

Stratégies de construction de la toile chez deux espèces d'araignées (*Araneus diadematus* et *Zygiella x-notata*)

par R. RAMOUSSE et L. LE GUELTE*

Summary

The orb webs of two species of Argiopidae (*Araneus diadematus* and *Zygiella x-notata*) built under controlled laboratory conditions were evaluated quantitatively in regard to spatial and temporal patterns, and compared with Benzecri Analysis. The webs of *Zygiella* differ from those of *Araneus* by a larger number of radii, a longer duration of radii laying and a smaller mesh area. This fact may play a role in prey specialization. But web measures are correlated with size of the spider' species and when they are weighted by spider size, webs of *Zygiella* appear to have relatively larger spiral width and frame area with smaller number of spiral turns than those of *Araneus*. The two species use space differently. On the other hand, web-building time has the same influence on web structure of the two species. Webs built early after night onset are larger than webs built later. This supports the likelihood of a reduction of intra species competition.

Key words: building behavior, orb-web, spiders.

Résumé

Les caractéristiques structurales et temporelles de toiles géométriques de deux espèces d'Argiopidae (*Araneus diadematus* et *Zygiella x-notata*) sont comparées à l'aide de l'analyse des correspondances de Benzecri. Les toiles de ces deux espèces diffèrent en tous points, sauf en ce qui concerne la durée de pose de la spirale caprice. La durée de pose et le nombre des rayons en corrélation inverse avec la surface de la maille discriminent le mieux les deux espèces. Les deux premiers paramètres sont plus importants et le dernier plus faible chez *Zygiella* que chez *Araneus*. Cette différence pourrait être liée à la spécialisation des espèces au niveau de la capture des proies.

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

Mais les dimensions des toiles sont aussi liées à la taille de l'espèce. Leur pondération par la taille de l'espèce montre que les toiles de *Zygiella* ont, relativement, un espace-ment de spires, une surface de cadre supérieurs et un nombre de spires inférieur à celles d'*Araneus*. Par contre, quelle que soit l'espèce, le moment de construction d'une toile détermine sa structure. Les toiles de début de nuit sont plus grandes avec une maille plus large que celles de fin de nuit. Le comportement d'un animal présente donc une certaine plasticité qui favorise la capture de proies variées et qui limite la compétition interspécifique.

Mots clés : comportement constructeur, toile, araignées.

Deux espèces d'Argiopidae, *Araneus diadematus* et *Zygiella x-notata* occupent des biotopes différents. Toutes deux ont une activité de construction principalement nocturne, mais la première peut construire aussi bien en début qu'en fin de nuit alors que la seconde tisse plus strictement en fin de nuit. Les toiles de *Zygiella* ont un plus grand nombre de spires et une plus petite surface que celles d'*Araneus diadematus* (LIVECCHI, 1978; RAMOUSSE, 1979). Mais aucune étude comparative globale de l'activité constructrice (au niveau spatial et temporel) n'a été faite à ce jour. Une technique mathématique, l'analyse des correspondances (BENZECRI, 1973) a permis d'interpréter, en particulier, le comportement alimentaire chez le scorpion (LE BERRE, 1970) et chez les fourmis (LENOIR, 1979), la dynamique des combats chez l'épinoche (CHAUVIN, 1976) et de définir des profils comportementaux chez le cobaye (ALLAROUSSE, 1979). Elle va nous permettre de dégager et de discuter les paramètres les plus pertinents séparant les deux espèces.

1. Matériel et méthodes

1.1. Espèces étudiées

Araneus diadematus Clerck est très commune dans les bois et les ronciers. La taille de la femelle varie entre 10 et 18 mm (HUBERT, 1979). Chaque femelle ne pond qu'un seul cocon à l'automne. Les œufs (environ 200, au laboratoire) agglutinés, éclosent au printemps. Les larves muent dans le cocon et les premières nymphes y séjournent plusieurs jours avant d'en sortir et de se regrouper sur une toile «communautaire». Elles essaient et mènent alors une vie solitaire sur une toile géométrique. Les araignées se tiennent au centre de leur toile ou à proximité (sous une feuille). Dans ce dernier cas, l'animal peut être relié au moyeu de la toile par un fil avertisseur (RAMOUSSE, 1977; LIVECCHI et col., 1977; RAMOUSSE et WURDAK, 1982).

