

LUDOVICO GIULIO

LA PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT  
CHEZ LES SALTICIDAE (ARANEAE)

**Riassunto** — *La percezione visiva del movimento nei Salticidi (Araneae)*. La rivista riguarda, fra le reazioni comportamentali dei *Salticidae* nel corso della cattura della preda, soprattutto la reazione optomotrice, e le proprietà fisiologiche degli organi visivi che ne sono alla base.

**Summary** — *Visual motion perception by the jumping spiders (Araneae)*. The review is concerned chiefly with the optomotor reaction performed by the jumping spiders during the first phase of the hunting behavior, and the related physiological properties.

**Key words** — Salticidae, Optomotor reaction, Hunting behavior (jumping spiders).

L'analogie suggérée il y a quatre vingt dix ans par Sigmund EXNER (1891) entre l'oeil composé des Insectes et des Crustacés et la périphérie de la rétine humaine, structures sensorielles dotées toutes deux d'un pouvoir séparateur limité mais d'une très grande sensibilité au mouvement, a été étendue par LAND (1972) aux organes visuels dont dispose la famille cosmopolite des *Salticidae*: « By analogy with human vision one can say that the four side eyes <sup>(1)</sup> ...correspond to the peripheral retina — princi-

---

Unità di Biofisica della Percezione del GNCB del CNR, Istituto di Fisiologia Generale e Speciale degli Animali Domestici e Chimica Biologica, Facoltà di Medicina Veterinaria dell'Università di Torino, Orto Botanico, v.le Mattioli 25, 10125 Torino, Italia.

(<sup>1</sup>) Comme écrit MILLOT (1949) le net dimorphisme existant dans les organes visuels des Arachnides a « donné naissance à un vocabulaire d'une extrême confusion ». On parle ainsi d'yeux postbacillaires et prébacillaires, de principaux et secondaires ou accessoires, de médians et latéraux, d'invertis et convertis, d'éversés et inversés, de directs et indirectes. Nous parlerons d'yeux principaux (« principal » ou « main eyes », « Hauptaugen ») essentiellement représentés par les yeux médians antérieurs (AM), et d'yeux latéraux ou secondaires (« side » ou « secondary eyes », « Nebenaugen ») qui comprennent les antérolatéraux (AL), les postéromédians (PM) et les postérolatéraux (PL). Pour un développement exhaustif sur l'anatomie et l'ontogénèse des ocelles des *Araneae* consulter HOMANN (1971). Chez les *Salticidae*, les

pally responsible for low resolution movement detection — the principal eyes to the fovea, concerned with following moving targets and using high acuity to resolve and identify stimuli ».

Le résultat est une très grande capacité de perception du mouvement, phylogénétiquement plus ancienne selon GREGORY (1966), ajoutée à une capacité, probablement d'origine plus récente, de perception de la forme, d'un très bon niveau. La séparation des deux fonctions dans des organes visuels distincts (les yeux latéraux ou secondaires pour le mouvement, les principaux pour la forme) est certainement très avantageuse: pour percevoir les objets en mouvement il suffit d'un pouvoir séparateur non élevé et d'une brève distance focale de l'oeil, tandis qu'un grand champ visuel est nécessaire; pour une analyse détaillée des formes il faut au contraire un pouvoir séparateur tel qu'il peut être offert par un organe tubulaire (et non sphérique), a longue distance focale et à champ visuel très réduit.

La solution « Vertébrés », si nous pouvons nous exprimer ainsi, qui fond en un seul organe les deux fonctions, comporterait, pour les *Salticidae*, à performances égales, un « volume ... at least ten times greater » (LAND, 1981), condition de réalisation évidemment impossible étant donnée la dimension limitée du prosoma.

Le comportement des *Salticidae*, quant aux actes qui conduisent à la capture de petites proies mobiles ou à l'accouplement, sont sans aucun doute « almost entirely based on vision »<sup>(2)</sup> (LAND, 1972); celui-ci s'articule en séquences très complexes qui peuvent, assez sommairement, se diviser en une réaction précoce au mouvement d'un objet de dimensions et de distance appropriées, grâce aux yeux latéraux (réaction ou réponse optomotrice) qui constitue le « primary pattern: orientation » selon FORSTER (1977) et qui a pour but d'aligner le prosoma de l'animal au stimulus, permettant que l'image de ce dernier se projette ainsi sur les rétines des yeux principaux. Cet alignement s'accompagne de mouvement de poursuite (« pursuit ») et, à la suite d'une « pattern recognition » des caractéristiques optiques du stimulus (forme, couleur?), le comportement peut s'orienter vers les préliminaires si complexes et variées qui préludent à l'accouplement (danses nuptiales des mâles, danses constituées par une série d'attitudes spé-

---

quatre paires d'ocelles sont disposées sur trois rangs; au premier rang on trouve les deux yeux principaux (AM) et les deux antérolatéraux (AL); au second les vestigiales PM, et au troisième les PL.

