

MICHEL LE BERRE, RAYMOND RAMOUSSE, LOUIS LE GUELTE

ÉCO-ÉTHOLOGIE DES ARGIOPIDAE: 1. EVOLUTION TEMPORELLE
D'UNE POPULATION D'ARANEUS DIADEMATUS CLERCK
DANS SON MILIEU NATUREL

Riassunto — *Eco-etologia degli Argiopidae: 1. Evoluzione temporale di una popolazione di Araneus diadematus Clerck, nel suo ambiente naturale.* L'evoluzione temporale di una popolazione composta da femmine adulte di *Araneus diadematus* è stata seguita parallelamente, nel corso di un mese, in natura e in laboratorio. E' stato possibile dimostrare la fedeltà, durante lo stadio adulto, per il luogo di costruzione della tela. L'evoluzione numerica della popolazione (apparizione e sparizione) viene messa in relazione con fenomeni migratori. La frequenza del comportamento di costruzione varia in funzione dei cambiamenti dei fattori meteorologici e dell'evolversi della situazione eto-fisiologica degli individui, che sembra essere il fattore principale.

Résumé — L'évolution temporelle d'une population composée d'*Araneus diadematus* femelles adultes a été suivie pendant un mois simultanément dans la nature et au laboratoire. La fidélité des animaux à un site donné de construction durant le stade adulte est montrée. L'évolution numérique de la population (apparition et disparition) est mise en relation avec une migration. La fréquence du comportement constructeur varie en fonction de l'évolution des facteurs météorologiques et en fonction de l'évolution étho-physiologique des sujets dont l'influence semble prépondérante.

Summary — *Eco-ethology of Argiopidae: 1. Temporal evolution of a population of Araneus diadematus Clerck in its natural environment.* Temporal evolution of an adult female *Araneus diadematus* population has been followed for one month simultaneously in natural and laboratory environment. Spiders stability in a web building site during adult stage is shown. Quantitative evolution of the population is related to a migration. Buiding behaviour frequency fluctuates in relation with the changes of meteorological conditions and etho-physiological evolution of spiders which seems to be the main factor.

Key words — Spiders, Eco-ethology, Web building.

L'étude du comportement de l'animal dans son milieu naturel est soumise à de nombreuses contraintes expérimentales (difficultés d'observation, aléas climatiques). Le passage de l'éthologie au stade quantitatif a amené beaucoup d'éthologistes à effectuer leurs travaux en laboratoire. Les modèles comportementaux ainsi obtenus ne rendent qu'imparfaitement

compte des structures comportementales potentielles du sujet, celui-ci évoluant habituellement dans un environnement plus complexe. La confrontation de ces modèles avec la réalité naturelle se développe depuis les années 1970. On assiste ainsi à l'émergence d'une nouvelle discipline, l'éco-éthologie. Son objet est l'étude du système animal-milieu qui se forme à la suite de rétroactions réciproques et qui par l'intermédiaire du comportement de l'individu aboutit à un équilibre homéostatique des deux parties du système. En arachnologie, on assiste à un développement comparable de la recherche de terrain. En voici quelques exemples limites aux Argiopidae.

