

Facteurs environnementaux et période "grégaire" chez l'araignée *Araneus suspicax* (O. Pickard-Cambridge) (Araneae, Argiopidae)

par R. RAMOUSSE et L. LE GUELTE*

Résumé

Jusqu'à leur deuxième mue nymphale, les jeunes araignées orbitèles restent groupées d'abord à l'intérieur puis à proximité du cocon, avant d'essaimer et de mener une vie solitaire. Au laboratoire, des nymphes, extraites du cocon puis dispersées dans une arène isotrope, se regroupent après un temps de latence, en un lieu donné variable d'une expérience à l'autre, et y restent jusqu'au moment habituel d'essaimage. Plusieurs stimulus (la soie du cocon, spécifique ou non; la présence d'un obstacle; une différence d'éclairement) interviennent pour orienter l'agrégation des araignées en un lieu donné. L'effet de la soie du cocon ne semble pas être d'ordre chimique. Ce comportement de groupement des jeunes araignées présente des caractéristiques propres à l'interattraction.

Mots clés: Comportement, interattraction, araignées orbitèles.

Summary

Second instars spiderlings of *Araneus suspicax* are gathered within the egg sac. Then they group in its vicinity on a communal web until the onset of solitary orb-weaving. In the laboratory spiderlings, pulled out of the cocoon and dispersed in an isotropic open field, group in one place and stay there as long as undisturbed siblings up to dispersion time. The silk of cocoon (specific or not), an obstacle or a difference of illumination lead spiders to aggregate at their level. But the effect of silk does not seem to be chemical. Huddling of first nymphs presents characteristics of mutual attraction.

Key-words: behavior, mutual attraction, orb-weaving spiders.

* Adresse des auteurs: Laboratoire d'Ethologie expérimentale, Université Claude Bernard, 86 rue Pasteur, 69007 Lyon.

Toutes les araignées orbitèles (sociales ou solitaires) vivent groupées pendant plusieurs stades. Ceux-ci sont les deux premiers stades mobiles : le stade larvaire et le stade nymphal (VACHON, 1953). Les larves vivent à l'intérieur du cocon ainsi que les nymphes en début de stade. Puis ces dernières abandonnent le cocon pour se regrouper, à proximité, sur une toile «communautaire». Quelques jours plus tard, elles essaient, muent et deviennent solitaires. Elles tissent alors une toile géométrique individuelle et sont des prédateurs exclusifs. Elles n'auront plus de relations interindividuelles jusqu'à la période de reproduction.

Les mécanismes responsables de la cohésion des jeunes et les fonctions possibles de ce groupement ont été étudiés chez les araignées sociales (DARCHEN, 1965; KRAFFT, 1970). Par contre, malgré la singularité de ce groupement chez les araignées orbitèles, peu d'études lui ont été consacrées (BURCH, 1979; RAMOUSSE et WURDAK, 1982). Ce travail a pour objet de préciser la nature de ce groupement et les facteurs l'influençant, chez *Araneus suspicax*.

1. Matériel et méthodes

Des cocons d'*Araneus suspicax* (Argiopidae), obtenus au laboratoire, sont isolés dès la ponte dans des boîtes de Pétri. Celles-ci sont placées dans une enceinte climatisée (photopériode 12/12 heures, 0 et 2500 lux et température constante 28°C).

Dès la première mue nymphale, les premières nymphes en sont extraites par groupe de trente individus. Chaque groupe est dispersé, de façon aléatoire, dans de nouvelles boîtes de Pétri (diamètre 9,5 cm) dont le fond est recouvert de papier filtre. Ces boîtes sont placées dans une enceinte dont l'éclairage est isotrope. Pour ne pas trop limiter les mouvements par la présence des parois, une surface importante est mise à la disposition des animaux (rapport de la surface à celle d'un animal = 3200). Elle est 20 à 40 fois plus grande que celle utilisée dans la plupart des expériences similaires (BURGESS, 1979). Les animaux se déplacent librement dans l'arène. Le repérage des animaux est réalisé, à l'aide d'une grille divisant la surface de l'enceinte en neuf secteurs égaux, chaque jour à la même heure, de la première à la seconde mue nymphale (ou jusqu'à la mort des animaux). Le groupement dans chaque secteur de chaque arène est comparé à une distribution aléatoire à l'aide du test binomial (HAYS, 1963).