(<sup>2</sup>) Dans la « hunting sequence » il est possible que les chémorecepteurs de contact soient impliqués dans les phases finales de la capture (DREES, 1952); selon FORSTER (1977), il est vraisemblable que les informations acoustiques « promote the activity leading to prey location and the onset of stimulus responses ». Il est possible, tout au moins selon FORSTER, que « the increase in palp movements might then be explained by their involvement in the detection of airborne vibrations ».

ciales et de mouvements saccadés), vers la fuite ou, enfin, vers la capture de la proie. FORSTER (*loc. cit.*) sépare la « primary pattern » de la capture de la proie, dans les unités secondaires « pre-crouch, crouch, jump and fang-pierce », phases caractérisées par les mouvements caractéristiques des pattes, « the body held close to the ground », mouvements qui préparent au saut ou à l'immobilisation finale de la proie.

Chaque phase du comportement prédateur semble fortement conditionnée par l'état de satiété ou non de l'animal (GARDNER, 1964); l'« approaching rate » en direction de la proie de la part de *Salticus scenicus* Clerck semble dépendre du niveau de la température ambiante (DALWIGK, 1973). Les *Salticidae* sont essentiellement des chasseurs diurnes (leurs organes visuels ne disposent pas de *tapetum*, qui aurait pour but de « doubling the effective length of the receptors », LAND, 1981, en augmentant la sensibilité à la lumière): même si le niveau de luminance ambiante qui permet la réalisation du comportement prédateur est supérieur à 250 lx, j'ai pu observer chez un exemplaire de *Heliophanus muscorum* Walck., en captivité, une séquence complète et coordonnée de capture de la proie à 7 lx seulement.

Les *Salticidae* capturent seulement des proies mobiles (DILL, 1975), dont la vitesse angulaire de déplacement est comprise entre  $1^{\circ} \text{ s}^{-1}$  et  $100^{\circ} \text{ s}^{-1}$ , et qui soustendent un angle, par rapport au point nodal moyen de l'oeil, compris entre  $0,75^{\circ}$ , LAND (1972) recherches sur *Metaphidippus aeneolus* Curtis, et  $5,5^{\circ}$ , DILL (1975) recherches sur *Salticus scenicus* Clerck. Selon FORSTER (*loc. cit.*), *Trite auricoma* Urquhart et *Trite planiceps* Simon ils « aperçoivent » des proies (en prenant une posture particulière) quand celles-ci sont à des distances comprise entre 25 et 75 cm.

Comme nous l'avons dit, le premier événement de la séquence stéréotypée de la capture de la proie consiste dans la réaction optomotrice. Entre le début « physique » du stimulus et le début de la réponse il y a une latence qui est généralement de brève durée; des observations personnelles sur la latence de la « turn reaction » de *Heliophanus muscorum* Walck. à la suite d'une stimulation avec des spirales (d'Archimède ou hyperbolique) mises en rotation ont pu démontrer que:

1) Le « temps de réaction » (« reaction time ») semble être inversement proportionnel à la vitesse angulaire d'expansion ou de contraction apparente de la figure géométrique (spirale d'Archimède ou arithmétique): ceci signifie que, à égale vitesse de rotation de la mire, la latence est d'autant plus grande qu'est plus grande la distance animal-mire. En nous rapportant au « monde réel » nous pouvons conclure que les réactions sont d'autant plus promptes qu'est plus grande la vitesse angulaire du stimulus.

2) En utilisant des spirales hyperboliques mises en rotation comme stimulus, il ne semble pas y avoir un rapport direct entre la distance animal-mire et le temps de réaction. Probablement un comportement de ce genre reflète l'existence d'une compensation entre l'effet distance (qui devrait augmenter la durée du temps de réaction) et la non-uniforme vitesse angulaire d'expansion ou de contraction apparente de la figure géométrique (voir GIULIO, 1980).

3) Les temps de réaction sont compris (valeurs extrêmes) entre 0,11 et 0,38 s.

Un second aspect de la réaction optomotrice concerne la vitesse avec laquelle cet acte moteur est exécutée par l'animal. Dans ce but, en utilisant toujours des mires sur lesquelles on dessinait des spirales, il a été possible d'établir que:

1) La réponse optomotrice, surtout quand l'angle entre l'axe longitudinal du prosoma et la mire est d'amplitude notable (toujours inférieur à la limite postérieure du champ visuel des yeux posterolatéraux qui est, pour *Metaphidippus* sp. d'environ 170° (LAND, 1972); pour *Heliophanus* sp. l'angle limite pour une réponse optomotrice est compris, selon les individus, entre 165 et 170° (GIULIO, 1980), cette réponse donc, est accomplie en plusieurs phases.

