



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

UNIVERSITE DE NANCY I
Laboratoire de Biologie du Comportement
Unité de Recherche Associée au C.N.R.S. n° 1293

Sc N 89 / 425 B

THESE

présentée pour l'obtention du Doctorat de
l'Université de Nancy I

U.F.R. Sciences Technologiques et Biologiques

par

Patrick KREMER



STRUCTURE AGREGATIVE DE POPULATIONS DE
L'ARAIGNEE *ZYGIELLA X-NOTATA* Cl. (ARANEAE,
ARANEIDAE) ET INTERACTIONS
INTERINDIVIDUELLES AU COURS DU
DEVELOPPEMENT

Soutenance le 29 Novembre 1989 devant la commission d'examen :

Président :	B. CONDE
Examineurs :	P. DELEPORTE
	B. KRAFFT
	L. LE GUELTE
	R. MISSLIN



UNIVERSITE DE NANCY I
Laboratoire de Biologie du Comportement
Unité de Recherche Associée au C.N.R.S. n° 1293

THESE

présentée pour l'obtention du Doctorat de
l'Université de Nancy I

U.F.R. Sciences Technologiques et Biologiques

par

Patrick KREMER



STRUCTURE AGREGATIVE DE POPULATIONS DE
L'ARAIGNEE ZYGIELLA X-NOTATA CI. (ARANEAE,
ARANEIDAE) ET INTERACTIONS
INTERINDIVIDUELLES AU COURS DU
DEVELOPPEMENT

Soutenance le 29 Novembre 1989 devant la commission d'examen :

Président :	B. CONDE
Examineurs :	P. DELEPORTE
	B. KRAFFT
	L. LE GUELTE
	R. MISSLIN

REMERCIEMENTS

Que ceux qui, de près ou de loin, m'ont aidé lors de la réalisation de ce travail trouvent ici l'expression de ma profonde gratitude, en particulier :

. le Professeur B. KRAFFT pour m'avoir accueilli au sein du Laboratoire de Biologie du Comportement de l'Université de Nancy I et m'avoir initié à la recherche;

. les Professeurs L. LE GUELTE et R. MISLIN ainsi que le Docteur P. DELEPORTE pour avoir accepté d'examiner ce travail et de faire partie de ce jury, leurs critiques m'ayant permis d'améliorer ce travail;

. le Professeur B. CONDE pour avoir bien voulu présider ce jury;

. le Docteur R. LEBORGNE qui a toujours su me prodiguer les conseils et critiques qui m'ont permis d'avancer;

. Monsieur A. HOREL pour avoir participé de manière non négligeable à la réalisation de ce travail;

. Madame M. DEHAUT et Monsieur D. MONCOTEL pour leur participation technique des plus efficaces;

. Monsieur Th. GARTISER, ingénieur informaticien à l'ANL, pour la mise en forme et l'impression de ce volume

. Messieurs P. BOULANGER, M. HOLLARD et le Docteur J.L. GUNDERMANN pour de nombreuses raisons;

. le Docteur GUEGEN du centre de Médecine Préventive de Nancy pour son aide informatique;

. le Docteur Catherine COLIN pour tout;

Enfin, ma famille qui, par son soutien matériel et moral, m'a permis de m'adonner à la recherche.

A Claire et Claudine,

Introduction

L'Araignée a longtemps été considérée comme un animal typiquement solitaire (Wheeler, 1926). Il est vrai que seule une vingtaine d'espèces ont été décrites comme plus ou moins sociales parmi les 35000 espèces connues actuellement. La socialité chez les Araignées a été définie par rapport à la présence de certains comportements particuliers tels que la coopération lors de la construction des toiles ou de la chasse, l'interattraction et la tolérance mutuelle (Krafft, 1979, 1982; Kullmann, 1972). Les espèces qui ne répondent pas à ces critères sont considérées comme étant solitaires; ce qui correspond à la majorité des espèces d'Araignées décrites jusqu'à ce jour.

Si les Araignées solitaires peuvent être fileuses ou non, les espèces sociales appartiennent essentiellement au groupe des fileuses. Ces espèces sociales forment des colonies qui représentent une concentration très élevée d'individus sur une surface particulièrement réduite. La présence de toiles individuelles au sein de la colonie ou d'une toile commune partagée par tous les membres de la colonie permet de faire également une différenciation entre les espèces sociales territoriales et

sociales non-territoriales. Quoi qu'il en soit chez toutes les Araignées fileuses (solitaires ou sociales), la capture des proies se fait à l'aide d'un piège soyeux statique. Ceci entraîne que seules les proies mobiles venant se jeter dans ce piège peuvent être attaquées par les Araignées et éventuellement maîtrisées puis consommées. Une telle façon de chasser implique une corrélation positive entre la taille du piège et le nombre de proies interceptées. Sachant par ailleurs que la surface moyenne de piège par individu est plus faible pour les espèces chez lesquelles les individus partagent la même toile que pour les espèces solitaires apparentées (Burgess & Uetz, 1981), on peut s'interroger sur la valeur adaptative de l'organisation sociale chez les Araignées.

Suivant le degré de socialisation des espèces d'Araignées, nous pouvons noter que :

1. Divers travaux ont montré que les Araignées sociales non territoriales sont toutes de taille moyenne ou petite, qu'elles vivent exclusivement en zone sub-tropicale et que la coopération qu'elles manifestent permet la reconstruction rapide du piège après destruction (Riechert, 1985) et surtout la capture de grandes proies inaccessibles aux espèces solitaires (Krafft, 1979; Kullmann, 1972; Uetz, 1983). En revanche, chez *Anelosimus eximius*, il semble exister une compétition pour la capture des proies entre grandes et petites colonies voisines (Pasquet & Krafft, 1989).

2. L'utilisation d'un piège statique par les espèces fileuses solitaires devrait, à première vue, entraîner une compétition entre les individus se traduisant par un partage de l'espace de type territorial. On peut en effet supposer que le taux d'interception de proie par toile dépend de la proximité des toiles voisines (la proportion de toiles voisines diminue la probabilité de capture des proies potentielles). Ce partage de l'espace de type territorial a en effet été observé chez quelques espèces comme *Araneus marmoreus* (Pasquet, 1984b) ou *Agelenopsis aperta* (Riechert, 1976). Chez cette dernière espèce, il a été démontré que ce "territorialisme" a une fonction trophique (Riechert, 1978a).

3. Même si les travaux dans ce domaine sont encore trop peu nombreux, on peut dès à présent, signaler que, chez les Araignées sociales territoriales, chaque individu exploite seul sa propre toile au sein d'une vaste colonie (Buskirk, 1975, Uetz, 1983) et que cette association de toiles individuelles a, entre autres, pour effet d'améliorer la capture des proies : une proie peut ricocher sur une toile et retomber dans une autre toile (Burgess & Uetz, 1981; Buskirk, 1975).

4. Face à ces deux situations extrêmes concernant les Araignées à toiles individuelles, nous pouvons nous demander s'il n'existe pas des formes intermédiaires. Certaines espèces comme *Philoponella oweni* (Smith, 1983) par exemple, peuvent s'observer soit à l'état solitaire, soit à l'état social selon les conditions du milieu. Ceci suggère l'existence d'une moins grande rigidité des systèmes sociaux chez les Araignées que celle décrite et l'existence d'une certaine plasticité comportementale permettant de passer d'un état solitaire à un état social et réciproquement.

Pour aborder l'étude de l'organisation sociale chez les Araignées, deux niveaux descriptifs sont utilisés; d'une part, en décrivant les interactions interindividuelles du type coopération ou tolérance mutuelle et, d'autre part en décrivant le type de répartition des individus dans le milieu, ce qui correspond à un niveau plus éco-éthologique.

Les Araignées fileuses présentent un intérêt tout particulier pour l'étude du type de répartition dans le milieu. En effet, celles-ci par le tissage de fils de soie constituant les toiles matérialisent d'une certaine façon leur occupation de l'espace.

Deux types d'approches complémentaires sont effectués par les auteurs pour expliquer le type de répartition des individus dans un milieu: d'une part en termes de fonctions et, d'autre part en termes de causes.

La première approche est souvent de type économique. Elle permet de traiter le problème d'un type d'occupation de l'espace en termes de coûts et bénéfices (Krebs & Davies, 1981). Un animal aura "intérêt", par exemple, à dépenser du temps et de l'énergie à défendre une position dans

le milieu tant que son bénéfice net est supérieur à celui apporté par une alternative (recherche d'un nouveau territoire par exemple) (Brown, 1964).

En ce qui concerne le type de construction réalisée, le placement sera plus ou moins crucial pour le devenir de l'Araignée. Par exemple, chez les Araignées à toile en nappe, la construction d'une toile constitue un investissement en énergie, beaucoup plus important que chez les Araignées orbitales qui reconstruisent une toile pratiquement chaque jour après avoir ingéré leur ancienne toile (Janetos, 1982). Le choix d'un site de prédation va constituer une phase essentielle de la vie de l'Araignée.

La seconde approche est de type causal, elle consiste en une description des relations susceptibles d'exister entre la répartition observée des individus dans le milieu et les caractéristiques de celui-ci. Ces caractéristiques sont d'ordre abiotiques (éclairage, température, hygrométrie, vent, etc...), floristiques, faunistiques (proies) ou sociologiques (individus, congénères et membres d'autres espèces) (Altmann, 1974; Burgess & al., 1982; Mac Arthur & al., 1962).

D'une façon générale, le placement dans le milieu pour les Araignées fileuses traduit le choix d'un site de prédation, selon certains critères, matérialisé par le tissage d'une toile, et aura une influence sur les interactions prédateurs-proies et éventuellement sur le choix d'un nouveau site de prédation.

Comme pour les autres espèces animales, les études de répartition d'Araignées dites solitaires dans un biotope particulier ont montré l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur le placement des individus.

L'influence de l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques est rarement étudiée pour une même espèce d'Araignée excepté par quelques auteurs (Buskirk, 1975; Riechert, 1981).

Les premières données de type écologique ont pris en compte les facteurs abiotiques : essentiellement les facteurs climatiques

(température, hygrométrie, luminosité, vent) et les facteurs physiques comme la disponibilité en support pour les toiles.

La température joue un rôle sur le placement comme cela est montré chez *Agelenopsis aperta* par Riechert & Tracy (1975).

Il en est de même pour l'humidité (Burch, 1979) ou la lumière. L'influence de la lumière et de sa direction sur le placement est montrée chez *Argiope aurantia* (Enders, 1977) ou *Araneus diadematus* (Crawford, 1984).

Le vent a également une influence sur le placement des Araignées orbitèles telles les *Uloboridae* (Eberhard, 1971) ou les *Argiopidae* (Enders, 1976) qui en liaison avec la fragilité de leurs toiles ont tendance à se placer en des endroits abrités du milieu.

De nombreux auteurs étudient l'influence de plusieurs de ces facteurs sur la répartition des individus d'une population (Hallander, 1970; Norgaard, 1951; Riechert & al., 1973; Riechert, 1974a, b, 1976).

Des études plus récentes se sont intéressées à l'influence des facteurs biotiques sur le placement des Araignées dans le milieu. Les facteurs biotiques étudiés sont essentiellement de quatre types : le facteur floristique, les proies, les congénères et les membres d'autres espèces d'Araignées.

La flore intervient de deux façons : d'une part en tant que support pour les toiles dont la répartition dans le milieu sera liée à la position des supports disponibles (Colebourn, 1974). D'autre part, certaines Araignées comme *Agelenopsis aperta* se positionnent dans le milieu près de zones riches en fleurs (donc riches en proies potentielles) (Riechert, 1976, 1978a).

Les premières études prenant en compte l'influence du facteur proies sur le positionnement des individus se sont limitées à des corrélations entre la présence de proies et la présence d'Araignées (Duffey, 1966). Plus récemment, des auteurs ont suggéré l'existence d'un placement actif des Araignées dans le milieu en fonction de ces proies (Buskirk, 1975; Pasquet, 1984b; Riechert, 1976; Rypstra, 1985; Uetz & al., 1982) aussi bien au niveau d'espèces sociales territoriales comme

Metabus gravidus (Buskirk, 1975) que d'espèces solitaires comme *Araneus redii* ou *Araneus ceropegius* (Pasquet, 1984b). De nombreux auteurs s'intéressant à la répartition des individus de populations d'Araignées dans le milieu en fonction des proies montrent l'existence d'une relation entre le type de répartition observé et le facteur proies comme chez *Metepaira datona* (Schoener & Toft, 1983). De même chez les espèces qui peuvent présenter un mode de vie solitaire ou social comme *Philoponella oweni* (Smith, 1983), c'est le facteur proies qui semble être responsable de la vie solitaire ou sociale des Araignées avec un groupement des individus lorsque le nombre de proies est suffisant et une vie solitaire lorsqu'il est insuffisant (Rypstra, 1985).

Nous disposons de quelques résultats concernant l'influence du facteur interspécifique sur la répartition des individus. Les effets de ce facteur sont le cannibalisme, l'invasion de toile et éventuellement la compétition pour les sites d'installation (Hallender, 1970; Post & Riechert, 1977; Riechert & Cady, 1983; Uetz, 1975).

Enfin, quelques études s'intéressent au rôle joué par le facteur congénère et montrent que celui-ci intervient sur le placement des individus de populations d'Araignées sociales ou d'Araignées solitaires (Buskirk, 1975; Farr, 1977; Krafft & Roland, 1979; Leborgne & Pasquet, 1986, 1987a, b; Uetz & Cangialosi, 1986). En effet, même au niveau d'une colonie, il existe une grande variabilité interindividuelle et le placement de chacun des individus à l'intérieur de la colonie peut être beaucoup plus avantageux pour certains (Buskirk, 1975). Selon Riechert (1978a), lorsque deux *Agelenopsis aperta* sont présentes dans un espace normalement occupé par un seul individu, il existe une réduction du taux de capture des proies pour chaque individu.

De plus, le type de répartition observé chez les adultes peut dépendre du passé de chacun des individus de la population ("Les effets d'expériences précoces sur le comportement de l'adulte ne se limitent pas à lui conférer un statut, un rôle social et une capacité sexuelle, ils se reportent également sur ses habitudes et ses stratégies alimentaires, ou plus généralement sur son mode d'utilisation du milieu" Gautier, 1982).

Pourtant, quelle que soit l'espèce animale étudiée, un aspect

sociologique particulièrement important du problème n'est que très rarement envisagé à quelques exceptions près (Cornell & al., 1987; Jacoby, 1983) : il s'agit de l'étude ontogénique de l'occupation de l'espace

Chez les Araignées, il est vrai que certaines études de la répartition des individus de populations mentionnent l'existence de différents stades de développement des individus à un moment donné (Schoener & Toft, 1983, Valerio, 1977) ou correspondent à des suivis de population allant de l'émergence des cocons au stade adulte (Riechert, 1974b; 1978a). Mais aucune de ces études ne rend compte du mode d'établissement des populations ni des éventuelles interactions entre les membres de ces populations.

Face à ces constatations, nous nous sommes intéressés à *Zygiella x-notata*, une espèce présente au voisinage des milieux occupés par l'Homme. Elle colonise, par exemple, le pourtour des fenêtres de l'Université de Nancy I.

Les premières observations réalisées sur ces populations signalent que les femelles adultes semblent être regroupées à certains endroits sur les fenêtres (Leborgne & Pasquet, 1986, 1987a). Pourtant, *Zygiella x-notata* est une Araignée orbitèle généralement décrite comme Araignée solitaire.

Afin de préciser le type de répartition de ces femelles dans le milieu, Leborgne & Pasquet (1986, 1987a) utilisent les distances au plus proche voisin qui sont prises comme révélatrices des distances interindividuelles par de nombreux auteurs (Burgess, 1979; Burgess & Uetz, 1981; Pasquet, 1984a, b). Cette méthode conduit à une différenciation des populations étudiées en trois types selon la répartition des individus : répartitions dispersives, agrégatives ou quelconques (Campbell & Clarke, 1971; Clark & Evans, 1954; Pielou, 1960; Thompson, 1956).

Cependant, il est nécessaire de signaler que cette méthode n'est qu'un constat du type de répartition de la population à un moment donné dans un espace arbitrairement délimité par le chercheur et ne préjuge ni de la fonction, ni des mécanismes liés au type de répartition observé. Dans le cas des répartitions de type agrégatif ou dispersif, elle peut simplement

suggérer l'existence d'interactions sociales entre les individus, interactions qui méritent d'être étudiées.

L'application de cette méthode à *Zygiella x-notata* a montré l'existence d'une répartition de type agrégatif des individus le long des montants des fenêtres (Leborgne & Pasquet; 1986, 1987a).

Parmi les facteurs précédemment cités susceptibles d'influencer la répartition des individus, les facteurs abiotiques ne semblent pas intervenir, car les structures d'installation (le long des fenêtres) sont identiques et que les facteurs climatiques sont également identiques pour l'ensemble de la population étudiée.

Par contre, cette répartition agrégative semble être due à une attraction de nature tacto-chimique exercée par les structures soyeuses sur le choix d'un site de construction par *Zygiella x-notata* (Leborgne & Pasquet, 1987b) : les femelles adultes sont attirées par la soie des congénères.

Outre la répartition de type agrégatif des femelles adultes, il existe une succession plus ou moins régulière de petites et grandes toiles que Leborgne & Pasquet nomment "alternance". En règle générale, une toile est entourée par deux toiles plus grandes ou plus petites qu'elle (figure 1).

Leborgne & Pasquet (1986) ont montré l'influence de la présence de congénères (individu ou toile?) sur les différences de diamètre des toiles. Cette influence est appuyée par le fait qu'il existe une relation entre l'espace libre disponible (distance entre deux centres de toiles voisines) et la taille du piège construit. Des expériences consistant en un prélèvement des individus à grande toile de la population suivi d'une destruction de toutes les toiles, montrent que les individus restants (anciens individus à petites toiles) tissent des toiles de diamètre équivalent à celui des grandes toiles précédentes. Par contre, le prélèvement des individus à petites toiles et la destruction des toiles restantes n'affecte pas le diamètre des nouvelles toiles construites. Les auteurs concluent à l'intervention d'interactions interindividuelles dans le déterminisme de la

taille des toiles.

L'ensemble des études menées par Leborgne & Pasquet, nous amène à penser qu'un des facteurs sociologiques précédemment cités est susceptible d'intervenir sur la répartition des individus dans le milieu : c'est le facteur congénère.

Zygiella x-notata apparaît donc, a priori, comme une espèce tout à fait particulière parmi les Araignées, sa position semble intermédiaire entre le social et le solitaire. De plus, cette espèce est présente sur place et elle s'élève facilement en laboratoire (Le Guelte, 1966) : ce qui en fait un modèle que l'on peut facilement étudier en laboratoire et en milieu naturel.

Ces constatations nous incitent à poser quelques questions relatives aux observations faites sur les populations adultes de *Zygiella x-notata* :

- comment se mettent en place ces populations ?
- quels sont les mécanismes qui interviennent ? Notamment comment se mettent en place différents comportements au cours de l'ontogénie ?
- quelles sont les fonctions du type de répartition observé ?

L'aspect fonctionnel de la répartition observée chez *Zygiella x-notata* n'est pas abordé dans ce travail qui constitue une première approche de l'étude de populations de *Zygiella x-notata* et nécessite en premier lieu une approche de type descriptif et mécaniste.

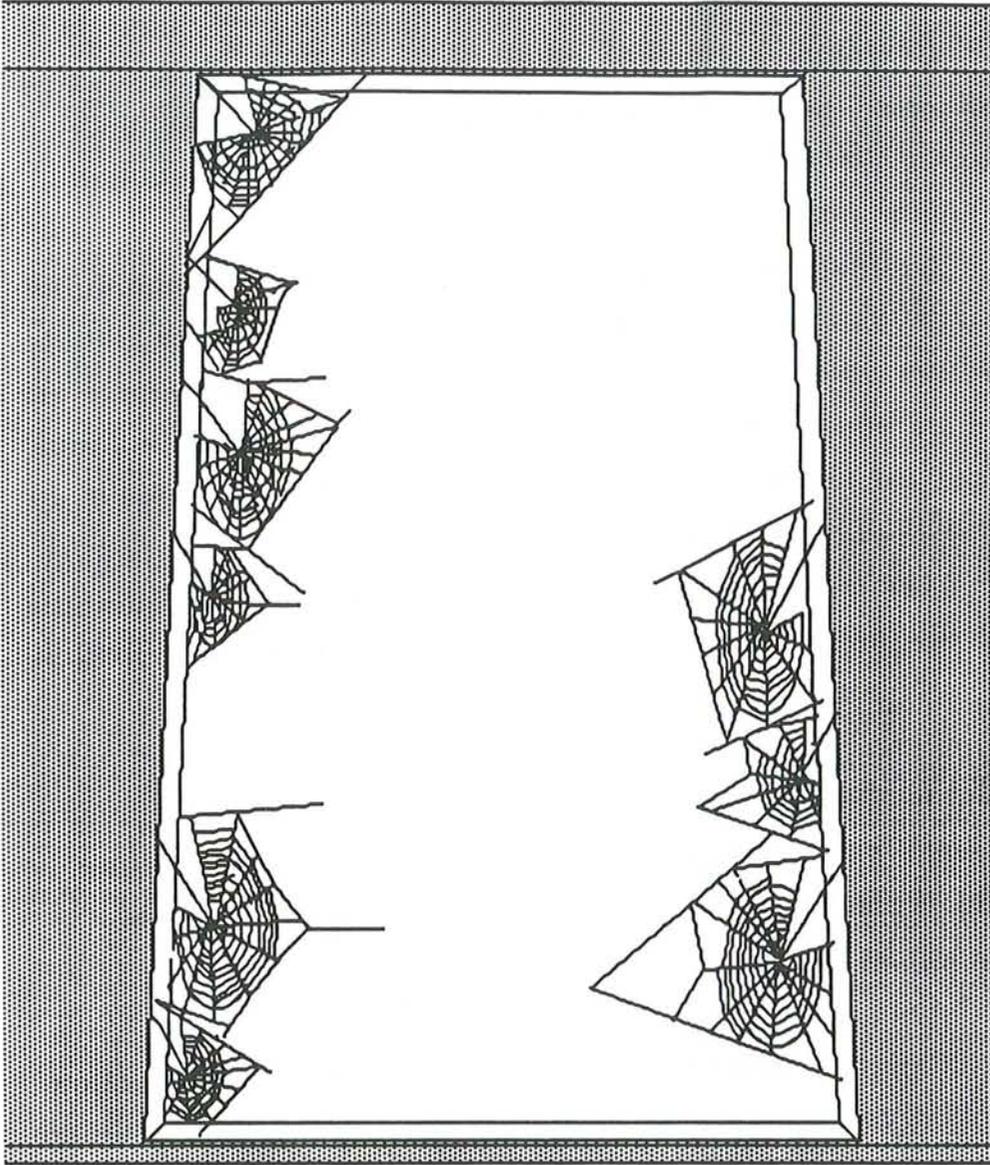


Figure 1 : représentation schématique de l'installation des toiles de *Zygiella x-notata* sur les fenêtres du biotope étudié par Leborgne & Pasquet (1986, 1987a).

