

LE COMPORTEMENT CONSTRUCTEUR :
SES EFFETS SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ARAIGNÉES MÂLES
D'UN MÊME COCON (*ARANEUS DIADEMATUS* CLERCK). (1)

par

R. RAMOUSSE

INTRODUCTION :

Différents facteurs, tels l'alimentation ou la température, influencent le développement d'*Araneus diadematus* (MILLOT, 1926 ; BONNET, 1935). Mais des Araignées placées dans des conditions semblables ne se développent pas de façon synchrone (BONNET, 1926). Plus récemment, il a été montré que des individus issus d'un même cocon présentent des variations de taille importantes bien qu'élevés dans des conditions optimales (WITT, 1971). De plus, certaines femelles croissent alors plus vite et meurent plus tôt que d'autres qui se développent plus lentement et survivent au moins quatre mois de plus (REED et WITT, 1972).

Quel est le facteur qui contrôle cette différence au sein d'un même cocon et quelle est la signification de cette dernière ?

METHODES :

Deux cocons d'*Araneus diadematus* recueillis dans l'Etat de New-York ont éclos en laboratoire. Les Araignées issues du premier cocon forment l'ensemble 1 (E1), les autres l'ensemble 2 (E2).

(1) Ce travail a été réalisé dans les laboratoires du North Carolina Department of Mental Health avec l'aide d'une bourse numéro GB-25274 du National Science Foundation accordée au Professeur Peter N. WITT. L'auteur remercie chaleureusement le Dr. Peter N. WITT de son assistance, ainsi que Mesdames Mabel SCARBORO et Rubenia DANIELS.

A la sortie du cocon, ces Araignées ont été placées dans des tubes de verre puis, cinq semaines plus tard, dans des cages individuelles (50 x 50 x 10 cm). Alors que, dans les tubes, elles ont reçu de l'eau et des moucherons à volonté, dans les cages, les Araignées recevaient une mouche domestique à condition d'avoir une toile, chaque prise de nourriture étant séparée par au moins trois jours. La salle d'élevage dispensait un cycle de jours longs et chauds, et de nuits froids et courtes.

La fréquence de construction a été enregistrée chaque jour et les poids individuels chaque semaine. Chaque toile a été photographiée puis détruite, et une analyse de la taille, de la forme, des structure fines et de la régularité des toiles a été réalisée (REED et al., 1965). Les dates des mues de chaque individu ont été notées et la longueur de la première paire de pattes mesurée sur les dépouilles successives.

RESULTATS :

Sur 31 individus qui ont atteint la maturité dans l'E1, 11 étaient des mâles et 14 sur 29 dans l'E2. Le nombre de mâles dans chaque ensemble est significativement représentatif de la probabilité attendue de 50 % de mâles dans une population (test binomial, $p = 0,01$ dans chaque ensemble).

Croissance pondérale :

Dans chaque ensemble, certains mâles ont une vitesse de croissance supérieure à celle des autres. Ainsi, 4 mâles sur 11 ont une croissance rapide (CR) dans l'E1, et 11 sur 14 dans l'E2 (graphiques 1 et 2).

Tous les individus atteignent un poids maximum immédiatement avant la dernière mue. Mais le poids maximum des mâles CR est toujours inférieur à celui des mâles à croissance lente (CL), dont la durée de développement est double de celle des mâles CR. La rapidité du développement s'accompagne d'une diminution du poids des individus adultes.

Fréquence de construction des toiles :

La moyenne journalière du nombre de toiles construites pour

atteindre la maturité par les individus CR est toujours supérieure à celui des individus CL ($p = 0,05$; graphiques 3 et 4 et tableau 1).

Les Araignées étant soumises à des conditions de milieu identiques, les variations du taux de construction doivent être dues à un facteur interne. Or, tous les expérimentateurs s'accordent pour reconnaître l'importance de la faim sur la fréquence de construction (KOENIG, 1951 ; WOLFF et HEMPEL, 1951 ; WIEHLE, 1927 ; PETERS, 1932 ; WITT, 1963). Un seuil inférieur de la motivation de la faim, chez les Araignées CR, induirait une fréquence de construction supérieure.

Consommation alimentaire :

La consommation journalière, avant la maturité, est supérieure pour les mâles CR à celle des mâles CL ($p = 0,05$; tableau 2).

La consommation journalière est corrélée à la fréquence de construction (Kendall rank correlation, $p = 0,01$). Ceci est la conséquence du mode de distribution de la nourriture. Mais le même phénomène doit se produire dans la nature : une toile neuve accroissant la probabilité de capture des proies.