Dans le cas plus simple, à une première phase de rotation très rapide telle qu'elle puisse aligner l'animal et la mire, suit une période, plus ou moins longue de réglage de la collimation. A ce propos il est bon de rappeler que les « unités secondaires » de l'orientation, décrites par FORSTER (*loc. cit.*), et qui consistent en une période d'« alert » caractérisée par une attitude typique de vigilance, suivie par un « swivel », qui consiste en un mouvement de « twisting » tel qu'il permet d'aligner le prosoma et la mire, tandis que entre le prosoma et l'abdomen se forme un angle d'amplitude variable, et enfin le véritable « alignment » de l'axe longitudinal de l'abdomen à celui du prosoma, ne sont pas toujours tous présents et ne sont pas de toute façon facilement analysables.

La réaction optomotrice, étudiée avec une méthode cinématographique, apparaît essentiellement, dans sa première phase, une réaction de type « balistique » sans feed-backs de nature visuelle. Ceci signifie que, une fois que le « presetting » moteur de la « turning reaction » est organisé (latence, vitesse angulaire du « turn », durée du « turn ») cette première phase se fait sans corrections apparentes, avec une vitesse angulaire qui peut être souvent beaucoup plus grande que celle du stimulus (de 6,2 à 8,9 jusqu'à un maximum de 20 fois la vitesse angulaire du stimulus (GIULIO, 1979)).

Comme l'écrit LAND (1972) l'araignée roule vers la mouche située initialement à un certain angle par rapport à son axe longitudinal: ensuite la « turn reaction » se déclenche, elle porte la proie en correspondance du champ visuel des yeux principaux. Il est toutefois possible que la réaction se réalise, en immobilisant le prosoma de l'araignée grâce à des artifices appropriées, comme rotation d'un substrat mobile et léger tenu entre les pattes, tandis que évidemment l'alignement entre le stimulus et l'animal reste essentiellement inchangé. De cette façon on peut confirmer que la rotation (de l'animal ou du substrat tenu par l'animal entre les pattes) a la même entité, et que cette réaction est certainement indépendante de n'importe quel type de « visual feed-back ».

Souvent la réaction optomotrice, du moins chez *Metaphidippus* sp., n'est pas complète, mais elle s'arrête après 10-20° indépendamment de l'angle initial animal-mire (« partial turn »). Ceci pourrait favoriser du moins selon l'interprétation de LAND (1972) « move the stimulus to a new patch of retina unstimulated and therefore not habituated ».

En conclusion, la réponse optomotrice des *Salticidae* appartient (voir MITTELSTAEDT, 1962) à l'« open type of control system ». Quand les dimensions angulaires du stimulus excèdent une certaine mesure (chez *Heliophanus* sp., 14-15°), la réaction s'accompagne, ou est suivie, par une rétrocession (« avoidance effect », GIULIO, 1979 et 1980). Le temps de complément de l'alignement est, comme on l'a déjà annoncé, assez constant jusqu'à un angle (« starting angle ») entre axe longitudinal du prosoma et mire d'environ 0,7 rad (1 rad = environ 57° 17'); au delà, et jusqu'à 3 rad, le temps se prolonge de façon évidente. Le contrôle de l'orientation, et donc de la réaction optomotrice, est dû aux « side eyes » (yeux indirects ou latéraux): par exemple, les ocelles postérolatéraux (PL) de *Phidippus johnsoni* (LAND, 1969) qui localisent le mouvement des objets en un champ de 135°, possèdent un diamètre cornéen de 300  $\mu$ m et une distance focale de 254  $\mu$ m. La séparation entre chaque photorécepteur est d'environ 4,5  $\mu$ m. L'acuité visuelle (pouvoir séparateur angulaire) est de l'ordre de grandeur de 1°. Chez *Metaphidippus aeneolus* des mesures soignées de LAND (1972) fournissent, pour les ocelles PL, 174  $\mu$ m de distance focale, 174  $\mu$ m pour le diamètre de la pupille d'entrée, et une valeur de 59' pour la plus petite séparation entre les cellules photoreceptrices. Les mesures pour les ocelles antérolatéraux (AL) sont très semblables (256, 174  $\mu$ m et, respectivement, 27').

La qualité de l'image donnée par la rétine dépend, comme l'on sait, d'un « physical limit of resolution » lié à la diffraction de la lumière imposée par le dimensions de l'ouverture du système optique (diamètre de

la pupille). Pour un « grating-test », le contraste de l'image se rapproche de zéro quand un cycle du « grating » soustend un angle égal à  $\lambda/d$ ,  $\lambda$  est la longueur d'onde de la lumière incidente et  $d$  est le diamètre de la pupille d'entrée. En utilisant les mesures reportées plus haut, la valeur de  $\lambda/d$  est égale que ce soit pour les AL ou les PL à 9,9' (contre, par exemple, 0,57' pour l'homme). Puisque au dessous de cet angle, aucune information spatiale n'est disponible, il est intéressant de comparer la « minimum receptor separation » exprimée en minutes d'arc, et les valeurs de  $\lambda/d$ . Les résultats (27' de MRS pour les AL et 59' pour les PL) démontrent clairement que « the optical resolution is much better than the physiological resolution » (LAND, 1972). Nous verrons plus loin comment les choses peuvent changer sensiblement dans le cas des ocelles principaux.

