

Organisation temporelle du comportement constructeur chez huit espèces d'Argiopidées

R. RAMOUSSE¹

Résumé

Toutes les espèces étudiées sont essentiellement nocturnes. *Araneus umbraticus*, *A. quadratus*, *Argiope obscuripes* et *Zygiella x-notata* ne construisent qu'une seule toile en fin de nuit. *Araneus diadematus*, *A. cucurbitinus*, *A. sclopetarius* et *A. dalmaticus* construisent soit en début soit en fin de nuit. Elles peuvent construire plusieurs toiles successives au cours du même cycle de 24 heures.

Néanmoins, quel que soit l'espèce considérée, à une toile construite tôt après la chute de la lumière, succède une toile plus tardive. La durée du comportement constructeur, varie avec le moment de construction dans le cycle de 24 heures.

Ces éléments comportementaux sont discutés à la lumière des données taxonomiques et écologiques.

Resumen

Todas las especies estudiadas son esencialmente nocturnas. *Araneus umbraticus*, *A. quadratus*, *Argiope obscuripes* y *Zygiella x-notata*, construyen sólo una tela al final de la noche. *Araneus diadematus*, *A. cucurbitinus*, *A. sclopetarius* y *A. dalmaticus*, construyen tanto al principio como al final de la noche. Pueden construir sucesivamente varias telas durante un ciclo de 24 horas.

Sin embargo, independientemente de la especie, a una tela construida al oscurecer, sucede otra tela más tardía. El tiempo del comportamiento constructor, varía según el momento de construcción dentro de un ciclo de 24 horas.

Estos estudios del comportamiento son discutidos a la luz de datos taxonómicos y ecológicos.

Summary

All of the species studied are nocturnal. *Araneus umbraticus*, *A. quadratus*, *Argiope obscuripes* and *Zygiella x-notata*, build only one web at the end of the night. *Araneus diadematus*, *A. cucurbitinus*, *A. sclopetarius* and *A. dalmaticus*, build at the beginning of the night as well as at the end of the night. They are able to build several webs in the same 24 hours cycle.

However, for each species, a web built quickly after night onset in a cycle, is followed by the next one built later. The web-building time behavior, changes with the web-building moment in the 24 hour cycle.

These behavioral studies are discussed in the light of taxonomic and ecological data.

INTRODUCTION

L'étude de l'organisation temporelle du comportement constructeur des Araignées a montré que cette activité est rythmique aussi bien chez les Mygales (BUCHLI, 1968), que chez les Araignées sociales (KRAFFT, 1970) ou que

(1) Laboratoire d'Ethologie Expérimentale. Université Claude Bernard, 86 rue Pasteur, 69007 Lyon.

chez les Epeires (RAMOUSSE, 1976). Les différences de comportement observées entre des Epeires élevées au laboratoire et des Epeires récoltées dans la nature (tissage, des dernières, plus tardif au cours de la nuit ou au début du jour) suggéraient que les conditions ontogénétiques pouvaient avoir un rôle dans l'organisation temporelle du comportement (RAMOUSSE, 1977). LIVECCHI (1978) a recherché l'origine du comportement constructeur diurne de certains animaux, en vue de faciliter l'analyse dynamique du comportement. Mais les études ontogénétiques nécessitent la réalisation de l'élevage au laboratoire de l'espèce utilisée. L'élevage d'*Araneus diadematus* se révèle difficile (LIVECCHI et coll., 1977). Aussi avons nous recherché quelles espèces voisines présentaient le maximum de caractères favorables: élevage facile, plusieurs générations par an, taux de construction élevée, comportements constructeurs diurnes fréquents.

Nous présentons ici l'étude comparative de l'organisation temporelle de huit espèces d'Argiopidées, et tentons de répondre aux questions précédentes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES:

Huit espèces différentes d'Argiopidées: *Araneus diadematus* (10 individus), *A. quadratus* (6 individus), *A. sclopetarius* (10 individus), *A. umbraticus* (3 individus), *A. cucurbitinus* (4 individus), *A. type dalmaticus* (11. individus), *Argiope obscuripes* (7 individus), et *Zygiella x-notata* (6 individus). Tous les individus sont adultes.