De plus, une corrélation positive existe entre la consommation alimentaire et la vitesse de croissance pondérale ($p = 0,01$). Le rapport journalier du gain de poids à la quantité de nourriture absorbée nous donne une estimation grossière de la quantité de nourriture transformée en tissus. Ce rapport est respectivement de 57 % et 47 % pour les individus CR de E1 et E2, alors qu'il n'est que de 32 % pour les individus CL. Les premiers peuvent donc consacrer plus d'énergie pour la synthèse des tissus que les seconds. Or l'importance des réserves de soie influe sur la fréquence de construction (PEAKALL, 1969). Le taux de construction plus élevé des animaux CR pourrait être dû en partie à une synthèse de soie plus importante.

Processus de maturation :

La durée du processus de maturation est inférieure pour les animaux CR ($p = 0,05$), ainsi que le nombre de mues subies (E1, $p = 0,05$; E2, non significatif) (Tableaux 3 et 4). En conséquence, la vitesse de maturation

(rapport du nombre de mues sur le nombre de jours nécessaires pour atteindre la maturité) est significativement plus rapide pour les mâles CR que pour les mâles CL ($p = 0,05$).

Une corrélation positive lie la vitesse de croissance pondérale et la vitesse de maturation ($p = 0,01$). Ce résultat confirme celui de BENFORADO et KISTLER (1972) avec *Araneus diadematus*.

Croissance en longueur :

La croissance en longueur étant discontinue, un indice arbitraire de vitesse a été établi : rapport de l'augmentation des appendices jusqu'à la dernière mue sur le nombre de jours nécessaires pour atteindre cette dernière mue. Cette vitesse est significativement plus rapide pour les animaux CR que pour les CL ($p = 0,05$; tableau 5). Les premiers, qui à maturité sont plus légers que les seconds, ont aussi des pattes plus courtes ($p = 0,05$). De la même façon que pour le poids, la rapidité du développement s'accompagne d'une diminution de la taille des adultes (LE GUELTE, 1966).

Longévité :

La croissance rapide se fait au détriment de la longévité : les mâles CL vivent plus longtemps que les mâles CR ($p = 0,05$; tableau 6). Le même phénomène a été mis en évidence avec les femelles d'*Araneus diadematus* par REED et WITT (1972).

Analyse des toiles :

Les toiles des deux groupes de mâles (CR et CL) évoluent de façon similaire au cours du développement. Ainsi, l'aire de la zone caprice, la quantité de soie utilisée et la taille des mailles augmentent jusqu'au début de la dernière intermue pour diminuer ensuite pour les deux premiers paramètres et se stabiliser pour le dernier. La régularité de la toile diminue au cours du développement.

Les mâles CR construisent des toiles plus grandes, à mailles plus larges que celles des mâles CL du même âge, mais la régularité de ces toiles est similaire. Lors de la dernière intermue, les premiers (CR) filent des

toiles de plus grande taille mais par contre plus régulières que celles tissées par les seconds (CL) et dont les mailles sont plus grandes (tableaux 7 et 8 ; figures 5, 6 et 7). Les mâles CR, plus petits et plus légers, tissent donc toujours des toiles plus grandes et avec une plus grande quantité de soie : ils ont à leur disposition des réserves de soie plus importantes ou utilisent des fils plus fins. La régularité est liée au degré de maturité (diminution de la régularité des toiles au cours du développement) mais aussi à la durée du processus de maturation (les toiles des mâles CR construites durant la dernière intermue sont plus régulières que celles des mâles CL durant la période comparable).

Rencontres sexuelles :

Dans le premier ensemble, les mâles CR sont tous morts avant que les femelles CR ne soient matures, empêchant toute rencontre. Dans le second ensemble, les mâles CR ont survécu 149 jours alors que les femelles CR ont atteint leur maturité au bout de 104 jours. Mais aucune de ces femelles n'a accepté de mâles ; en effet, il semble qu'elles ne soient réceptives aux mâles qu'une soixantaine de jours après la dernière mue.

Par contre, des rencontres entre mâles CL et femelles CR et même CL ont été obtenues. La consanguinité est donc limitée au sein d'un même cocon. De plus, les mâles CR doivent pouvoir rencontrer des femelles matures au même moment provenant d'autres cocons.

Ceci imposerait, d'une part, un brassage génétique et, d'autre part, un étalement des pontes.

Importance de la dernière intermue :

Durant la dernière intermue, les mâles, quels qu'ils soient, grossissent plus vite ($p = 0,01$), construisent plus de toiles ($p = 0,01$) et mangent plus ($p = 0,01$) que durant les autres stades du développement. Ces activités et besoins supérieurs sont certainement l'expression de la différenciation sexuelle et de la gamétogénèse qui se réalisent au cours de cette dernière période.