Chapitre 1 - Matériel et méthodes

Ce chapitre décrit les matériels et méthodes d'investigation qui ont servi au cours des différents travaux exposés ici. Les protocoles plus particuliers seront développés ultérieurement dans les chapitres correspondants.

1.1 - Modèle biologique

1.1.1 - Les Araignées

Zygiella x-notata est une Araignée de la famille des *Araneidae*. On la retrouve dans la littérature sous différentes appellations : *Araneus x-notatus* (Clerck, 1757), *Zilla x-notata* (Pickard - Cambridge, 1879), *Zilla litterata* (Wiehle, 1931) et enfin *Zygiella x-notata* (Simon, 1929). Le genre *Zygiella* a été décrit par Simon (1929), Locket & Millidge (1953), Gertsch (1964) et Levi (1974).

Zygiella x-notata est une Araignée orbitèle, qualifiée d'Araignée solitaire, dont la zone de répartition est quasiment mondiale. On la trouve surtout associée à l'Homme : dans les jardins (sur des buissons ou les clôtures) ou en alignements sur le pourtour des fenêtres des habitations. Sa taille est d'environ 8 mm à l'état adulte et elle a une durée de vie de 8 à 10 mois (émergence en Mars-Avril). Les femelles adultes pondent en Septembre-Octobre. Dans la nature, on compte 5 mues chez les mâles et 6 chez les femelles au cours du développement hors du cocon auxquelles s'ajoutent 2 mues pour les mâles et les femelles dans le cocon (Juberthie, 1954).

Lors des différentes études, nous appellerons le stade "première nymphe hors cocon" : stade I (Bonnet, 1988); et les stades suivants : stade II, stade III, stade IV et adulte. Le stade I correspond à la nymphe 1 de la nomenclature de Vachon (1958) et au stade jeune 1 de la nomenclature de Canard (1984).

En laboratoire, avec les conditions décrites par Le Guelte (1963) pour un développement accéléré de l'Araignée, on observe en général 4 mues hors du cocon et une mue dans le cocon pour les mâles et les femelles avec une durée de 3 à 4 mois pour passer de la première nymphe sortant du cocon à l'état adulte.

Ces conditions de développement accéléré sont :

- une photophase de 7h à 21h avec une température de 25°C en période diurne et 15°C en période nocturne,
- un éclaircissement qui croît progressivement de 7h à 9h et décroît progressivement de 19h à 21h,
- une humidité relative de 25 à 30 % avec trois pointes à 90 % par semaine,
- une nourriture ad libidum.

Dans ces conditions, *Zygiella x-notata* double de poids à chaque exuviation du stade "première nymphe" (à la sortie du cocon) au stade "4ème nymphe". Entre les stades 4ème nymphe et l'état adulte, le poids est multiplié par 40 chez les femelles pour diminuer de moitié après la ponte.

Chez les mâles, le poids est multiplié par deux entre les stades IV et adulte (Le Guelte, 1966).

De la même façon, à chaque exuviation, la longueur de la première paire de pattes augmente d'environ 50% pour atteindre en moyenne 1,52 cm chez les mâles et 1,22 cm chez les femelles à l'état adulte (Le Guelte, 1966)(tableau 1).

Les Araignées étudiées en laboratoire proviennent de populations naturelles. Les jeunes Araignées sont élevées en laboratoire et proviennent de cocons récoltés dans la nature. De plus, des populations naturelles sont étudiées sur place.

	I	II	III	IV		Adulte	
				♂	♀	♂	♀
Longueur (1/100 mm)	239	364	584	895	822	1520	1224

Tableau 1: longueur de la première paire de pattes aux différents stades nymphaux (hors cocon) observée en laboratoire. D'après Le Guelte (1966).

1.1.2 - Les toiles

Zygiella x-notata est une Araignée qui construit une toile géométrique de forme elliptique généralement caractérisée par la présence d'un secteur libre et d'un fil avertisseur reliant le centre de la toile à la retraite habituellement située au-dessus de celui-ci (figure 2).

La retraite est de forme conique ouverte des deux côtés. La toile de femelle adulte de *Zygiella x-notata*, avec la présence d'un secteur libre et d'un fil avertisseur, permet la détermination de l'espèce dans la nature. On peut cependant trouver quelques femelles adultes ayant une

toile qui ne présente ni fil avertisseur, ni secteur libre (Le Guelte, 1966).

Zygiella x-notata est une Araignée active pendant la période nocturne: le jour elle se trouve dans la retraite et pendant la période nocturne elle se tient souvent au centre de sa toile. Cette toile est généralement construite ou reconstruite en fin de période nocturne en environ 30 minutes.

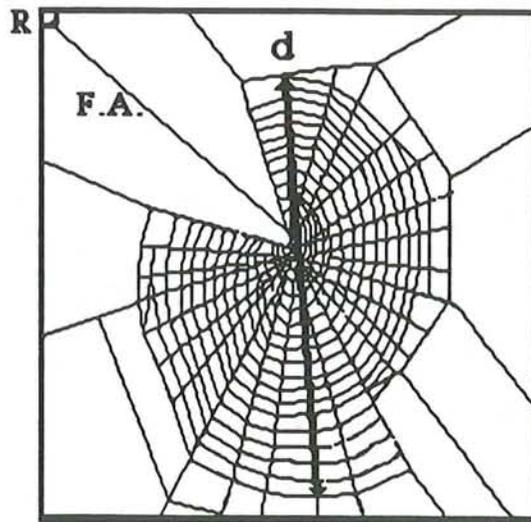


Figure 2 : représentation schématique d'une toile de *Zygiella x-notata*.

R : retraite; F.A. : fil avertisseur; d : diamètre.

Au cours du développement de *Zygiella x-notata*, il faut noter quelques particularités quant à la toile : d'une part, au stade première nymphe hors cocon, de nombreuses toiles (63,5% lors des observations en laboratoire et dans la nature) ne possèdent ni retraites (donc ni fil avertisseur), de secteur libre. Ces Araignées se tiennent en permanence au centre de la toile. D'autre part, au stade adulte, les mâles ne construisent plus de toiles. On les trouve à proximité des toiles de femelles sur lesquelles nous avons pu les voir se nourrir, lors de l'expérience de mise en place d'une population en laboratoire décrite ultérieurement. Ce nourrissage a

lieu sans réaction apparente de la femelle.

1.2 - Conditions d'élevage

Au laboratoire, les femelles adultes et les cocons pondus par ces femelles sont placés séparément dans des boîtes en plastiques de 10 X 5 X 2 cm présentant une ouverture fermée par un fin maillage. De la sortie du cocon à la seconde exuviation, les Araignées sont isolées dans des tubes à hémolyse en plexiglass de 75 X 12 mm fermés par un coton humide. A partir du stade troisième nymphe hors cocon, elles sont placées dans les mêmes boîtes en plastique que les adultes. L'ensemble des tubes et des boîtes est placé dans une pièce climatisée où règnent les conditions décrites par Le Guelte (1963) pour un développement accéléré de *Zygiella x-notata*.

Du stade première nymphe au stade adulte, les Araignées en élevage sont nourries de larves de grillons vivantes de taille variable. Lorsque ces Araignées ont la possibilité de tisser des toiles, nous remplaçons cette nourriture par des Drosophiles vivantes (nourriture plus adaptée chez ces Araignées orbitèles).

1.3 - Mesure des caractéristiques de *Zygiella x-notata* et des toiles

1.3.1 - Mesures effectuées sur l'Araignée

Lors des différentes expériences, le poids des Araignées est déterminé par pesée à 1/10 mg près.

L'âge des Araignées (stade) est déterminé par le prélèvement des exuvies dans les tubes ou boîtes d'élevage.

Lors des expériences portant sur l'ontogénie du placement réalisées sur le terrain et en laboratoire, le stade des Araignées est estimé de différentes façons :

- prélèvement des mues au niveau des retraites et des toiles
- estimation de visu de la longueur de la première paire de pattes et comparaison avec les données de Le Guelte (1966) (tableau 1)
- couleur de l'Araignée : après une mue *Zygiella x-notata* est de couleur plus claire qu'habituellement.

Au sujet de la reconnaissance individuelle des Araignées, il faut noter une difficulté rencontrée au cours de différentes expériences. Chez *Zygiella x-notata*, il nous est actuellement impossible de prélever des individus de leur retraite et, après manipulations diverses, de les faire réintégrer cette retraite. En effet, après marquage, ou même pesée, par exemple, les individus en contact avec leur toile ou avec les fils de cadre de celle-ci ne réintègrent pas forcément leur retraite et vont construire bien souvent de nouvelles toiles en un autre endroit du milieu. Ce problème, lors de l'observation de populations, nous amènera à réaliser des études globales de populations et non des études individuelles avec individus marqués.

1.3.2 - Mesures caractérisant les toiles et la répartition spatiale des retraites

Les deux paramètres retenus pour les comparaisons de différents stades ou lots expérimentaux sont le diamètre des toiles et la distance inter-retraite (Leborgne & Pasquet, 1986, 1987a). En effet, des études réalisées sur des populations naturelles adultes de *Zygiella x-notata* ont mis en évidence, d'une part, l'existence de corrélations entre le diamètre, le nombre de rayons et le nombre de tours de spire des toiles et, d'autre part, l'existence d'une corrélation entre les distances inter-retraites et les distances entre les centres des toiles pour chaque individu

par rapport à son plus proche voisin dans les alignements observés le long des fenêtres (Kremer, 1984; Leborgne & Pasquet, 1986).

La détermination des distances inter-retraites est réalisée à partir d'une "cartographie" préalable de la position des retraites le long de fenêtres sur le terrain et le long de cadres en laboratoire (supports de toiles). Les positions des retraites sont notées par rapport à un point de référence constitué par le bas des fenêtres ou des cadres, ces positions sont mesurées à 0,5 cm près à l'aide d'un mètre ruban.

La diamètre des toiles correspond au diamètre le plus grand délimité par les tours de spire externes (figure 2). Il est mesuré à 0,5 cm près à l'aide d'un mètre ruban.

Ces deux mesures (distance inter-retraite et diamètre des toiles) sont les indices utilisés pour caractériser les toiles et les Araignées au cours des différentes situations expérimentales.

Lors de l'étude de populations de *Zygiella x-notata*, nous déterminons à partir des distances inter-retraites, les distances au plus proche voisin (distance entre une retraite et la retraite voisine la plus proche). Ces distances sont définies par différents auteurs pour rendre compte du mode de distribution d'individus d'une population dans un biotope donné (Clark & Evans, 1954; Pielou, 1960; Thompson, 1956). Afin de déterminer le type de répartition des individus (régulier, quelconque, dispersif), nous utilisons la méthode du "goodness of fit test" (Campbell & Clarke, 1971). Cette méthode permet de comparer par un test du χ^2 des classes de distances observées au plus proche voisin à des classes de distances théoriques obtenues pour une population de même densité dont les individus seraient répartis au hasard.

1.3.3 - Comparaison des différents lots

Lors des différentes situations expérimentales, nous constituons différents lots caractérisés par des paramètres particuliers. Ces

paramètres seront comparés à l'aide de tests non paramétriques (Siegel, 1956):

- comparaison de distribution des lots : test du X^2 , test de Fisher,
- comparaison de lots indépendants : test de Mann & Whitney,
- comparaison de lots appariés : test de Wilcoxon(matched pairs signed-rank), test des signes,
- analyse de variance de Kruskal & Wallis.

Chapitre 2 - Persistance des structures de populations chez *Zygiella x-notata* dans différents milieux

Zygiella x-notata est une espèce que l'on rencontre souvent associée à l'Homme : dans les jardins (buissons ou clôtures) ou sur le pourtour des fenêtres. Leborgne & Pasquet (1986, 1987a) ont étudié une population constituée de femelles adultes installées spontanément sur le pourtour de fenêtres de l'Université de Nancy. Ce type d'habitat est fréquent chez cette espèce.

Cette étude de population de femelles adultes a permis de mettre en évidence deux phénomènes : une répartition de type agrégatif des individus de la population et un phénomène qu'ils nomment "alternance de la taille des toiles".

Ces deux phénomènes sont très difficiles à mettre en évidence dans des populations colonisant des buissons. Il s'agit en effet d'un milieu tridimensionnel particulièrement hétérogène qui rend difficile l'étude de répartition des populations. Mais ceci n'exclut pas la possibilité d'une répartition de type agrégatif dans ce genre de milieu.

De plus dans ce cas, il est impossible de déterminer l'existence d'une succession plus ou moins régulière de petites et grandes toiles

comme suggérée par Leborgne & Pasquet (1986, 1987a), puisque les individus sont placés dans les trois dimensions de l'espace et non plus sur une structure d'accueil linéaire comme c'est le cas pour des fenêtres.

Le but du présent chapitre est de vérifier si les phénomènes décrits par Leborgne & Pasquet correspondent à un cas exceptionnel ou si la répartition agrégative des individus et la succession plus ou moins régulière de grandes et petites toiles s'observent fréquemment dans de tels biotopes.

2.1 - Protocole expérimental

L'étude est effectuée sur une population de *Zygiella x-notata* colonisant 6 fenêtres trapézoïdales (L= 1,24 m; l=1,02m; H=2,05m) toutes équivalentes du point de vue des structures et proposant les mêmes structures d'accueil pour la construction des retraites (une fente située sur le bord de la fenêtre) et la fixation des toiles. Celles-ci sont attachées à la fois sur le mur et la fenêtre (qui est recouverte d'un grillage).

Avant toute étude, nous détruisons toutes les toiles pour limiter le nombre d'anciennes toiles abandonnées prises en compte.

Après une semaine nous repérons toutes les toiles sur ces fenêtres. Le diamètre des toiles est relevé ainsi que la distance au plus proche voisin pour chaque individu.

Les distances au plus proche voisin nous permettent de déterminer le type de structure de la population par la méthode du "goodness of fit test".

Le diamètre des toiles nous permet de déterminer s'il existe une succession plus ou moins régulière de petites et grandes toiles.

D'un point de vue théorique, une toile donnée de la population concernée peut être comprise entre deux toiles plus grandes qu'elle (+g +g), deux toiles plus petites (+p +p), deux toiles de même diamètre (- -), une plus grande et une plus petite (+g +p), une plus grande et une de diamètre

équivalent (+g -) ou une plus petite et une de diamètre équivalent (+p -).

Le phénomène appelé alternance par Leborgne & Pasquet (1986, 1987a) correspond à 2 de ces 6 cas : (+g +g) et (+p +p). Nous avons donc une probabilité de 1/3 de tomber sur un cas "favorable" pour chaque toile donnée de la population.

Ce travail va donc consister à relever, pour chaque alignement, le nombre de cas "favorables" (+g +g / +p +p) et "défavorables" (les autres) observés et de les comparer aux nombres de cas favorables et défavorables théoriques par un test du χ^2 .

Ceci nous permettra de savoir si, de façon globale, la population correspond à la vision donnée par Leborgne & Pasquet.

2.2 - Résultats

2.2.1 - Type de répartition

7 jours après la destruction de toutes les toiles, nous effectuons un relevé des paramètres définis précédemment.

La population est constituée de 29 individus ayant tissé, répartis sur 5 des 6 fenêtres où leur installation est possible.

Le diamètre moyen des toiles tissées est de 23,8 cm (écart-type de 5 cm).

La distance moyenne au plus proche voisin est calculée sur 28 individus car un individu de la population est seul sur une fenêtre et n'est pas pris en compte. Cette distance moyenne au plus proche voisin est de 49,6 cm (écart-type de 32,1 cm).

Tous les montants de fenêtres sont occupés par deux Araignées au minimum et nous considérons que la longueur totale occupée par les Araignées est égale au nombre de montants occupés multiplié par 2,05m (hauteur de chaque montant), soit 18,45m. La densité des Araignées est donc de 1,52 /m.

Une comparaison par la méthode du "goodness of fit test", des

distances observées au plus proche voisin à des distances théoriques pour une population de 1,52 Araignées/m dont les individus seraient répartis au hasard indique que la répartition de notre population est de type agrégatif (test du χ^2 , $p < 0.001$) pour des classes de distance de 18 cm (classe de distance la plus petite pour laquelle la répartition est de type agrégatif). Cette comparaison montrè que les différences portent sur la seconde classe de distances (figure 3), ce qui nous laisse supposer que, bien que la répartition soit de type agrégatif, il existe une certaine distanciation entre les individus.

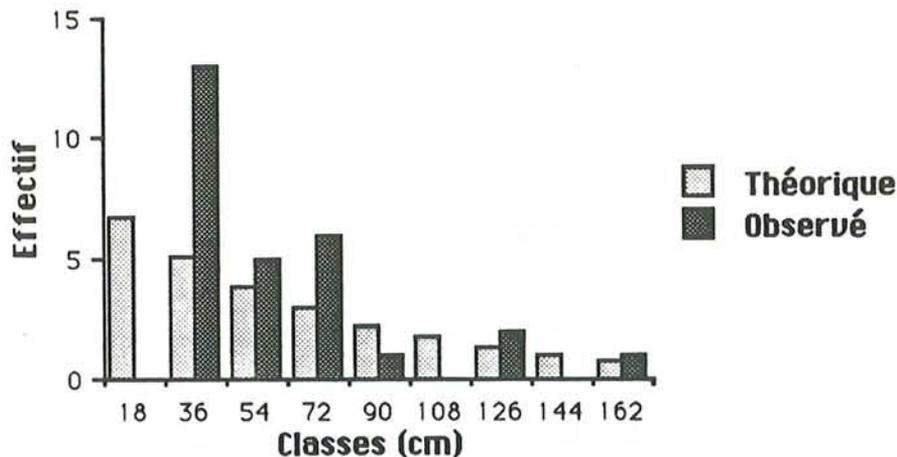


Figure 3 : comparaison des distances au plus proche voisin théoriques et observées.

2.2.2 - Tailles des toiles des alignements

Parmi les 29 individus ayant tissé une semaine après la destruction de toutes les toiles, 22 sont groupés par trois au minimum sur un montant de fenêtre. Les autres sont, soit seul (1 individu), soit par groupe de deux (6 individus).

Parmi les 22 toiles utilisables pour le test proposé, 10 sont

entourées par deux toiles, les autres constituent des débuts ou fins de série.

Nous avons 5 toiles qui sont entourées par deux toiles plus petites, 4 sont entourées par deux toiles plus grandes et une toile qui est entourée par une plus grande et une plus petite : donc 9 cas favorables pour 1 cas défavorable.

La comparaison de ces résultats à une répartition théorique des cas favorables et défavorables par un test du X^2 montre l'existence d'une différence significative à $p < .001$.

Le phénomène décrit par Leborgne & Pasquet est donc présent dans notre population : une toile donnée de la population est le plus souvent encadrée par deux toiles plus grandes ou plus petites qu'elle.

2.3 - Conclusion

Cette étude réalisée sur une population de femelles adultes de *Zygiella x-notata* différente de celle décrite par Leborgne & Pasquet (1986, 1987a) montre que les phénomènes décrits par ces auteurs ne sont pas des phénomènes épisodiques, mais se retrouvent chez d'autres populations colonisant le même type de structures.

En effet, cette étude montre l'existence d'une répartition des individus de type agrégatif le long des fenêtres ainsi que l'existence d'une succession plus ou moins régulière de la taille des toiles.

Cette confirmation des résultats de Leborgne & Pasquet nous permet maintenant de nous interroger quant aux mécanismes responsables de cette structure de population décrite, au moins chez les femelles adultes.

Chapitre 3 - Facteurs responsables de la répartition de type agrégatif chez *Zygiella x-notata*

L'étude de populations de *Zygiella x-notata* colonisant différents biotopes ayant montré l'existence d'une répartition de type agrégatif des individus, nous sommes amenés à nous intéresser aux mécanismes responsables de ce type de répartition des femelles adultes.

Ce type de répartition peut dépendre de nombreux facteurs biotiques (proies potentielles, congénères, membres d'autres espèces) ou abiotiques (structures d'accueil, facteurs climatiques).

La méthode du "goodness of fit test" ne permet d'établir qu'un constat de structure de population. Pour savoir si cette agrégation est une caractéristique de *Zygiella x-notata* nous permettant de la considérer comme un modèle biologique intermédiaire entre les espèces sociales territoriales actuellement connues et les espèces traditionnellement considérées comme solitaires, il est indispensable de démontrer que ces groupements sont le résultat d'interactions individuelles et pas simplement la conséquence de facteurs abiotiques ou faunistiques. En d'autres termes, ces groupements sont-ils la conséquence de facteurs sociologiques ou écologiques ?