Le comportement d'araignées laissées dans le cocon sans perturbation est observé. Parallèlement, des groupes de trente animaux sont soumis aux conditions suivantes (plusieurs répétitions sont réalisées pour chacune d'elles):

- Condition A (condition témoin): enceinte isotrope.
- Conditions B, C, D, E: les arènes sont rendues anisotropes par addition, respectivement, de soie du cocon où ont éclos les nymphes (B, E), de soie de cocon de la même espèce (C), de la soie du cocon d'une espèce différente (*Araneus folium*, D), soit dans un secteur donné (5), à proximité de la paroi (B, C, D), soit au centre de l'arène (E).
- Condition F: des obstacles (perles) sont disposés dans un secteur donné (5).
- Condition G: l'influence du marquage chimique possible d'un secteur du papier filtre de l'arène par le contact d'un cocon tout au long du développement des œufs est testée.

— Condition H, I: un cache, dont la surface est égale à $1/9^e$ de la surface totale, entraîne l'apparition d'une zone d'ombre dans l'arène soit à proximité de la paroi (H), soit au centre (I).

Le test binomial permet de calculer si le nombre d'expériences, où le secteur expérimental rassemble le plus d'animaux, est différent du hasard (VERHOEF et col., 1977).

2. Résultats

2.1. Comportement des animaux

2.1.1. Au sein du cocon

Dès l'éclosion, les larves, non pigmentées, se déplacent faiblement au sein des enveloppes du cocon, rejetant les coquilles à un pôle de ce dernier. Des soies néoformées apparaissent sous le tégument juste avant la mue. Les premières nymphes sont plus mobiles que les larves et des mouvements individuels et collectifs sont observables. Elles quittent le cocon, se regroupent sur des fils qu'elles tissent puis se dispersent définitivement (fig. 1).

2.1.2. Au sein d'une arène

2.1.2.1. Trente araignées extraites d'un cocon sont rassemblées dans un secteur. Elles restent groupées dans celui-ci malgré des déplacements individuels jusqu'au 6^e

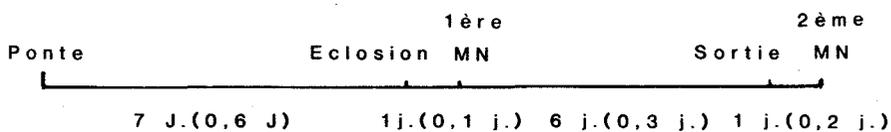


Figure 1. Développement au sein d'un cocon (28°C, N=18). Les durées médianes de chaque stade et leur écart médian absolu sont donnés en jours. Les nombres représentent les médianes des durées de chaque phase avec entre parenthèses l'écart moyen absolu.

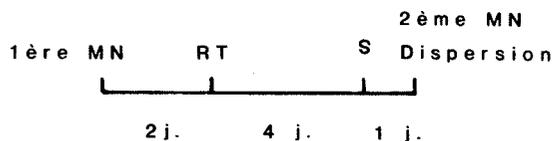


Figure 2. Développement au sein d'une arène (28°C, N=9) de premières nymphes dispersées au cours du premier stade nymphal.

Le regroupement des nymphes est maximum (RT) au deuxième jour. Il reste stable pendant 4 jours (S). Le dernier jour les nymphes se regroupent partiellement sur des fils dans un nouveau secteur avant de se disperser.

jour. Elles tissent une boule de soie sur laquelle elles s'agrippent. Au sixième jour, les animaux se réunissent sur des fils dans un nouveau secteur. Le jour suivant, ils se dispersent dans tous les secteurs. Cette dispersion est concomitante des rares deuxièmees mues nymphales observées.

Donc, lorsqu'un groupement est réalisé expérimentalement, il se maintient au même endroit jusqu'au moment de la dispersion. Les stimulus pouvant expliquer le maintien du groupe peuvent être liés, soit au contact (obstacle formé par chaque individu pour les autres), soit à l'attraction exercée par les individus entre eux par l'intermédiaire d'information tactile, tacto-chimique et de la soie tissée.

2.1.2.2. Trente araignées extraites d'un cocon et dispersées dans une boîte, se déplacent activement, en tirant un fil de soie, suivant des trajets sinueux. Quand deux individus entrent en contact, après quelques mouvements des P1, ils se croisent ou se passent l'un sur l'autre. Des groupements temporaires se créent. Vingt-quatre heures plus tard, la moitié, au moins, des individus est regroupée dans un secteur donné. Celui-ci, 48 h après le début de l'expérience, est le lieu de regroupement maximum des individus (et généralement de tous les individus: 64 fois sur 75 expériences). Ce groupe reste stable et fixé dans un secteur jusqu'au sixième jour après le début de l'expérience. A ce moment là, les animaux se déplacent pour se regrouper partiellement, durant la journée qui suit, dans un nouveau secteur. Ils se dispersent alors dans tous les secteurs et muent éventuellement. En effet, un espace confiné inhibe l'expression de la deuxième mue nymphale (RAMOUSSE et WURDAK, 1982).