La distribution spatio-temporelle des araignées à toiles géométrique est abordée par MERRET (1968) et PASQUET (1980) sous l'angle du cycle annuel et de la phénologie. LUBIN (1978) et TOLBERT (1976) mettent en évidence des variations saisonnières de répartition d'Argiopidae. PASQUET (1980) signale des migrations d'*Argiope* en relation avec l'évolution éthophysiological des animaux (ponte). L'éthologie et l'écologie de l'*Argiope* fasciée sont résumées par CANARD *et al.* (1979). Le problème de la sélection de l'habitat est abordé par ENDERS (1973, 1976) et DUFFEY (1975). UETZ *et al.* (1978) mettent ce problème en relation avec le comportement de capture, ainsi que PASQUET (1980) qui montre que diverses espèces d'Argiopidae exploitent différentes strates verticales d'un même biotope. Le comportement constructeur des Argiopidae dans la nature est abordé par EDMUNDS (1978) sur *Paraneus*, ROBINSON et ROBINSON (1970) sur *Nephila*, ROSSMAN (1977) sur *Araneus bicentenarius*. NENTWIG (1980) montre l'influence des facteurs météorologiques dans la régulation du comportement constructeur d'*A. diadematus*; PASQUET (1980) montre l'influence de la température sur la fréquence de construction de certains *Araneus*. Le placement de la toile dans le biotope et son orientation sont envisagés par ROBINSON et ROBINSON (1978), CARREL (1978) et PASQUET (1980). Ces deux premiers auteurs observent des modifications de l'orientation de l'araignée sur sa toile en relation avec des phénomènes de thermorégulation. Des études comparatives laboratoire-nature ont été entreprises par SCHAEFFER (1977) sur la croissance des Aranéides et par KAJAK (1978) sur la consommation.

Le Guelte, Ramousse et Livecchi ont développé à partir d'un thème comportemental, la construction, et d'un modèle biologique, les Argiopidae, une analyse de la stratégie de construction et ont montré les possibilités de variation des paramètres spatiaux et temporels de ce comportement (ou de son résultat, la toile) en fonction de variations du milieu extérieur et en fonction de l'évolution ontogénétique du sujet. Cependant, au laboratoire, l'animal n'a pas le choix du site de construction et l'espace dont il dispose est limité arbitrairement. Ces éléments peuvent intervenir dans la régulation

du comportement constructeur et modifier, par exemple, la valeur de certains paramètres spatiaux. Il nous a alors paru nécessaire de confronter ces résultats avec les performances d'araignées vivant dans leur milieu naturel. L'approche éco-éthologique d'une espèce suppose une connaissance minimale de sa répartition et de sa probabilité de présence. Nous avons donc abordé ce sujet par une étude de l'évolution spatio-temporelle d'*Ara-neus diadematus*, espèce abondante dans la région lyonnaise. Les récoltes effectuées les années précédentes nous avaient montré que cette araignée n'est pas présente toute l'année dans les mêmes biotopes. Nous avons donc effectué des observations dans une portion déterminée de l'espace, dans le but de quantifier l'évolution d'une population d'*A. diadematus* et de son comportement constructeur en tenant compte des variations du milieu extérieur et des modifications physiologiques ou/et psychophysiologiques de ces animaux pendant une période déterminée de leur cycle biologique. Les données obtenues sur le terrain ont été complétées par la mise en élevage au laboratoire d'animaux de même espèce capturés à proximité immédiate du site étudié.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Choix du site et du moment

Ces observations ont eu pour cadre Croix-Laval, domaine peu fréquenté, situé sur la commune de Marcy-l'Etoile, au pied des monts du Lyonnais, à 280 mètres d'altitude. Le substrat, de nature cristalline, est recouvert d'une végétation assez pauvre en espèces dont les associations forment des landes, prairies, bois et taillis. Le site d'observation choisi est constitué par la lisière du bois de Champdit, en bordure du grand pré du château de Laval (Fig. 1). Les *A. diadematus* se trouvent dans ce milieu généralement le long de la haie qui limite le bois et, beaucoup plus rarement, dans la végétation herbacée des prairies non fauchées proches des haies.

Les observations ont été effectuées au début de l'automne, époque dans nos régions de la mue imaginaire et de l'activité sexuelle des *A. diadematus*. Cette période est marquée par une croissance linéaire et pondérale importante des femelles. Sur le plan éthologique, des modifications du comportement constructeur et alimentaire en relation avec le déroulement du comportement reproducteur (croissance ovarienne, présence de mâles dans l'environnement). Les mâles sont déjà adultes à cette époque et n'ont plus d'activité constructrice (de toile géométrique), c'est pourquoi nous avons limité notre étude au comportement des femelles.