Les données non récentes de DZIMIRSKI (1959) donnent un *minimum separabile* pour les ocelles latéraux d'environ 35' (*Marpissa radiata* Grube).

On a déjà dit que le champ visuel des « side eyes » est beaucoup plus vaste. Remarquons que les ocelles AL ont un « overlap » frontal de vision binoculaire de 25-30° (LAND, 1969a, b; 1971).

Un dernier problème concerne la sensibilité spectrale et l'éventuelle présence d'une vision des couleurs dans les yeux latéraux. Les données que nous possédons (YAMASHITA et TATEDA, 1976) démontrent, grâce à des enregistrements électrorétinographiques, que les ocelles latéraux AL et PL de *Menemerus confusus* Boes. & Str. possèdent « a single type of visual cell with a maximum spectral sensitivity at about 535-540 nm ». Ceci exclut toute possibilité d'une sensibilité chromatique. Remarquons toutefois que le maximum de sensibilité spectrale correspond assez bien (même si il est un peu inférieur) au maximum de sensibilité photopique pour l'oeil humain.

Au regard du connu et important modèle de Hassenstein-Reichardt (HASSENSTEIN, 1958; FERMI et REICHARDT, 1963; GÖTZ, 1968; REICHARDT, 1970; REICHARDT et POGGIO, 1976; PICK, 1976; BRAITENBERG, 1977) sur la perception du mouvement de la part de l'oeil composé des Insectes (tout en soulignant la nette différence morphologique et fonctionnelle existant entre les ocelles des *Araneae* et les yeux composés) on peut remarquer:

1) Que le postulat que le mouvement « is perceived on the basis of computation of the inputs of two neighboring channels » (BRAITENBERG, 1977; confirmé par ZAAGMAN *et al.*, 1977: la réaction maximale des « horizontally selective movement detectors » dans le lobula complex de la mouche bleue de la viande s'obtient par stimuli « which move with a stepwidth equal to  $\Delta\phi_n$ , ou  $\Delta\phi_n$  est l'angle effectif interommatidial, semble

confirmé par les expériences, d'ailleurs encore largement insuffisantes, conduites avec des stimuli portant à un apparent « phi-movement ».

2) Des expériences de REICHARDT *et al.* il ressort que la réaction optomotrice augmentée d'autant plus que « movement detectors are stimulated in parallel » et d'autant plus que « movement detectors are stimulated one after others ». Les deux conditions peuvent être présentes dans la « starting position » à brève distance de la mire qui, comme on l'a dit, conduit à des réponses optomotrices de vitesse angulaire beaucoup plus élevée que lorsque la distance de la « starting position » par rapport à la mire est plus grande.

3) Puisque la différence de temps  $\Delta t$  avec laquelle deux récepteurs « élémentaires » voient une identique séquence temporelle des événements est d'autant plus petite, que la vitesse angulaire d'expansion ou contraction du stimulus (spirale d'Archimède) est plus grande (par exemple, intersection de la courbe avec l'axe x), l'hypothèse de REICHARDT de la « multiplicative interaction as a basis of the perception of movement between two receptors » peut être une interprétation valable du fait que la réponse, dans nos expériences, est d'autant plus rapide que la vitesse angulaire du stimulus est plus grande. Selon REICHARDT *et Coll.*, en effet (voir BRAITENBERG, *loc. cit.*), le centre de tout « movement detector » consiste en un élément au moyen duquel les signaux provenant de canaux adjacents sont multipliés l'un l'autre. Étant donné  $f_1(t)$  et  $f_2(t)$  les inputs provenant de deux « neighboring visual channels » en fonction du temps, et dont le « shift » temporel dépend évidemment de la vitesse  $v$  avec laquelle le stimulus se déplace, on postule l'intervention d'une « short-term memory »<sup>(3)</sup> qui transforme l'input  $f_1(t)$  en une fonction  $f^+_1(t)$  dont le signal résulte, selon l'expression de BRAITENBERG (*loc. cit.*), « smudged ». Le signal est comparé à l'input  $f_2(t)$ . Il est maintenant évident que le produit  $f^+_1(t) \cdot f_2(t)$ , calculant la moyenne par rapport au temps, est d'autant plus grand qu'est plus petit le  $\Delta t$  entre  $f_1(t)$  et  $f_2(t)$  (c'est à dire autant plus grande qu'est la vitesse avec laquelle se déplace le stimulus).