Nous retrouvons donc, dans ces arènes, la même évolution temporelle que celle observée dans les cocons (fig. 2).

2.2. Action des facteurs externes

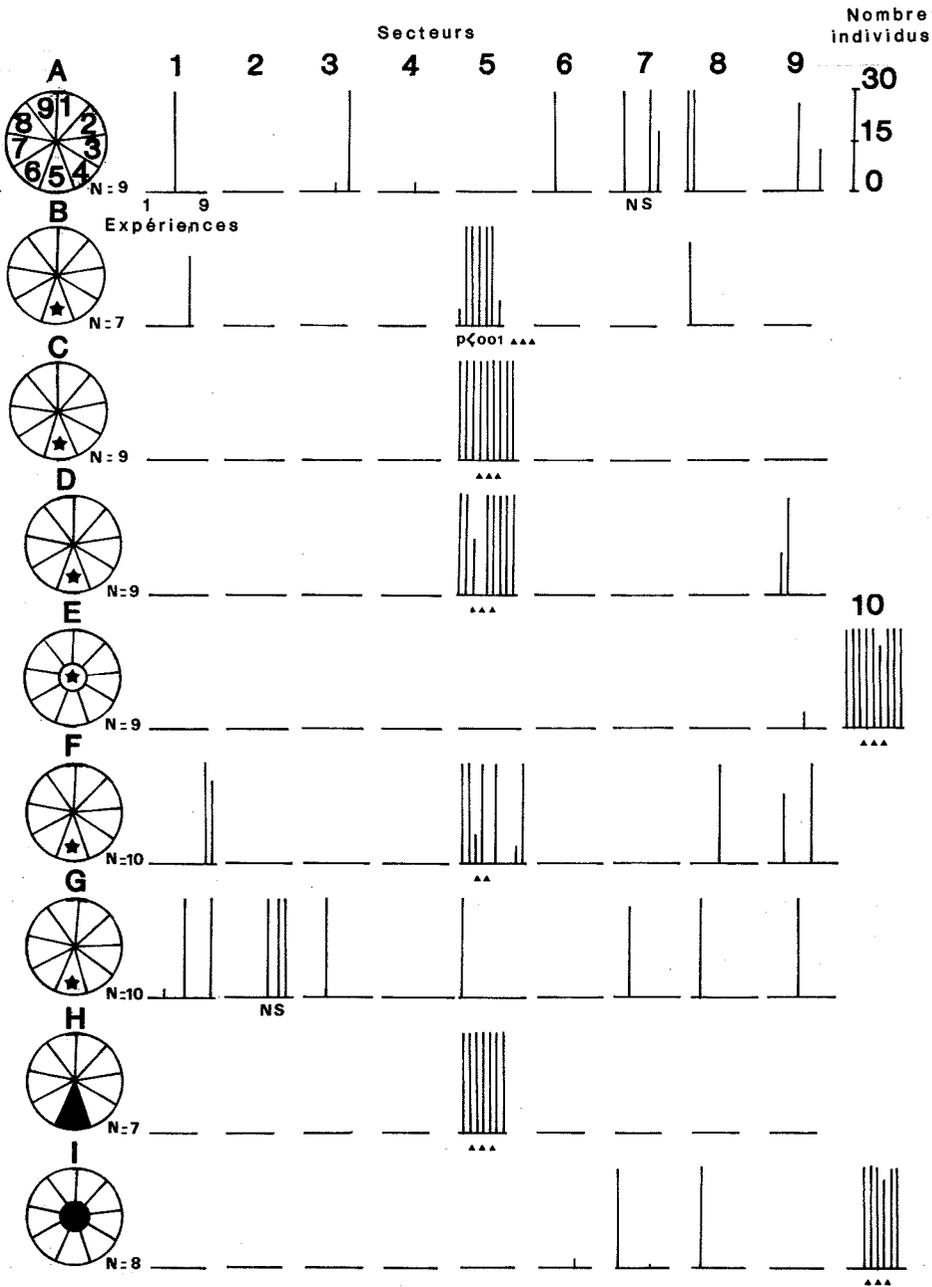
2.2.1. Condition témoin, fig. 3A

Dans tous les cas, les araignées se regroupent, au niveau de la paroi, plus que ne le laisse prévoir le hasard. Dans 7 expériences sur 9, il n'y a qu'un groupe formé (probabilité inférieure à 0,001). Mais le choix du secteur de groupement diffère d'une expérience à l'autre, ce qui vérifie l'isotropie du milieu. Il y a donc regroupement actif des animaux en absence de tous stimulus directionnel.