Zygiella x-notata (Clerck) se trouve le plus souvent au voisinage des habitations (encadrements de fenêtres, angles de barrières). Les femelles mesurent entre 6 et 6,5 mm (HUBERT, 1979). Elles pondent généralement deux cocons (dont les œufs sont séparés) sans s'être accouplées une deuxième fois. Le comportement des larves et des nymphes est comparable à celui de l'espèce précédente. La toile géométrique est caractérisée par la présence d'un secteur libre de spires, traversé par le fil avertisseur reliant le moyeu de la toile à la retraite où se tient le plus souvent l'animal (LE GUELTE, 1966; LIVECCHI, 1978).

1.2. Prise de données et traitements

Dans une enceinte climatisée (12/12 heures; 1 lux, 15°C, 75% HR; 200 lux, 25°C, 50% HR), neuf *Araneus* et cinq *Zygiella* femelles adultes ont été enregistrées au magnétoscope jusqu'à l'obtention de cinq toiles par individu. Celles-ci sont analysées selon une technique exposée par ailleurs (LE GUELTE et RAMOUSSE, 1976). Chaque toile est caractérisée par trois paramètres temporels: moment de construction (L), durée de pose des rayons et du cadre (DR), durée de pose de la spirale caprice (DS) et par quatorze paramètres spatiaux: nombre de rayons (NR), nombre de spires (NS) dans les quatre directions orthogonales et leurs écartements (ES), les surfaces du centre (SCe), de la spirale caprice (SS), et du cadre (SCa), la maille moyenne (MM) et la longueur de fil (LF). Ces données sont enregistrées sur disque et traitées à l'aide d'un micro-ordinateur. La comparaison des valeurs de chaque paramètre pour les deux espèces est réalisée grâce au test de Mann Whitney. La comparaison globale est faite avec l'analyse des correspondances dont le programme original en Fortran a été transcrit en Basic par DAHAN et LE GUELTE. Les valeurs de chaque paramètre sont réparties en onze classes équivalentes. L'analyse des correspondances ne pose aucune hypothèse préalable concernant les variables et la taille de l'échantillon. Elle fournit des images simplifiées de la réalité multidimensionnelle où les associations entre lignes et colonnes d'un tableau de contingence sont figurées par des proximités. La méthode recherche les valeurs et les vecteurs de la matrice de corrélation qui permettent de définir des «axes d'inertie» ou facteurs. La droite qui ajuste le mieux le nuage de points représente le premier facteur. De la même façon, le second facteur est celui qui avec le premier facteur engendre le meilleur sous-espace à deux dimensions, et ainsi de suite. L'interprétation des axes est facilitée par deux types de coefficients pour chacun des paramètres des toiles et pour chaque toile en correspondance: les contributions absolues indiquent la part prise par un élément donné dans la constitution d'un facteur et les contributions relatives expriment la part prise par un facteur dans l'explication de la dispersion des valeurs d'un paramètre.

2. Résultats

2.1. Comparaison de chaque paramètre des toiles des deux espèces

2.1.1. Résultats

Ces résultats sont résumés figure 1. *Araneus diadematus* construit des toiles de plus grande taille (SS, SCe, SCa, MM) avec un nombre de spires, des écartements de spires et une longueur de fil plus importante que celles de *Zygiella* mais avec un plus petit nombre de rayons. Cependant, les rapports de la surface du centre, de la spirale caprice et de la maille moyenne à la surface de l'araignée sont les mêmes pour les deux espèces (respectivement 20, 300, 0,4). De la même façon, les rapports de la longueur de fil et des rayons sont du même ordre pour les deux espèces (respectivement 1,4; 6,9). Les moments de construction et les durées de pose de la surface caprice ne diffèrent pas entre les deux espèces contrairement à la durée de pose des rayons qui est plus élevée chez *Zygiella* que chez *Araneus*. Néanmoins, l'histogramme des moments de construction montre qu'*Araneus* construit indifféremment en début, en fin de nuit et en début de jour alors que *Zygiella* tisse en fin de nuit. Enfin, la vitesse de pose d'un