DISCUSSION GENERALE :

La vitesse de maturation est fonction de la vitesse de croissance des animaux : les individus CR subissent moins de mues en un temps plus court que les individus CL. La rapidité de l'augmentation de poids est l'expression d'un métabolisme très actif qui provoque un changement plus rapide des téguments pour les animaux CR. Ils ont de plus la possibilité d'accumuler plus rapidement l'énergie nécessaire pour surmonter les crises que constituent les mues.

La croissance est elle-même fonction de la fréquence de construction des toiles et de la fréquence de capture. Une fréquence de construction plus élevée peut s'expliquer par un seuil de la motivation de la faim plus bas, qui de plus induirait une fréquence de capture supérieure. Les animaux CR ayant une meilleure alimentation peuvent utiliser plus d'énergie pour la synthèse des tissus, en particulier de la soie. Or une réserve plus importante de soie abaisse le seuil de déclenchement du comportement de construction (PEAKALL, 1969), ce qui renforcerait la fréquence de construction des individus CR. L'effet des gènes sur le comportement d'animaux à patterns rigides est de modifier ces comportements de façon quantitative plutôt que qualitative (MANNING, 1967). Les conditions de milieu étant identiques pour tous les animaux, la variation du seuil de la faim entre les animaux CR et CL pourrait être d'origine génétique.

Les variations de la vitesse de croissance entre les individus d'un même cocon limite la consanguinité et favorise les croisements entre individus de cocons différents et provoque une dispersion dans le temps des animaux arrivant à maturité. Ceci entraînerait la production de cocons à différentes périodes et donnerait à l'espèce de meilleures chances de survie : évitement de la compétition et meilleure utilisation de l'environnement. Ce phénomène de croissance différentielle au sein d'un cocon et ses conséquences permettraient d'expliquer les observations anciennes de TREMEYER (1791), BERTKAU (1885) et THOMAS (1927) qui ont trouvé au début du printemps des animaux immatures provenant, selon eux, de cocons éclos l'année précédente.

REFERENCES CITEES

- BENFORADO J. et KISTLER K.H. (1973). - The differences in growth of *Araneus diadematus* Cl. and their correlation with web measurements. *Psyche* (sous presse).
- BONNET P. (1935). - La longévit e chez les Araign ees. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 40 : 272-277.
- KOENIG M. (1951). - Beitr age zur Kenntnis des Netzbaus orbitaler Spinnen. *Z. Tierpsychol.*, 8 : 462-493.
- LE GUELTE L. (1966). - Structure de la toile de *Zygiella x-notata* Cl. (Araign ees, Argiopidae) et facteurs qui r egissent le comportement de l'Araign ee pendant la construction de la toile. Th ese, Universit e de Nancy, 70 pp.
- MANNING A. (1967). - Genes and the evolution of insect behavior. In J. HIRSCH (Ed.), *Behavior-genetic analysis*. New-York : Mc Graw-Hill.
- MILLOT J. (1926). - Contribution   l'histophysiologie des Aran ides. Suppl. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 3 : 2-388.
- PEAKALL D.B. (1969). - Silk synthesis, mechanism and location. *Amer. Zool.*, 9 : 71-79.
- PETERS H.M. (1939). -  ber das Kreuzspinnennetz und seine Probleme. *Naturwiss.*, 47 : 776-786.
- REED C.F. and WITT P.N. (1972). - Growth rate and longevity in two species of orb-weavers. *Bull. Brit. Arachmol. Soc.* (sous presse).
- REED C.F., WITT P.N. and JONES R.L. (1965). - The measuring function of the first legs of *Araneus diadematus* Cl. *Behaviour*, 25 : 98-119.
- WIEHLE J. (1927). - Beitr age zur Kenntnis des Radnetzbaues der *Epeiriden*, *Tetragnathiden*, und *Uloboriden*. *Z. Morph.  kol. Tiere*, 8 : 468-537.
- WITT P.N. (1963). - Environment in relation to behavior of spiders. *Arch. Environ. Hlth.*, 7 : 4-12.
- WITT P.N., REED C.F. and PEAKALL D.B. (1968). - A spider's web. Problems in regulatory biology. Springer-Verlag, New-York, 107 pp.
- WITT P.N., RAWLINGS J.O. and REED C.F. (1972). - Ontogeny of web building behavior in the orb-weaving spiders. *Amer. Zool.*, 12 : 445-454.
- WOLFF D. und HEMPEL U. (1951). - Versuche  ber die Beeinflussung des Netzbaues von *Zilla x-notata* durch Pervitin, Scopolamin und Strychnin. *Z. Vergl. Physiol.*, 33 : 497-528.
-

• Tableau 1 :

Moyenne journalière du nombre de toiles construites pour atteindre la maturité :