Toutes ces espèces, sauf deux provenant de Tunisie (*A. obscuripes*, *A. dalmaticus*), ont été récoltées dans la région Rhône-Alpes (France). La détermination des espèces a été réalisée avec l'aide de M. LEDOUX.

Ces différentes Araignées ont été élevées au laboratoire dans une enceinte climatisée (lumière: 7 h-19 h, 100 Lux, 25 °C, 50 % HR; obscurité: 19 h-7 h, 0.5 Lux, 15 °C, 70 % HR). Chaque animal se trouve dans une cage individuelle. *A. diadematus*, *A. quadratus*, *A. obscuripes* et *Z. x-notata* sont dans des cages vitrées (50 × 50 × 10 cm) alors que *A. sclopetarius*, *A. umbraticus*, *A. cucurbitinus*, et *A. dalmaticus* sont dans des cages en matière plastique transparente (17 × 9 × 9 cm).

Le comportement des Araignées est enregistré en continu grâce à une caméra de télévision (Sofretec CF 123 M) reliée à un magnétoscope Hitachi SV 612. L'enregistrement de 15 comportements successifs pour chaque Araignée est réalisé. A l'aide d'une horloge, le moment (heure locale) et la durée des différentes phases d'activité des animaux (pose du cadre et des rayons, pose de la spirale provisoire, pose de la spirale définitive) sont déterminés. A partir de ces données sont calculés les paramètres suivants:

—le taux de construction: rapport du nombre de comportements observés au nombre de cycles de 24 heures nécessaires pour les obtenir.

—la latence du comportement: temps écoulé en minutes entre l'extinction de la lumière et le début du comportement constructeur de chaque toile.

—l'amplitude du comportement: durée de chaque phase de la construction pour chaque animal.

—la période ou délai: temps en minutes séparant les moments (heures locales) de deux constructions successives (les cycles sans construction n'étant pas pris en compte).

RESULTATS

MOMENTS DE CONSTRUCTION:

Sur la figure 1 où seule la première toile construite au cours d'un nycthémère a été représentée, on voit que toutes les Araignées sont essentiellement nocturnes. Cependant, certaines de ces Araignées présentent des taux de comportements diurnes relativement élevés, en particulier, *A. obscuripes* (41 %) et *A. diadematus* (30 %).

La répartition horaire des moments de construction permet de distinguer deux groupes:

—le premier, comprenant *A. cucurbitinus*, *A. dalmaticus*, *A. sclopetarius* et *A. diadematus*, se caractérise par une répartition bimodale des moments de construction (un pic en début de nuit et un pic en fin de nuit ou début de jour). L'étude des répartitions individuelles des comportements constructeurs montre que chaque individu tisse des toiles en début ou en fin de nuit. Mais certains d'entre eux construisent plus de toiles en début de nuit alors que les autres en tissent plus en fin de nuit ou en début de jour. Ceci explique la répartition bimodale de l'ensemble des comportements constructeurs d'une espèce.

—le deuxième groupe d'espèces, composé d'*A. quadratus*, *A. umbraticus*, *A. obscuripes* et *Z. x-notata*, est caractérisé par des constructions groupées en fin de nuit.

TAUX DE CONSTRUCTION:

Les taux de construction de la première toile tissée au cours d'un nycthémère s'échelonnent de 46 % pour *A. obscuripes* à 87 % pour *A. cucurbitinus* (Tab. 1). Mais *A. sclopetarius*, *A. dalmaticus*, et *A. cucurbitinus* construisent spontanément plusieurs toiles par nycthémère. La première peut tisser jusqu'à trois toiles supplémentaires par nycthémère alors que les deux autres n'en construisent qu'une seule. Et si l'on tient compte de toutes les toiles construites au cours d'un nycthémère, le taux de construction augmente et peut devenir supérieur à un. Ainsi, *A. c.*, *A. da.* et *A. s.* construisent respectivement 27, 6 et 70 % de toiles supplémentaires (dont 17, 75, 13 % sont diurnes).