(3) La « short-term memory », dans ce cas « short-term visual store », STVS, ou « iconic memory », selon DI LOLLO (1977) ne serait pas, du moins chez l'homme, « a memory store », mais plutôt l'effet de processus nerveux codificateurs de durée finie. Ceci signifie que, entre autre, la durée de la « iconic memory » serait liée négativement à la durée du stimulus inducteur, puisqu'elle commencerait avec l'« onset » de la présentation du stimulus, et aurait une durée définie. Elle serait donc disponible seulement pour une durée du stimulus non supérieure à une valeur maximale. Selon les résultats « classiques » (voir, par exemple, AVERBACH et SPERLING, 1961), la STVS est une composante de mémoire à décroissance rapide et progressive; dans des conditions particuliers d'expériences, et pour l'homme, la mémoire iconique atteint le niveau asymptotique après environ 0,5 s. Les données manquent pour les animaux.

A travers la réaction optomotrice les *Salticidae* portent l'image du stimulus en correspondance des champs visuels des yeux médians antérieurs. Les C.V., étant donnée la structure particulière des yeux principaux, sont d'extension très limitée ( $5^\circ$  horizontalement et  $20^\circ$  verticalement (LAND, 1981); remarquons que la réaction optomotrice quand le « starting angle » entre l'axe corporel de l'animal et le centre de la mire est  $\pm 5^\circ$ , se limite, quand il existe, à une pure retrocession (GIULIO, 1979).

Comme l'a démontré DREES (*loc. cit.*), les yeux médians antérieurs sont hautement spécialisés pour permettre, sur la base d'une discrimination de la forme soignée, la distinction entre proie et partenaires en puissance. Ces performances sont obtenues:

1) En fonction d'une considérable distance focale des yeux AM malgré la masse exiguë de l'animal. Chez *Phidippus johnsoni* (LAND, 1969), un diamètre cornéen de  $580 \mu\text{m}$  s'accompagne d'une distance focale de  $767 \mu\text{m}$ . Chez *Metaphidippus aeneolus*, toujours selon les mesures de LAND (1972), à une distance focale de  $512 \mu\text{m}$  s'accompagne une diamètre de la pupille d'entrée de  $267 \mu\text{m}$ : ceci signifie une  $\lambda/d$  égale à  $6,4'$  ( $\lambda = 0,5 \mu\text{m}$ ).

2) Une « minimum receptor separation » de seulement  $2 \mu\text{m}$  (*Phidippus* sp.) et de  $11'$  (couche n. 1 des récepteurs: *Metaphidippus* sp.). La plus grande densité des cellules photoréceptrices a comme conséquence une meilleure utilisation, aux fins de l'acuité visuelle, de la « potential optical resolution ».

3) En correspondance au modeste C.V., le nombre absolu des récepteurs est très inférieur dans les quatre couches des yeux médians antérieurs ( $10^3$ ), par rapport au  $8 \cdot 10^3 - 1,6 \cdot 10^4$  récepteurs pour chaque oeil PL ou les  $3 \cdot 10^3 - 6 \cdot 10^3$  pour chaque oeil AL (LAND, 1972).

La récente découverte d'un système à téléobjectif dans les yeux principaux (avec agrandissement de l'image sur la rétine égale à  $1,5 \times$ : recherches conduites sur *Portia fimbriata* Doleschall, WILLIAMS et McINTYRE, 1980) accentue encore les possibilités que ces animaux ont d'une fine perception des détails; les capacités de discrimination visuelle spatiale sont, chez les *Salticidae*, « three times better than that of any Insects, and better than any Invertebrate, except for the Cephalopod Molluscs » (LAND, 1972).

Par contre, l'ouverture numérique est très faible: restant chez les *Araneae*, le nombre de photons absorbées par récepteur, à égalité de luminance, est chez *Dinopis* sp., chasseur à vie nocturne,  $2 \cdot 10^3$  fois plus grande que chez *Phidippus* sp.

Toutefois, les yeux médians antérieurs chez *Menemerus confusus* Boes. & Str. présentent le phénomène, découvert par RUCK et JAHN (1954) dans l'oeil composé de l'isopode *Lygia occidentalis* Dana, et analysé par GIULIO et LUCARONI (1967) dans l'oeil composé de l'orthoptère *Schistocerca gregaria* Forsk., de l'« hypersensibilité » (« hypersensitivity »).

En enregistrant l'ERG, ou les potentiels de récepteur<sup>(4)</sup>, YAMASHITA et TATEDA (1976) ont pu démontrer un accroissement de l'amplitude de la réponse pour des stimulations répétées, avec un maximum pour des intervalles compris entre 3 et 5 s. Comme pour *Schistocerca gregaria*, la sensibilité de la cellule photoréceptrice est plus grande dans les 60 s consecutive à la stimulation que dans les conditions d'adaptation à l'obscurité. L'hypersensibilité semble être commune à beaucoup d'organes visuels des Arthropodes et pour cela la tentative d'interprétation behavioriste de YAMASHITA et TATEDA, qui suggèrent l'intervention d'une augmentation de sensibilité (par ex., envers les petites proies) pour chaque mouvement oculaire capable de déplacer l'image sur la rétine, n'est pas très convaincante.