	E1	E2
CR	0,57	0,49
CL	0,22	0,18

• Tableau 2 :

Moyenne journalière de mouches consommées pour atteindre la maturité (en mg) :

	E1	E2
CR	2,4	2,0
CL	1,4	1,3

• Tableau 3 :

Moyenne du nombre de mues nécessaires pour atteindre la maturité :

	E1	E2
CR	3,2	3,2
CL	4,5	3,6

• Tableau 4 :

Moyenne du nombre de jours pour atteindre la maturité :

	E1	E2
CR	81,6	78,0
CL	202,5	163,0

• Tableau 5 :

Indice moyen de la croissance en longueur (mm par jour) :

	E1	E2
CR	0,18	0,17
CL	0,06	0,06

• Tableau 6 :

Moyenne de la longévité en jours :

	E1	E2
CR	161,6	146,5
CL	339,5	308,6

• Tableau 7 :

Mesures des toiles des mâles CR et CL au même âge. Seules les valeurs de la régularité (dernière ligne) ne sont pas significativement différentes.

	CR	CL	t	p
Poids du corps	50,1 ± 19,0 mg	22,6 ± 6,4 mg	3,58	0,005
Longueur patte	9,1 ± 1,7 mm	6,6 ± 1,4 mm	2,49	0,05
Aire captrice	42,13 ± 9,88 mm ²	13,95 ± 8,17 mm ²	4,88	0,001
Taille maille	58,60 ± 6,96 mm ²	34,7 ± 10,0 mm ²	4,05	0,005
Longueur soie	16,0 ± 4,1 mm	6,9 ± 3,2 mm	4,07	0,005
Régularité	0,114 ± 0,030	0,162 ± 0,062	1,47	

• Tableau 8 :

Mesures des toiles des mâles CR et CL au même stade de maturité. Seules les aires captrices ne diffèrent pas entre elles.

	CR	CL	t	p
Poids du corps	60,1 ± 11,5 mg	79,3 ± 18,0 mg	0,11	
Longueur patte	10,7 ± 1,22 mm	14,0 ± 1,4 mm	4,90	0,001
Aire captrice	33,93 ± 10,13 mm ²	28,76 ± 6,59 mm ²	1,15	
Taille maille	46,46 ± 9,64 mm ²	70,73 ± 15,95 mm ²	3,99	0,005
Longueur soie	15,5 ± 2,76 mm	10,4 ± 1,7 mm	3,66	0,005
Régularité	0,900 ± 0,022	0,293 ± 0,068	8,78	0,001

• Figure 1 : Croissance pondérale des 11 mâles de l'ensemble 1.

- Abscisses : âge en semaines
- Ordonnées : poids en mg
- Pointillés : 7 mâles CL
- Tirets : 4 mâles CR.

Les mâles CL nécessitent deux fois plus de temps que les mâles CR.

• Figure 2 : Croissance pondérale des 14 mâles de l'ensemble 2.

- Abscisses : âge en semaines
- Ordonnées : poids en mg
- Pointillés : 3 mâles CL
- Tirets : 11 mâles CR.

Comparer avec la figure 1.

Les chiffres surmontant les flèches indiquent le nombre de mâles ayant mué pour la dernière fois dans la semaine.

Les chiffres soulignant les gros points indiquent le nombre d'animaux morts dans la semaine.

• Figure 3 : Pourcentage de construction des mâles de l'ensemble 1.