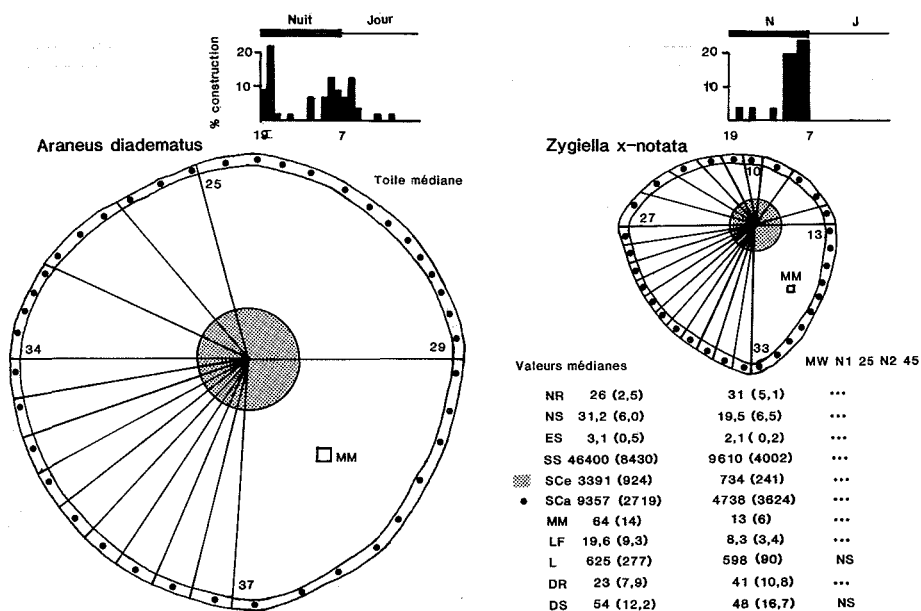


Figure 1. — **A.** Répartition nycthémerale des moments de construction. — **B.** Représentation schématique des principales caractéristiques structurales des toiles des deux espèces (à la même échelle). Les valeurs médianes de chaque paramètre ont été utilisées. Les chiffres portés sur les quatre rayons orthogonaux sont les nombres médians de spires. — **C.** Valeurs médianes des différents paramètres des toiles des deux espèces. Les longueurs (ES, LF) sont en millimètres, les surfaces (SS, SCe, SCa, MM) sont en millimètres carrés, les moments (L) et les durées sont en minutes. Les résultats de la comparaison inter-spécifique de chaque paramètre (Mann Whitney) sont NS: non significatif, ... $p < 0,001$.

rayon (NR/DR) est plus lente chez *Zygiella* que chez *Araneus*, alors que la vitesse de pose d'une jonction spire-rayon ($NS \times NR / DS$) ne diffère pas d'une espèce à l'autre.

2.1.2. Discussion

Les différences immédiatement perceptibles à l'œil entre les toiles des deux espèces sont évidemment confirmées. Néanmoins, les paramètres de longueur et de surface (à l'exception des écartements des spires et de la surface du cadre) sont liés à la taille des animaux. L'influence des caractéristiques corporelles sur les structures de la toile a été mise en évidence chez de nombreuses Argiopidae: la longueur de la première paire de patte et la surface caprice changent dans le même rapport (WITT et col., 1960), différents paramètres de la toile et le poids du corps sont en corrélation (LE GUELTE, 1966; WITT et col., 1972; BENFORADO et KISTLER, 1973; RAMOUSSE, 1973; RISCH, 1977), ainsi que la surface de la maille et la taille des animaux (RISCH, 1977; UETZ et col., 1978). Il est donc important de comparer globalement les toiles des deux espèces à partir de leurs paramètres bruts puis à partir des paramètres pondérés par la taille de l'espèce.