De plus, ces trois espèces ont une répartition bimodale de leur comportement constructeur. On peut rappeler que les élevages d'*A. diadematus* (qui présente aussi une répartition bimodale de ces comportements constructeurs) nous ont permis d'observer quelques comportements constructeurs supplémentaires spontanés et nous avons montré (RAMOUSSE, 1976), qu'il était possible d'induire des Epeïres à construire plusieurs toiles successives (jusqu'à 4) au cours d'un même nycthémère.

ORGANISATION TEMPORELLE DU COMPORTEMENT CONSTRUCTEUR

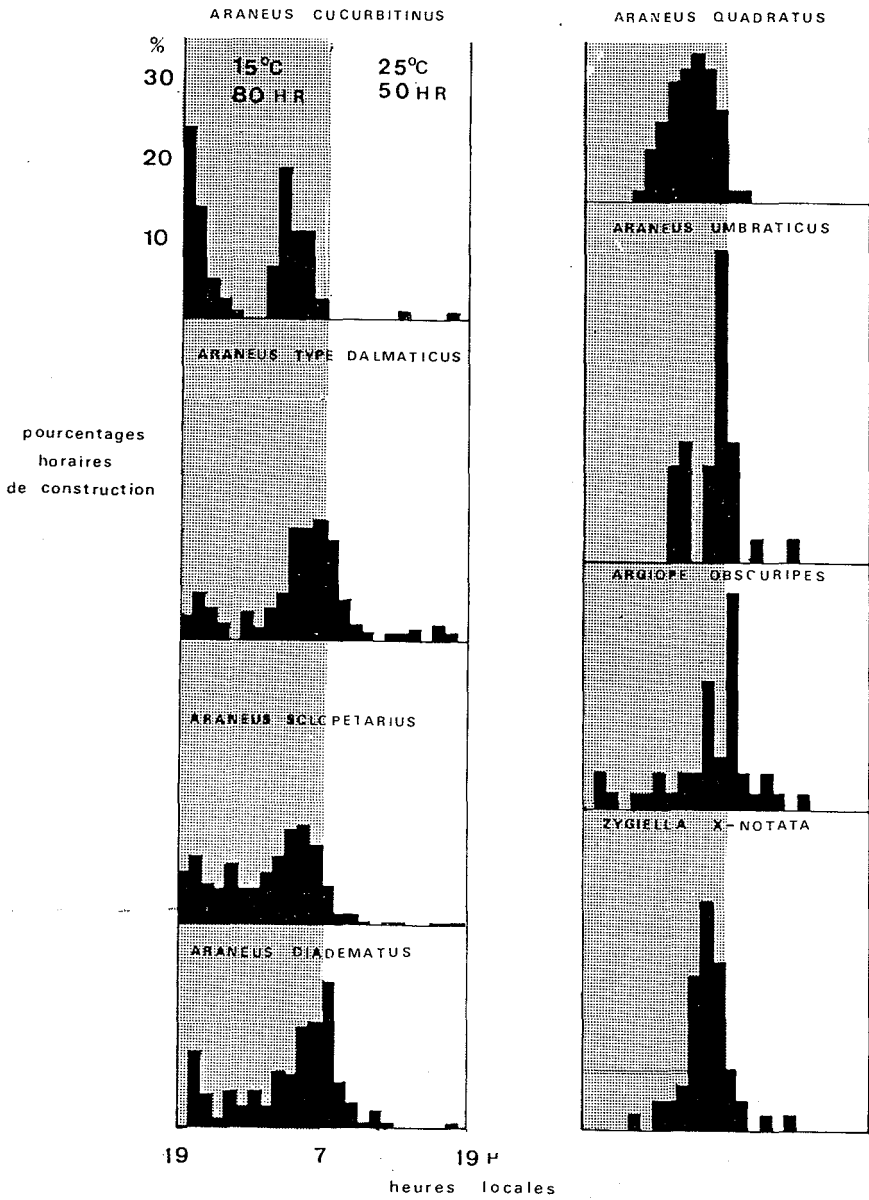


FIGURE 1

DURÉE DU COMPORTEMENT:

