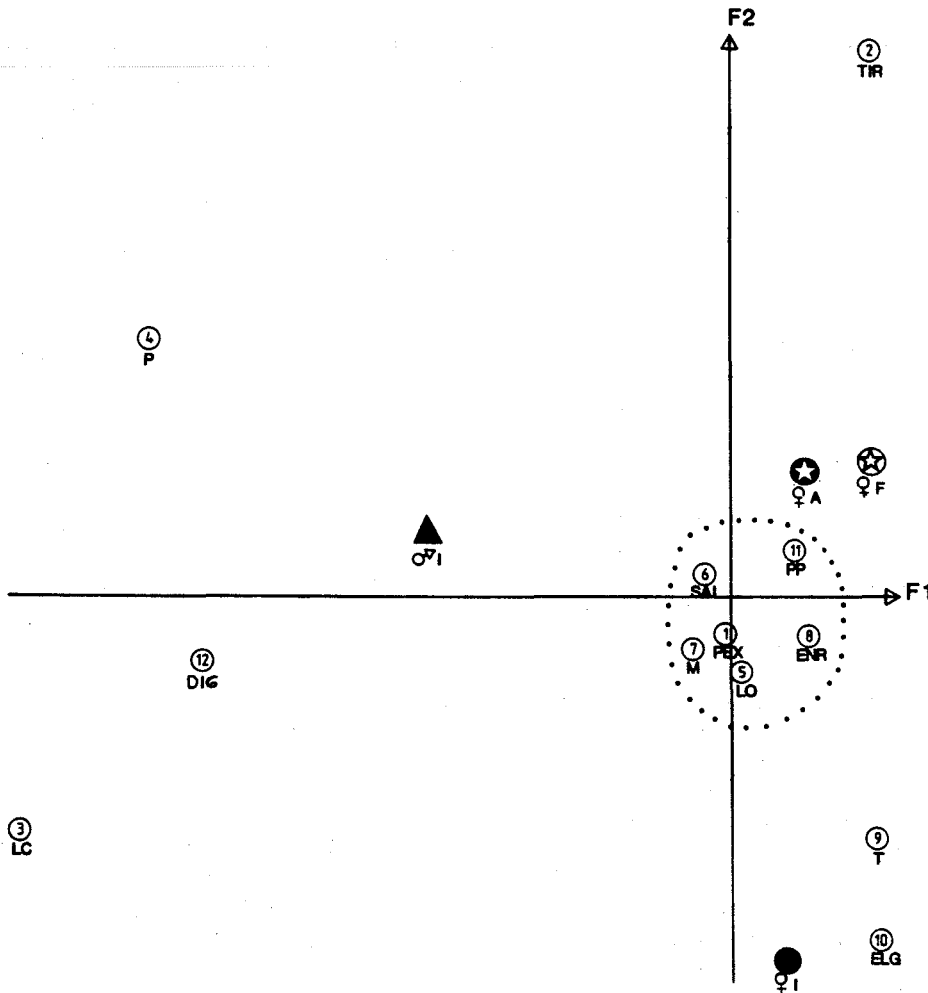


Figure 1. — Comportement prédateur. Analyse factorielle des correspondances du comportement prédateur: 1^{er} facteur (F1) variance = 71,5%; 2^e facteur (F2) variance = 20%. ▲ = mâles immatures; ● = femelles immatures; ★ = femelles adultes; ★ = femelles fécondées.

spécifique nécessaire pour provoquer l'attaque, la prédation. Egalement, les jeunes du stade 1 chez *Zygiella x-notata* (Cl.) ont souvent du mal à capturer leurs proies du fait de leur taille importante (LE GUELTE, 1966).

Bien que la première nymphe chez *Araneus suspicax* présente un équipement sensoriel comparable qualitativement à celui de l'adulte, le nombre de fentes pour chaque organe lyriforme est inférieur à celui observé chez l'adulte (WURDAK &

RAMOUSSE, 1983). L'accroissement du nombre de fentes d'un organe lyriforme permet d'augmenter le nombre de stimulus analysé en un site spécifique et facilite la discrimination des stimulus par les différentes fentes d'un groupe (BARTH, 1976). Dans le cas de la patte d'une araignée, il y a, probablement, plusieurs modèles de comportement dont le réflexe est contrôlé par les fentes des organes lyriformes (SEYFARTH, 1978). Ceci laisse supposer que l'efficacité du fonctionnement des mécanismes physiologiques deviendrait progressivement performant en relation avec la maturation de ces organes sensoriels. Dans ce cas, l'éthogenèse se développerait en parallèle avec l'ontogenèse.

Le «transport» (T) se déroule de deux façons différentes en raison de la relation de poids entre la proie et l'araignée comme le décrit PETERS (1933) chez *Epeira diademata*. Le deuxième facteur (F2) (fig. 1) oppose le comportement des femelles en fonction de leur état physiologique. Pour les femelles immatures, il apparaît un temps de latence dans le retour à la retraite avec la proie, qui pourrait s'orienter vers la relation de poids (proie/araignée).