Comme nous savons, beaucoup d'espèces de *Salticidae* possèdent des livrées vivement colorées; PECKHAM et PECKHAM démontrent, dans le lointain 1894, qu'en variant les couleurs typiques des femelles vivantes des *Salticidae*, on réduisait fortement l'ensemble des complexes activités du mâle qui préludent à l'accouplement.

Plus récemment, CRANE (1949) démontra que la couleur jaune du clypeus de *Corytala xantopa* est essentiel comme « releaser » pour déclencher les danses nuptiales. KÄSTNER (1950) a pu observer, chez *Evarcha falcata*, des comportements tels à suggérer une vision des couleurs. La rétine des yeux médians antérieurs, selon LAND (1972), est composée par quatre couches des cellules photoréceptrices: la couche plus profonde correspondrait au foyer postérieur pour la lumière rouge provenant de l'infini; la seconde pour la lumière bleu-vert, la troisième pour le violet et l'ultraviolet voisin, la plus superficielle enfin pour l'UV. La plus simple interprétation de cette structure complexe est que chaque couche possède des cellules photoréceptrices douées d'un photopigment approprié et différent. La couche la plus superficielle (la quatrième selon la numération de LAND) contient

(4) La polarité et la forme d'onde de l'ERG varie avec la variation de la position de l'électrode active. Enregistré par la surface antérieure de la rétine, l'ERG apparaît constituée par un potentiel négatif, avec une phase initiale rapide (surtout pour les hautes intensités de stimulus) suivie par un « steady state » de voltage très inférieur, et qui persiste jusqu'à ce que dure le stimulus lumineux (YAMASHITA et TATEDA *loc. cit.*). Forme et polarité sont donc tout à fait semblable à celles rencontrés chez *Tegenaria* sp. par GIULIO (1962). Les potentiels de repos des cellules photoréceptrices (enregistrements intracellulaires) atteignent les 20-40 mV. La stimulation lumineuse induit un potentiel de récepteur dépolarisant semblable à celui obtenu dans les ocelles de *Lycosidae*, par DE VOE (1972).

les récepteurs dont la partie terminale a l'aspect d'ovoïde orienté à angle droit par rapport à la lumière incidente (les segments terminaux des récepteurs des autres couches sont orientés parallèlement à l'axe visuel). Il est possible, comme le démontrèrent MAGNI *et al.* dans les yeux principaux des *Lycosidae* (1964, 1965), que cette couche soit douée de la capacité d'analyse du plan de la lumière polarisée rectilignement.

L'hypothèse d'une sensibilité chromatique des ocelles médians antérieurs des *Salticidae* a été confirmé chez *Phidippus regius* par DE VOE et ZVARGULIS (1967) et par DE VOE (1975). On a identifié des cellules UV-sensibles (point de sensibilité maximum 370 nm), des cellules sensibles au vert (point à 532 nm) et des cellules sensibles au vert et à l'UV (pointes à 370 et 525 nm): il est possible, selon DE VOE, que *Phidippus* possède, sur ces bases, « the potential for dichromatic color vision ».

Les recherches de YAMASHITA et TATEDA (1976) sur la vision des couleurs dans les yeux principaux de *Menemerus confusus* Boes. & Str. ont conduit à l'identification de quatre types des cellules avec des pointes de plus grande sensibilité à 360, 480-500, 520-540 et 580 nm respectivement (UV, bleu, vert, et jaune-orangé). L'ERG enregistré par la partie postérieure de la rétine est surtout influencé par des lumières à longue  $\lambda$ , tandis que celui enregistré par la partie antérieure (vers la cornée) est influencé par des  $\lambda$  plus brèves. Ceci semblerait confirmer l'hypothèse de LAND que chaque couche de récepteurs contient un photopigment particulier.

Les yeux principaux sont dotés, enfin, d'amples possibilités de mouvement à trois degrés de liberté, comme les mouvements exécutés par nos yeux. La différence plus significative réside dans le fait que dans le cas des *Salticidae*, c'est la rétine que se déplace par rapport à l'appareil dioptrique, exécutant pour cela une espèce de « balayage » d'une image stationnaire.

Très intéressant est le fait, démontré par LAND (1969) que les 6 muscles oculaires sont constitués par une seule unité motrice, innervée par un seul axon moteur; chaque nerf oculomoteur est donc constitué par un maximum de 6 axons moteurs.

Les principaux mouvements oculaires présents chez les *Salticidae* sont (voir LAND, 1972):

- 1) Activité spontanée. Il s'agit de mouvements qui ne correspondent pas à des stimuli particuliers dans le C.V.
- 2) Saccades. Il s'agit de mouvements voisins à ceux décrits, sous ce nom, dans notre espèce, et qui portent l'image d'un objet en correspondance de la rétine des yeux principaux.