La comparaison des durées du comportement des différentes espèces est rendue difficile du fait de l'utilisation de cages de taille différente. Or nous savons (SZLEP, 1958) que si les dimensions du cadre artificiel, proposé à une Araignée, sont plus petites que la moyenne du diamètre des toiles, la forme et la taille de celles-ci présentent des altérations. Aussi, pouvons nous nous demander si la petite taille des cages plastiques intervient, en plus, sur la durée du comportement constructeur. Si la taille des petites cages est suffisante pour *A. cucurbitinus*, elle est insuffisante pour les autres espèces enregistrées dans ces conditions. Aussi, pour connaître l'effet de la réduction de la taille du cadre disponible sur la durée du comportement, nous avons enregistré deux *A. sclopetarius* dans des cages vitrées (50 × 50 × 10 cm.). La médiane des durées de pose de la spirale définitive de ces deux Araignées est supérieure à celle des Araignées des petites cages (respectivement 22 minutes et 17 minutes). La comparaison des médianes horaires de durée dans les deux conditions montre que les durées du comportement dans les grandes cages sont significativement supérieures à celles des petites cages (Wilcoxon: N = 15, T = 10, p = 0,005). Donc, non seulement la taille de la toile est affectée par les dimensions du cadre mis à la disposition des Araignées pour tisser, mais aussi la durée du comportement.

Le rapport durée de pose des rayons-durée de pose de la spirale définitive varie suivant les espèces (Tab. 1). Deux espèces ont un rapport supérieur à 1. Mais ces animaux ont un comportement locomoteur, précédant la construction de la toile, qu'il est difficile de distinguer de la phase de pose des rayons. Ceci explique les valeurs élevées du rapport. Par contre, si l'on ne tient pas compte de ces deux espèces, nous pouvons remarquer que les animaux dont les poids sont faibles consacrent deux fois plus de temps à la réalisation de la spirale définitive qu'à la pose des rayons, alors que les animaux dont les poids sont élevés y consacrent trois fois plus de temps.

Pour une espèce donnée, la durée de pose de la spirale définitive varie suivant le moment de construction de la toile (Fig. 2). Les moments et les durées de construction de certains individus sont en corrélation significative (Tab. 1). Ainsi, chez *A. umbraticus*, *A. diadematus*, *Zygiella* et *A. obscuripes*, plus la toile est construite tôt après l'extinction plus a durée de pose de la spirale définitive est longue. Alors que chez *A. cucurbitinus*, c'est le contraire et que chez *A. sclopetarius* les deux situations se retrouvent suivant les individus.

Pour les Araignées tissant plusieurs toiles successives au cours d'un même nyctémère, la durée de pose de la spirale des premières toiles construites est toujours plus longue que celle des deuxièmes toiles chez *A. cucurbitinus* (1.° t.: 8,5 mn. - 2.° t.: 24,5 mn.); au contraire elle est toujours plus courte pour *A. dalmaticus* (1.° t.: 19,5 mn. - 2.° t.: 11 mn.). La situation est plus complexe pour *A. sclopetarius*. En effet, lorsque la première toile est construite en début de nuit et la seconde en fin de nuit, la première est plus longue à tisser que la seconde (1.° t.: 12 mn. - 2.° t.: 10 mn.). Lorsque les deux premiè-