Planning des observations

Une phase d'exploration (12-17/09/77) a permis de reconnaître le milieu et de limiter le site d'observation. 17 *A. diadematus* capturées dans une lande proche du site d'élevage, ont été mises en élevage au laboratoire où leur comportement constructeur est analysé. Elles sont placées dans une enceinte à éclairage et température programmée (L/D = 12/12; Température: 25/15). Des observations quotidiennes sont effectuées du 19 au 30 septembre sur le site d'observation. Par la suite, des contrôles ponctuels ont été réalisés les 5, 10, 14 et 19/10/77, les deux derniers jours étant consacrés à la récolte des dernières épeires qui sont mises en élevage suivant les conditions ci-dessus.

Données écologiques

Sur le site d'observation, les *A. diadematus* accrochent essentiellement leurs toiles à des supports arbustifs (chênes, ormes, prunelliers, ronces). Peu de toiles utilisent pour point d'ancrage exclusif des espèces herbacées. Le site d'observation a été divisé en un certain nombre de segments, composés d'éléments rectilignes de haie, dont la disposition et la section apparaissent sur les figures 2 et 3.

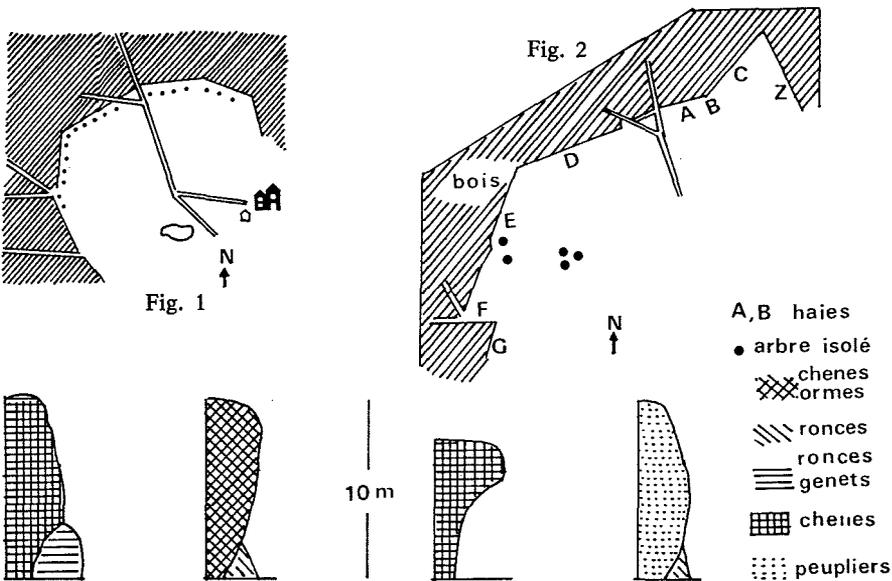


Fig. 3

Données météorologiques.

L'enregistrement sur place de la température et de l'hygrométrie a été complété par les mesures obtenues de deux stations météorologiques proches: Ecully (5 km au NE) pour la pluviométrie et les températures, Bron (6 km au SE) pour le régime des vents, la pression atmosphérique (PA) et la tension de vapeur d'eau (TVE).

Données arachnologiques

Le repérage des *A. diadematus* était fait par repérage visuel des toiles (ou de leurs restes). Les épeires étaient alors marquées à la gouache et leur emplacement signalé par une étiquette. La présence du sujet était ensuite notée chaque jour ainsi que l'occurrence d'une nouvelle toile et/ou l'état de celle-ci. Les données utilisées dans cette étude sont regroupées dans le tableau 1. Les araignées mises en élevage au laboratoire ont fait l'objet d'observations similaires (Tab. 2).