Chez *Zygiella x-notata*, la répartition de type agrégatif des individus est observée dans différentes populations colonisant le même type de biotope (fenêtres). Les structures d'accueil et le climat sont identiques pour chacun de ces biotopes. Cette constatation nous permet d'éliminer les facteurs climatiques ou physiques .

Pasquet & Leborgne (1986) ont montré qu'il n'existe pas de différence entre les quantités de proies potentielles disponibles sur les sites occupés et non occupés par les Araignées. Dans le biotope que nous avons étudié (chapitre 2), les structures d'accueil sont très voisines, ce qui nous incite à penser que le facteur proies ne peut pas être responsable du type de répartition observé chez *Zygiella x-notata*.

Il nous reste donc à étudier l'influence éventuelle d'interactions individuelles sur ce type de répartition en tenant compte des moyens de communication dont dispose *Zygiella x-notata*.

Chez les Araignées fileuses dites solitaires, deux moyens de communication sont particulièrement étudiés : les signaux vibratoires ainsi que les signaux chimiques. Les signaux vibratoires interviennent pour beaucoup dans le rapprochement des sexes (Krafft & al., 1978; Witt, 1975). Ils interviennent également dans le cadre de la cohésion des groupes chez certaines espèces sociales (Krafft, 1982). Mais ces espèces disposent de toiles communes alors que *Zygiella x-notata* présente des toiles individuelles qui nous semblent peu propres à véhiculer des informations vibratoires responsables de la structure observée dans les populations.

Les signaux chimiques, second type de communication, ont été étudiés par de nombreux arachnologues (Krafft & Roland, 1979; Roland, 1984; Tietjen & Rovner, 1982). Krafft & Roland (1980) définissent plusieurs types de signaux chimiques chez les Araignées : les phéromones tégumentaires, les phéromones liées à la soie et les phéromones volatiles. Ces différents types peuvent être classés en deux groupes : phéromones de contact et phéromones volatiles. L'existence de ces différentes sortes de phéromones est montrée dans le cadre du rapprochement des sexes chez des Araignées solitaires ou, encore une fois, dans celui de la cohésion du groupe chez les Araignées sociales.

Afin de tenter de déterminer quels sont les mécanismes sous-jacents à la répartition agrégative des individus de population de *Zygiella x-notata*, nous nous intéressons à une éventuelle existence de signaux chimiques attractifs pour les congénères. D'autant plus que Leborgne & Pasquet (1987b) montrent l'intervention de signaux de nature tacto-chimique chez *Zygiella x-notata* par des expériences mettant en évidence une attraction entre femelles adultes exercée par l'intermédiaire des structures soyeuses. Cette attraction exercée par les structures soyeuses pourrait expliquer d'une certaine façon la structure agrégative des populations étudiées précédemment.

De plus, Roland, Leborgne et Pasquet (communication personnelle) mettent en évidence une attraction exercée par la soie de femelles adultes sur d'autres femelles adultes ainsi qu'une répulsion exercée par la soie de Tégénaire.

Chez *Zygiella x-notata*, des signaux chimiques sont également mis en jeu lors du rapprochement des sexes. En effet, des mâles adultes sont attirés par des femelles sans être en contact avec elles ou avec des structures soyeuses produites par elles (Mertens & Coessens, 1980). Dans ce cas, Mertens & Coessens concluent en l'intervention d'une phéromone volatile.

Pour ces différentes raisons, nous testerons ici l'intervention éventuelle d'une phéromone volatile attractive qui pourrait être un des facteurs responsables de la structure des populations composées de femelles adultes de *Zygiella x-notata*. Ce test sera donc effectué avec des femelles adultes .

3.1 - Dispositif expérimental

Le dispositif utilisé est constitué de deux cadres en bois de 25 X 25 X 10 cm reliés entre eux (figure 4) et fermés par des vitres. Sur chaque côté de ces cadres sont apposées des boîtes en plastique équivalentes aux

boîtes d'élevage individuelles et sont séparées des cadres par un fin grillage (filtre de centrifugeuse) ne permettant aucun contact entre les Araignées situées de part et d'autre.

Les Araignées que nous testons sont placées au centre du dispositif dans un tube en plastique fermé par un coton. Nous constituons ainsi 3 lots expérimentaux de 50 femelles testées par rapport au contenu des boîtes apposées aux cadres.

Ces 3 lots sont :

Lot 1 : une des deux boîtes contient une Araignée, l'autre est vide;

Lot 2 : une des deux boîtes contient deux Araignées, l'autre est vide;

Lot 3 : une des deux boîtes contient de la soie, l'autre est vide.

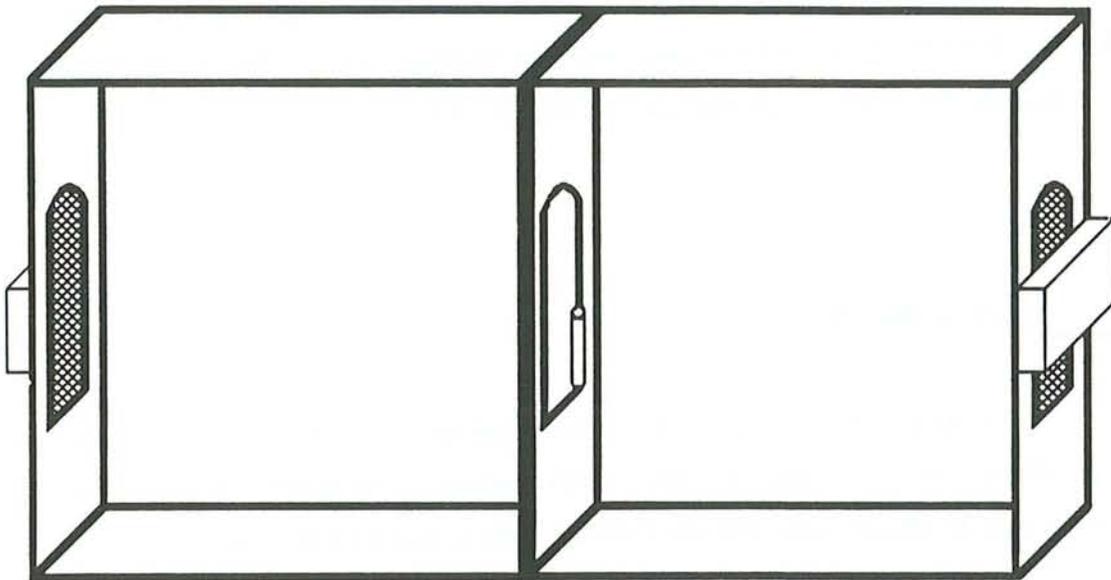


Figure 4 : dispositif expérimental.

Les boîtes avec leur contenu sont fixées aux cadres une heure avant le début de l'expérience ainsi que le tube central du dispositif contenant la femelle à tester.

Au cours de l'expérience, le stimulus est alternativement placé à gauche et à droite de façon à éviter tout effet de l'environnement (structure de la pièce, éclairage).

Pour le lot 2, la boîte en plastique contenant les deux Araignées stimuli est séparée en deux compartiments de manière à éviter les contacts physiques entre celles-ci.

La soie utilisée comme stimulus dans le lot 3 est produite par une Araignée ayant tissé préalablement pendant 24 heures dans la boîte en plastique. Cette Araignée est ensuite prélevée et nous vérifions si de la soie est effectivement présente (soie que nous ne quantifions pas) avant d'apposer la boîte en plastique au cadre.

Les tests débutent avec l'ouverture du tube contenant l'Araignée à tester et nous notons la position de cette Araignée après 8, 16 et 24 heures, c'est-à-dire dans quelle partie du cadre elle se trouve (du côté ou non du stimulus). Durant cette expérience, la période nocturne est située entre 16 heures et 24 heures.

Pour les différents lots, nous comparons pour chacun des relevés, le nombre d'individus présents de chaque côté à une répartition théorique de 50% de chaque côté par un test du X^2 .

3.2 - Résultats

Dans chacun des lots, certaines Araignées ne sont pas sorties du tube central après 24 heures. Cependant toutes les Araignées sorties ont tissé au minimum une ébauche de retraite d'un côté ou de l'autre.

Pour chaque lot, la proportion d'Araignées sorties augmente au cours du temps, tout spécialement après le relevé de 16 heures. Ceci est sans doute dû au fait que chez *Zygiella x-notata*, la période d'activité est nocturne et correspond à la période comprise entre les relevés de 16 et 24 heures. De plus, à l'ouverture du tube central, les Araignées subissent certainement un stress et ont du mal à quitter ce tube central.

Un test du X^2 comparant les nombres d'Araignées testées positionnées de chaque côté pour le lot 1 ne permet pas de mettre en évidence de différences significatives entre les deux côtés pour chaque relevé (tableau 2).

Dans le cas du lot 2, il existe une tendance ($p < .10$) au positionnement des Araignées du côté stimulus lors du relevé de 8 heures (tableau 3). Le nombre d'Araignées testées se positionnant du côté des deux Araignées stimuli augmente dès le relevé de 16 heures (test du χ^2 , $p < .05$) pour atteindre 27 individus lors du relevé de 24 heures (test du χ^2 , $p < .01$). Le stimulus constitué de deux congénères de même sexe est donc attractif pour les femelles de *Zygiella x-notata*.

Lot 1	T	S	V	χ^2
8 h	37	4	9	N.S.
16 h	35	5	10	N.S.
24 h	18	16	16	N.S.

Tableau 2 : répartition des 50 femelles testées du lot 1.

T : femelles restées dans le tube; S : femelles installées du côté du stimulus; V : femelles installées du côté sans stimulus; χ^2 : significativité du test du χ^2 ; N.S. : non significatif ($p > .10$).

Lot 2	T	S	V	χ^2
8 h	35	11	4	$p < .10$
16 h	33	13	4	$p < .05$
24 h	13	27	10	$p < .01$

Tableau 3 : répartition des 50 femelles testées du lot 2.

Légende : voir tableau 2.

Dans le cas du lot 3, nous ne mettons pas en évidence de différences significatives entre les nombres d'Araignées réparties de

chaque côté pour chacun des relevés et la répartition théorique, au hasard, des Araignées (tableau 4). la soie ne semble donc pas attractive lorsque les Araignées testées ne sont pas en contact avec celle-ci.

Nous pouvons remarquer que le nombre d'Araignées testées sorties des tubes après 24 heures est plus important dans le lot 3 (le seul lot où il n'y a aucun congénère stimulus) que dans les lots 1 ($X^2 = 9,54, p < .01$) et 2 ($X^2 = 4,34, p < .05$).

Lot 3	T	S	U	χ^2
8 h	44	5	1	N.S.
16 h	35	7	8	N.S.
24 h	5	24	21	N.S.

Tableau 4 : répartition des 50 femelles testées du lot 3.

Légende : voir tableau 2.

3.3 - Conclusion

Les résultats de cette expérience démontrent qu'il existe un mécanisme susceptible de conduire au groupement des femelles sans nécessiter de contact direct avec les congénères ou leur soie. Il pourrait s'agir soit d'un mécanisme faisant intervenir des stimuli sonores, soit plus vraisemblablement d'un mécanisme basé sur l'action de signaux chimiques volatiles. En effet, aucun appareil de stridulation n'a jamais été décrit chez *Zygiella x-notata*. Ceci nous conduit à admettre l'existence d'une phéromone volatile femelle ayant un effet attractif sur les congénères de même sexe. Cet effet attractif semble dépendre de la concentration de phéromone, car seul le deuxième test aboutit à des

résultats statistiquement significatifs.

La phéromone volatile est probablement émise par l'Araignée elle-même car le troisième test n'entraîne pas de positionnement particulier des individus testés. Il convient cependant d'émettre des réserves quant à ce résultat. En effet, c'est la soie d'une seule Araignée à la fois qui a été utilisée dans les boîtes latérales; or nous savons que chez *Tegenaria domestica*, par exemple, la toile des femelles est à l'origine d'une phéromone volatile capable d'orienter les déplacements des mâles (Krafft & Roland, 1979, 1980).

Cette phéromone semble avoir un deuxième effet. Dans les premier et deuxième tests, les Araignées tardent à sortir du tube. Vu les résultats précédents, il semble difficile d'attribuer ce phénomène à un effet répulsif, car dans ce cas, les individus testés devraient choisir le cadre dépourvu de phéromone. On peut cependant émettre l'hypothèse d'une phéromone stabilisant les Araignées en dehors de leur phase d'activité nocturne. De plus, par son effet, l'Araignée placée dans un environnement inhabituel (tube) aurait moins tendance à quitter celui-ci.

Il existerait donc deux mécanismes favorisant le regroupement des femelles adultes, d'une part une phéromone volatile et, d'autre part, une phéromone de contact liée à la soie mise en évidence par Leborgne & Pasquet (1987b).

Ce phénomène est à rapprocher des mécanismes actuellement connus contribuant à la cohésion du groupe chez les Araignées sociales. En effet, il a été montré que le fil de cheminement de femelles de *Stegodyphus sarasinorum*, une espèce sociale, joue un rôle essentiel dans l'orientation des congénères de même sexe et aboutit au groupement social (Krafft & Roland, 1979).

Bien que nous ne connaissions pas la nature chimique de ces phéromones, il nous faut admettre que les groupements de *Zygiella x-notata* ne sont pas uniquement la conséquence de facteurs écologiques, mais bien le résultat d'interactions de type social justifiant l'intérêt de ce modèle biologique comme forme intermédiaire entre les espèces sociales et les espèces considérées comme solitaires.

Nos résultats permettent également d'émettre une hypothèse

quant à l'une des fonctions possibles de ces groupements de femelles. Si l'effet de cette phéromone volatile sur les femelles dépend de sa concentration, il n'est pas impossible qu'il en soit de même pour la phéromone sexuelle volatile attirant les mâles, mise en évidence par Mertens & Coessens (1980). Dans ce cas, le groupement des femelles pourrait être considéré comme un moyen pour attirer plus efficacement les mâles. D'autant plus que nous ignorons totalement si la phéromone volatile "sociale" mise en évidence ici est identique à, ou différente de, la phéromone volatile sexuelle. Dans le cas d'une identité, nous aurions affaire à une dualité des fonctions pour un même signal comme cela a déjà été signalé chez les oiseaux (chants territoriaux pour les mâles et attractifs pour les femelles) ou chez les abeilles (phéromone émise par la reine) (Smith, 1969; Wilson, 1975).

Chapitre 4 - Mise en place de populations de *Zygiella x-notata* et évolution de ces populations

Les études actuelles portant sur la répartition spatiale des Araignées montrent qu'il existe des relations entre le type de répartition des populations et les facteurs biotiques et abiotiques du milieu (Colebourn, 1974; Eberhard, 1971; Pasquet, 1984b; Riechert et al., 1973; Riechert, 1981). Cependant peu d'études prennent en compte l'influence du facteur congénère sur cette répartition (Buskirk, 1975; Riechert, 1981) et aucune ne s'intéresse au rôle éventuel joué par l'ontogénie des individus (tout au moins chez les Araignées).

Nos résultats montrent que la répartition de type agrégatif des individus de populations de *Zygiella x-notata* n'est pas exclusivement la conséquence de l'action de facteurs écologiques. Le groupement des femelles dépend au moins partiellement de phénomènes sociologiques apparentés à des interactions de type social. En conséquence, il convient d'étudier ce phénomène en prenant en compte la dimension temporelle : A partir de quel stade apparaissent ces groupements et comment évoluent-ils ?

Les rares approches ontogéniques de type comportemental s'intéressent soit à l'évolution des caractéristiques des toiles en fonction des caractéristiques physiques des individus, soit au comportement prédateur des jeunes (Benforado & Kistler, 1973; Le Guelte, 1966; Witt & al., 1972). Contrairement aux travaux portant sur d'autres groupes animaux (Cornell & al., 1987) et même chez d'autres Arthropodes comme *Periplaneta americana* (Deleporte, 1978), *Scylla serrata* (Hill & al., 1982) ou *Cancer magister* (Jacoby, 1983), chez les Araignées, la plupart des études concernant la répartition des individus d'une population portent sur des populations adultes (Pasquet, 1984b; Riechert & al., 1973; Schaefer, 1978) ne sont que des constats à un instant donné de la structure de la population comprenant des individus d'âges variés (Schoener & Toft, 1983; Valerio, 1977), ou encore sont des suivis de populations sur une période relativement longue avec des classifications d'individus selon trois catégories : immatures, subadultes et adultes (Riechert, 1974b).

Afin de déterminer le rôle éventuel joué par le développement des individus sur le type de répartition observé chez les adultes, notre travail consiste en un suivi de trois populations de *Zygiella x-notata* du premier stade de développement au stade adulte avec une caractérisation des individus selon leur stade de développement. Pour les raisons précédemment citées concernant les difficultés à réintroduire des individus marqués dans leur retraite, nous effectuons un suivi de la population d'un point de vue global et non d'un point de vue individuel. Ce suivi de population réalisé sur deux populations naturelles et une population de laboratoire, va nous permettre de noter l'évolution de leurs structures (types de répartition), de l'espacement interindividuel dans les populations ainsi que l'évolution des tailles des constructions individuelles au cours du développement. En outre, la comparaison entre les résultats obtenus pour les deux populations naturelles et ceux concernant la population de laboratoire nous permettra de déterminer si les phénomènes liés au placement des individus observés dans la nature se retrouvent au laboratoire.

4.1 - Méthode d'étude

4.1.1 - Etude en milieu naturel

L'étude portant sur le placement de *Zygiella x-notata* en milieu naturel est réalisée dans deux biotopes différents situés sur le Campus de l'Université de Nancy I et s'étend de février à novembre 1986. Ces deux biotopes sont caractéristiques des milieux habituels occupés par *Zygiella x-notata* puisqu'ils sont constitués des fenêtres de bâtiments de la Faculté des Sciences.

Le premier biotope que nous appellerons biotope A compte dix fenêtres trapézoïdales (L = 1,24 m; l = 1,02 m; H = 2,05 m). Ce biotope est un patio de la Faculté des Sciences et correspond à celui utilisé par Leborgne & Pasquet (1987a) pour réaliser l'étude de structure d'une population adulte de *Zygiella x-notata*. Les Araignées sont installées sur les faces externes des fenêtres.

Les fenêtres de ce patio se répartissent en deux groupes de 5 se faisant face et ont toutes le même axe d'orientation. De plus, toutes ces fenêtres présentent les mêmes structures d'accueil.

Dans ce biotope A, les structures d'accueil sont constituées par un mur en béton de 20 cm perpendiculaire aux vitres, par le chambranle et le dormant d'une fenêtre en aluminium (figure 5). La jonction chambranle-encadrement présente une fente de 0,5 cm de large et 1 cm de profondeur sur tout le pourtour de la fenêtre dans laquelle les Araignées construisent leur retraite quand elles en ont une. Les toiles, quant à elles, sont fixées à la fois sur la vitre et le mur et sont reliées à la retraite par un fil avertisseur. Les Araignées présentes dans le biotope A s'installent le long des montants verticaux et de la traverse horizontale supérieure, mais jamais au niveau de la traverse horizontale inférieure (les traverses inférieures sont à 10 cm du sol). De plus, une des fenêtres de ce biotope n'est jamais occupée, car la végétation est en contact avec la vitre. Suite à ces considérations, nous avons une structure linéaire d'installation totale de $9 \times (2,05 + 2,05 + 1,02)$, soit 46,08 m. Dans cette étude du biotope A, nous

repérons les individus et leur retraite (quand elle existe) par la présence des toiles, car ceux qui n'ont qu'une retraite sont cachés dans la fente et sont invisibles et inaccessibles. Ce mode de repérage, imposé par les caractéristiques du biotope A, va certainement sous-évaluer la densité de la population et, de ce fait, surévaluer les distances au plus proche voisin. Mais ce biais risque tout au plus de sous-estimer le phénomène d'agrégation.

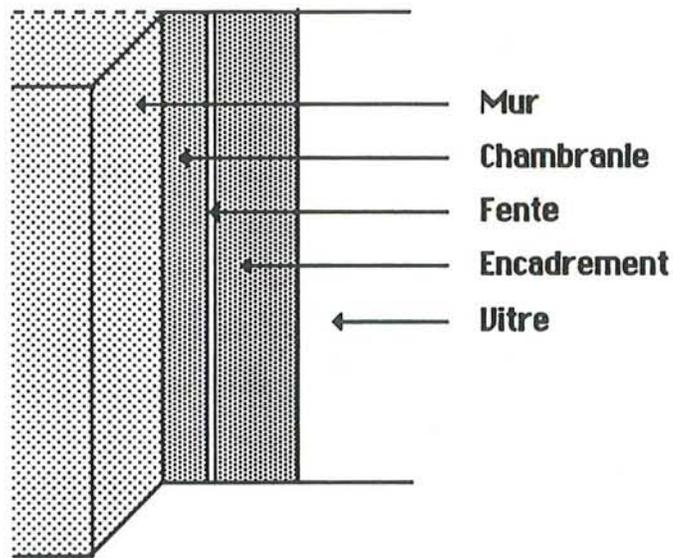


Figure 5 : représentation schématique en coupe des structures d'installation dans le biotope A.

Le second lieu d'étude que nous appellerons biotope B a la particularité d'être à l'intérieur d'un bâtiment (lieu habituellement occupé par *Zygiella x-notata*). Ce biotope, de par sa situation particulière, est donc certainement soumis à des variations climatiques (température, humidité, vent) moindres, voire nulles, par rapport à celles du biotope A.

Ce biotope B est constitué par les faces intérieures de deux fenêtres rectangulaires ($H = 2,35$ m ; $l = 2,15$ m) d'un hall d'entrée. Pour chacune de ces fenêtres, un côté est bordé par un mur du hall d'entrée et l'autre côté par un mur de 10 cm d'épaisseur soutenant la porte d'entrée.