Enfin, *Zygiella*, qui construit régulièrement en fin de nuit, pourrait être plus sensible qu'*Araneus diadematus* aux turbulences atmosphériques, celles-ci étant minimum en fin de nuit (WILEY & RICHARDS, 1978).

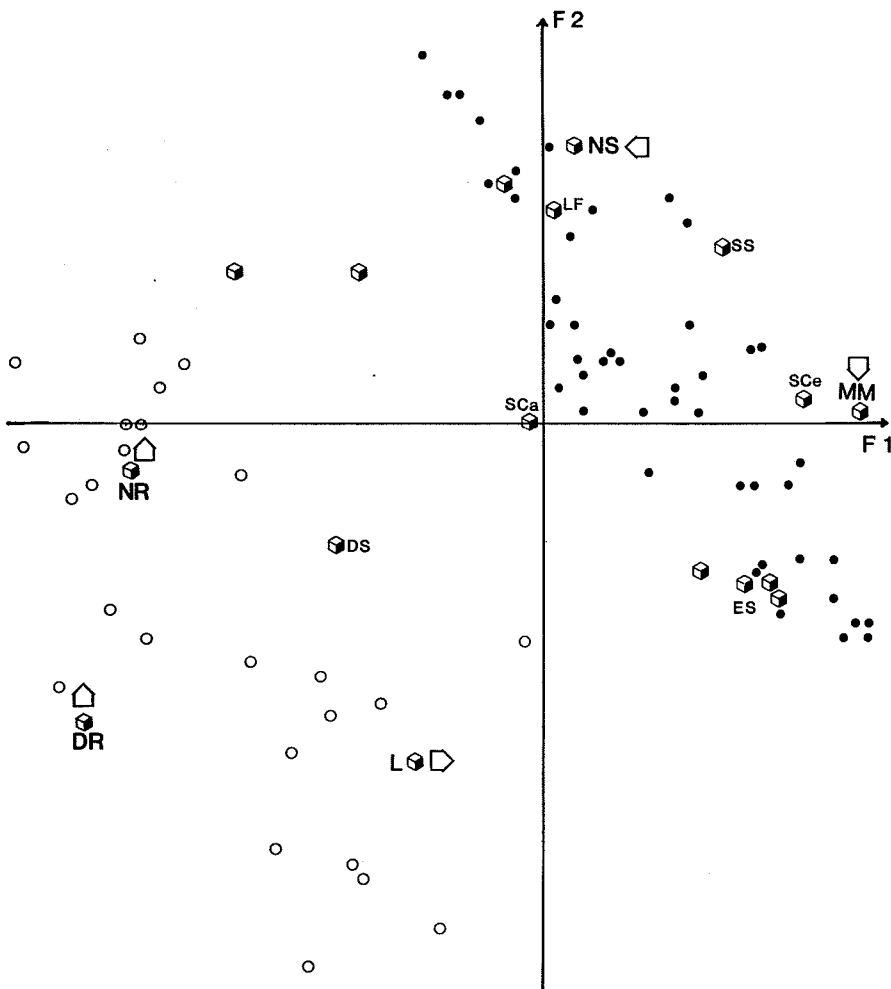


Figure 2. — Projection des paramètres initiaux et des toiles des deux espèces étudiées. ◻ paramètres, • toiles d'*Araneus*, ○ toiles de *Zygiella*.