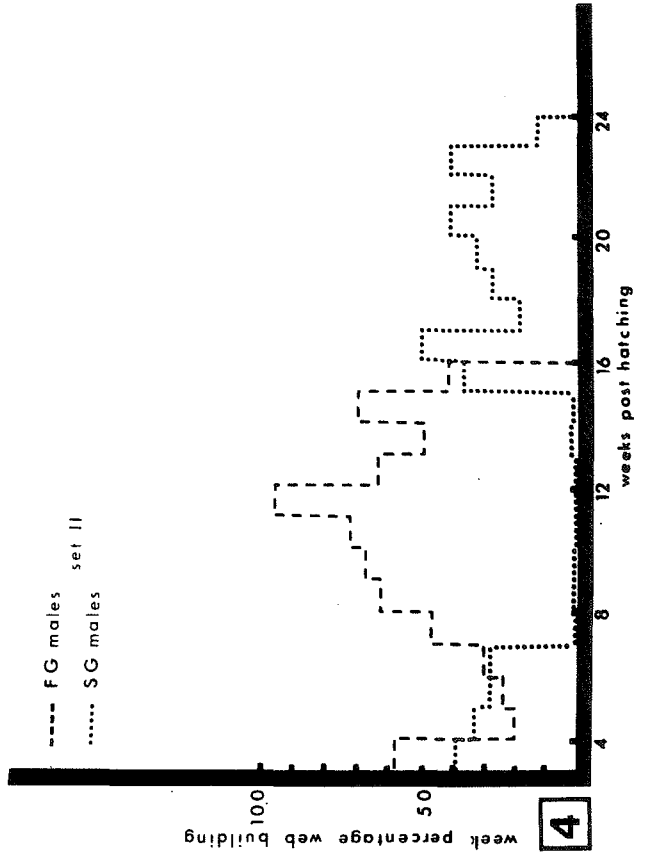
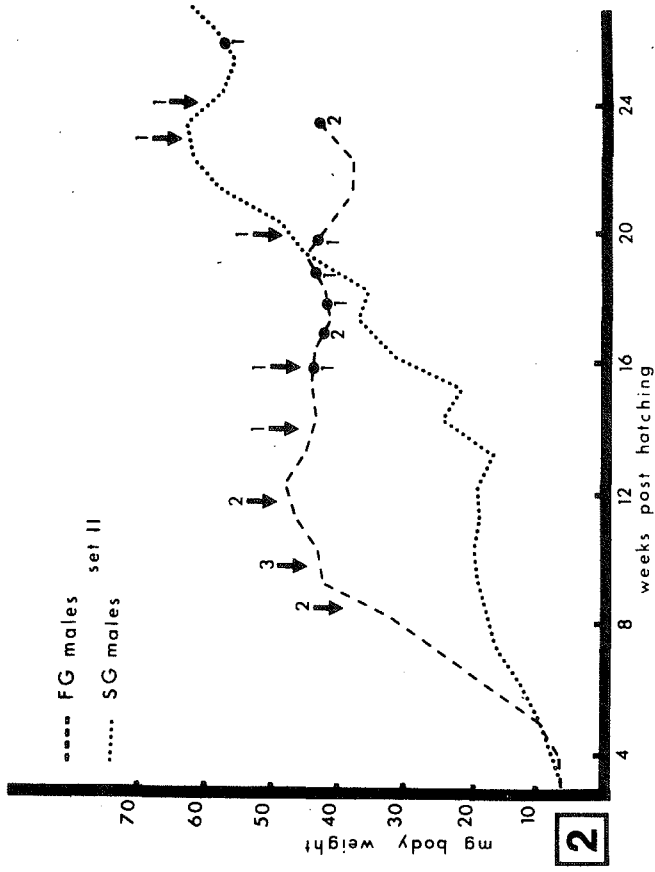
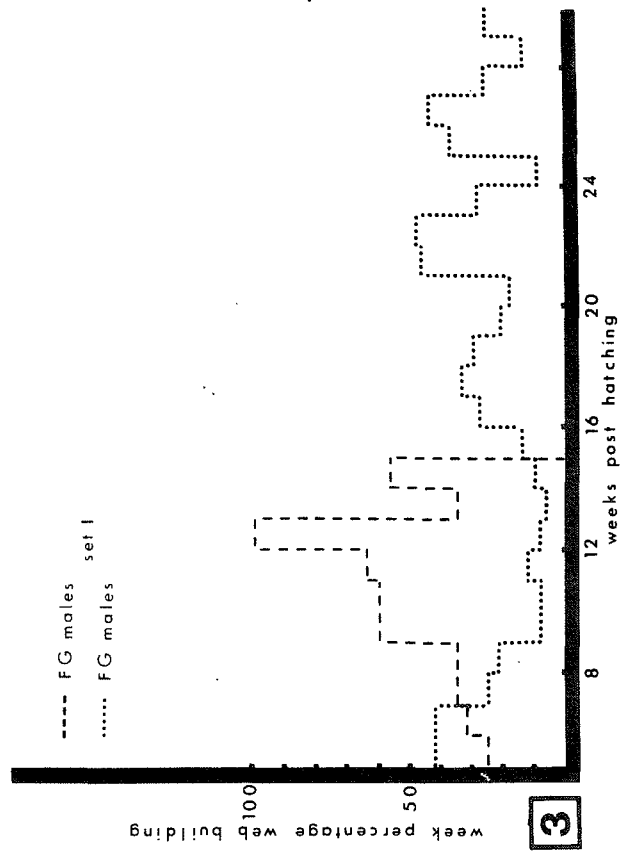
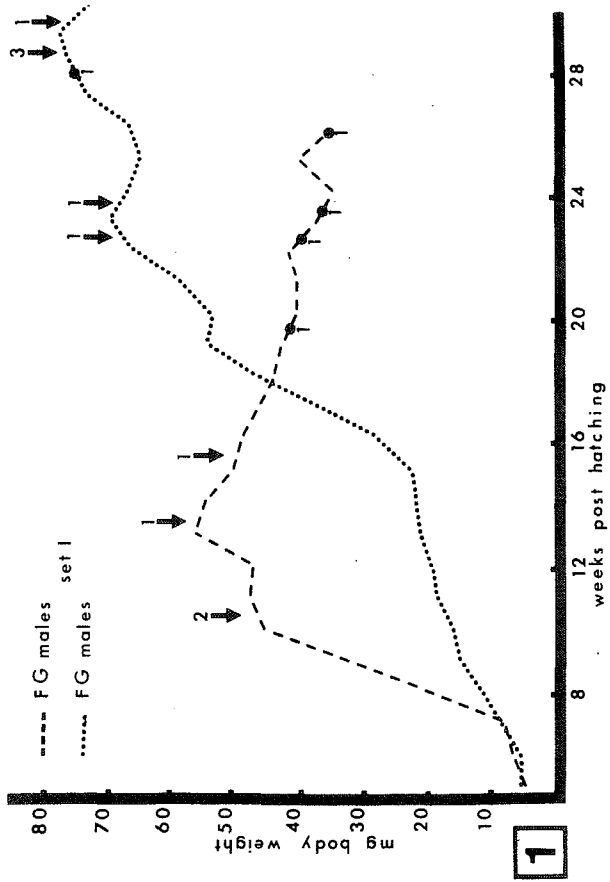
- Abscisses : âge en semaines
- Ordonnées : pourcentage hebdomadaire de construction
- Pointillés : mâles CL
- Tirets : mâles CR.