3) Mouvements de « tracking ». Ce sont des mouvements de poursuite d'un objet mobile avec un éventuel retour aux conditions de départ (dans le cas d'objets constitués par des bandes noires et blanches alternées, un retour au centre est effectué, pour simuler une sorte de nystagmus (DZIMIRSKI, 1959)).

4) Mouvements de « scanning ». Il s'agit de mouvements de déplacement dans un sens ou dans d'autre des rétines surtout après un mouvement de « tracking ». Puisque les mouvements de « scanning » ont lieu dans la période qui suit immédiatement la perception d'un objet dans le C.V., il est possible que l'animal les utilise pour une correcte identification de l'objet lui-même. A ce propos est intéressante la suggestion de LAND (1972) fondée sur des observations behavioristes de DREES (1952), observations conduites sur *Epiblemum* (= *Salticus*) *scenicum*. Selon DREES, les individus de *Epiblemum* se reconnaissent entre eux en fonction des angles que les pattes font avec la verticale. Les actes préliminaires de l'accouplement, par ex., sont déclenchés par des « leurres » ou les angles des « pattes » par rapport à la verticale s'approchent de 25-30°.

Selon LAND (1972) la composante torsionnelle des mouvements de « scanning » serait en état de superposer l'image rectiligne des pattes sur une série hypothétique de récepteurs (« receptor field ») rangés par constituer, avec le S.N.C., un « edge or line detector ». De cette façon pourrait avoir lieu la reconnaissance du « partner », et d'autres importantes caractéristiques comme, par ex., la couleur.

Les possibilités offerts par la vision ont certainement atteint, dans la famille des *Salticidae*, des niveaux assez élevés. Le point le plus intéressant est peut-être dans le fait que ce niveaux ont été atteints, à travers des solutions en grand partie originales, avec une extrême parcimonie d'espace et une grande pauvreté du nombre des éléments sensoriels et nerveux. But des futures recherches sera celui d'identifier les systèmes de contrôle qui permettent, en fonction des différents inputs, l'extrinsication des comportements les plus divers.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AVERBACH E., SPERLING G. (1961) - Short-term storage of information. *En*: E. CHERRY, Ed., *Information Theory*. Butterworth, London, pp. 196-211.
- BRAITENBERG V. (1977) - On the texture of brains. *Springer-Verlag*. New York.
- CRANE J. (1949) - Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. Part IV. An analysis of display. *Zoologica*, **34**, 159-214.

- DALWIGK H.B. (1973) - Ueber die Temperaturabhängigkeit von Instinkthandlungen bei Libellenlarven (*Aeshna cyanea*, Müll.) und Springsspinnen (*Salticus scenicus* Clerck). *Zool. Anz.*, **190**, 361-380.
- DE VOE R.D. (1972) - Spectrally-different cells in principal eyes of jumping spiders. *IV International Biophysics Congress, Moscow, E*, XVI-a, 2/10.
- DE VOE R.D. (1975) - Ultraviolet and green receptors in principal eyes of jumping spiders. *J. gen. Physiol.*, **66**, 193-207.
- DE VOE R.D., ZVARGULIS J.E. (1967) - Spectral sensitivities of vision in wolf spiders and jumping spiders. *Fedn. Proc. Fdn. Am. Socs. exp. Biol.*, **26**, 655.
- DILL L.M. (1975) - Predatory behavior of the zebra spider, *Salticus scenicus* (Araneae: Salticidae). *Can. J. Zool.*, **53**, 1284-1289.
- DI LOLLO V. (1977) - Temporal characteristics of iconic memory. *Nature, Lond.*, **267**, 241-243.
- DREES O. (1952) - Untersuchungen ueber die angeborenen Verhaltensweisen bei Springsspinnen (Salticidae). *Z. Tierpsychol.*, **9**, 169-207.
- DZIMIRSKI I. (1959) - Untersuchungen ueber Bewegungssehen und Optomotorik bei Springsspinnen (Salticidae). *Z. Tierpsychol.*, **16**, 385-402.
- FERMI G., REICHARDT W. (1963) - Optomotorische Reaktion der Fliege *Musca domestica*. *Kybernetik*, **2**, 15-28.
- FORSTER L.M. (1977) - A qualitative analysis of hunting behavior in jumping spiders (Araneae: Salticidae). *N.Z. J. Zool.*, **4**, 51-62.
- GARDNER B.T. (1964) - Hunger and sequential responses in the hunting behavior in jumping spiders. *J. comp. Physiol. Psychol.*, **58**, 164-173.
- GIULIO L. (1962) - L'elettroretinogramma ocellare in *Tegenaria* (Araneae Agelenidae). 1. Caratteristiche del potenziale di illuminazione. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, **38**, 910-912.
- GIULIO L. (1979) - Optomotor responses of the jumping spider *Heliophanus muscorum* Walck. (Araneae, Salticidae) elicited by turning spiral. *Monitore zool. ital. (N.S.)*, **13**, 143-157.
- GIULIO L. (1980) - Analysis of the optomotor reaction of *Heliophanus muscorum* Walck. (Araneae, Salticidae) induced by rotating spirals. *Monitore zool. ital. (N.S.)*, **14**, 211-220.
- GIULIO L., LUCARONI A. (1967) - « Test-flash » interaction in the electroretinographic response of the compound eye. *Experientia*, **23**, 542-543.
- GÖTZ K.G. (1968) - Flight control in *Drosophila* by visual perception of motion. *Kybernetik*, **2**, 199-208.
- GREGORY R.L. (1966) - Eye and brain: the psychology of seeing world. *Univ. Lib. Weidenfeld & Nicholson*, London.
- HASSENSTEIN B. (1958) - Ueber die Wahrnehmung der Bewegung von Figuren und unregelmässigen Helligkeitsmustern. *Z. vergl. Physiol.*, **40**, 556-592.
- HOMANN H. (1971) - Die Augen der Araneae. *Z. Morphol. Tiere*, **69**, 201-272.
- KÄSTNER A. (1950) - Reaktionen der Hupfspinnen (Salticiden) auf unbewegte farblose und färbige Gesichtsstreife. *Zool. Beitr.* **1**, 13-50.
- LAND M.F. (1969a) - Structure of the retinae of the principal eyes of jumping spiders