	F1		F2		F3			F1		F2		F3	
	CT	CO	CT	CO	CT	CO		CT	CO	CT	CO	CT	CO
L	-,018	,067	-,206	,503	-,154	,213	L	-,024	,142	-,047	,073	-,356	,540
DR	-,162	,576	-,111	,259	+,095	,126	DR	-,014	,139	+,000	,002	+,215	,554
DS	-,035	,152	-,018	,052	+,459	,726	DS	+,002	,017	-,143	,265	+,308	,552
NR	-,174	,787	-,004	,012	-,059	,099	NR	+,000	,015	+,117	,524	+,000	,001
NS1	-,001	,019	+,110	,804	-,001	,004	NS1	+,137	,841	-,027	,045	-,023	,038
2	-,051	,432	+,054	,306	+,003	,020	2	+,082	,765	-,000	,000	+,016	,038
3	-,115	,741	+,039	,165	-,029	,069	3	+,051	,663	+,049	,172	+,000	,000
4	+,001	,015	+,141	,851	+,005	,019	4	+,167	,815	-,077	,101	-,005	,006
ES1	+,043	,581	-,041	,369	+,000	,000	ES1	-,089	,783	-,042	,100	-,000	,000
2	+,056	,648	-,044	,337	+,002	,010	2	-,106	,820	-,035	,072	+,007	,014
3	+,060	,616	-,054	,363	+,001	,007	3	-,129	,863	-,021	,037	+,003	,006
4	+,030	,354	+,041	,320	-,006	,026	4	-,086	,769	+,032	,077	+,001	,003
SS	+,033	,489	+,046	,448	+,004	,026	SS	+,010	,336	+,034	,308	-,006	,059
SCe	+,059	,647	+,001	,008	+,005	,021	SCe	-,000	,065	+,009	,033	-,008	,027
SCa	-,000	,000	+,000	,000	-,165	,393	SCa	-,025	,171	+,306	,516	-,001	,002
MM	+,155	,972	+,000	,000	+,000	,001	MM	-,027	,317	-,010	,032	+,044	,133
LF	+,000	,003	+,081	,968	+,001	,011	LF	+,038	,729	+,044	,225	+,000	,000

Tableau 1. — Contributions (CT) et corrélations (CO) des paramètres initiaux des toiles aux trois premiers facteurs (figure 2).

Tableau 2. — Contributions et corrélations des paramètres des toiles (pondérés par la taille de l'espèce) aux trois premiers facteurs (figure 3).

2.2. Comparaison interspécifique à partir des paramètres initiaux

2.2.1. Résultats

Trois facteurs représentent 86 % de la variance totale. Un paramètre de la toile est d'autant plus important pour caractériser un facteur donné que sa contribution est proche de 1 et que sa corrélation est élevée (figure 2, tableau 1). Les soixante dix toiles étudiées se caractérisent par les mêmes indices mais ce tableau trop long n'est pas communiqué.

Le premier facteur, 42 % de la variance globale, est constitué par l'opposition entre DR, NR et MM. Il distingue les deux espèces : les toiles de *Zygiella* ont de petites mailles, un grand nombre de rayons et une durée de pose des rayons élevée contrairement à celle d'*Araneus*.

Le second facteur, 28 % de l'information, est composé de NS et LF en corrélation inverse avec L. Le troisième facteur, 16 % de la variance, oppose DS et SCa à L. Ces deux facteurs caractérisent les éléments comportementaux communs aux deux espèces : une toile construite peu après la chute de l'éclairement est caractérisée par une durée de tissage des spires élevée, un nombre de spires et une longueur de fil élevés et une surface de cadre faible. Les toiles de début de nuit sont donc des filets de grande taille à trame serrée.

2.2.2. Discussion

Il est donc possible de distinguer des caractéristiques comportementales communes aux deux espèces d'une part, et d'autre part, propres à chacune d'elles.

La toile géométrique est une extension du champ perceptuel de l'araignée: détection des proies et communication avec des congénères par la transmission de vibrations; elle est aussi un piège pour capturer les proies. Aussi peut-on penser que les toiles construites peu après la tombée de la nuit sont plus efficaces que celles construites plus tardivement, et ce, chez les deux espèces. En effet, elles présentent de meilleures possibilités de capture (filet plus grand et plus serré) et peut-être aussi de meilleures qualités de transmission des vibrations (LANGER, 1969), permettant la capture de proies de plus petite taille.

Les différences interspécifiques (nombre de rayons supérieur et maille plus étroite chez *Zygiella*) doivent permettre une spécialisation au niveau des proies capturées. D'une part, les rayons sont les éléments conducteurs de vibrations les plus importants de la toile. Parmi les trois types de vibrations qu'ils transmettent, seules les vibrations longitudinales sont efficaces dans une échelle de 1 à 3000 Hz (absence d'atténuation) et elles facilitent la localisation de la source d'émission (atténuation marquée sur les rayons adjacents) (MASTERS et MARKL, 1981). Donc, l'augmentation du nombre de rayons peut favoriser une meilleure transmission de l'information et rendre possible la capture de proies de plus petite taille. De plus, chez les Argiopidae, les espèces de petite taille consacrent plus de temps à la pose des rayons que les espèces de grande taille (RAMOUSSE, 1979).