TABLE 1

1	2	3	4
19-IX	6	6	1
20	12	8	,66
21	20	14	,70
22	23	15	,65
23	26	23	,88
26	34	23	,67
27	51	41	,80
28	57	44	,77
29	66	49	,74
30	74	54	,73
05-X	61	48	,78
06	18		
10	15	1	,07
14	8	0	
19	2	0	

TABLE 2

	1	2	3	4
	19-IX	17	6	,36
	20	17	4	,24
	21	17	7	,41
	22	17	7	,41
n	23	17	10	,59
s	26	17	14	,82
	27	17	16	,94
	28	16	6	,38
	29	16	10	,63
	30	16	5	,31
	04-X	16	5	,31
	05	14	3	,21
	07	14	0	0*
	08	14	3	,21
	11	17	1	,06
	12-17	17	0	0
	18-23	26	0	0**
	23-25	12	0	0***

- 1 - date de l'observation
- 2 - nombre individus observés
- 3 - nombre de toiles construites
- 4 - taux de construction
- 5 - nombre de cocons:
 - . 1
 - .. 3
 - ... 4

RÉSULTATS

Données météorologiques

Elles permettent de décrire l'évolution du contexte climatique d'une part sur un cycle nycthéral, d'autre part, au long de la période d'observation.

Variations nycthémerales

Les variations quotidiennes des facteurs externes constituent souvent pour l'animal les synchroniseurs des rythmes de leurs différentes activités et méritent de ce fait d'être analysés avec attention. Les facteurs pour lesquels nous disposons de mesures périodiques suffisantes sont la température, l'humidité relative, la TVE, la PA et la vitesse du vent. Leurs variations au cours du nycthémère apparaissent sur le tracé de la fig. 4. Le vent, la TVE et la température évoluent en phase; l'humidité relative présente par rapport aux éléments précédents un décalage de $\pi/2$ et la PA, un déphasage de $\pi/4$.

Il est important de tenir compte de ces éléments écologiques dans l'analyse du comportement de l'araignée et en particulier de son comportement constructeur. L'ensemble des auteurs s'accordent pour reconnaître que *A. diadematus* construit ses toiles en fin de nuit. Or, dans la nature, ce moment correspond à des valeurs favorables de plusieurs facteurs climatiques: vents faibles, hygrométrie élevée, TVE basse, minimum thermique. La construction d'une toile est liée à des éléments physiologiques (métabolisme des acides aminés et production de soie), éthologiques (rythme d'activité) mais aussi à des éléments mécaniques (rigidité des points de fixation et vitesse du vent) ou physico-chimiques (la température et l'humidité de l'air conditionnent la vitesse de polymérisation du fil secrété).

Evolution longitudinale du climat

Nous avons tenu compte ici des chutes de pluie et des valeurs moyennes de la température, de la vitesse du vent et de la PA. La période d'observation continue se situe juste après une période de vents forts. Elle se caractérise par: une remontée des températures moyennes et de la PA, par une diminution de la vitesse du vent ainsi que par de faibles chutes de pluie. La période d'observations ponctuelles est marquée par le passage d'une forte perturbation (du 4 au 9/10) avec chute de la PA, vents violents et précipitations importantes. Un climat plus stable s'établit du 10 au 19 octobre.

Données arachnologiques

1) Evolution temporelle de la population d'*A. diadematus* in natura:

Evolution globale du 19/09 au 19/10.

L'évolution numérique globale est traduite par le graphique de la figure 6. Elle se décompose en 2 phases:

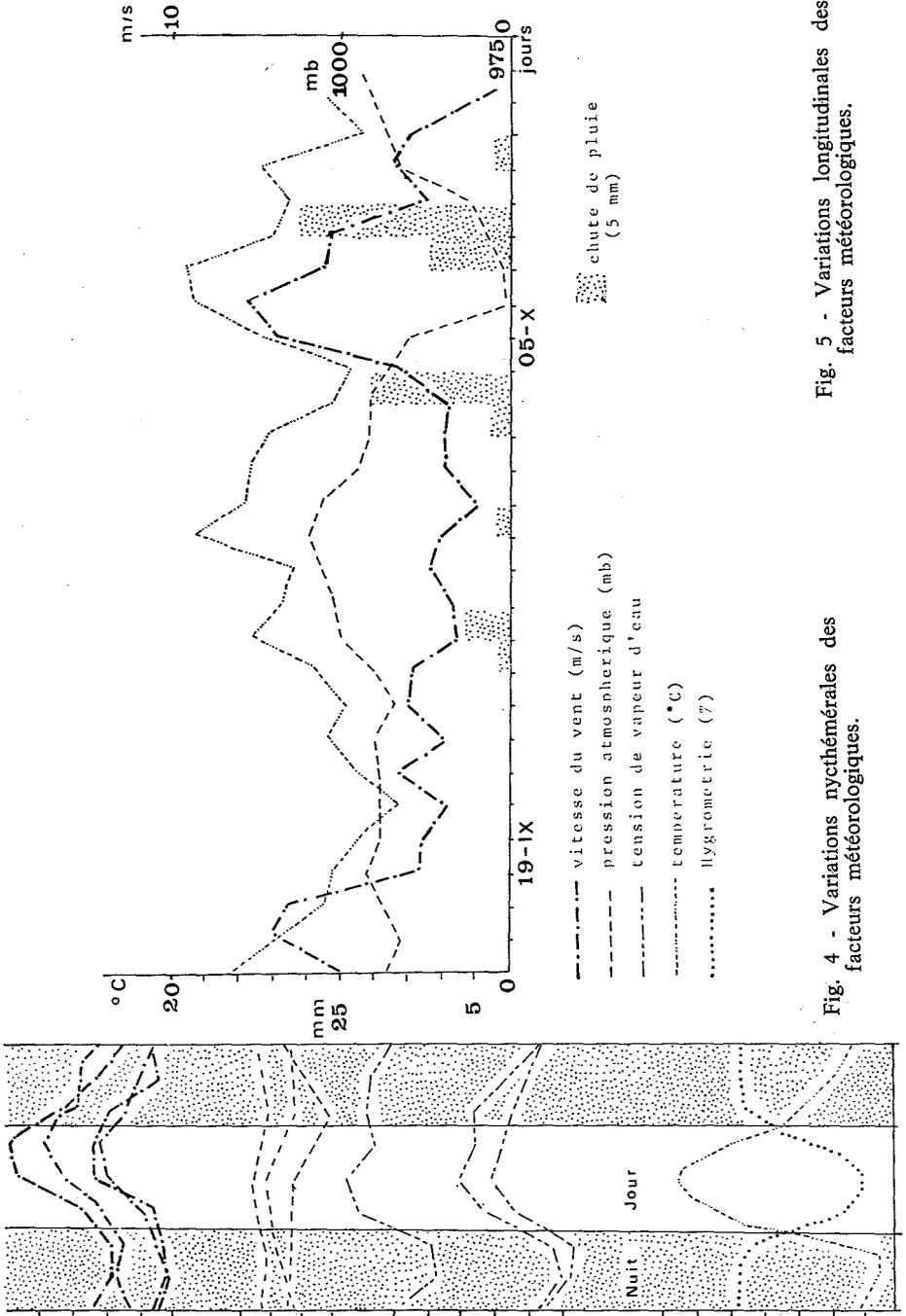


Fig. 5 - Variations longitudinales des facteurs météorologiques.

Fig. 4 - Variations nyctémérales des facteurs météorologiques.

— Une phase d'accroissement: du 19/09 au 30/09 de nouvelles araignées sont observées chaque jour; on passe ainsi au cours de la première semaine de 6 à 26 individus (+ 20) et au cours de la seconde semaine de 34 à 74 individus (+ 40); la progression est donc géométrique.

— Une phase de diminution: du 30/09 au 19/10, le nombre d'animaux observés diminue chaque jour. Les individus marqués ne sont plus dans leur retraite habituelle ni dans les environs immédiats; ils ne sont pas non plus remplacés.

Evolution locale

Nous avons recensé les modifications de la population au cours de la phase d'accroissement sur chacun des segments de haie constituant le site d'observation. Les résultats, traduits sous forme graphique, apparaissent sur la figure 10. Toutes les droites présentent des pentes voisines. Les épeires sont donc apparues sur les différentes haies avec le même décalage temporel et de ce fait, on ne peut mettre en évidence un éventuel effet plus favorable de l'orientation ou de la nature végétale de telle ou telle haie.