Le «tiraillement de rayons» (TIR) pour les femelles adultes et fécondées montre qu'elles localisent immédiatement la proie. Le rayon semble être l'élément le plus important dans la conduction des vibrations (MASTERS & MARKL, 1981). L'importance de la variable «2» (tiraillement de rayons) pour les femelles matures (adultes et fécondées) mettrait en évidence la sensibilité aux vibrations mécaniques. On sait que des phénomènes vibratoires ont une grande importance dans la relation que les araignées établissent avec leur environnement (KRAFFT & LEBORGNE, 1979). Ainsi, les femelles matures pourraient aussitôt localiser une proie, la présence d'un mâle ou d'un intrus.

Dans le comportement copulatoire de *Meta segmentata* (Cl.), des composantes des comportements sexuel et prédateur sont étroitement liées. A une chute de la motivation sexuelle correspond une accentuation des patterns de comportement prédateurs (BLANKE, 1974). Ceci renforce l'idée que la localisation des phénomènes vibratoires est essentielle pour assurer la survie de l'araignée.

Bien que la présence des séquences motrices simples (SMS) (PEX, LO, SAI, M, ENR, PP) au centre de ces deux axes facteurs (fig. 1) apparaît très tôt dans tous les stades étudiés, il existe une variation individuelle qui pourrait être en relation avec les besoins physiologiques des araignées (prise de nourriture) ou en relation avec la réception inégale des signaux émis par la proie.

En outre, la plasticité générale varie en relation avec l'âge, l'expérience antérieure et la phylogenèse (MASON, 1979).

Bibliographie

- BARTH, F.G., SPECK, J. & GEETHABALI, 1982. — Vibrationsreceptoren von Spinnen: Metatarsalorgan und Prätersalspalte. — *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **250**. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- BENZECRI, J.P. & coll., 1973. — L'Analyse des donnés. *Donot, Paris*, Tome 1 & 2.
- BLANKE, R., 1974. — Rolle der Beute beim Kopulationsverhalten von *Meta segmentata* (Cl.) (Araneae, Araneidae). — *Forma et Functio*, **7**: 83-94.

- CARICO, J.E., 1978. — Predatory behavior in *Euryopis funebris* (Hentz) (Aranea: Theridiidae) and the evolutionary significance of web reduction. — *Symp. Zool. Soc. London*, **42** : 51-58.
- HILL, E. & CHRISTENSON, T., 1981. — Effects on Prey Characteristics and Web Structure on Feeding and Predatory Responses of *Nephila clavipes* Spiderlings. — *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **8** : 1-5.
- IBARRA-NUÑEZ, G., 1983. — L'Éthogénèse de la prédation chez les araignées du genre *Tegenaria* (Araneae, Agelenidae). *Thèse Doct. 3^e cycle, univ. Paris XIII*.
- KRAFFT, B. & LEBORGNE, R., 1979. — Perception sensorielle et importance des phénomènes vibratoires chez les araignées. — *J. Psychol.*, **3** : 299-334.
- LE BERRE, M., 1979. — Analyse séquentielle du comportement alimentaire du scorpion *Buthus occitanus* (Amor.) (Arach. Scorp. Buth.). — *Biol. Behav.*, **4** (4) : 289-302.
- LE GUELTE, L., 1966. — Contribution à l'étude de la construction de la toile chez les aranéides. *Mémoire D.E.S. Sci. nat., Fac. des Sci., Rennes*, 1:68.
- MASON, W., 1979. — in: MARLER, P. & VANDENBERGH, J.G. (Ed.), *Handbook of Behavioral Neurobiology*, vol. 3. *Plenum Press, N.Y.*
- MASTERS, W.M. & MARKL, H., 1981. — Vibration Signal Transmission in Spider Orb Webs. — *Science*, **213** : 363-365.
- MIELLE, O., 1978. — Contribution à l'étude du comportement prédateur et des mécanismes de tolérance dans le genre *Tegenaria* (Araneae, Agelenidae). *Thèse Doct. 3^e cycle, univ. de Nancy*, 186 pp.
- PETERS, Von Dr, H., 1933. — Analyse einer Instinkthandlung. — *Forschungen und Fortschritte*, **9** (4) : 53-54.
- RAPP, W., 1978. — Preliminary studies of Tetragnatha (Araneidae) as predators of mosquitoes. — *Mosquitoes News*, **38** (4) : 506-507.
- ROBINSON, M., MIRICK, H. & TURNER, O., 1969. — The predatory behavior of some araneid spiders and the origin of immobilization wrapping. — *Psyche*, **76** (4) : 487-501.
- ROBINSON, M. & MIRICK, H., 1971. — The predatory behavior of the golden-web spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). — *Psyche*, **78** : 123-139.
- ROBINSON, M. & ROBINSON, B., 1971. — The predatory behavior of the ogre-faced spider *Dinopis longipes* (F. Cambridge). — *The American Midland Naturalist*, **85** (1) : 85-96.
- ROBINSON, M. & OLAZARRI, J., 1971. — Units of behavior and complex sequences in the predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius) (Araneae, Araneidae). *Smithson. Contr. Zool.*, n°65, pp. 1-36.
- SEYFARTH, E.A., 1978. — Lyriform Slit Sense Organs and Muscle Reflexes in the Spider Leg. — *J. Comp. Physiol.*, **125** : 45-57.
- WURDAK, E. & RAMOUSSE, R., 1984. — Organisation sensorielle de la larve et de la première nymphe chez l'araignée *Araneus suspicax* (O.P. Camb.). — *Revue Arachnologique*, **5** (4).