- (Salticidae, Dendryphantinae) in relation to visual optics. *J. exp. Biol.*, **51**, 443-470.
- LAND M.F. (1969b) - Movements of the retinae of jumping spiders (Salticidae, Dendryphantinae) in response to visual stimuli. *J. exp. Biol.*, **51**, 471-493.
- LAND M.F. (1971) - Orientation by jumping spiders in the absence of visual feed-back. *J. exp. Biol.*, **54**, 119-139.
- LAND M.F. (1972) - Mechanisms of orientation and pattern recognition by jumping spiders (Salticidae), pp. 231-247. En: R. WEHNER, Ed., Information processing in the visual system of Arthropods. *Berlin, Springer-Verlag*, pp. XII-334.
- LAND M.F. (1981) - Optics and vision in invertebrates, pp. 471-592. En: H. AUTRUM, Ed., Handbook of sensory Physiology, vol. VII/6 B, *Berlin, Springer-Verlag*, pp. X-632.
- MAGNI F., PAPI F., SAVELY H.E., TONGIORGI P. (1964) - Research on the structure and physiology of the eyes of a lycosid spider. II. The role of different pairs of eyes in astronomical navigation. *Archs. ital. Biol.*, **102**, 123-136.
- MAGNI F., PAPI F., SAVELY H.E., TONGIORGI P. (1965) - Research on the structure and physiology of the eye of a lycosid spider. III. Electroretinographic responses to polarised light. *Archs. ital. Biol.*, **103**, 146-158.
- MILLOT J. (1949) - Classe des Arachnides (Arachnida). I. Morphologie générale et anatomie interne. En: P.P. GRASSÉ, Ed., *Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie*, Vol. 6, *Masson Paris*, pp. 263-319.
- MITTELSTAEDT H. (1962) - Control system of orientation in insects. *A. Rev. Entomol.*, **7**, 177-198.
- PECKHAM G.W., PECKHAM E.G. (1894) - The sense of sight in spiders with some observations on the color sense. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, **10**, 231-261.
- PICK B. (1976) - Visual pattern discrimination as an element of the fly's orientation behavior. *Biol. Cybern.*, **23**, 171-180.
- REICHARDT W. (1970) - The insect eye as a model of analysis of uptake transduction and processing of optical data in the nervous system. En: 34 Physikertagung Salzburg. *Teubner, Stuttgart*, pp. 314-353.
- REICHARDT W., POGGIO T. (1976) - Visual control of orientation behavior in the fly. Part I. A quantitative analysis. *Q. Rev. Biophys.*, **9**, 311-375.
- RUCK P., JAHN T.I. (1954) - Electrical studies on the compound eyes of *Lygia occidentalis* Dana (Crustacea Isopoda). *J. Gen. Physiol.*, **2**, 189-198.
- WILLIAMS D.S., MCINTYRE P. (1980) - The principal eyes of a jumping spider have a telephoto component. *Nature, Lond.*, **288**, 578-580.
- YAMASHITA S., TATEDA H. (1976a) - Hypersensitivity in the anterior median eye of a jumping spider. *J. exp. Biol.*, **65**, 507-516.
- YAMASHITA S., TATEDA H. (1976b) - Spectral sensitivities of jumping spider eyes. *J. comp. Physiol.*, **105**, 29-41.
- ZAAGMAN W.H., MASTERBROEK H.A.K., BUYSE T., KUIPER J.W. (1977) - Receptive field characteristics of a directionally selective movement detector in the visual system of the blowfly. *J. comp. Physiol.*, **116**, 39-50.