Déplacements individuels

Chaque nouvel animal étant marqué et son lieu d'implantation repéré par une étiquette, nous avons pu constater la stabilité des épeires dans les sites de construction où elles furent repérées la première fois. La toile est toujours construite dans la même coulée de végétation; ses points d'accrochage sont en général les mêmes d'un jour à l'autre. Les fils de cadre sont souvent totalement ou partiellement conservés. Ceci s'observe aussi pour les individus mis en élevage au laboratoire (WITT, RAMOUSSE). L'emplacement de la retraite est aussi particulièrement stable. Seuls quelques animaux se sont déplacés de quelques décimètres au cours de la période où ils ont été observés.

2) Variations de la fréquence du comportement constructeur:

Données globales

Le graphique de la figure 7 rend compte de l'évolution de la fréquence du comportement constructeur au cours de la période d'observation. Nous avons distingué 2 grandes périodes: du 19/09 au 05/10, la fréquence de

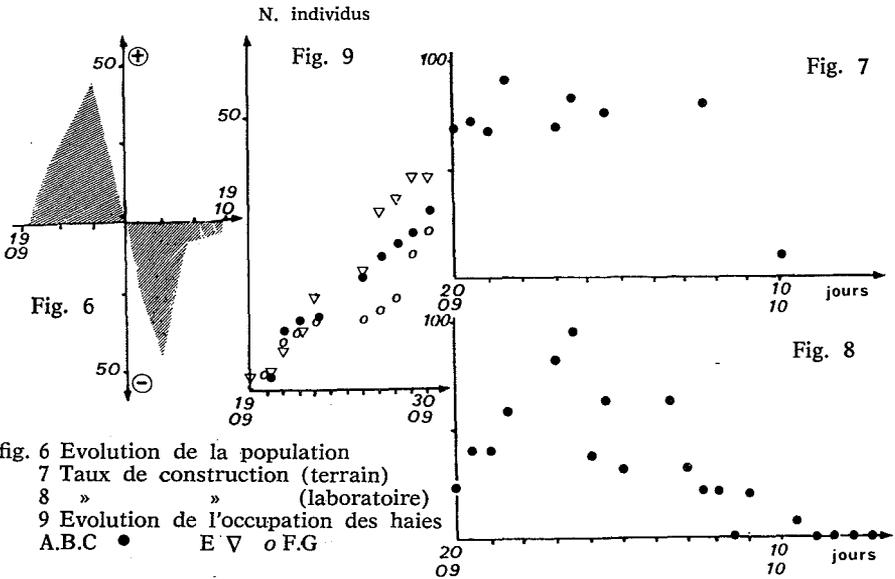


fig. 6 Evolution de la population
 7 Taux de construction (terrain)
 8 » » (laboratoire)
 9 Evolution de l'occupation des haies
 A.B.C ● E ▽ o F.G ○

construction globale varie de .6 à .8 toile par jour; ce comportement présente donc une périodicité proche de 24 heures comme on l'observe habituellement au laboratoire pour cette espèce (c'est aussi le cas du groupe témoin de cette expérience). A partir du 05/10, on note une forte diminution de la fréquence de construction qui tend rapidement vers zéro.

Variations individuelles

L'étude cas par cas de la fréquence de construction fait apparaître des différences individuelles: sur deux semaines d'observation, la fréquence peut varier de 1 à .3 selon les individus. La médiane pour l'ensemble de la population est de .8 avec un EMA de .17.

Les fréquences individuelles faibles (inférieures à .6) sont dues soit à un comportement constructeur très irrégulier (3 cas), soit à des arrêts de construction de durée supérieure à une semaine (4 cas).

Contrôle au laboratoire

Ces animaux « témoins » présentent une évolution assez comparable de leur fréquence de construction (Fig. 8). Celle-ci décroît fortement à partir du 27/09 et devient nulle dès le 19/10. Des pontes sont observées

après un temps de latence correspondant à celui décrit par LIVECCHI *et al.* (1978).