Les Araignées installent leur retraite à la jonction fenêtre-mur

(qui ne présente pas de fente dans ce cas) sur tout le périmètre de la fenêtre et les toiles sont fixées à la fois sur la vitre et le mur. Dans ce biotope, les Araignées sont toutes visibles et donc toutes prises en compte dans les relevés. Elles ont la possibilité de s'installer sur une distance totale de $2 \times (2,35 + 2,35 + 2,15 + 2,15)$, soit 18 m.

Pour chacun des 2 biotopes, les cocons pondus par les femelles de la génération précédente ont été contrôlés journalièrement jusqu'à l'apparition des premiers jeunes. Nous effectuons ensuite deux relevés hebdomadaires des diamètres des toiles, des positions des individus (distance pour chaque individu à son plus proche voisin dans la population) et de l'âge des Araignées (stade de développement des Araignées).

4.1.2 - Etude en laboratoire

L'étude ontogénique du placement chez *Zygiella x-notata* réalisée en laboratoire est effectuée dans une pièce climatisée avec les conditions décrites précédemment pour un développement accéléré des Araignées (Le Guelte, 1963).

La nourriture ad libitum de la population étudiée est constituée de drosophiles élevées dans des pots laissés ouverts et renouvelés tous les deux jours environ.

Afin d'offrir à *Zygiella x-notata* des conditions d'installation proches de celles rencontrées dans le milieu naturel (possibilité d'installation linéaire le long de fenêtres), nous utilisons des cadres en bois de 3 cm d'épaisseur présentant une fente verticale de 0,5 cm de large et 0,5 cm de profondeur pouvant accueillir les retraites.

Ces cadres sont répartis à raison de 6 cadres posés sur deux paillasses au centre de la pièce et 9 cadres fixés sur les murs de la pièce (figure 6).

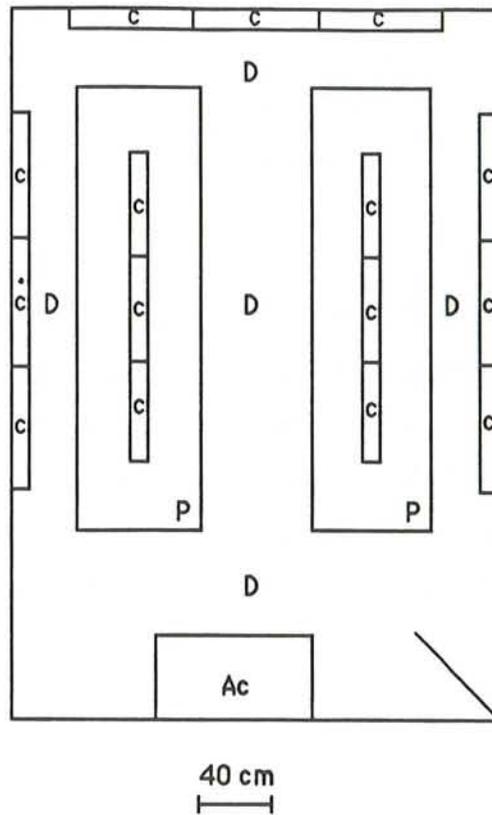


Figure 6 : représentation schématique de la disposition des cadres dans la pièce climatisée (vue du dessus).

C : cadre; P : paille; D : pot de drosophiles; Ac : appareil de climatisation

Les six cadres posés sur les pailles sont rectangulaires (H = 96 cm; l = 48 cm) et ont tous la même orientation. Une face de ces cadres est recouverte par une feuille de rhodoïde qui fait office de vitre. Sur ces cadres, les Araignées installent leur retraite dans la fente et les fils de cadre de leurs toiles sont fixés sur le cadre en bois et la feuille de rhodoïde.

Les neuf autres cadres (H = 119 cm; l = 50 cm) sont posés par groupe de trois sur trois murs de la pièce. Ces cadres possèdent également une fente dans laquelle les Araignées installent leur retraite. Cependant cette fente n'existe pas le long des traverses inférieures (où aucune retraite ne sera construite) et nous considérons que la longueur d'installation possible est de $6 \times (96 + 96 + 48) + 9 \times (119 + 119 + 50)$, soit 40,32 m.

Dans ces cadres, les points d'ancrage des toiles sont constitués par le cadre en bois et par le mur.

Le groupe de *Zygiella x-notata* étudié dans cette pièce climatisée est obtenu à partir de cocons pondus en laboratoire par des femelles récoltées dans la nature. Au départ de l'expérience, les cocons, dont les jeunes ont éclos, mais sont encore au stade grégaire à l'intérieur de l'enveloppe soyeuse, sont dilacérés à l'aide de pinces fines afin de provoquer une sortie synchronisée des jeunes (Le Guelte, 1968). Ces cocons sont ensuite placés à mi-hauteur les cadres (dans les fentes). En effet, chez *Zygiella x-notata*, les oeufs d'un cocon ne sont pas collés les uns aux autres comme c'est le cas chez d'autres espèces, notamment *Araneus suspicax* (Ramousse & Wurdak, 1984), et nous n'avons pas d'éclosion synchronisée des jeunes, donc encore moins une émergence synchronisée des jeunes. La dilacération du cocon après éclosion permet cette sortie synchrone quoique prématurée qui nous permettra d'avoir une population dont les individus seront de même âge au moins au départ de l'expérience.

Dès le premier éloignement d'une Araignée du cocon (jour 0), des relevés journaliers des diamètres des toiles, des distances interindividuelles et des âges (stade de développement) sont effectués pour chaque individu du groupe. Seules les Araignées présentes sur les 15 cadres sont prises en compte dans ces relevés, les Araignées qui quittent ces cadres pour s'installer à un autre endroit de la pièce sont considérées comme ne faisant plus partie du groupe étudié (ce qui explique les variations d'effectifs rencontrées lors des comparaisons inter-stades).

4.2 - Résultats

4.2.1 - Evolution de l'âge des individus des populations

Il existe chez *Zygiella x-notata* une variabilité individuelle de

la durée des inter-mues pour chaque stade (Le Guelte, 1966). Au fur et à mesure de l'observation des populations considérées, les proportions d'individus d'âges (de stades) différents varient. De plus, en milieu naturel, il existe une émergence asynchrone des Araignées qui vient s'ajouter à ce phénomène. Ceci explique que dans les trois groupes étudiés, nous observons une hétérogénéité des âges à chaque relevé qu'il soit journalier (laboratoire) ou bi-hebdomadaire (biotopes naturels) (figure 7, 8, 9). Pour comparer les résultats obtenus aux différents stades et contourner le problème de la variabilité en âge des individus de la population à un moment donné, nous retenons pour chaque stade de développement uniquement les données du relevé correspondant au jour pour lequel la proportion d'individus du stade considéré est maximale dans la population. Si il existe plusieurs jours pour lesquels cette proportion est maximale, nous retenons le relevé pour lequel le plus grand nombre d'individus du stade considéré ont tissé une toile.

Les individus des populations naturelles présentent un stade de développement en plus que les individus élevés en laboratoire. Ce stade est comme le stade IV des populations de laboratoire un stade que l'on peut qualifier de subadulte. Les individus de ce stade que l'on peut qualifier de stade IV' ont pu être repérés pour certains par la présence de mues près des retraites. Cependant, il est pratiquement impossible de les différencier des individus de stade IV selon les méthodes que nous utilisons. Pour ces raisons, les individus à ce stade seront regroupés avec les individus du stade IV pour les comparaisons ultérieures. Ce regroupement permet également de comparer le même nombre de stades en populations naturelles et en laboratoire.

Dans les différents biotopes, les relevés qui caractérisent les différents stades (figure 7, 8 et 9) sont représentés sur le tableau 5.

		STADES				
		I	II	III	IV	Ad.
A	JC	21	52	72	104	160
	NI	24	30	30	34	27
	PIS	87,5	90	96,7	67,6	100
B	JC	46	88	114	135	207
	NI	51	58	42	37	20
	PIS	96,1	70,7	59,1	52,8	100
L	JC	14	34	52	69	83
	NI	36	65	47	41	39
	PIS	100	61,5	68,1	53,5	100

Tableau 5 : jours caractérisant les différents stades de développement des trois populations.

JC : jour caractérisant le stade par rapport au jour 0 (première émergence); NI : nombre d'individus total de la population; PIS : pourcentage d'individus du stade considéré.

Dans les biotopes A et B, il n'y a jamais 100% d'individus au stade I dans la population comme on pourrait s'y attendre car, dans les deux cas, lors de l'éclosion des cocons, il reste des individus adultes de la saison précédente. De même, dans le biotope B, il n'existe pas de jour où l'on a 100% d'adultes dans la population car à partir du 16^{ème} jour d'expérience de nouveaux stades I sont apparus. Ces individus sont issus de cocons pondus par les femelles adultes nées vers Février et adultes en Juillet et qui ont vraisemblablement été fécondées vers cette date . Ceci confirme les affirmations de Simon (1929) selon lequel il peut y avoir 2 pontes par an chez *Zygiella x-notata* puisque nous avons ici deux

génération au cours de la même année. Pour la détermination des jours caractéristiques ainsi que des distances au plus proche voisin, nous ne tiendrons pas compte de cette seconde génération.

Dans chaque biotope, la diminution du pourcentage d'individus pris en compte pour chaque stade au cours de l'ontogénie est due, comme nous l'avons précisé précédemment, à la variabilité interindividuelle de la durée des stades.

La comparaison du nombre de jours séparant les relevés caractéristiques du stade I et les relevés caractéristiques du stade adulte entre les différents milieux révèle des différences. Le **biotope B** paraît être un milieu "tampon" entre le laboratoire (à condition pour un développement accéléré) et le **biotope A** (extérieur avec d'importantes variations climatiques donc un développement plus lent) et pourtant la durée séparant les deux relevés extrêmes est plus importante que celle observée dans le **biotope A**. Nous ne disposons pas actuellement de précisions pouvant expliquer ce phénomène.

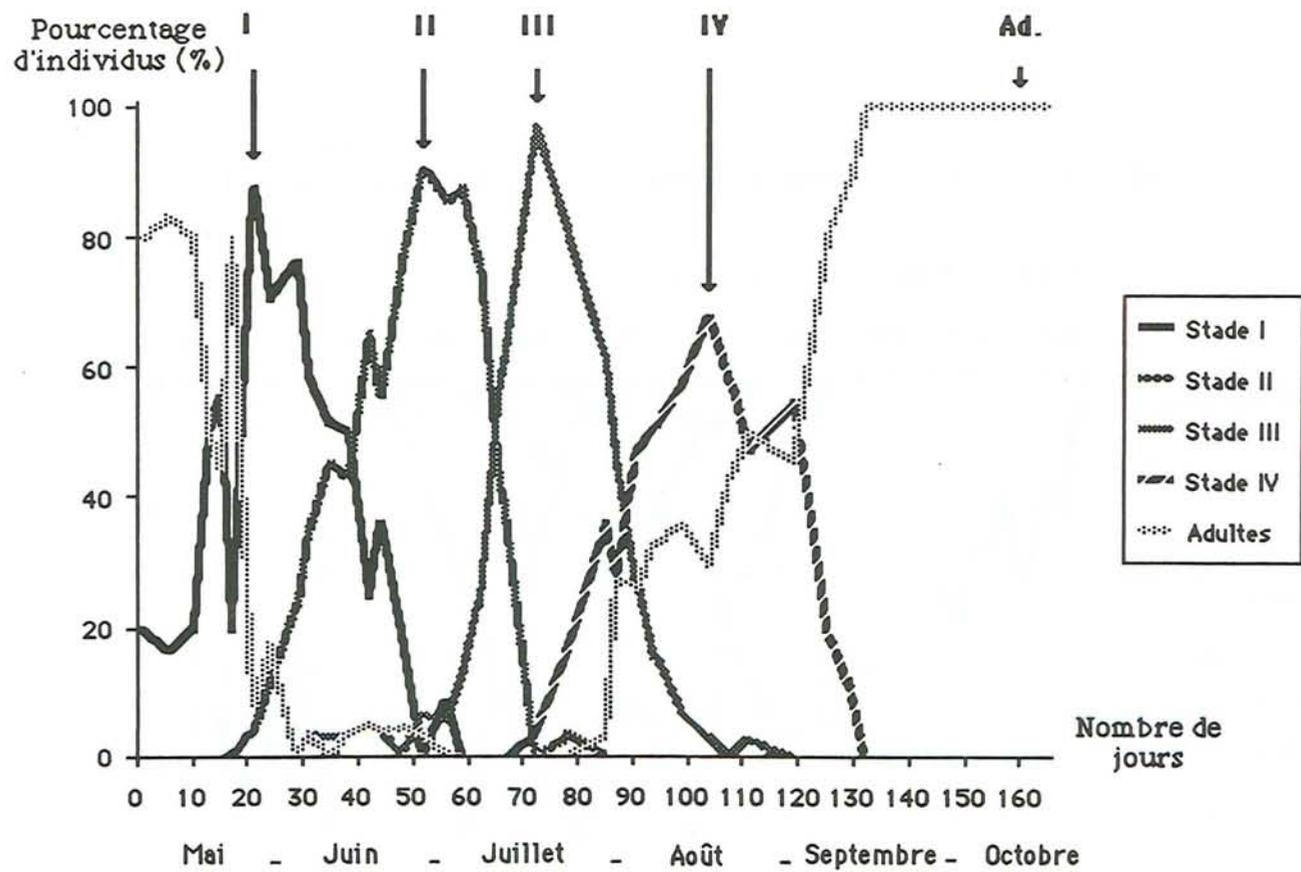


Figure 7 : pourcentage d'individus de chaque stade dans la population du biotope A.
(2 relevés hebdomadaires).

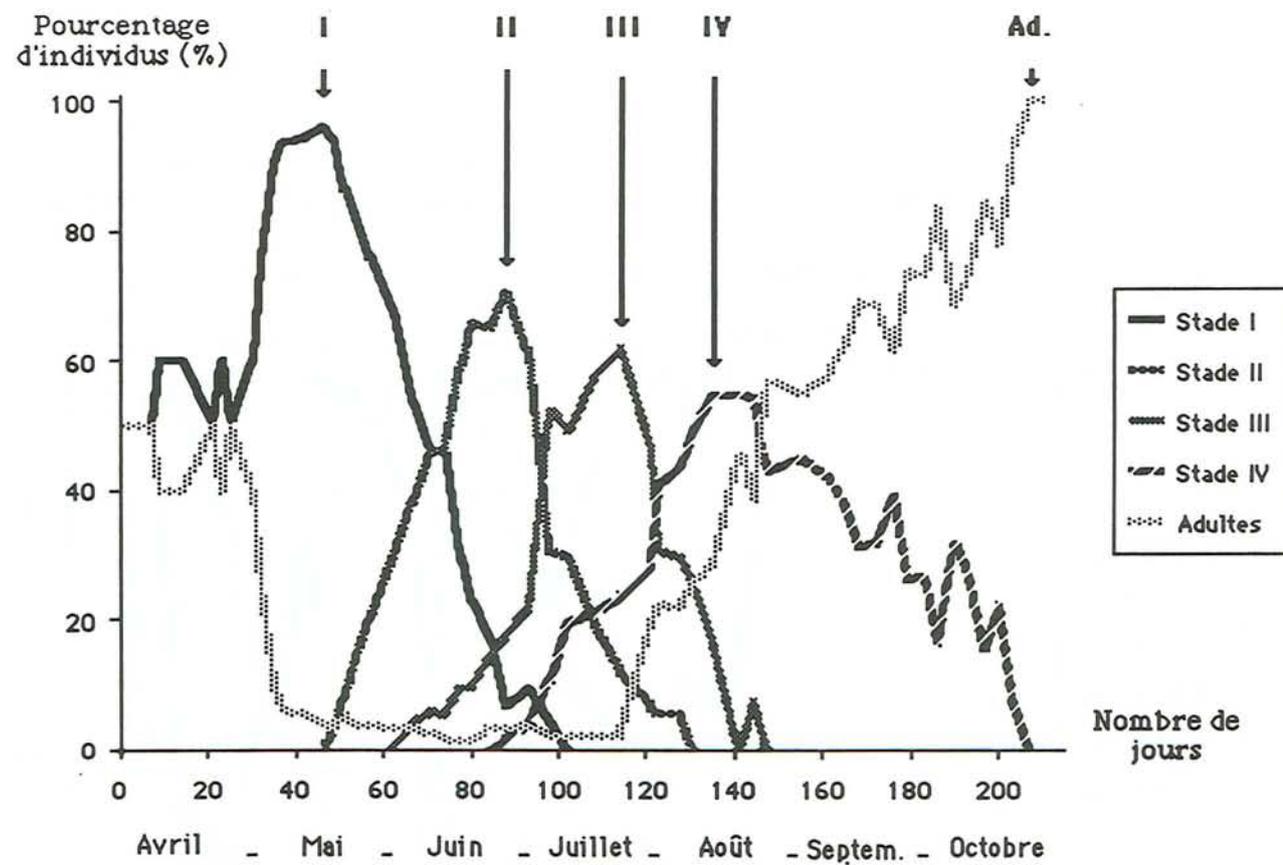


Figure 8 : pourcentage d'individus de chaque stade dans la population du biotope B.
(2 relevés hebdomadaires).

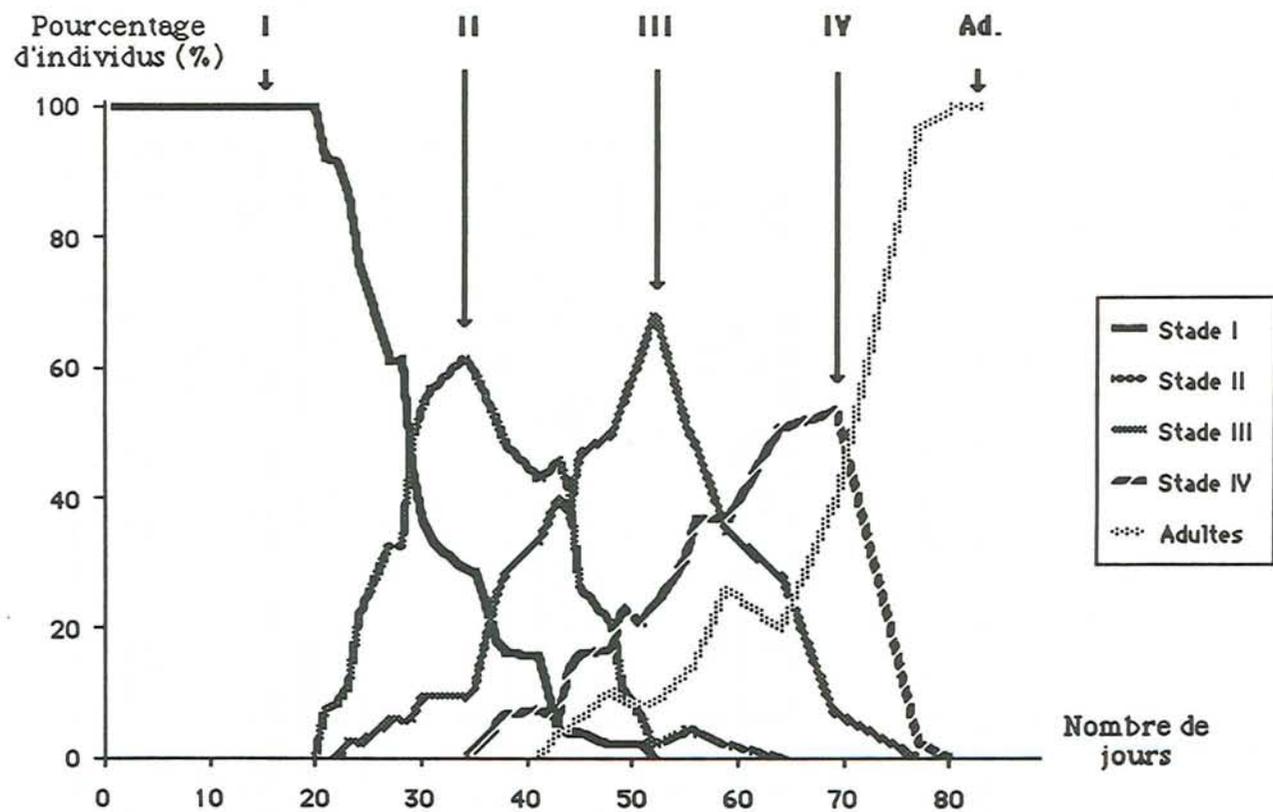


Figure 9 : pourcentage d'individus de chaque stade dans la population du laboratoire.
(relevé journalier).

4.2.2 - Evolution du diamètre des toiles

Dans les trois biotopes, le poids des individus augmente au cours de leur développement. Cette augmentation de poids s'accompagne d'une augmentation du diamètre des toiles : celui-ci va également varier au cours du développement (tableau 6).

Bien qu'il ait été montré que, chez des femelles adultes, le diamètre des toiles n'est pas corrélé au poids des individus (Kremer & al., 1987; Leborgne & Pasquet, 1987a), au cours du développement les dimensions de la toile augmentent avec la taille de l'Araignée.

		I	II	III	IV	Ad.
A	N	21	26	29	23	27
	M	8	11	16	18	23
	QI - QS	7-9,5	10-13	15,5-18	16-25	19-25
		← <.001— <.001— <.05— <.001—				
B	N	32	31	20	13	12
	M	7	11	15	16	22
	QI - QS	6-10	9-11	11,5-17,5	14,5-18,5	20-24,5
		<.001— <.001— N.S.— <.001—				
L	N	23	33	24	16	23
	M	5	5	10	14,5	13
	QI - QS	4,5-6	5-6	8,25-10	13-16	11-15
		N.S.— <.001— <.001— <.015—				

Tableau 6 : évolution du diamètre des toiles dans les biotopes A, B, et en laboratoire (L).