DUREES DE POSE DE LA SPIRALE DEFINITIVE

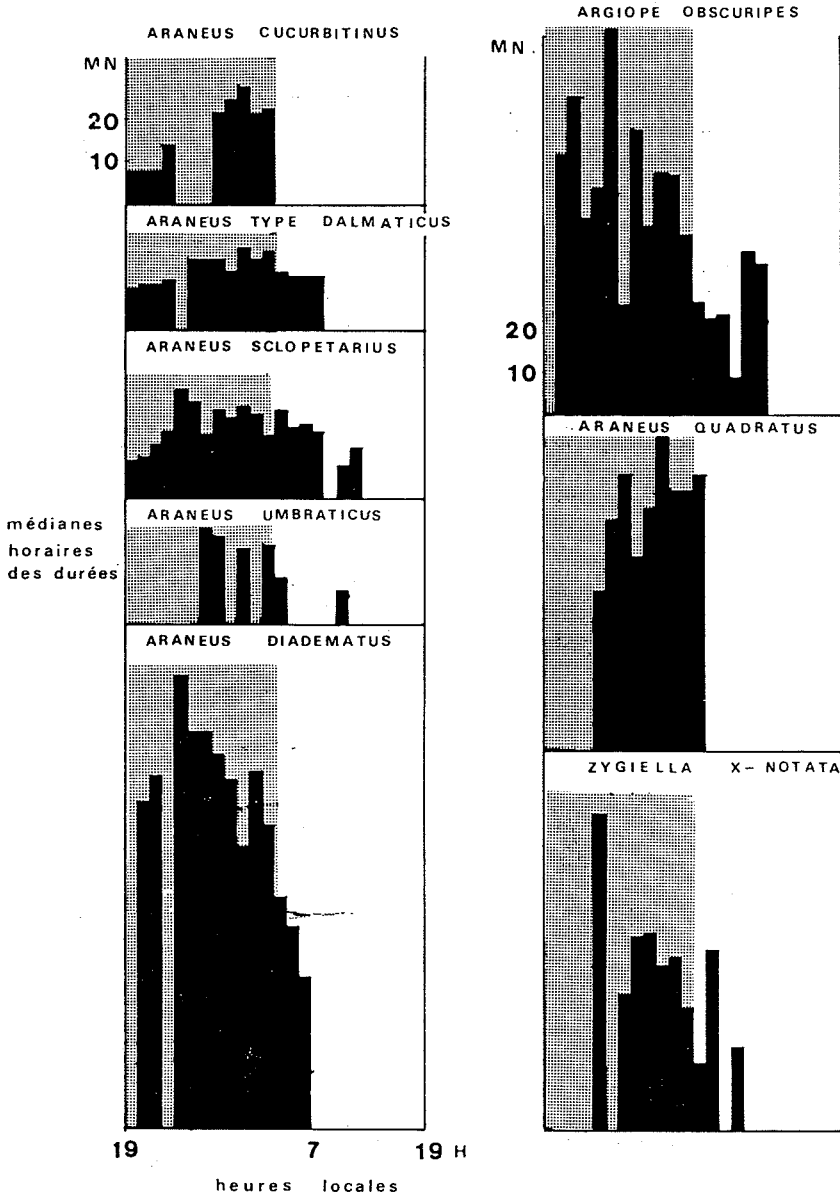


FIGURE 2

res toiles d'un nycthémère sont construites en début de nuit et la troisième en fin de nuit, la seconde est de plus longue durée que la première et la troisième (1.^o t.: 9 mn - 2.^o t.: 11 mn. - 3.^o t.: 10,5 mn.; Fig. 3).

DÉLAIS:

Pour toutes les espèces observées, la médiane des délais est proche de 24 heures avec un indice de dispersion voisin de 2 heures. De plus, il existe une corrélation significative entre le moment de construction d'une toile et le délai qui la sépare du moment de construction de la suivante (42 individus sur 57). Ainsi, une toile construite rapidement après l'extinction de la lumière est suivie le nycthémère subséquent par une toile construite longtemps après l'extinction et vice versa.

Taille, poids et nombre de cocons pondus:

Les médiane de la taille et du poids de chaque espèce ont été calculées après mesure de ces paramètres sur chacun des individus (Tab. 1). Une corrélation positive existe entre taille et poids des animaux (KENDALL: $N = 8$, $S = 21$, $p = 0,005$). Le poids augmente de pair avec la taille des animaux. De plus, les médianes de la taille et du poids sont en corrélation positive avec les médianes de durée de pose de la spirale (KENDALL: $N = 8$, $St = 17$, $p = 0,05$, $Sp = 19$, $p = 0,01$).

D'autre part, cinq espèces pondent plusieurs cocons (Tab. 1). *A. sclopeta-rius* (jusqu'à 14 cocons successifs) et *A. umbraticus* (jusqu'à 17 cocons successifs) sont les plus remarquables à ce point de vue. Chez ces espèces le développement des ovaires n'entraîne pas la dégénérescence du tissu intestinal et la mort des animaux après la ponte comme chez les espèces qui pondent leurs oeufs en une seule fois (MILLOT, 1926).