Facteurs climatiques et fréquence de construction: on note une correspondance entre les fréquences élevées de construction et les périodes où la température moyenne est en hausse tandis que la vitesse moyenne des vents est faible. Une chute de pluie, même de faible importance (26/09), peut entraîner une diminution de la fréquence de construction. Inversement, on constate que la coïncidence température en baisse + vents forts + précipitations importantes s'accompagne d'une diminution de la fréquence de construction. Ces relations entre facteurs climatiques et comportement constructeur ne sont pas permanentes ou obligatoires: une élévation de température et de PA postérieure au 10/10 ne provoque pas de reprise du comportement constructeur. Les facteurs climatiques ne sont donc pas les seuls à intervenir dans le contrôle du comportement constructeur.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La distribution spatio-temporelle des épeires varie au cours de l'année. L'augmentation de la densité des animaux, puis sa diminution sur le site choisi, alliée au fait que tous les sujets que nous avons examinés sont des adultes montre que les épeires changent de biotopes au cours de leur ontogénèse. L'occupation progressive des biotopes en début d'observation, puis la disparition progressive des épeires font penser que ces animaux effectuent des migrations. Chaque stade de développement a des besoins éco-étho-physiologiques particuliers auxquels correspondent des biotopes particuliers ou des strates déterminées de ceux-ci. Cette idée est renforcée par deux faits:

- les toiles des jeunes épeires sont fréquemment en sous-bois ou à l'extrémité de branches élevées;
- nous n'avons jamais trouvé de cocons d'*A. diadematus* dans la nature.

Le biotope occupé par les épeires à l'époque considérée, une lisière de forêt, est un écotone, limite entre la prairie et la forêt. De ce fait, il est particulièrement riche en proies potentielles. Or, les épeires femelles matures et souvent déjà fécondées, ont, à cette époque de l'année, d'importants besoins trophiques que ce milieu est à même de résoudre.

L'expression du comportement constructeur est modulée par les facteurs climatiques: l'élévation de la température moyenne et/ou de la PA entraînent une augmentation de la fréquence de construction. Les vents violents,

les chutes de pluie, les dépressions barométriques sont des éléments défavorables. Cependant, ces facteurs abiotiques n'interviennent que comme modulateurs de la fréquence de construction tandis que des facteurs physiologiques (comme l'évolution ovarienne) ou éthologiques (comme la présence de mâles et le déroulement du comportement sexuel) ont un effet déterminant. L'élevage au laboratoire nous a permis de mettre en relation, en supprimant l'influence des facteurs climatiques, le rôle inhibiteur de la maturation ovarienne et de la proximité de la ponte sur le rythme de construction. Un contre-exemple de l'effet des facteurs climatiques sur la fréquence de construction nous est donné en fin de période d'observation ou, malgré un retour à des conditions météorologiques favorables (vents faibles et températures en hausse) on n'observe plus de remontée de la fréquence de construction: les animaux sont engagés dans une autre phase de leur cycle vital et la répartition de leurs comportements n'est plus la même.

Nous tenons enfin à souligner une fois de plus l'intérêt qu'il y a à mener, chaque fois que possible, un élevage parallèle, avec des animaux d'origine commune, qui pourra servir de témoin ou de référence dans l'explication et la clarification des observations faites dans la nature.