N : nombre d'individus; M : médiane des diamètres des toiles (cm); QI - QS : quartile inférieur - quartile supérieur; N.S. : non significatif ($p > .10$).

Dans le biotope A, la médiane du diamètre des toiles augmente de façon significative de 30% en moyenne entre chaque stade (moyenne de l'augmentation de diamètre d'un stade au suivant). Dans le biotope B, cette augmentation de la médiane du diamètre des toiles existe également, exceptée entre les stades III et IV, et l'augmentation est de 34% en moyenne.

En laboratoire, il existe une augmentation significative du diamètre des toiles entre les stades II et III et entre les stades III et IV et une diminution significative entre les stades IV et adulte. Ce diamètre plus faible au stade adulte n'est remarqué que lors des relevés où l'on a 100% d'adultes. En effet, lorsque des Araignées du stade IV sont encore présentes dans le groupe, le diamètre médian des toiles des individus adultes est de 16 cm (pour le 69ème jour d'expérience par exemple) et est supérieur au diamètre médian des toiles des individus du stade IV (test de Mann & Whitney, $p < 0.01$). Ce fait nous permet de faire un parallèle avec les augmentations observées dans les biotopes A et B.

La comparaison des diamètres de toile relevés dans les différents biotopes pour chacun des stades (figure 10) ne met pas en évidence de différences significatives entre les diamètres des toiles du biotope A et les diamètres des toiles du biotope B (test de Mann & Whitney, N.S. pour chaque stade).

Par contre, le diamètre des toiles obtenues en laboratoire est inférieur à celui des toiles des biotopes A et B (test de Mann & Whitney, $p < 0.001$, pour chaque stade et par rapport à chacun des biotopes naturels). Nous savons que chez *Tetragnatha elongata*, par exemple, les Araignées mises en présence de nombreuses proies tissent des toiles de diamètres inférieurs à celles des Araignées mises en présence de peu de proies (Gillepsie, 1987). Chez *Zygiella x-notata*, les drosophiles sont fournies ad libitum au laboratoire et nous pouvons supposer que le facteur alimentaire joue également un rôle. De plus, les individus de notre population de laboratoire ont un stade de développement en moins et nous

semblent de taille inférieure à celles des populations naturelles, d'où peut être ces constructions plus petites. Le Guelte (1966) souligne également la taille inférieure des Araignées dans ses élevages de laboratoire .

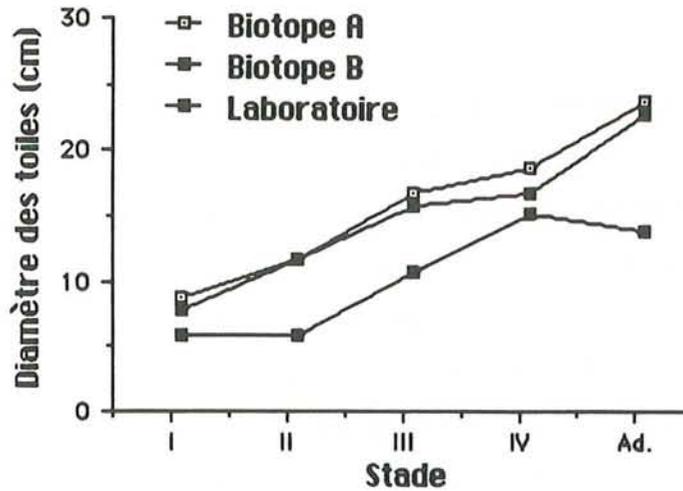


Figure 10 : évolution du diamètre médian des toiles aux différents stades dans les différents biotopes.

4.2.3 - Evolution de la structure des populations

4.2.3.1 - Evolution des distances interindividuelles

Nous disposons de deux méthodes pour quantifier les distances inter-individuelles dans les différents biotopes : la densité en Araignée du biotope qui donne un espace moyen entre deux Araignées voisines ainsi que les distances au plus proche voisin.

La densité d'individus dans les trois biotopes peut être évaluée de différentes manières en fonction de la longueur de fenêtre (ou de cadre) arbitrairement choisie:

Première possibilité : la division du nombre d'individus présents par la longueur de fenêtre (ou de cadre) totale disponible,

Seconde possibilité : la division du nombre d'Araignées présentes pour chaque jour caractéristique et pour chaque biotope par la longueur de fenêtre occupée (c'est à dire en fonction du nombre de montants de fenêtres occupés multiplié par la longueur de ces montants). Cette seconde possibilité est envisagée pour une raison évidente : au départ au moins, les cocons ne sont pas répartis régulièrement dans chacun des biotopes et seuls certains montants sont occupés. Il existe donc un risque d'introduire un biais dans les calculs en sous-évaluant considérablement la densité des biotopes où des montants ne sont pas occupés.

Troisième possibilité : la division du nombre d'individus par la longueur de fenêtre (ou de cadre) effectivement occupée par ceux-ci.

Dans un premier temps, pour décrire la population, nous nous limiterons à la seconde possibilité (en fonction du nombre de montants occupés) qui nous semble permettre une meilleure évaluation de la densité des populations. La troisième possibilité sera envisagée ultérieurement.

Il existe d'importantes variations des densités relevées de cette façon aussi bien entre les différents stades de développement dans un même biotope que pour un même stade entre les différents biotopes (tableau 7). Les densités des différents biotopes sont des valeurs indicatives et sont difficilement comparables entre elles. En effet, dans le biotope A, ces densités sont sous-évaluées de par le mode de repérage des Araignées. De plus, en laboratoire, les densités sont dépendantes du nombre de cocons déposés sur les cadres (1 cocon par cadre).

Pour chacun des biotopes, nous pouvons remarquer une augmentation des densités entre les stades I et II suivie d'une diminution du stade II au stade adulte. L'augmentation entre les stades I et II peut s'expliquer par le fait que lors du relevé du stade I tous les individus n'ont pas émergé. La diminution observée par la suite peut s'expliquer par la mort ou le départ de certains individus.

	Stade I	Stade II	Stade III	Stade IV	Adultes
Biotope A	0,61	0,66	0,50	0,56	0,48
Biotope B	2,86	3,12	2,13	2,08	0,94
Laboratoire	1,43	1,59	1,02	0,72	0,78

Tableau 7 : densité d'Araignées aux différents stades dans les différents biotopes (Araignées/m).

L'observation directe des trois populations montre que les sites d'installation des Araignées (endroits d'installation soit des retraites, soit des toiles le cas échéant) changent au cours du développement en âge des individus. A l'intérieur des populations considérées, nous pouvons observer des déplacements d'individus, l'apparition de nouvelles retraites et des disparitions d'individus. Les déplacements d'individus entraînent la construction de nouvelles retraites. La construction de nouvelles retraites peut également être le fait de nouveaux arrivants extérieurs à la population de départ puisque les individus ne sont pas marqués. La disparition d'individus dans la population peut être due à leur mort ou à leur départ. Par ailleurs, une tentative de suivi d'une population de femelles adultes marquées (avec tous les problèmes précédemment cités que cela comporte) nous a permis de constater qu'il existait chez *Zygiella x-notata* des changements de propriétaires (vols ?) de retraite et de toile d'un jour sur l'autre.

Ces différents faits vont entraîner des modifications des distances au plus proche voisin au cours du développement des populations (tableau 8).

En ce qui concerne la mesure des distances au plus proche voisin, nous pouvons observer une évolution de ces distances dans les trois populations (tableau 8). Cette évolution se traduit par une augmentation plus marquée des distances au plus proche voisin entre les stades II et III :

117% dans le biotope A (test de Mann & Whitney, tendance à $p < .06$), 73% dans le biotope B (test de Mann & Whitney, tendance à $p < .10$) et 51% en laboratoire (test de Mann & Whitney, $p < .02$). Nous ne mettons pas en évidence de différences significatives lors des autres comparaisons stades à stades (test de Mann & Whitney, $p > .15$ au minimum).

		I	II	III	IV	Ad.
A	N	22	27	23	26	22
	M	30	18	39	46	44
	QI-QS	13-43	14-32	11-69	21-60	34-70
		└ N.S. ─└ <.06 ─└ N.S. ─└ N.S. ─└				
B	N	51	57	38	37	17
	M	11	15	26	26	30
	QI-QS	7-22	10-25	11-32	16-37	21-49,5
		└ N.S. ─└ <.10 ─└ N.S. ─└ N.S. ─└				
L	N	33	64	41	29	27
	M	9	13,25	20	37	38
	QI-QS	3-31,5	5-36	11-44	17-47	16-47
		└ N.S. ─└ <.02 ─└ N.S. ─└ N.S. ─└				

Tableau 8 : évolution des distances au plus proche voisin dans les biotopes A, B, et en laboratoire (L).

N : nombre d'individus; M : médiane des distances au plus proche voisin (cm); QI - QS : quartile inférieur - quartile supérieur; N.S. : non significatif ($p > .10$).

Dans l'ensemble, nous pouvons remarquer que les distances au plus proche voisin du biotope A sont supérieures à celles des deux autres biotopes. Ceci est sans doute dû au fait que dans le biotope A, nous ne prenons en compte que les Araignées ayant tissé une toile. Cependant, nous ne mettons en évidence une différence par rapport aux deux autres biotopes qu'aux stades I (test de Mann & Whitney, $p < .02$ par rapport aux

deux autres biotopes) et II (test de Mann & Whitney, $p < .10$). De plus dans ce biotope, la longueur de fenêtre pouvant être occupée est supérieure à celle des deux autres biotopes.

D'une façon générale, le taux de tissage (nombre d'individus ayant tissé une toile par rapport au nombre total d'individus) est plus faible au stade I qu'aux autres stades. En moyenne, 52,6% des individus du stade I tissent une toile contre 67,1% en moyenne pour les individus des autres stades en laboratoire, et 68,2% en moyenne pour le stade I contre 76,9% en moyenne pour les autres stades dans le biotope B. Dans le biotope A, seuls les individus ayant tissé une toile sont pris en compte, nous pouvons donc estimer que le nombre d'individus de la population est sous-évalué de 20 à 40 % environ ainsi que la densité.

Au cours du développement des individus de chaque biotope, il apparaît une relation inverse entre les densités et les distances au plus proche voisin (figure 11). Dans les trois cas, la densité diminue au cours du développement des individus et les distances au plus proche voisin ont tendance à augmenter. Cette augmentation est certainement due, pour une part, à l'augmentation en diamètre des constructions qui utilisent un espace plus important dans le milieu.

Dans une population de femelles adultes, Leborgne & Pasquet (1986) soulignent ce type de relation. Les distances au plus proche voisin sont plus faibles dans une zone à forte densité que dans une zone à faible densité d'un même biotope alors que la répartition des individus est de type agrégatif dans ces deux zones. Dans notre cas il reste à déterminer si, malgré cette relation inverse entre densité et distances au plus proche voisin, la répartition des individus est de type agrégatif à tous les stades du développement dans chacun des biotopes.

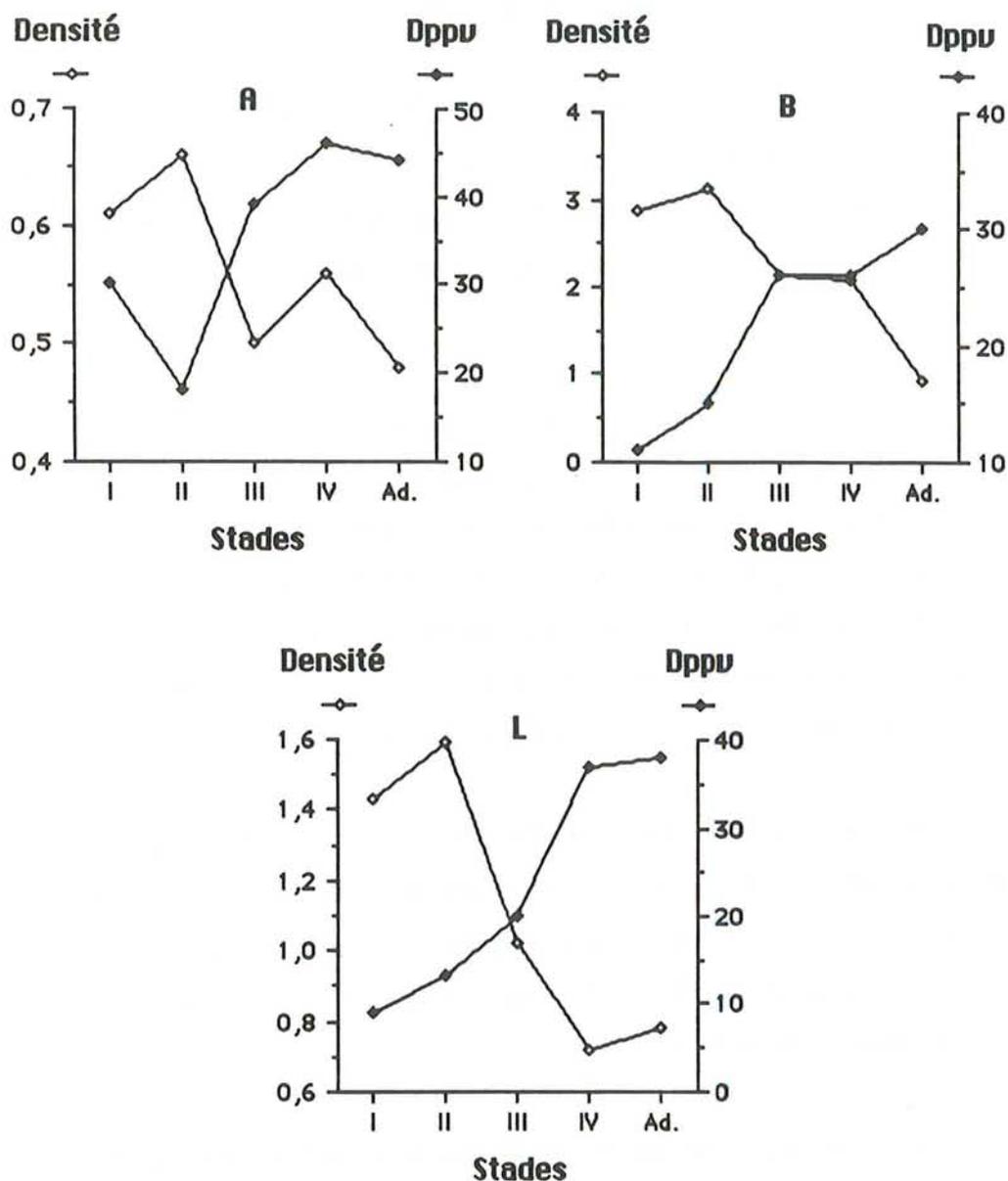


Figure 11: évolution des distances au plus proche voisin et des densités dans le biotope A (A), dans le biotope B (b) et en laboratoire (L).

Densité : voir tableau 3; Dppv : distance au plus proche voisin en centimètres; I, II, III, IV, Ad. : stades I, II, III, IV & adulte.

4.2.3.2 - Type de répartition des populations

La méthode du "goodness of fit test" qui consiste à comparer la distribution des distances observées au plus proche voisin à une distribution linéaire au hasard (Crisp, 1961) par un test du X^2 (Campbell et Clarke, 1971) nous permet de déterminer le type de répartition de la population.

Nous avons vu que ce test est un constat de répartition des individus d'une population et que la longueur de structures d'accueil potentielle (longueur de référence) est choisie arbitrairement. Pour cette raison, nous effectuons deux tests, l'un en prenant en compte tous les montants de fenêtres ou de cadres et l'autre, en prenant en compte les montants de fenêtres ou de cadres effectivement occupés par les Araignées (comme lors du calcul de densité précédent).

Pour chacun des biotopes considérés et quel que soit le stade étudié, nous pouvons mettre en évidence une répartition de type agrégatif (test du X^2 , $p < 0.05$) des individus en prenant en compte la longueur totale des structures linéaires d'accueil. Mais les Araignées ne sont pas présentes sur tous les montants de fenêtres.

Lorsque nous comparons (pour un seuil de confiance de 5%) les distances au plus proche voisin observées à des distances théoriques, cette fois uniquement pour les montants de fenêtres ou de cadres effectivement occupés (que nous appelons longueur de référence) et non plus pour la longueur totale, la répartition des individus est toujours de type agrégatif pour chacun des stades dans les trois biotopes. Les répartitions des distances observées et des distances théoriques par classes de distances sont représentées sur les figures 12, 13 et 14.

Le type de répartition des individus est toujours agrégatif bien qu'il existe des variations de densités d'Araignées au cours du développement aussi bien entre les différents stades de développement

pour un même biotope que pour un même stade entre les différents biotopes (tableau 7).

Les Araignées ne se répartissent donc pas au hasard et la comparaison des distances observées aux distances théoriques indique une répartition de type agrégatif, c'est-à-dire que la distribution des distances observées est différente de la distribution des distances théoriques dans les premières classes de distances. On peut constater l'existence de ce type de répartition pour des classes de distances de 33 cm au maximum au cours du développement pour le biotope A (figure 12), 21 cm au maximum dans le biotope B (figure 13) et de 31 cm au maximum en laboratoire (figure 14).

Les comparaisons des distances interindividuelles observées et théoriques faites par rapport aux montants de fenêtres effectivement occupés par des Araignées nous montre que, dans l'ensemble, (excepté pour le stade I en laboratoire et dans le biotope A) les différences entre répartition théorique et répartition observée portent sur la première classe de distance (effectif observé sousreprésenté) et sur les deuxième et troisième classes (effectif observé surreprésenté). Cette constatation nous laisse supposer que, bien que la répartition des individus soit de type agrégatif, il existe une certaine distance minimale entre les individus. Cette distance minimale entre les individus est soulignée par quelques auteurs (Burgess & Uetz, 1982; Uetz & al., 1982).

La répartition de type agrégatif observée à tous les stades de développement peut s'expliquer par l'attraction conjointe exercée par les structures soyeuses (Leborgne & Pasquet, 1987b) et la vraisemblable phéromone volatile "sociale"(chapitre 3).

Dans les biotopes étudiés, comme en laboratoire, la répartition des individus est de type agrégatif. Le groupement des Araignées semble donc être un cas général, au moins dans nos conditions d'observation et ce phénomène s'observe dès le stade I. Il est de ce fait intéressant de vérifier si le groupement des jeunes dépend également d'un phéromone volatile.

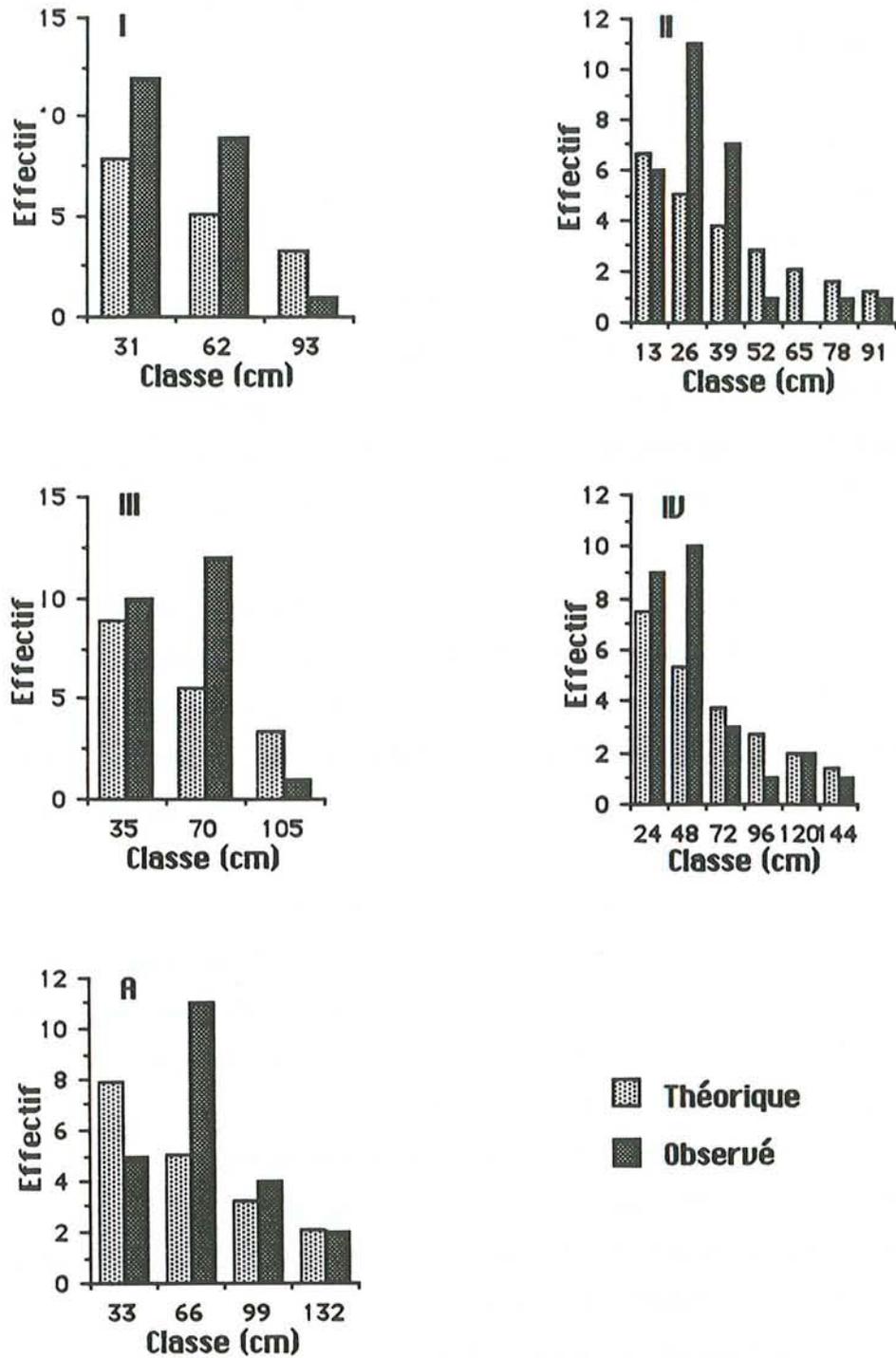
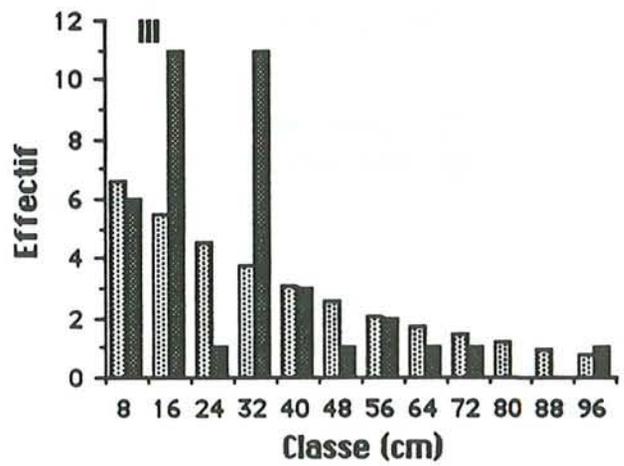
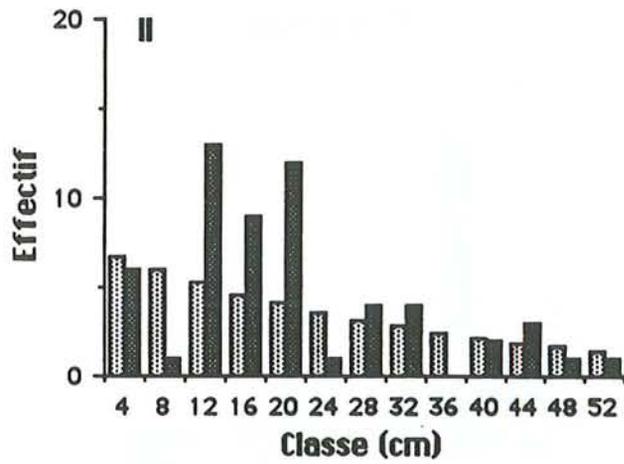
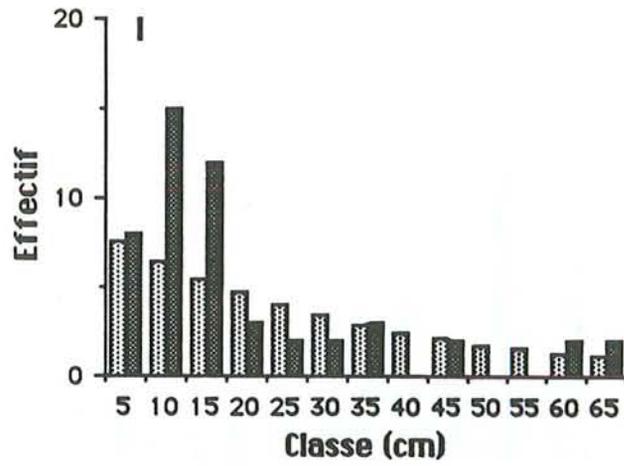