D'autre part, le rapport de la taille des proies capturées à la taille des araignées est de 1/6 (KAJAK, 1965).

La composition taxonomique des proies capturées diffère suivant la taille des araignées mais elle reflète aussi la tendance selon laquelle les araignées de grande taille capturent des proies de grande taille. Et de plus, la surface de la maille est liée à la taille des proies capturées (UETZ et col., 1978). Donc la toile d'une espèce donnée est adaptée à la capture de proies appropriées. Cependant, il est difficile de savoir si la surface de la maille détermine la taille des proies ou si celle-ci n'est que le résultat des caractéristiques corporelles de l'araignée.

2.3. Comparaison interspécifique à partir des paramètres modulés par la taille des animaux

La taille des animaux, déterminant pour une part importante la structure de la toile, nous avons cherché à faire apparaître des différences éventuelles non liées à la taille entre les toiles.

Les paramètres de longueur (ES et LF) sont rapportés à la taille médiane de chaque espèce (A.d. 14mm; Z. 6,25mm) et ceux de surface (SS, SCe, SCa, MM) sont rapportés à la surface de l'araignée (assimilée à un cercle).

2.3.1. Résultats

Dans ces conditions, trois facteurs expliquent 78 % de la variance globale. Pour le premier facteur (51 % de l'information), les écartements sont d'autant plus faibles

que le nombre de spires est élevé. Le deuxième facteur (14 % de l'information) oppose SCa à DS. Ces deux facteurs distinguent les deux espèces : les toiles de *Zygiella* ont d'une part, des écartements et une surface de cadre supérieurs et d'autre part, un nombre de spires et une durée de pose de la spirale caprice inférieurs à celle d'*Ara-neus* (fig. 3). Le troisième facteur (13 % de l'information), est composé de DS, DR en corrélation inverse avec L. Nous retrouvons la relation avec le moment de construction : une toile construite rapidement après la chute de l'éclairement a des durées supérieures.