Comparer avec les courbes de croissance pondérale de la figure 1.

• Figure 4 : Pourcentage de construction des mâles de l'ensemble 2.

- Abscisses : âge en semaines
- Ordonnées : pourcentage hebdomadaire de construction
- Pointillés : mâles CL
- Tirets : mâles CR

Comparer avec les figures 2 et 3.



- Figure 5 : Toile construite par un jeune mâle *Araneus diadematus*.

Les toiles construites par les jeunes mâles CR et CL présentent les mêmes caractéristiques : petite taille et mailles étroites. Les lignes verticales de l'échelle sont distantes de 20 mm.

- Figure 6 : Toile d'un mâle CR presque mature :

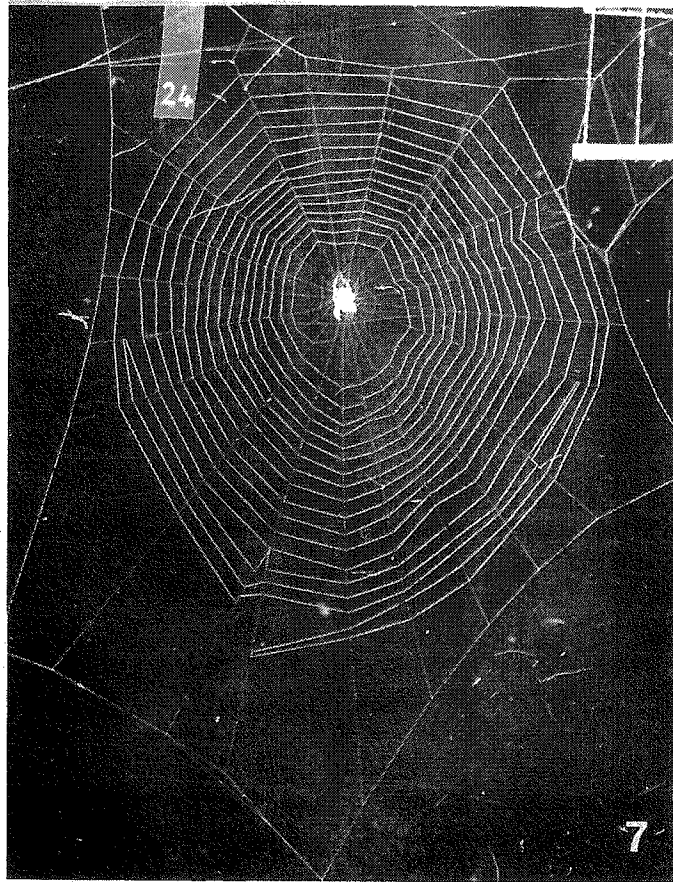
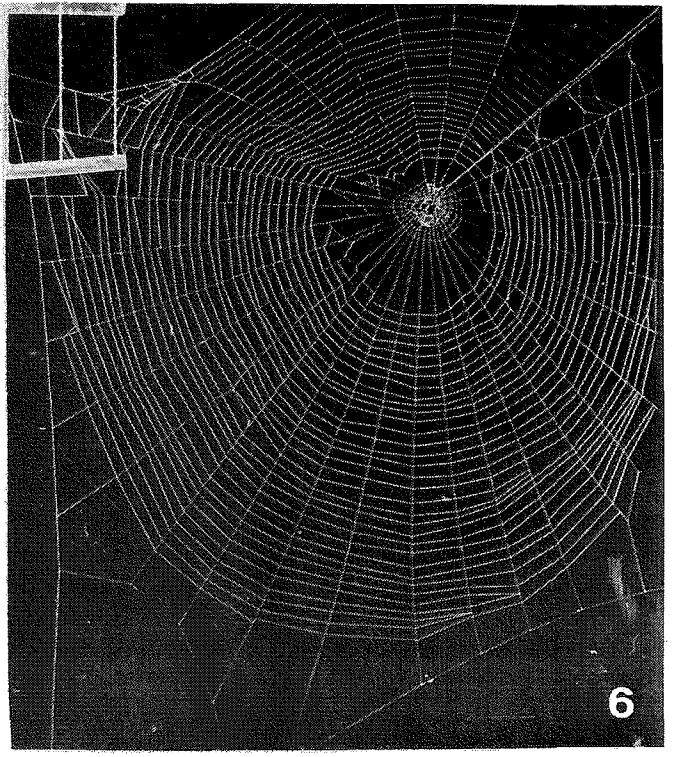
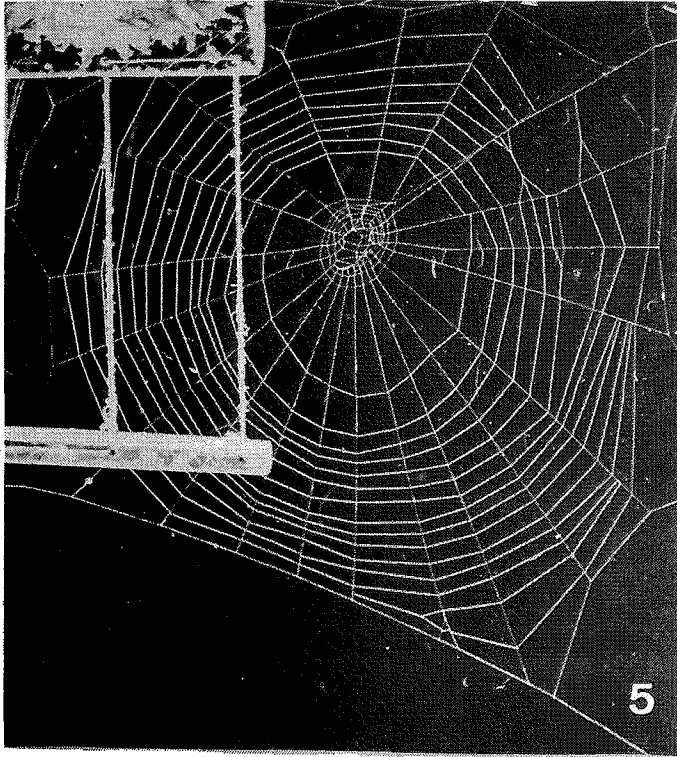
- Poids : 70,1 mg
- Age : 80 jours.

- Figure 7 : Toile d'un mâle CL presque mature :

- Poids : 101 mg
- Age : 175 jours.

La toile construite par le mâle CR a une aire captrice plus grande, une longueur de soie supérieure, une meilleure régularité et des mailles plus petites que la toile construite par le mâle CL (plus lourd).

Les deux photographies ont été agrandies à la même échelle, les lignes verticales étant distantes de 20 mm.



DISCUSSION

J.C. BONARIC :

- En élevant au laboratoire des *Pisaura mirabilis* dans des conditions identiques pour tous les individus (température, humidité, alimentation régulière), nous avons obtenu, en même temps que des femelles, des grands et des petits mâles. Cela peut être lié à un facteur génétique ou hormonal qui limite le nombre de mues dans certains cas, ou modifie la durée de la croissance en agissant sur la vitesse de développement.

P. BONNET :

- Je fais remarquer que chez les Néphiles, Araignées dont le dimorphisme est énorme, les mâles deviennent normalement adultes à la quatrième ou cinquième mue, alors que les femelles doivent muer 10 ou 12 fois pour arriver à cet état. Cependant, dans un élevage, quelques mâles n'arrivent adultes qu'à la 7ème, 8ème ou 9ème mue : ce sont des mâles géants. Il serait intéressant de déterminer la raison de ce gigantisme de certains individus.