DISCUSSION

Cette comparaison de l'organisation temporelle du comportement constructeur de huit espèces d'Argiopidées nous a permis, dans nos conditions expérimentales, de mettre en évidence que:

—le taux de construction varie suivant les espèces et qu'il peut être supérieur à un. De plus, certaines espèces peuvent construire plusieurs toiles au cours d'un même nycthémère. Or nous pouvons penser (LEVI, 1978) que les reconstructions fréquentes de la toile sont un indice de spécialisation. Les espèces à reconstructions rapides doivent pouvoir capturer potentiellement un plus grand nombre de proies ainsi que des proies plus variées.

—chez certaines espèces, tous les individus ne construisent pas leurs toiles au même moment du nycthémère. Cette variabilité individuelle du comportement constructeur permet une dispersion temporelle des individus qui se superpose à la dispersion spatiale et doit diminuer la compétition intraspécifique. Cette variabilité peut permettre, éventuellement, à un éleveur de sélectionner des individus construisant des toiles au moment intéressant pour lui.

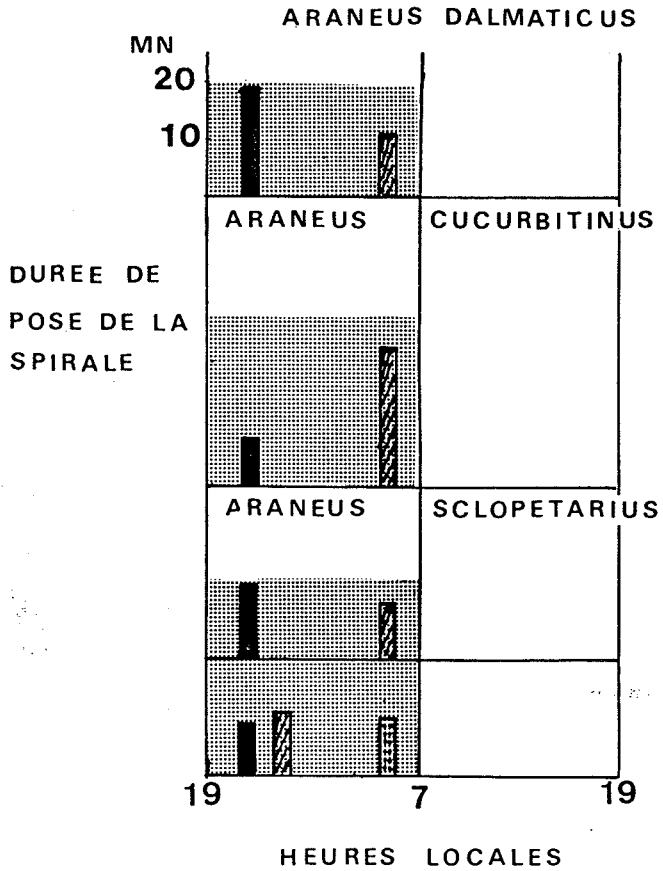


FIGURE 3

DUREE DE POSE DE LA SPIRALE DEFINITIVE DES TOILES
SUCCESSIVES CONSTRUITES AU COURS
DU MEME NYCTHEMERE.

—les Araignées sont capables d'adapter leur comportement constructeur de la toile non seulement au niveau structural mais aussi au niveau temporel, à des variations de l'environnement. Nous avons ainsi une nouvelle preuve de la plasticité de ce comportement.

—les Araignées de grande taille sont plus grosses et présentent un comportement constructeur de plus longue durée que les Araignées de faible taille.

—la durée du comportement varie au cours du nyctémère mais le sens de cette variation diffère suivant les espèces.

—quelques espèces peuvent pondre un grand nombre de cocons successifs qui éclosent rapidement au laboratoire (7-8 jours pour *A. cucurbitinus* et *A. dalmaticus*; 15 jours pour *A. scolopetarius* et *umbraticus*).