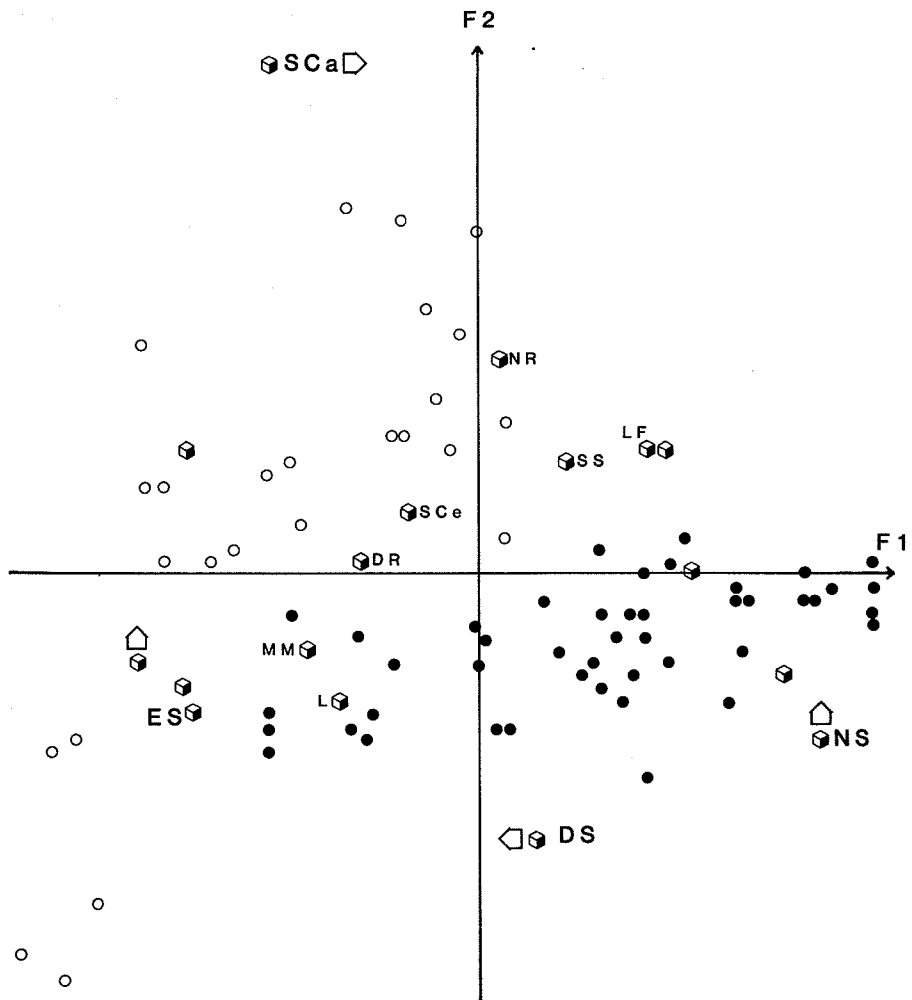


Figure 3. — Projection des paramètres pondérés par la taille de chaque espèce et des toiles des deux espèces étudiées. Mêmes légendes que pour la figure 2.

2.3.2. Discussion

La pondération des paramètres de longueur et de surface des toiles met en évidence le fait que *Zygiella* délimite par sa toile un espace global plus grand qu'*Araneus*, tout en conservant des surfaces de centre, de spirale caprice et de maille comparables. Cette dernière est fonction pour une surface caprice donnée du nombre de rayons et de spires. Or chez *Zygiella*, si la surface caprice rapportée à sa taille est comparable à celle d'*Araneus*, son nombre de rayons est supérieur et son nombre de spires inférieur. Il en découle que la forme de la maille est différente chez les deux espèces.

Enfin, si la vitesse de pose des rayons diffère pour les deux espèces, leur vitesse de pose des spires est comparable. On ne peut donc retenir l'hypothèse d'une différence de métabolisme affectant soit la motricité soit la vitesse de synthèse de la soie. Il faut plutôt envisager, pour expliquer la vitesse de pose des rayons plus lente chez *Zygiella*, soit une complexité plus grande des superstructures de la toile, soit un «choix» ou une réalisation des points d'ancrage plus difficile.

3. Conclusion

Les deux espèces étudiées appartiennent à des genres différents de la même famille (Argiopidae). Leurs toiles sont aisément distinguables à l'œil. Les différences interspécifiques portent sur les mesures de grandeur des toiles (ES, LF, SS, SCa, SCe, MM) et le nombre de rayons. Ces mesures sont en corrélation avec la taille des animaux, à l'exception des écartements des spires et de la surface du cadre. Elles caractérisent, peut-être, l'adaptation des propriétés de transmission de la toile à la taille des animaux. De telles différences inter-spécifiques (et inter-génériques) du même type ont été mises en évidence chez d'autres Argiopidae (WITT & RAWLINGS, 1973; RISCH, 1977). Ceci renforce l'idée que le comportement discrimine deux espèces aussi bien que leurs caractéristiques morphologiques.

Les comportements constructeurs de ces deux espèces ont, cependant, des points communs. Les toiles construites peu après la tombée de la nuit constituent des filets plus larges et aux mailles plus serrées que ceux des toiles tissées plus tardivement. Ceci implique que la compétition intra-spécifique n'est pas seulement limitée par le «choix» du site de construction mais aussi par le «choix» d'une plage horaire de construction.

Bibliographie

- ALLAROUSSE, J., 1979. — Le groupe social chez le cobaye domestique: profils individuels, interrelations et ontogenèse. *Thèse, Lyon*, 108 pp.
- BENFORADO, J. & KISTLER, K.H., 1973. — Growth of the orb-weaver *Araneus diadematus*, and correlation with web measurements. — *Psyche*, **80** : 90-100.