Par ailleurs, l'influence de l'alimentation dans le développement des jeunes Araignées est primordiale ; dans les mêmes conditions de température, les individus bien nourris se développent et atteignent leur maturité sexuelle plus vite que ceux qui sont mal approvisionnés. En poussant les choses à l'extrême, j'ai réussi à ce que des Dolomèdes abondamment nourries deviennent adultes en 4 mois (au lieu de 12) et ne vivent que 7 à 8 mois, tandis que des individus parcimonieusement alimentés ont mis 2 ans pour devenir adultes et ont eu une vie totale de 3 ans (alors que la normale est de 18 mois).

R. DARCHEN :

- Y a-t-il clairement deux grands groupes d'Araignées, celui à croissance rapide, celui à croissance lente, sans intermédiaires ? Je signale que chez *Agelena consociata*, les individus de colonies différentes ont significativement des tailles différentes.

R. RAMOUSSE :

- Les mâles *Araneus diadematus* provenant d'un même cocon forment deux groupes et ce sans intermédiaires. Par contre, pour les femelles, il semblerait que les intermédiaires existent.

De la même façon que pour les colonies différentes d'*Agelena consociata*, les individus du premier cocon, dans notre étude, sont généralement

plus grands (12,6 mm) que ceux du second (11,4 mm), mais ils ont un poids significativement supérieur (E1 : 75,7 mg ; E2 : 63,9 mg).

G. LE PAPE :

- Ne peut-on pas penser que, sur le terrain, les mâles à croissance rapide et ceux à croissance lente se placeraient de façon différente, telles que les vitesses de développement deviendraient voisines ?

R. RAMOUSSE :

- Les études de TURNBULL (1964) sur le choix du site de construction d'*Achaearanea tepidariorum* suggèrent que certaines Araignées seraient capables de rechercher un site riche en proies. Dans ce cas, les mâles CR ayant un métabolisme plus actif et donc des besoins plus importants devraient rechercher les sites les plus riches en proies.

B. KRAFFT :

- Obtient-on également deux populations différentes de mâles si la nourriture est distribuée à profusion ?

R. RAMOUSSE :

- L'expérience n'a pas été réalisée à ma connaissance, mais les femelles d'un même cocon nourries également et non en fonction de leur comportement constructeur, se divisent également en deux groupes différents : celui à croissance rapide et longévité courte, celui à croissance lente et longévité longue (REED et WITT, 1972).

B. KRAFFT :

- La différence de taille n'est peut-être pas due seulement à une question de nourriture, car chez *Agelena consociata* où il existe des différences de taille importante entre les individus, on peut admettre que la nourriture est bien distribuée dans une même colonie puisque le repas se fait en commun. Normalement, la femelle fait 8 mm et le mâle 6 mm, or les "grands" mâles sont plus grands que les "petites" femelles.

R. RAMOUSSE :

- La nourriture n'est pas seule en cause. En effet, la quantité de nourriture absorbée par une Araignée, dans l'expérience, est fonction de la fréquence de construction. Et l'on peut penser que les variations de la fréquence de construction sont dues à des seuils de motivation de la faim différente, ou/et des métabolismes différents suivants les animaux.

De la même façon, bien que les Araignées sociales prennent leur repas en commun, n'est-il pas possible que des différences d'appétit ou de

métabolisme expliquent la variation de taille des individus de la même colonie ?

M. VACHON :

- Le problème des grands, des petits mâles, des grandes et des petites femelles se pose chez tous les Arachnides ... Il existe chez les Scorpions, les Pédipalpes (L. FAGE). Il y aurait une réponse à donner, intéressant tous les représentants de la classe. Pensez-vous mettre en cause des conditions internes (métabolisme) plutôt que la variation de conditions externe (alimentation, etc.) ? plutôt, ou en même temps que ... ? Y a-t-il par ailleurs des différences dans le poids des oeufs (quantité de vitellus) au départ du développement ?

R. RAMOUSSE :

- En élevage de laboratoire, en maintenant des conditions homogènes pour tous les individus et en apportant une alimentation régulière et égale pour chaque individu, on obtient de grands et petits animaux, aussi bien avec *Pisaura* (intervention de M. BONARIC) qu'avec *Araneus diadematus* (REED et WITT, 1972). Ceci implique que la variation de taille est commandée par des facteurs internes. Notre travail met en lumière l'importance de la fréquence de construction et donc du métabolisme dans l'apparition de cette variation.

Néanmoins, en élevage de laboratoire, avec des conditions homogènes pour tous les individus mais en les nourrissant plus ou moins abondamment, ceux soumis à une alimentation riche sont plus grands et ont une vitesse de développement plus rapide que ceux recevant une alimentation pauvre (BENFORADO et KISTLER, 1973). La richesse de l'alimentation intervient dans les variations de vitesse de développement.

On peut penser que ces variations de taille et de vitesse de développement sont sous le contrôle de facteurs internes modulés par des facteurs externes.