Aussi, pouvons nous conclure que des huit espèces étudiées, *A. scolopetarius* est la plus intéressante car elle associe une taille importante, un taux de construction élevé (avec des toiles diurne relativement fréquentes), un élevage facile et surtout un grand nombre de générations par an. En outre ce type d'étude présente l'intérêt d'apporter des éléments de réflexions tant en écologie qu'en taxonomie.

Tableau 1

	Lat.	Del.	D. R.	R/S	D. S.	T. C.	T.	P.	C.	L/S
A. c.	335+189	1445+235	11+9	0,81	14+6	87-114	5	39	6(5-8)	3/4+
A. da.	608+149	1441+197	10+5	0,50	20+5	50-56	6	46	5(1-8)	1/11—
A. s.	446+146	1436+159	23+14	1,34	17+5	65-135	11,5	157	7(1-14)	3—2/10+
A. di.	628+119	1443+168	25+10	0,33	71+13	59	12	210	1	8/10—
A. q.	534+78	1441+115	20+8	0,35	55+11	52	12	240	1	0/10
A. u.	689+76	1432+159	26+15	1,27	20+5	65	12,5	182	9(5-17)	2/3—
A. o.	701+130	1405+170	25+11	0,34	75+7	46	18	646	1	3/7—
Z. x.	638+57	1440+97	19+7	0,52	36+9	46	6,5	60	2(1-5)	3/6—

Lat.: latence en minutes avec écart médian moyen (EMA)

Del.: délai en minutes avec EMA.

D. R.: durée de pose des rayons en minutes.

R/S: rapport de la durée des rayons à la durée de la spirale.

D. S.: durée de pose de la spirale définitive en minutes.

T. C.: taux de construction en pourcent, la première valeur ets la TC des premières toiles d'un nyctémère, la seconde est le TC de l'ensemble des toiles construites au cours d'un cycle.

T.: taille des animaux en millimètres.

P.: poids des animaux en milligrammes.

C.: nombre médian de cocons pondus avec les valeurs extrêmes.

L/S: nombre de corrélations individuelles significatives entre le moment et la durée de pose de la spirale.

Bibliographie

- BUCHLI, H., 1968. Le rythme d'activité chez la Mygale maçonne *Nemesia caementaria* (Ctenizidae). *Ann. Epiphyties*, 19 (1): 195-196.
- KRAFFT, B., 1970. Les rythmes d'activité d'*Agelena consociata* Denis, activité de tissage et activité locomotrice. *Rev. Biol. Gabonica* 6: 99-130.
- LEVI, H. W., 1978. Orb-weaving spiders and their webs. *Am. Scientist* 66 (6): 734-742.
- LIVECCHI, G., 1976. Contribution à l'étude du comportement constructeur chez *Araneus diadematus* et *Zygiella x-notata*. *Rapport D.E.A.*: 1-62.
- LIVECCHI, G., 1978. Ontogénèse du rythme du comportement constructeur chez deux espèces d'Araignées (*Araneus diadematus*; *Zygiella x-notata*). Thèse, Lyon, fascicule I: 1-57; fascicule II: 1-60.
- LIVECCHI, G.; LE BERRE, M.; RAMOUSSE, R., 1977. Interaction ponter-construction et développement du cocon chez *Araneus diadematus*. *Rev. Arachnologique* 1 (2): 45-57.
- MILLOT, J., 1926. Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. Thèse, Paris, 1-215.
- RAMOUSSE, R., 1976. Effets d'un facteur apériodique sur le comportement constructeur chez *Araneus diadematus*. *C. R. Col. Arachnologie Les Eyzies*, 115-122.
- RAMOUSSE, R., 1977. Organisation spatio-temporelle du comportement constructeur chez *Araneus diadematus* (Araignée, Argiopidae). Thèse, Lyon, fascicule I: 1-60; fascicule II: 1-60.
- RAMOUSSE, R., DAVIS, F., 1976. Web-building time in a spider: preliminary application of ultrasonic detection. *Physiol. Behav.*, 17: 997-1000.
- SZLEP, R., 1958. Influence of external factors on some structural properties of the garden spider (*ranea diademata*) web. *Folia Biologica*, 6 (4): 287-299.