Figure 12 : répartition des distances au plus proche voisin observées et théoriques dans le biotope A.

I, II, III, IV, A : stades I, II, III, IV, adulte.

Les longueurs de références sont respectivement de 1540, 1230, 1640, 1845 et 1640 cm.



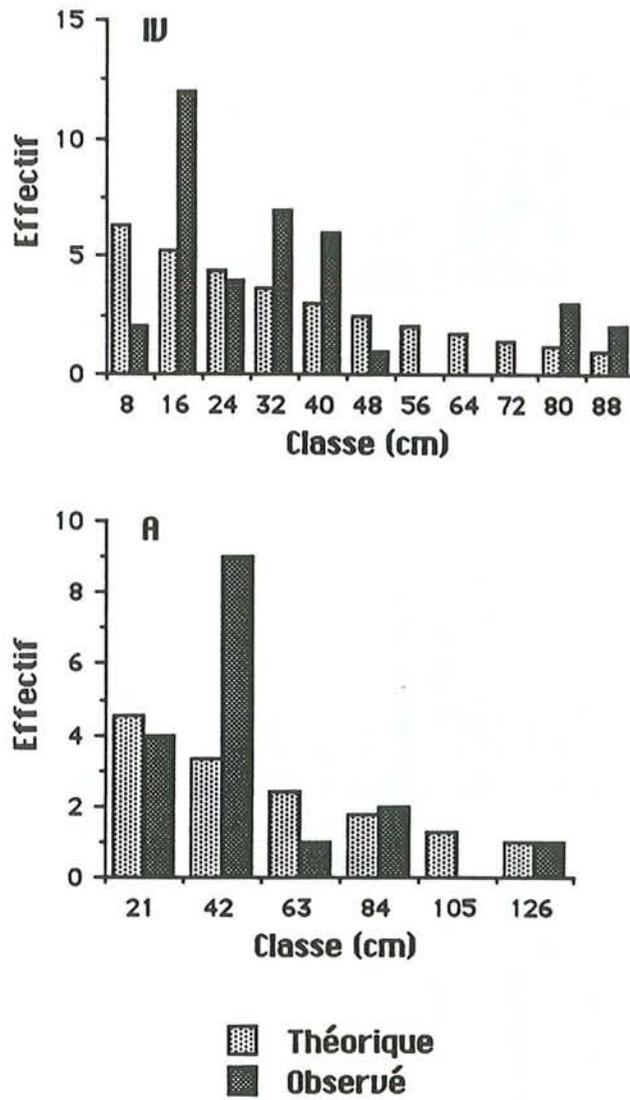
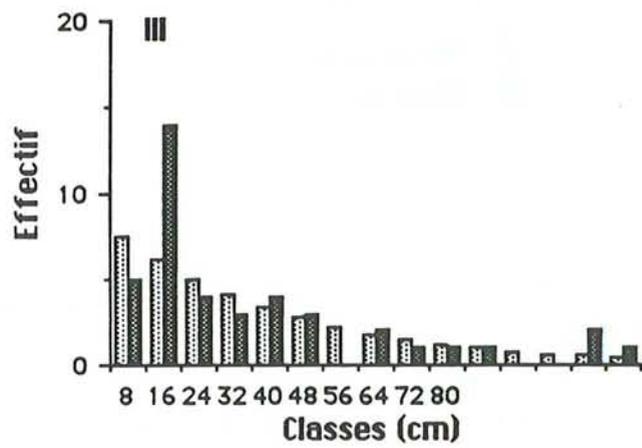
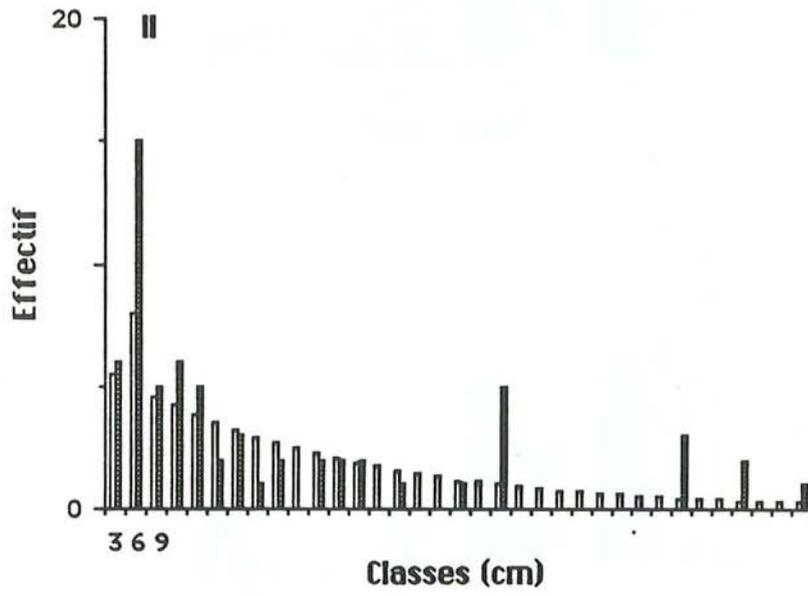
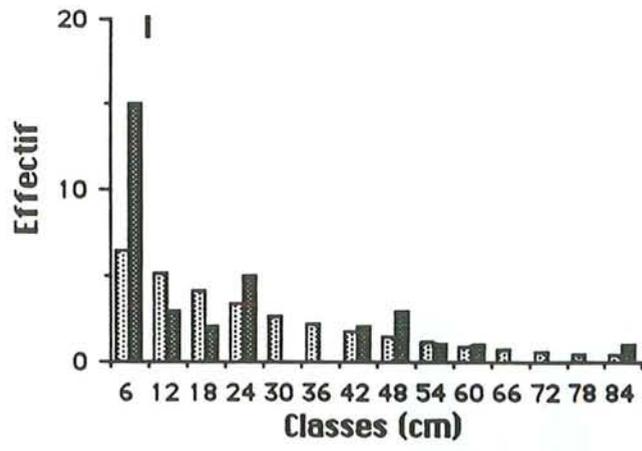


Figure 13 : répartition des distances au plus proche voisin observées et théoriques dans le biotope B.

I, II, III, IV, A : stades I, II, III, IV, adulte.

Les longueurs de référence sont respectivement de 1585, 1800, 1585, 1585, 1155 cm.



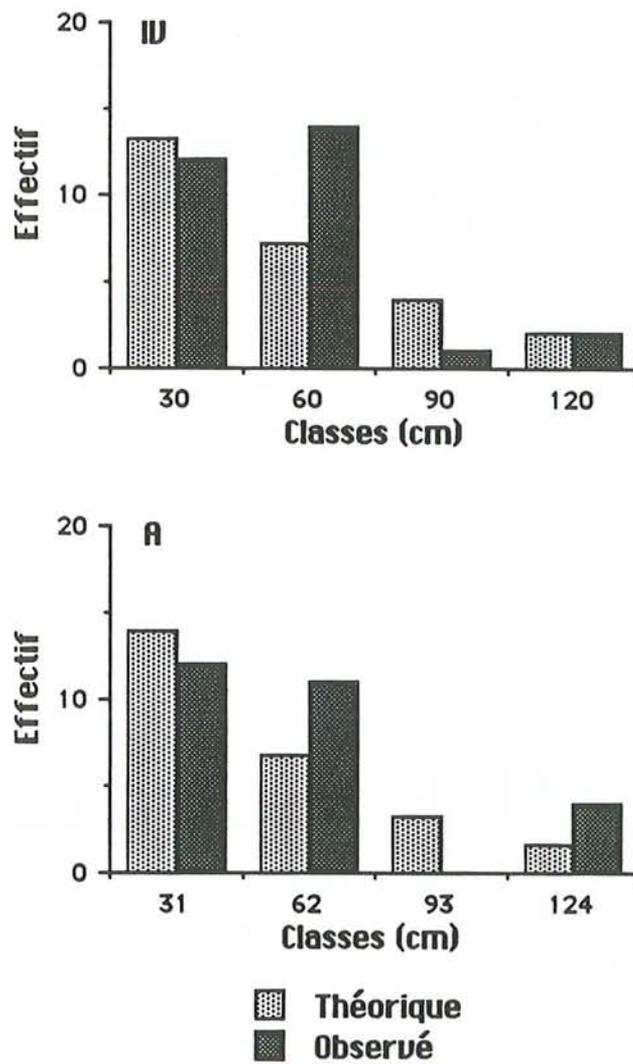


Figure 14 : répartition des distances au plus proche voisin observées et théoriques en laboratoire.

I, II, III, IV, A : stades I, II, III, IV, adulte.

Les longueurs de référence sont respectivement de 914, 2139, 1609, 1419, 1154 cm.

4.2.4 - Facteur intervenant dans la répartition des juvéniles de stade I

Les populations naturelles de femelles adultes de *Zygiella x-notata* présentent une répartition de type agrégatif (chapitre 2). Chez ces femelles adultes, il existe une phéromone volatile attractive pour les congénères de même sexe (chapitre 3). Cette phéromone est vraisemblablement responsable du type de répartition des individus des populations adultes.

Vue la répartition des individus à tous les stades du développement, il nous faut maintenant chercher à déterminer quels sont les mécanismes responsables de ce phénomène dans les populations de juvéniles. S'il existe une phéromone volatile responsable de la répartition des adultes, il est fort probable que le même type de mécanisme intervienne chez les juvéniles.

Pour tester cette hypothèse, nous avons décidé de recommencer l'expérience effectuée sur les femelles adultes, mais sur des juvéniles de stade I cette fois.

4.2.4.1 - Dispositif expérimental

Dans le cas de jeunes *Zygiella x-notata*, nous utilisons le même principe de test avec quelques modifications du dispositif. Nous effectuons ces modifications principalement pour deux raisons :

- le volume des cadres utilisés pour les adultes paraît beaucoup trop important pour des juvéniles de stade I et risque d'atténuer les effets d'une éventuelle phéromone volatile,
- les Araignées risquent de s'installer dans l'espace de jonction entre les cadres qui constitue un espace suffisamment large pour la construction de

toiles de stade I. Nous risquons alors d'avoir un maximum d'Araignées qui ne sont comptabilisées d'aucun côté.

Dans ce cas, le dispositif expérimental est constitué de boîtes en plastiques de 16,5 X 9,5 X 8 cm séparées en deux compartiments par une cloison double en plexiglass (figure 15). Les Araignées du stade I sont déposées à l'intérieur de cette cloison double dont un coin est biaisé pour leur permettre de sortir.

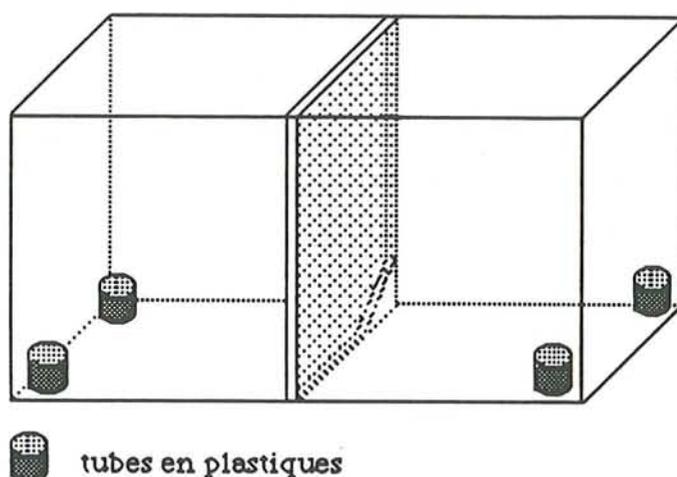


Figure 15 : dispositif expérimental utilisé dans le test des individus de stade I.

les tubes en plastiques sont vides ou contiennent les Araignées stimuli.

L'expérience réalisée avec des femelles adultes montre une attraction des congénères lorsque deux individus sont utilisés comme stimulus. Pour cette raison nous utiliserons directement deux individus de stade I (différents à chaque fois comme pour les tests réalisés au stade adulte) pour tester 50 individus du stade I un par un. Les relevés sont effectués uniquement après 24 heures. Ces deux individus sont placés dans les angles des boîtes à l'intérieur de tubes en plastiques percés ne permettant aucun contact entre les Araignées testées et les Araignées stimuli : les seules informations capables de passer entre les Araignées stimuli et les Araignées testées sont donc des informations d'ordre

chimique. Nous disposons ces tubes à raison d'un par angle de la boîte : deux (situés du même côté de la cloison en plexiglass) contiendront les Araignées stimuli, les deux autres (situés de l'autre côté) ne contiendront rien.

50 individus de stade I sont testés un après l'autre dans cette situation de choix. Le stimulus est alternativement situé à gauche et à droite par rapport à l'axe de la cloison en plexiglass, de façon à éliminer tout biais expérimental.

Les Araignées en position de choix seront testées par l'intermédiaire d'un test du χ^2 réalisé par rapport à un choix théorique de 50% de chaque côté.

4.2.4.2 - Résultats

Après 24 heures, sur les 50 Araignées de stade I testées, 36 sont sorties de la double cloison centrale et ont construit soit une ébauche de retraite, soit une toile, et 14 Araignées ne sortent pas. Parmi les 36 Araignées sorties, 24 choisissent le côté où se trouvent les deux Araignées stimuli, 12 le côté où il n'y a rien. Pour ces 36 Araignées sorties, il existe donc un choix préférentiel pour le côté stimulus (test du χ^2 , $p < .05$).

4.2.4.3 - Conclusion

Les expériences réalisées sur des femelles adultes tendent à montrer l'existence d'un facteur chimique assurant l'attraction des congénères. Ce facteur chimique est une phéromone volatile vraisemblablement émise par l'Araignée ou sa soie.

Au stade I, il existe également un facteur chimique ayant le même rôle (l'attraction des congénères). Suite à ces observations, nous

pouvons raisonnablement penser qu'un facteur chimique est présent tout au long du développement chez *Zygiella x-notata*.

Un autre point important que nous pouvons tirer de ces expériences est que cette phéromone, présente dès le stade I, existe vraisemblablement chez les futurs mâles. Cette remarque va à l'encontre de l'hypothèse d'une identité de la phéromone "sociale" dont l'existence est suggérée au chapitre 3 et de la phéromone sexuelle décrite par Mertens & Coessens (1980).

4.3 - Discussion

Cette étude de mise en place de populations de *Zygiella x-notata* nous montre tout d'abord que le phénomène décrit par Leborgne & Pasquet (1987a), à savoir l'existence d'une structure agrégative des populations naturelles adultes de *Zygiella x-notata* occupant le pourtour de fenêtres, est un phénomène qui existe déjà à l'émergence du cocon et se poursuit jusqu'au stade adulte chez cette Araignée.

Cette structure agrégative est observée, que l'on prenne en compte toutes les structures d'accueil ou uniquement les structures occupées par les Araignées. Dans ce second cas, nous avons montré, à presque tous les stades, l'existence d'une distanciation entre les individus, puisque les différences de répartition des populations observées et théoriques portent sur les premières classes de distance. De plus, la répartition des distances observées est plus importante que celle des distances théoriques pour quelques classes seulement. L'existence d'une distance minimale entre individus est décrite chez d'autres espèces d'Araignées (Burgess & Uetz, 1982).

Cette structure agrégative de la population s'explique par l'attraction conjuguée par des structures soyeuses (Leborgne & Pasquet, 1987b) et par une phéromone volatile qui existe au stade I et au stade adulte, donc vraisemblablement tout au long du développement.

Outre la répartition de type agrégatif des individus tout au long du développement, nous pouvons également noter l'existence de deux phénomènes différents concernant les populations : tout d'abord une augmentation des dimensions des toiles et, ensuite, une augmentation des distances au plus proche voisin essentiellement marquée entre les stades II et III dans les trois biotopes étudiés. Cette augmentation de dimensions des constructions pourrait expliquer un "écartement" des individus dans la population se traduisant par des distances au plus proche voisin plus élevées, mais elle ne peut en aucun cas expliquer l'augmentation marquée de ces distances entre les stades II et III. En d'autres termes, ce n'est pas parce que les Araignées tissent des toiles de dimensions plus importantes au cours du développement que l'espacement entre ces Araignées augmente.

Une variation morphologique de l'Araignée (comme le poids ou la longueur des pattes) n'intervient certainement pas dans l'évolution des distances au plus proche voisin, puisqu'elle se traduirait certainement au niveau de la structure de la toile (augmentation de la distance inter-spires, augmentation du diamètre) mais pas à celui des distances interindividuelles entre deux stades successifs uniquement.

Les distances interindividuelles évoluent de façon marquée entre les stades II et III alors que le diamètre des toiles augmente progressivement à chaque stade. Il pourrait exister chez *Zygiella x-notata* un phénomène se rapprochant de celui décrit par Riechert (1978a) chez *Agelenopsis aperta*, à savoir l'existence d'un territoire de dimensions supérieures à celles de la toile se mettant en place lorsque l'agressivité entre individus devient importante (au moment de la dispersion chez cette espèce). Ce territoire serait mis en place ou augmenterait en taille à partir du stade III chez *Zygiella x-notata*. Cependant, dans notre cas, la répartition des individus est de type agrégatif, alors que chez *Agelenopsis aperta* elle est régulière. L'existence d'un territoire chez des espèces à répartition des individus de type agrégatif est décrite au moins chez les espèces d'Araignées sociales territoriales (Buskirk, 1975; Uetz, 1983).

Un dernier point important que nous pouvons noter à partir de l'étude de la population suivie en laboratoire est que le développement de cette population reproduit de manière assez fidèle le développement des populations en milieu naturel. En effet, la structure de la population étant de type agrégatif, les diamètres de toiles évoluent de la même façon (avec cependant des diamètres inférieurs observés en laboratoire) et l'évolution des distances interindividuelles se fait de la même façon (ceci, en ayant un développement des individus beaucoup plus rapide). Cette équivalence des milieux naturels et semi-naturel va nous permettre de d'étudier en laboratoire des phénomènes liés à la structure des populations de *Zygiella x-notata*.

Les résultats obtenus nous amènent à penser qu'il existe des interactions agonistiques entre les individus des populations chez *Zygiella x-notata*. Nous pouvons nous interroger quant au déroulement et à l'évolution de ces interactions au cours de l'ontogénie chez cette espèce afin de déterminer s'il existe des relations entre les caractéristiques des populations étudiées et d'éventuelles modifications du comportement des individus.