BIBLIOGRAPHIE

- CANARD A., CHAUVIN G. (1979) - Une Araignée orbitèle commune en Bretagne: l'*Argiope fasciée* (*Argiope bruennichi*). *Inf. Sc. Nat. Publ. C.R.D.P.*, Rennes, 8: 18-67.
- CARREL J.E. (1978) - Behavioral thermoregulation during winter in an Orb-weaving spider. *En: P. MERRET (ed.), Arachnology, Symp. Zool. Soc. London*, 42, pp. 41-50.
- DUFFEY E. (1975) - Habitat selection by Spiders in man-made environments. *Proc. 6th Int. Arachnol. Congr., Amsterdam 1975*, pp. 53-67.
- EDMUNDS J. (1978) - The web of *Paraneus cyrtoscapus* (Araneidae) in Ghana. *Bull. brit. arachnol. Soc.*, 4: 191-196.
- ENDERS F. (1973) - Selection of habitat by the Spider *Argiope aurantia*. *Am. Natur.*, 90: 47-55.
- ENDERS F. (1976) - Effects of prey capture, web destruction and habitat physiognomy on web-site tenacity of *Argiope* spiders (Araneidae). *J. Arachnol.*, 3: 75-82.
- KAJAK A. (1978) - Analysis of consumption by spiders under laboratory and field conditions. *Ekol. Polska*, 26: 409-427.
- LE GUELTE L. (1966) - Structure de la toile de *Zygiella x-notata* et facteurs qui régissent le comportement de l'Araignée pendant la construction de la toile. *Thèse Université de Nancy*, 77 pp.
- LIVECCHI G., LE BERRE M., RAMOUSSE R. (1977) - Intéraction ponte-construction et développement du cocon chez *Araneus diadematus*. *Rev. Arachnol.*, 1: 45-57.
- LUBIN Y.D. (1978) - Seasonal abundance and diversity of web building spiders in rela-

- tion to habitat structure on Barro Colorado Island, Panama. *J. Arachnol.*, **6**: 31-51.
- MERRETT P. (1968) - The phenology of spiders on heathland in Dorset; families Lycosidae... Argiopidae. *J. Zool. Lond.*, **156**: 239-256.
- NENTWIG W. (1980) - Wie funktionieren Spinnennetze? *Biol. in unserer Zeit*, **10**: 117-119.
- PASQUET A. (1980) - Contribution à l'étude éco-éthologique de la prédation chez quatre espèces d'araignées orbiteles. *Thèse 3ème cycle, Université de Nancy*, 1.
- RAMOUSSE R. (1977) - Organisation spatio-temporelle du comportement constructeur chez *Araneus diadematus* (Araignées, Argiopidae). *Thèse 3ème cycle*, 2 fasc. *Université de Lyon*, 1, t. 1, 60 pp., t. 2, 60 pp.
- ROBINSON M.H., ROBINSON B. (1970) - Prey caught by a sample population of the spider *Argiope argentata* in Panama, a year's census data. *Zool. J. Linn. Soc. Lond.*, **49**: 345-367.
- ROBINSON M.H., ROBINSON B. (1978) - Thermoregulation in orbweb spiders: new descriptions of thermoregulatory postures and experiments on the effects of posture and coloration. *Zool. J. Linn. Soc. London.*, **64**: 87-102.
- ROBINSON M.H., ROBINSON B. (1978) - Ecology and behavior of the giant wood spider *Nephila maculata* in New Guinea. *Smithsonian Contr. Zool.*, **149**: 1-76.
- ROSSMAN D.A. (1977) - The giant orb-weaving spider *Araneus bicentennarius* in Louisiana and Georgia. *Proc. Louis. Acad. Sc.*, **40**: 12-13.
- SCHAEFFER M. (1977) - Untersuchungen über das wachstum von zwei Spinnenarten (Araneida) im Labor und Freiland. *Pedobiol.*, **17**: 189-200.
- SHOLES O. DE V., RAWLINGS J.E. (1979) - Distribution of orb-weavers (Araneidae, Araneae) in homogenous old fields vegetation. *Proc. entomol. Soc. Wash.*, **81**: 234-247.
- TOLBERT W.W. (1976) - Population dynamics of the orb-weaving spiders *Argiope trifasciata* and *Argiope aurantia*: density changes associated with mortality, natality, and migration. *Unpubl. Ph. D. Dissert., Univ. of Tennessee*.
- UETZ G.W. et al. (1978) - Web placement, web structure and prey capture in orb-weaving spiders. *Bull. brit. arachnol. Soc.*, **4**: 141-148.