- BENZECRI, J.P., 1973. — L'analyse des données. T. 1 et 2. *Dunod, Paris*.
- CHAUVIN-MUCKENSTURM, B., 1976. — La dynamique des combats chez l'Épinoche (*Gasterosteus aculeatus* L.). Etude critique de la notion de déclencheur. *Thèse, Paris*, 299 pp.
- HUBERT, M., 1979. — Les Araignées. *Boubée, Paris*, 277 pp.
- KAJAK, A., 1965. — An analysis of food relations between the spiders *Araneus cornutus* Clerck and *Araneus quadratus* Clerck and their prey in meadows. — *Ekol. Polska*, 13 : 717-764.
- LANGER, R.M., 1969. — Elementary Physics and spider webs. — *Am. Zoologist*, 9 : 81-89.
- LE BERRE, M., 1970. — Contribution à l'analyse objective des comportements du scorpion *Buthus occitanus* (Amor.). Cas particulier du comportement alimentaire. *Thèse, Rennes*, 49 pp.
- LE GUELTE, L., 1966. Structure de la toile de *Zygiella x-notata* Cl. et facteurs qui régissent le comportement de l'Araignée pendant la construction de la toile. *Thèse, Nancy*, 77 pp.
- LE GUELTE, L. & RAMOUSSE, R., 1976. — Analyse semi-automatique de photographies. Toiles géométriques d'Araignées. — *Biol. Behavior*, 2 : 97-100.
- LENOIR, A., 1979. — Le comportement alimentaire et la division du travail chez la Fourmi *Lasius niger*. — *Bull. Biol. de France et de la Belgique*, 63(2-3) : 79-314.
- LIVECCHI, G., 1978. — Ontogenèse du rythme du comportement constructeur chez deux espèces d'Araignées (*Araneus diadematus*, *Zygiella x-notata*). *Thèse, Lyon*, fasc. 1, 64 pp., fasc. 2, 42 pp.
- LIVECCHI, G., LE BERRE, M. & RAMOUSSE, R., 1977. — Interaction ponte construction et développement du cocon chez *Araneus diadematus*. — *Rev. Arachn.*, 1 : 45-57.
- MASTERS, W.M. & MARKL, H., 1981. — Vibration signal transmission in spider orb webs. — *Science*, 213 : 363-365.
- RAMOUSSE, R., 1973. — Body, web-building and feeding characteristics of males of the spider *Araneus diadematus*. — *Psyche*, 80 : 22-47.
- RAMOUSSE, R., 1977. — Organisation spatio-temporelle du comportement constructeur chez *Araneus diadematus*. *Thèse, Lyon*, fasc. 1, 60 pp., fasc. II, 60 pp.
- RAMOUSSE, R. & LE GUELTE, L., 1979. — Relations spatio-temporelles dans le comportement constructeur chez l'Épeire diadème. — *Rev. Arachn.*, 2 (4) : 183-192.
- RAMOUSSE & WURDAK, E., (sous presse). — Biologie et comportement de la larve et de la première nymphe de l'araignée *Araneus suspicax* O.P. Cambridge. — *Rev. Arachnol.*, 5 (4).
- RISCH, P., 1977. — Quantitative analysis of orbweb patterns in four species of spiders. — *Behavior Genetics*, 7 (3) : 199-237.
- UETZ, G.W., JOHNSON, A.D. & SCHEMSKE, D.W., 1978. — Web placement, web structure, and prey capture in orb-weaving spiders. — *Bull. British Arachnol. Soc.*, 4 (4) : 141-148.

- WILEY, R.H. & RICHARDS, D.G., 1978. — Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalisations. — *Behav. Ecol. Sociol.*, **3** : 70-93.
- WITT, P.N. & BAUM, R., 1960. — Changes in orb webs of spiders during growth (*Araneus diadematus* Clerck and *Neoscona vertebrata* McCook). — *Behaviour*, **16** (3-4) : 309-318.
- WITT, P.N., RAWLINGS, J.O. & REED, C.F., 1972. — Ontogeny of web-building behavior in orb-weaving spiders. — *Amer. Zool.*, **12** : 445-454.