Chapitre 5 - Evolution des interactions agonistiques au cours du développement chez *Zygiella x-notata*

L'étude précédente portant sur la mise en place de populations de *Zygiella x-notata*, avec les variations que nous avons observées entre les stades II et III, nous amène à penser qu'il existe des modifications comportementales au cours du développement chez cette Araignée comme c'est le cas chez d'autres espèces d'Arthropodes. En effet, Jacoby (1983) montre que, chez le crabe *Cancer magister*, il existe des modifications de structure de la population au cours de l'ontogénie. Ces modifications sont mises en rapport avec des variations comportementales observées au cours d'interactions agonistiques. Deleporte (1978) montre que, chez la blatte *Periplaneta americana*, des modifications comportementales existent également au cours de l'ontogénie (augmentation des comportements qualifiés d'agressifs).

Chez les Araignées, nous avons vu que les rares approches ontogéniques de type comportemental se limitent presque exclusivement à l'évolution des caractéristiques des toiles en fonction des caractéristiques des individus (Benforado & Kistler, 1973; Le Guelte, 1966; Peters, 1969; Witt & al., 1972). Outre l'étude précédente concernant la mise en place et

l'évolution de populations, il nous paraît donc intéressant de réaliser maintenant la recherche d'éventuelles modifications comportementales au cours de l'ontogénie chez *Zygiella x-notata* par l'intermédiaire de mise en situation d'interactions agonistiques.

Chez *Zygiella x-notata*, quelques observations réalisées lors de la période d'activité de l'Araignée (période nocturne) sur la population maintenue en laboratoire (chapitre 4), montrent qu'il existe des interactions entre les individus. Ces interactions interviennent aussi bien entre un individu "errant" et le détenteur d'une toile qu'entre deux propriétaires de toile (voisins la plupart du temps). Dans ce dernier cas, l'un des individus sort de sa retraite et longe le bord du cadre jusqu'à rencontrer les fils de cadre de la toile d'un congénère ou touche la toile d'un congénère. Ceci s'observe le plus souvent lors des reconstructions de toiles.

Lors des interactions réalisées en laboratoire, nous allons nous intéresser, d'une part, aux modifications éventuelles de comportement de *Zygiella x-notata* au cours du développement avec une étude du répertoire comportemental ainsi qu'une étude de certains patterns comportementaux particuliers.

D'autre part, nous nous intéresserons à différents paramètres susceptibles d'influencer l'issue des confrontations. Ces paramètres seront étudiés au cours de l'ontogénie et correspondent à ceux qui sont généralement retenus lors de l'étude d'interactions agonistiques, notamment dans le cadre de la théorie des jeux puisque cette théorie s'intéresse pour une large part aux interactions animales. Ces différents paramètres sont : le poids, le statut ou la durée des confrontations (Austad, 1983; Maynard-Smith, 1982; Neil, 1985; Parker, 1974; Riechert, 1978b). Cependant le traitement de nos résultats ne sera pas effectué dans l'optique de la théorie des jeux, puisque ce travail n'en est pas le but et qu'il concerne exclusivement la détermination de l'existence d'éventuelles variations d'ordre ontogénique du comportement : les coûts et bénéfices (fitness) liés à d'éventuelles stratégies développées par les protagonistes ne sont pas pris en compte.

En dernier lieu, nous tenterons de déterminer quelle influence

peut avoir le gain ou la perte d'un conflit par un individu, cela au moins sur ses constructions futures : ceci nous permettant de revenir au problème de la mise en place des populations chez *Zygiella x-notata*.

5.1 - Protocole expérimental général

Cette partie décrit le protocole expérimental général utilisé lors des confrontations réalisées au cours de l'ontogénie. La prise en compte de facteurs ou paramètres particuliers sera développée ultérieurement lors des sous-chapitres correspondants.

Chez *Zygiella x-notata*, un conflit entre deux individus se déroulant sur la toile d'un des deux constitue une situation d'interaction agonistique. Nous nous intéressons à ce type d'interaction agonistique.

Pour chaque stade, les Araignées seront donc testées par paires. Elles sont placées individuellement dans des cadres en bois de 25 X 25 X 10 cm et lorsque deux individus d'un même stade ont tissé, nous en prélevons un (intrus) que nous plaçons sur la toile de l'autre (résident). Pour cela, l'intrus est enlevé de sa retraite et placé dans un tube. Ce tube est mis en contact avec un fil de cadre de la toile du résident et nous attendons la sortie spontanée de l'intrus sur le fil de cadre.

Une confrontation est considérée comme étant terminée lorsqu'une des deux Araignées sort du cadre ou n'est plus en contact avec les fils de la toile pendant au moins 20 minutes. Nous notons alors le moment de rupture de contact avec les fils de toile.

Nous notons également pour chaque confrontation l'instant où le résident réagit par un mouvement quelconque à la présence de l'intrus sur la toile.

Les trois temps relevés vont nous permettre de calculer :

- le temps de réaction du résident: c'est l'intervalle de temps séparant le premier contact de l'intrus sur la toile et la première réaction visible du résident ;

- le **temps d'interaction** : c'est l'intervalle de temps séparant la première réaction du résident et la rupture de contact avec les fils de la toile par un des deux protagonistes.

De plus, à l'issue de la confrontation, les deux toiles (celle du résident et celle de l'intrus) sont marquées à l'aide de coton et après avoir pesé les deux individus, nous les plaçons :

- pour le gagnant sur la toile qu'il a gagné (si c'est un intrus) ou conservé (si c'est un résident),
- pour le perdant sur l'autre toile.

Le marquage à l'aide de coton nous permet de savoir si de nouvelles toiles sont construites après 24 heures. Les diamètres de ces reconstructions sont notés.

Remarque : chez *Zygiella x-notata*, comme nous l'avons exposé lors du chapitre "Matériel et méthodes", la différenciation des individus mâles et femelles n'est visible qu'à partir du stade IV. Pour cette raison, les confrontations se déroulant aux stades I, II et III seront réalisées entre des individus des deux sexes (sans pouvoir le déterminer) et les confrontations des stades IV et adulte seront réalisées entre des femelles (les mâles ne possédant plus de toile).

5.2 - Déroulement des interactions

14 patterns comportementaux (tableau 9) sont retenus lors d'observations préliminaires d'interactions entre femelles adultes (Leborgne & Pasquet, communication personnelle) et entre individus de stade I de *Zygiella x-notata*.

Etant donné que cette étude a lieu au cours de l'ontogénie de *Zygiella x-notata*, certains patterns comportementaux communs aux interactions agonistiques chez les Araignées sont absents, car nous ne pouvons les observer au premier stade du développement vu la petite taille des Araignées. C'est le cas notamment des morsures, mouvements

d'abdomen ou saisies couramment observés chez les Araignées (Riechert, 1978b; Wells, 1988). Lors des stades adulte ou subadulte, les morsures ou saisies que nous pouvons alors observer sont classées dans la catégorie contact (CON), les mouvements d'abdomen sont classés dans la catégorie tiraillement (TIR)(tout mouvement d'abdomen entraînant des vibrations de toile).

- CAD** : sortie sur le cadre en bois
CON : contact entre les deux Araignées
CEN : une des Araignées se place au centre de la toile
DEP : déplacement sur la toile ou sur les fils de cadre
DFA : déplacement sur le fil avertisseur
ENT : entrée dans la retraite
IMM : immobilité
LOC : localisation de l'autre Araignée en tournant et tirant les fils
PAT : coup de P1 sur la toile
POU : poursuite
REC : sortie de la retraite du côté opposé au fil avertisseur
TIR : tiraillement de la toile
TOM : rupture de contact avec les fils de la toile
TOU : demi-tour sur la toile ou les fils de cadre.

Tableau 9 : patterns comportementaux retenus lors des interactions agonistiques chez *Zygiella x-notata*.

De façon générale, quel que soit le stade considéré, les confrontations se déroulent de la manière suivante chez *Zygiella x-notata* : au départ, le résident est dans sa retraite (sauf au stade I où il peut être au centre de la toile) et l'intrus est placé au contact des fils de cadre de la toile du résident.

Généralement, l'un des deux individus se dirige vers le centre de

la toile et il se produit des tiraillements de toile (TIR) à la suite desquels nous pouvons observer des approches, poursuites, contacts et fuite d'un des deux individus sur le cadre en bois ou sur un fil de cadre de la toile. L'autre individu monte alors vers la retraite et la séquence précédente peut se répéter (avec quelques variantes évidemment) : la détention de la retraite peut être inversée de nombreuses fois.

A titre d'exemple, à partir des confrontations obtenues à chacun des stades, les patterns comportementaux exprimés par les deux individus qui conduisent au retrait de l'intrus sont décrits par la figure 16 et ceux qui conduisent au retrait du résident sont décrits par la figure 17.

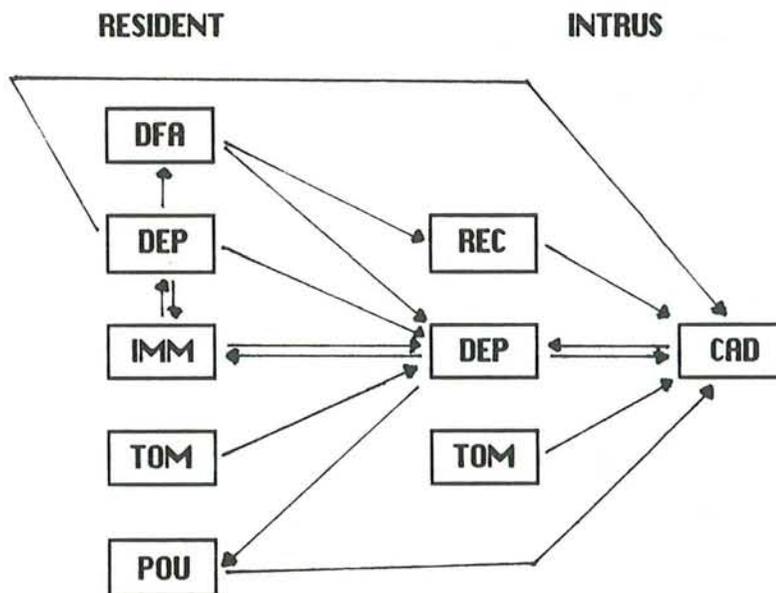


Figure 16 : patterns comportementaux du résident et de l'intrus conduisant au retrait de l'intrus.

(chaque flèche représente une significativité au moins inférieure à .05).

Les actes de l'intrus sont représentés sur la partie droite de la figure, les actes du résident sont représentés sur la partie gauche de la figure.

permet de déterminer, de façon qualitative, que les deux individus sont très souvent situés près du centre de la toile ou le long du fil avertisseur.

5.3 - Variations ontogéniques du comportement

Ce chapitre s'intéresse à d'éventuelles variations du répertoire comportemental observables au cours du développement chez *Zygiella x-notata*. Pour cela, nous décrivons ce répertoire aux différents stades (proportions de patterns comportementaux exprimés, analyse factorielle des correspondances).

Bien que nous ayons choisi des patterns comportementaux pouvant décrire les confrontations à tous les stades (absence du comportement "morsure" ou autres comportements "fins" ne pouvant être observés de visu sur les premiers stades). Pour essayer de quantifier d'éventuelles variations du répertoire comportemental au cours du développement, nous utilisons l'indice de Shannon-Weaver. Cet indice rend compte de la diversité du répertoire comportemental et permet de comparer stade à stade les proportions des patterns comportementaux exprimés.

Une seconde façon de déterminer quelles sont les variations qui existent au niveau du répertoire comportemental au cours de l'ontogénie consiste à estimer la stéréotypie des séquences. Pour cela, nous déterminons pour chaque stade un coefficient de stéréotypie défini par Riechert (1978b) qui est un indice rendant compte de la variation comportementale observée dans chaque séquence dont nous exposerons l'intérêt ultérieurement.

Ces calculs de l'indice de Shannon-Weaver et du coefficient de stéréotypie sont réalisés à partir de confrontations entre des individus n'ayant jamais été confrontés à un congénère, ceci, pour éliminer d'éventuelles modifications des comportements agonistiques dues à une

expérience des confrontations. Pour cela, les individus sont isolés dès la naissance et ne rencontreront un congénère pour la première fois que lors de l'interaction agonistique que nous provoquons (nous faisons abstraction d'éventuelles interactions ayant pu se dérouler à l'intérieur des cocons et que nous ne pouvons pas contrôler).

De cette façon, nous réalisons environ 20 confrontations à chaque stade du développement.

Lors de ces 20 confrontations par stade, nous notons les patterns comportementaux manifestés par chacun des deux protagonistes. Pour cela, nous enregistrons à l'aide d'un magnétophone et d'un chronomètre chaque pattern comportemental manifesté par chacun des opposants, ainsi que son moment d'apparition et sa durée.

5.3.1 - Variation du répertoire comportemental au cours de l'ontogénie

Une première comparaison par un test de Mann & Whitney du nombre d'actes comportementaux exprimés dans les confrontations à chaque stade ne permet pas de mettre en évidence de différence. Il ne semble donc pas exister de confrontations "longues" à certains stades et "brèves" à d'autres.

Pour décrire le répertoire comportemental au cours du développement, nous commençons par comparer les patterns comportementaux exprimés par les individus qu'ils soient résidents ou intrus et gagnants ou perdants. Nous comparons également les répertoires d'un point de vue "global" (en prenant en compte tous les actes exprimés sans tenir compte de l'individu qui les a exprimés).

Dans le cas global, le nombre moyen d'apparitions des différents patterns comportementaux est, de façon générale, relativement équivalent aux différents stades (tableau 10). Il existe cependant quelques variations au cours de l'ontogénie pour certains patterns comportementaux.

	I	II	III	IV	Ad.
CAD	3,2	1,8	1,5	1,3	1,9
CEN	0,9	1,7	2,4	1,6	1,8
CON	0,3	0,5	0,6	0,7	1,7
DEP	7,4	7,5	6,8	4,6	5,6
DFA	0,7	2,4	2,8	3,6	4,0
ENT	0,2	1,1	1,2	0,9	1,5
IMM	4,0	5,8	5,3	4,4	4,2
LOC	0,4	0,3	0,1	0,1	0,6
PAT	2,2	1,7	1,4	1,2	1,7
POU	0,7	1,1	0,9	0,6	0,7
REC	0,1	0,3	0,1	0,2	0,7
TIR	1,1	3,1	5,1	1,4	4,6
TOM	0,5	0,8	0,8	0,5	1,1
TOU	1,3	1,9	1,8	1,7	1,0

Tableau 10 : fréquence moyenne d'apparition des différents patterns comportementaux par confrontation à chaque stade.

Afin de préciser l'origine de ces variations, nous représentons sous forme d'histogrammes (figure 18) la proportion de chaque acte par rapport au nombre total d'actes dans les cas :

- résidents, (proportion de chaque pattern exprimé par les résidents par rapport au nombre de patterns exprimés par tous les résidents du stade considéré)
- intrus,
- gagnant,
- perdant,
- global

Dans le cas global, nous pouvons remarquer qu'il existe au cours de l'ontogénie une augmentation de DFA, TIR, ENT (notamment à partir du stade III) ainsi qu'une diminution de CAD dès le stade II.

Chez les gagnants, nous pouvons remarquer une diminution de

CAD et DEP (notamment à partir du stade III) ainsi qu'une augmentation de DFA, ENT et TIR à partir du stade II.

Chez les perdants, il existe une augmentation de DFA et une diminution de DEP progressives.

La comparaison gagnants/perdants révèle, de façon générale, l'existence d'une proportion plus importante de CEN, DFA, ENT, POU et TIR et moins importante de CAD, DEP et TOM, chez les gagnants.

En ce qui concerne les résidents, il n'existe pas de grandes variations dans l'expression des patterns comportementaux au cours de l'ontogénie excepté une augmentation de DFA progressive.

Chez les intrus, nous pouvons remarquer une diminution de DEP.

La comparaison résidents-intrus montre l'existence d'une proportion inférieure de IMM et supérieure de ENT et DFA chez les résidents.

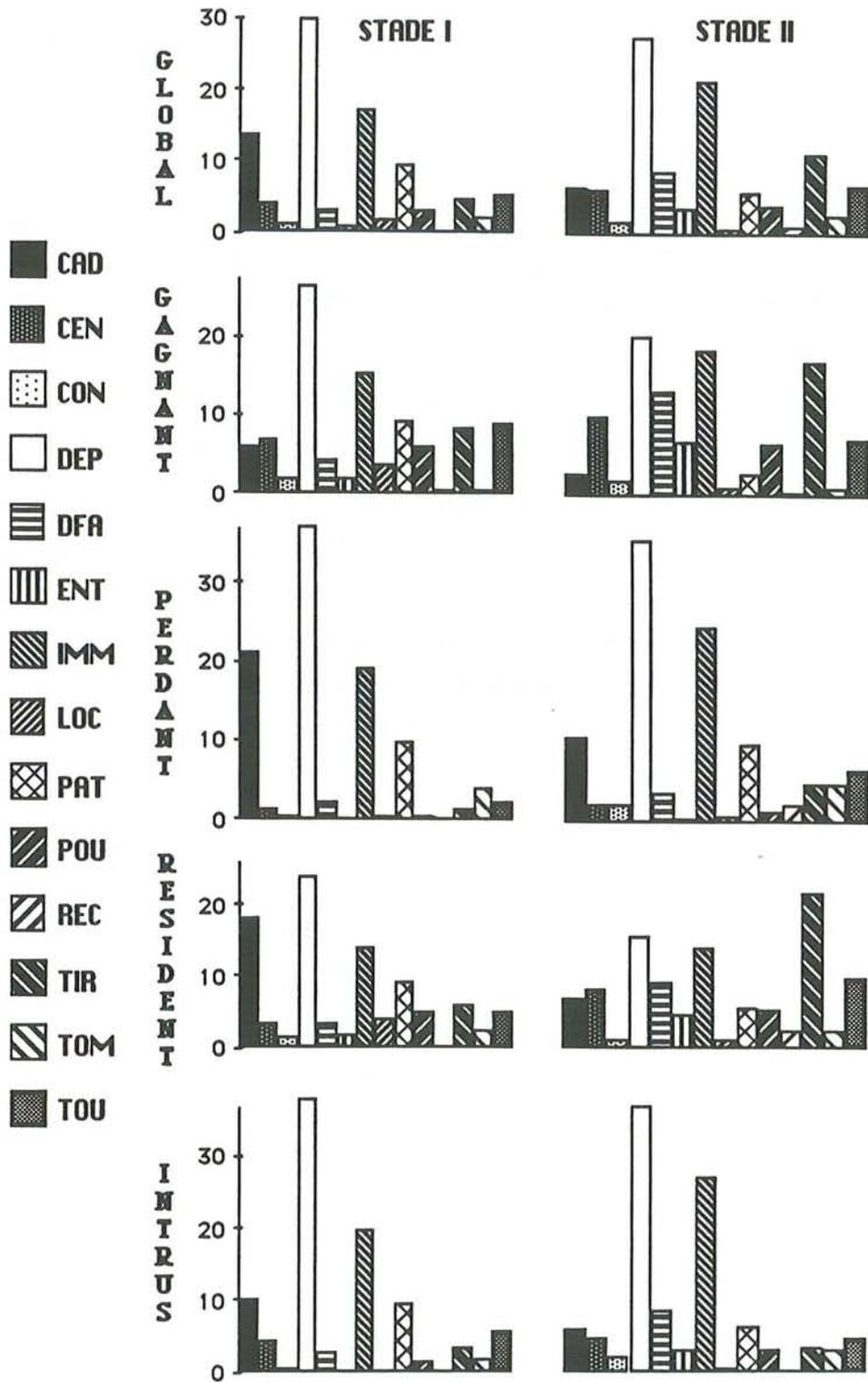
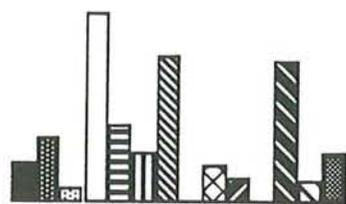
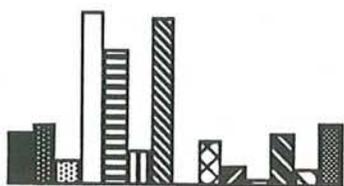


Figure 18 : Fréquence de chaque pattern comportemental par rapport au nombre total de patterns exprimés.

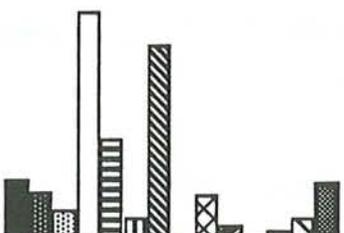
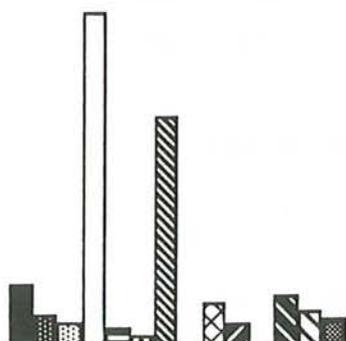
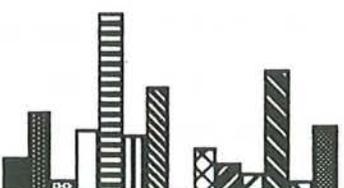
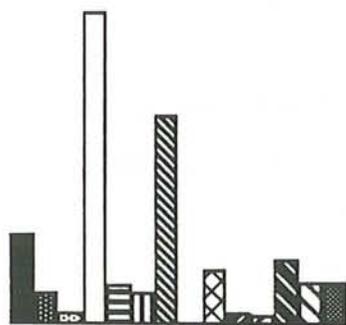
STADE III



STADE IV



ADULTE



De façon à obtenir une vue plus générale des différents stades, nous effectuons une analyse factorielle des correspondances (AFC) qui permet de placer chaque individu dans un espace caractérisé par le répertoire comportemental. Cette AFC est réalisée afin d'obtenir une description globale du répertoire comportemental comme l'a effectuée Deleporte (1988).