Figure 3. Effet de facteurs environnementaux sur le groupement des nymphes dans une arène.

— A, arène isotrope, condition témoin. — B, C, D, soie de cocon placée à proximité de la paroi de l'arène dans le secteur 5: cocon d'origine (B), autre cocon de la même espèce (C), cocon d'une espèce différente (D). — E, soie du cocon d'origine placée au centre de l'arène. — F, présence d'un obstacle dans le secteur 5. — G, le secteur 5 a porté le cocon d'origine pendant le développement des œufs. — H et I, une zone de l'arène est assombrie par un cache.

Pour chacun des secteurs (1 à 9 ou à 10) d'une enceinte, les barres représentent les nombres d'individus regroupés dans ce secteur au cours de N répétitions.



2.2.2. Effet de la soie du cocon, fig. 3B, C, D, E

La soie du cocon constitue l'environnement habituel des jeunes araignées. L'anisotropie réalisée par le dépôt de la soie de cocon entraîne un regroupement significatif des araignées (p inférieur à 0,001 dans les 4 cas) à l'intérieur de la soie que celle-ci soit à proximité de la paroi (B, C, D) ou au centre de l'arène (E) et quelle que soit son origine. La soie du cocon, spécifique ou non, constitue un élément plus attractif pour chaque individu que le simple contact de la paroi. Mais la soie peut intervenir soit par ses qualités physiques (contact), soit par ses qualités chimiques.

2.2.3. Effet de la présence d'un obstacle, fig. 3F

Dans la condition témoin, le lieu de rassemblement est le plus souvent à proximité de la paroi de l'arène. Or la recherche de contacts avec l'environnement (thigmotactisme) est fréquente dans le règne animal. Aussi n'est-il pas surprenant de constater que le secteur contenant les perles est significativement choisi (p inférieur à 0,001) comme lieu d'agrégation. Il y a cependant des exceptions, on peut supposer que le groupement partiel de quelques individus crée un obstacle plus attractif que les perles proposées. Elles sont donc moins attractives que la soie du cocon, qui peut avoir un effet thigmotactique et/ou un effet de marquage chimique.

2.2.4. Effet du marquage chimique de la soie du cocon, fig. 3G

Il n'y a pas de choix sélectif du secteur où était le cocon d'origine pendant la durée du développement. Ou bien le cocon n'imprègne pas le secteur considéré, ou bien les araignées ayant une chimiosensibilité de contact, son effet est masqué par le groupement des animaux dans un autre secteur avant que l'attraction qu'il pourrait produire ne puisse se faire sentir.

2.2.5. Effet de l'éclairement, fig. H et I.

La plupart des auteurs ont noté que les jeunes nymphes, au moment de l'essai-âge, présentaient un phototropisme positif. Cependant, chez *Agelena consociata* (araignée sociale), un phototropisme négatif facilite le groupement (DARCHEN, 1965).

Dans nos deux conditions, l'ombre du cache est choisie comme lieu de regroupement (p inférieur à 0,001). Cependant, si en H tous les groupes, sans exception, se trouvent dans le secteur assombri à proximité de la paroi, en I deux groupes sur sept choisissent le bord de la paroi plutôt que la zone sombre. Les effets du phototropisme négatif et du thigmotactisme interagissent.

3. Discussion

Dans toutes les conditions proposées à des nymphes extraites du cocon et dispersées, celles-ci se réunissent (le plus souvent en un seul groupe) en un lieu donné, pendant une durée correspondant à celle où les nymphes restent groupées dans le cocon. Dans les deux cas, le moment de dispersion est le même et est concomitant de l'apparition de comportements agonistiques. Ces groupements rappellent ceux d'abeilles préalablement dispersées (LECOMTE, 1950).

D'après nos expériences, la soie du cocon est attractive, mais sa spécificité n'est pas démontrée. Elles ne permettent pas non plus de distinguer si cette attraction est liée au thigmotactisme ou à la soie elle-même, ou les deux. En effet, le secteur «imprégné» ne semble pas attractif. Mais si la modalité sensorielle mise en jeu est la chimio-sensibilité de contact, cette attraction pourrait être masquée par d'autres facteurs. Enfin, la soie non spécifique utilisée est celle d'une espèce voisine, or l'information tactochimique liée au fil de cheminement des araignées, bien que spécifique, aurait des caractéristiques familiales (KRAFFT et ROLAND, 1978; ROLAND et RAMOUSSE, 1981). Aussi n'est-il pas exclu qu'il en aille de même pour la soie du cocon. Le contact avec un obstacle et un éclaircissement faible sont des facteurs favorisant le regroupement.

Des observations comparables ont été réalisées sur l'effet du thigmotactisme, de la soie et de l'éclaircissement sur le regroupement d'araignées solitaires (*Agelena labyrinthica*, KRAFFT, 1970) ainsi que d'araignées sociales (*Agelena consociata*: DARCHEN, 1965, KRAFFT, 1970). On peut penser qu'il y a interattraction des animaux. En effet, les animaux placés dans une enceinte isotrope se réunissent plus souvent en un seul groupe et ce seulement après 48 h, ce qui laisse supposer l'intervention de stimulus émis par les individus eux-mêmes. De plus, au cours de cette phase de groupement, des interactions sont possibles, en particulier, le comportement prédateur peut se manifester bien avant le cannibalisme et les comportements agonistiques (KRAFFT, 1970; WITT, 1975; RAMOUSSE et WURDAK, 1982). Enfin, un effet de groupe a été mis en évidence, les premières nymphes d'*Araneus diadematus*, élevées en isolement, ont une viabilité réduite (BURCH, 1979) et celles d'*Araneus suspicax* une durée de développement allongée (RAMOUSSE et WURDAK, 1982). L'ensemble de ces éléments, en faveur d'une interattraction chez les jeunes, renforcent l'hypothèse selon laquelle la persistance du groupement précoce jusqu'à l'âge adulte aurait permis l'émergence de sociétés d'araignées (KRAFFT, 1975).

Néanmoins, des recherches complémentaires sont nécessaires pour préciser les mécanismes induisant le groupement des jeunes araignées ainsi que sa disparition ultérieure chez les araignées orbitèles solitaires.

Bibliographie

- BURCH, T.L., 1979. — The importance of communal experience to survival for spiderlings of *Araneus diadematus* (Araneae, Araneidae). — *J. Arachnol.*, 7: 1-18.
- BURGESS, J.W., 1979. — Measurement of spatial behavior: methodology applied to Rhesus monkeys, Neon tataras, communal and solitary Spiders and Gnats in open field. — *Behav. & Neural biol.*, 26: 132-160.
- DARCHEN, R., 1965. — Ethologie d'une Araignée sociale *Agelena consociata* Denis. — *Biologia Gabonica*, 1 (2): 117-146.
- HAYS, W.L., 1963. — Statistics for psychologists. *Holt, Rinehart & Winston, New York*.
- KRAFFT, B., 1970. — Contribution à la biologie et à l'éthologie d'*Agelena consociata* Denis (Araignée sociale du Gabon). — *Biologia Gabonica*, 4 (6): 307-369.

- KRAFFT, B. & ROLAND, C., 1978. — Un labyrinthe appliqué à l'étude des attractions sociales et sexuelles et de leur spécificité chez les araignées. — *Rev. Arachnol.*, **2** : 165-171.
- LECOMTE, J., 1950. — Sur le déterminisme de la formation de la grappe chez les abeilles. — *Z. vergl. Physiol.*, **32** : 499-506.
- RAMOUSSE, R. & WURDAK, E., 1984. — Biologie et comportement de la larve et de la première nymphe de l'araignée *Araneus suspicax* O.P. Cambridge. — *Rev. Arachnol.*, **5** (4).
- ROLAND, C. & RAMOUSSE, R., 1981. — Mise en évidence de l'intervention d'information tactochimique dans le rapprochement des sexes chez *Araneus sclopetarius* Cl., in: C.R. VI Coll. Arachnol., Modena & Pisa. — *Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem.*, ser. B, 88, suppl. 154-158.
- VACHON, M., 1953. — Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement post-embryonnaire chez les Aranéides. — *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, **25** : 294-297.
- VERHOEF, H.A., NAGELKERKE, C.J. & JOOSSE, E.N.G., 1977. — Aggregation pheromones in Collembola. — *J. Insect Physiol.*, **23** : 1009-1013.
- WITT, P.N., 1975. — The Web as a mean of communication. — *Biosci. Commun.*, **1** : 7-23.