Nous traitons séparément les répertoires global, gagnant (figure 19), perdant, résident (figure 20) et intrus (figure 21). Les différents actes du répertoire ne sont pas regroupés de façon à avoir les mêmes bases de comparaison. Ce non-regroupement entraîne une représentation suivant deux axes qui ne rendent compte que de 36 à 40% de la variance totale.

Dans chacun des cas, nous faisons figurer sur les axes les comportements qui représentent plus de 10% de la contribution ainsi que les enveloppes englobant les individus des différents stades.

Dans le premier cas (global - figure 19), la projection des individus montre un "décalage" des différents nuages de CAD vers TIR et DFA au cours de l'ontogénie. De plus, il existe un étirement des nuages des stades I et II vers REC, ce qui indique qu'un plus grand nombre d'individus de stade I et II manifeste ce comportement.

Chez les gagnants (figure 19), il semblerait exister une évolution de DEP vers DFA et TIR.

Chez les perdants (figure 20), il y a un étirement de DEP vers DFA, notamment à partir du stade III.

Chez les résidents (figure 20), nous ne pouvons voir de disposition particulière des individus alors que chez les intrus (figure 21), il y a un étirement des enveloppes vers CEN, DFA et TIR.

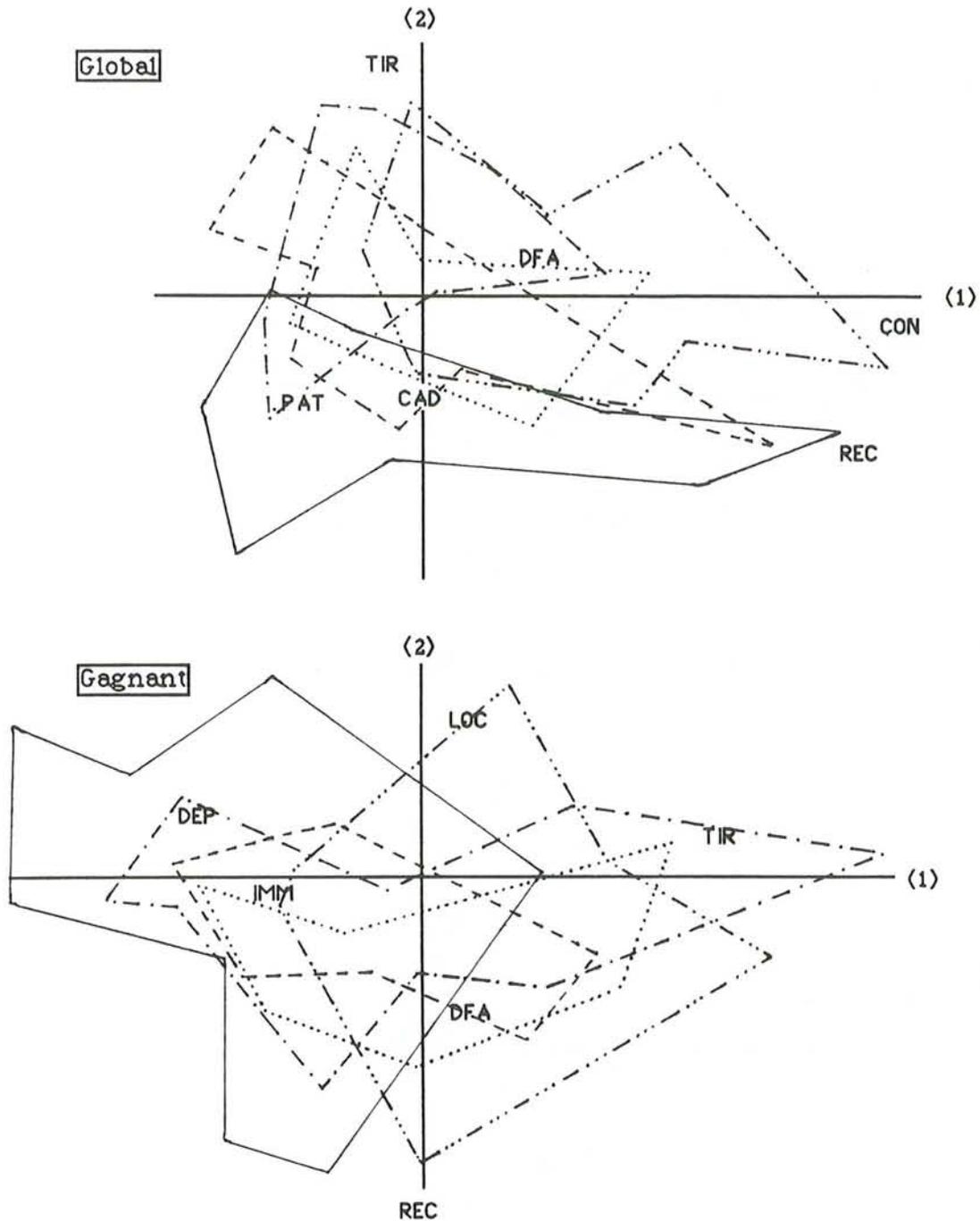


Figure 19 : AFC sur le répertoire exprimé par les individus des différents stades dans les cas global et gagnant.

(1), (2) : axes factoriels 1 et 2

— : stade I --- : stade II -.- : stade III : stade IV —...— : adultes

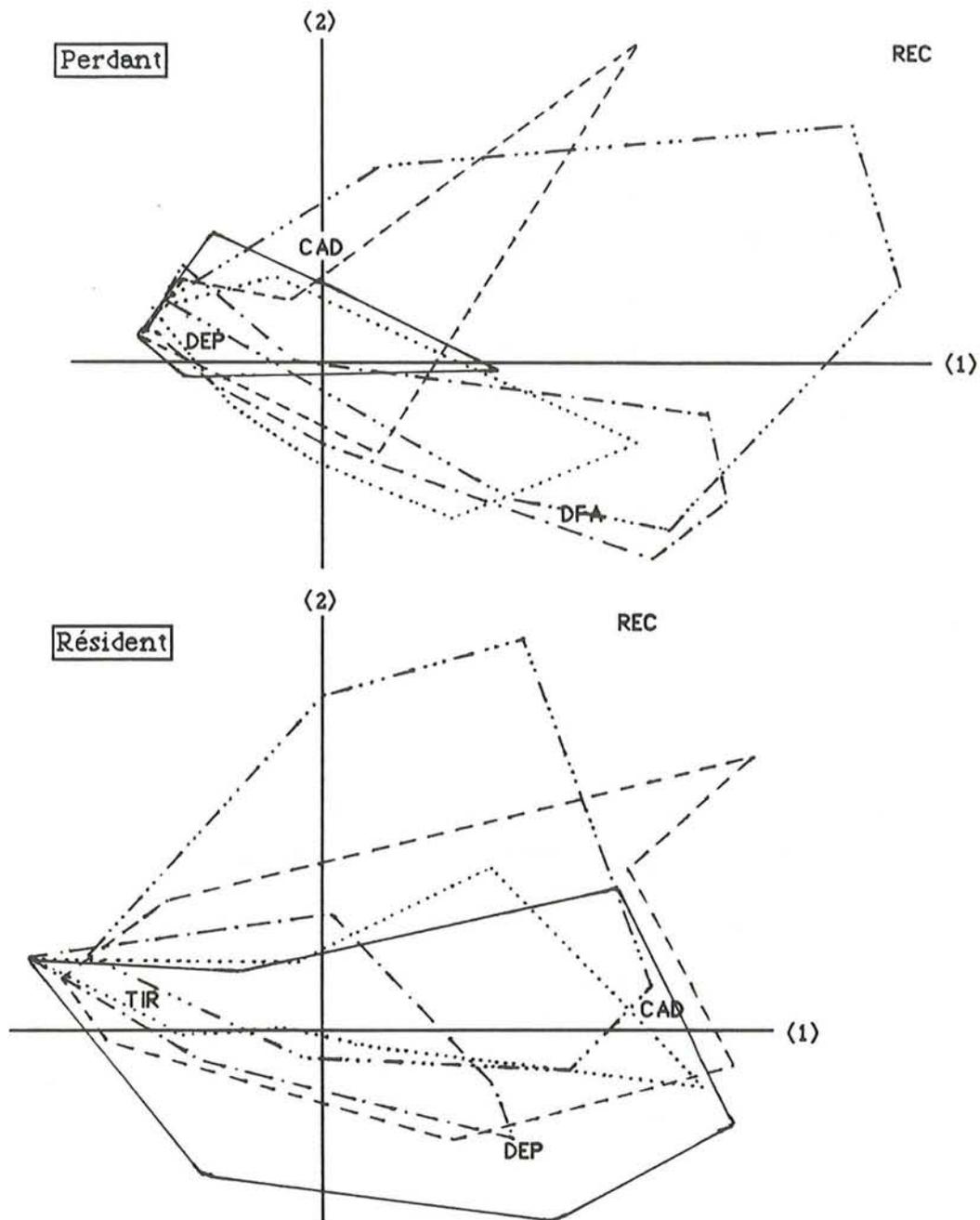


Figure 20 : AFC sur le répertoire exprimé par les individus des différents stades dans les cas perdant et résident.

(1), (2) : axes factoriels 1 et 2

— : stade I --- : stade II - · - : stade III : stade IV ——— : adultes

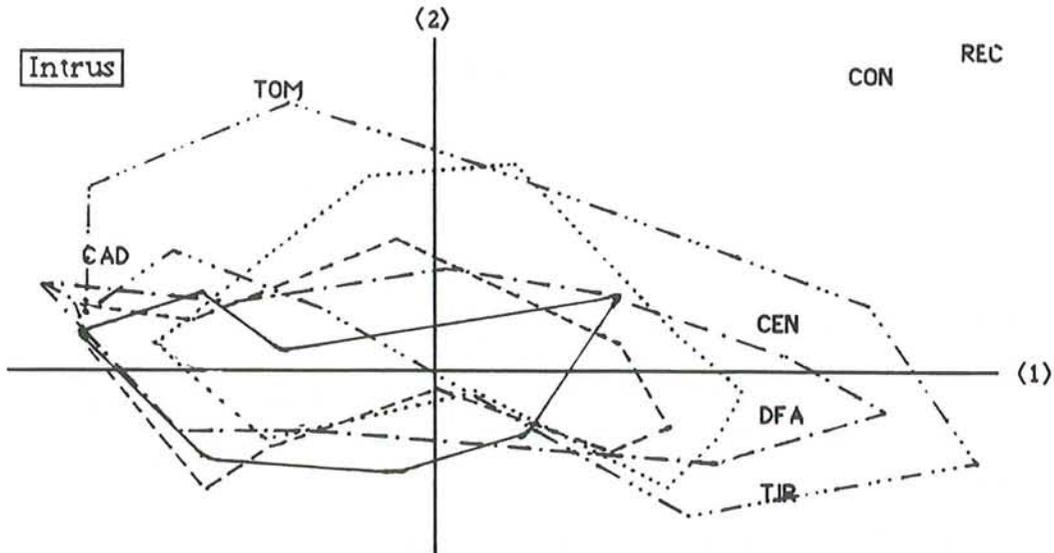


Figure 21 : AFC sur le répertoire exprimé par les individus des différents stades dans le cas intrus.

(1), (2) : axes factoriels 1 et 2

— : stade I - - - - : stade II - . - . : stade III : stade IV — — — — : adultes

5.3.2 - Indice de Shannon-Weaver

L'indice de Shannon-Weaver est communément employé pour déterminer la diversité de communautés animales ou végétales en écologie (Pielou, 1966). Il est également utilisé par quelques auteurs pour déterminer la diversité rencontrée lors de séquences comportementales (Altmann, 1965; Pielou, 1966).

5.3.2.1 - Méthode de calcul

L'indice de Shannon-Weaver, utilisé dans le cas de séquences comportementales, est calculé en fonction de la proportion relative des comportements dans les séquences de la manière suivante :

$$H = - \sum_{i=1}^s (n_i/n) \log(n_i/n)$$

où s représente le nombre de patterns comportementaux pris en compte (14 dans notre cas), n le nombre total de patterns comportementaux exprimés et n_i le nombre de patterns comportementaux de chaque catégorie (n_i/n représente donc la fréquence en nombre d'apparitions d'un pattern comportemental par rapport au nombre total de patterns exprimés pour l'ensemble des confrontations d'un même stade par exemple).

Afin de pouvoir comparer les différents stades entre eux, il est nécessaire de connaître la variance de cet indice. Cette variance est calculée de la façon suivante (Pielou, 1966) :

$$\text{var}(H) = \frac{1}{n} \left(\sum_{i=1}^s (n_i/n) (\log(n_i/n))^2 - H^2 \right)$$

Pour chaque stade, nous avons la possibilité d'estimer la diversité du répertoire comportemental exprimé par chacune des catégories d'individus mis en présence ainsi que la diversité du répertoire comportemental exprimé lors des confrontations par les deux individus pris ensemble. De cette façon, pour chaque stade, nous calculons 5 indices de Shannon-Weaver différents :

- résidents, (comparaison du nombre d'apparitions de chaque pattern exprimé par les résidents par rapport au nombre total d'apparitions des patterns exprimés par les résidents du stade considéré)
- intrus,
- gagnant,
- perdant,
- global, qui rend compte de la diversité liée aux deux individus à la fois

En fait ce dernier indice nous renseigne sur la diversité globale des répertoires comportementaux sans tenir compte de qui fait quoi.

Les différents indices de Shannon-Weaver et les variances

obtenues nous permettent de comparer les différents stades et les différents statuts rencontrés (résident, intrus, gagnant et perdant) entre eux par l'intermédiaire d'un test du t (Hutchinson, 1970). Ce test du t permet de comparer des diversités relatives entre elles.

5.3.2.2 - Résultats

5.3.2.2.1 - Cas global

L'indice de Shannon-Weaver dans le cas global ne varie pratiquement pas au cours des différents stades. Un test du t ne permet pas de mettre en évidence des différences significatives entre ces différents stades (tableau 11).

	N	H	Variance	test du t
Stade I	19	0,91106	0,01012	N.S.
Stade II	19	0,98400	0,00843	N.S.
Stade III	22	0,96926	0,00687	N.S.
Stade IV	18	0,98890	0,01158	N.S.
Adultes	20	1,04231	0,00813	N.S.

Tableau 11 : indice de Shannon-Weaver dans le cas global.

N : nombre de confrontations par stade; H : indice de Shannon-Weaver; test du t : significativité d'un test du t effectué entre deux stades successifs; N.S. : non significatif ($p > .10$).

Nous pouvons donc conclure qu'il n'existe pas de variations de la diversité des répertoires comportementaux au cours du développement chez *Zygiella x-notata*.

5.3.2.2.2 - Variation selon les individus

La comparaison par un test du t des indices de Shannon-Weaver des gagnants et des perdants pour un stade (tableau 12), ne permet pas de mettre en évidence de différence significative. De même, les comparaisons des indices des gagnants aux différents stades ne mettent pas en évidence de différences significatives (test du t, N.S. entre deux stades successifs); nous avons le même type de résultats lors de la comparaison entre deux stades successifs des indices de Shannon-Weaver des perdants.

	N	Gagnants		test du t	Perdants	
		H	V		H	V
Stade I	19	0,97142	0,02163	N.S.	0,76839	0,01559
Stade II	19	0,98341	0,01527	N.S.	0,88489	0,01617
Stade III	22	0,93948	0,01201	N.S.	0,87714	0,01359
Stade IV	18	0,96284	0,02626	N.S.	0,90683	0,01719
Adultes	20	1,00638	0,01298	N.S.	0,99220	0,01886

Tableau 12 : indice de Shannon-Weaver dans le cas gagnants-perdants.
 N : nombre de confrontations par stade; H : indice de Shannon-Weaver; V : variance;
 test du t : significativité d'un test du t effectué entre gagnants et perdants d'un même stade; N.S. : non significatif ($p > .10$).

Il n'existe donc pas de variations de la diversité des répertoires

comportementaux des gagnants et des perdants d'un stade à l'autre ni entre des perdants et des gagnants d'un stade donné.

Enfin, la comparaison des indices de Shannon-Weaver des résidents et des intrus pour chaque stade (tableau 13) ne permet pas de mettre en évidence de différences significatives entre les diversités des répertoires comportementaux. De la même façon, la comparaison des indices des résidents (ou des intrus) de chaque stade par rapport aux indices des résidents (ou des intrus) des autres stades ne révèle aucune différence (test du t, N.S. entre deux stades successifs).

Les individus, qu'ils soient résidents ou intrus présentent une même diversité comportementale.

	N	Résidents		test du t	Intrus	
		H	V		H	V
Stade I	19	0,98638	0,02474	N.S.	0,81002	0,01522
Stade II	19	1,03568	0,02027	N.S.	0,88154	0,01341
Stade III	22	0,95927	0,01278	N.S.	0,81719	0,01265
Stade IV	18	1,02648	0,03105	N.S.	0,88972	0,01651
Adultes	20	1,02472	0,01667	N.S.	1,02179	0,01523

Tableau 13 : indice de Shannon-Weaver dans le cas résidents-intrus.

N : nombre de confrontations par stade; H : indice de Shannon-Weaver; V : variance; test du t : significativité d'un test du t effectué entre résidents et intrus d'un même stade; N.S. : non significatif ($p > .10$).

5.3.2.3 - Conclusion

L'indice de Shannon-Weaver, qui est un indice de diversité du répertoire comportemental, nous montre qu'il n'existe aucune différence des diversités des répertoires comportementaux entre les différents stades ainsi qu'entre les résidents et les intrus ou les gagnants et les perdants d'un même stade .

Dans le cas global, ces résultats sont confirmés par le nombre moyen d'apparitions des différents patterns comportementaux par séquence aux différents stades (tableau 10), puisque ces patterns sont, en général, de fréquences relativement équivalentes au cours du développement et qu'ils sont exprimés quel que soit le stade considéré.

En fait, toute Araignée quel que soit son statut (résident, intrus, gagnant ou perdant) et quel que soit son stade de développement est capable d'exprimer les mêmes comportements (ce qui paraît normal vu les choix imposés au départ) et surtout, les exprime pratiquement dans les mêmes proportions.

Cette méthode d'estimation de la diversité comportementale pose néanmoins quelques problèmes. En effet, elle permet de comparer des complexités relatives, mais ne permet pas de comparer la présence ou l'absence de patterns comportementaux spécifiques. Par exemple, deux individus mis en confrontation et qui présentent les patterns comportementaux TIR, TOM, CAD pour l'un et DEP, IMM, ENT pour l'autre ont le même indice de Shannon-Weaver bien que leurs comportements soient totalement différents.

En fait, l'indice de Shannon-Weaver donne uniquement des informations sur la richesse du répertoire comportemental et pour ces raisons nous utilisons également le coefficient de stéréotypie défini par Riechert (1978b) qui caractérise une tendance moyenne (ou centrale) des fréquences d'apparition des comportements dans une confrontation donnée.

5.3.3 - Coefficient de stéréotypie

D'après Riechert (1978b) : "the variation observed in sequences serving the same basic function for a species is commonly estimated as stereotypy" (la variation observée dans des séquences concernant la même fonction de base pour une espèce est communément estimée comme étant la stéréotypie). Cette stéréotypie est calculée par comparaison des fréquences d'apparition de chaque comportement dans une confrontation aux fréquences d'apparition dans une confrontation moyenne. Cette confrontation moyenne est obtenue en prenant en compte la fréquence moyenne d'apparition des comportements par confrontation. L'avantage présenté par cette méthode d'estimation des éventuelles variations comportementales, par rapport à l'indice de Shannon-Weaver, est qu'elle permet de comparer chaque comportement par rapport à lui-même et non des complexités relatives de répertoires.

A partir des 20 confrontations par stade entre individus naifs qui nous ont servi à calculer l'indice de Shannon-Weaver relatif à chaque stade de développement, nous pouvons calculer, pour chacun des stades, un coefficient de stéréotypie caractéristique du stade considéré.

Ce coefficient rend compte de ce que Riechert (1978b) nomme la "tendance centrale" (en fait, une moyenne) de l'expression des comportements ainsi que de leur variation par rapport à cette tendance centrale.

5.3.3.1 - Mode de calcul

Riechert (1978b) définit une mesure de la variation observée lors de confrontation en relation avec une confrontation théorique moyenne. Cette mesure est donnée par :

$$CS = \frac{2w}{0 + E} \cdot 100$$

où O est la somme des fréquences (nombre d'apparitions) de chaque pattern comportemental apparaissant dans une confrontation, E est la somme des fréquences espérées (nombre moyen d'apparitions de chaque pattern par confrontation estimé à partir de toutes les confrontations de même type) et w est la somme minimale des fréquences des patterns comportementaux en commun des confrontations observées et théoriques. Le coefficient de stéréotypie est exprimé sous forme d'un pourcentage : un coefficient proche de 0 reflète une faible stéréotypie et un coefficient proche de 100 reflète une grande stéréotypie.

Dans notre cas, nous calculons un coefficient de stéréotypie pour chacune des confrontations de la manière suivante : pour chaque stade nous comptons le nombre moyen d'apparition de chaque pattern comportemental qui va nous permettre de constituer la confrontation théorique du stade considéré (qui est donc une confrontation moyenne). Ensuite nous comparons pour chaque confrontation et pour chaque pattern comportemental, le nombre d'apparitions théoriques de ce pattern au nombre d'apparition observé dans la confrontation considérée. La somme des nombres d'apparitions théoriques nous permet de calculer E et celle des nombres d'apparitions observées de calculer O . w sera calculé en utilisant pour chaque pattern la valeur minimale entre son nombre d'apparition théorique et son nombre d'apparition observé. La multiplication par 100 nous donnera un coefficient de stéréotypie exprimé en pourcentage pour chaque confrontation.

Par définition le coefficient de stéréotypie caractérisant un stade donné sera égal à la **moyenne** des coefficients de stéréotypie de toutes les confrontations de ce stade (Riechert, 1978b).

De la même façon que lors du calcul de l'indice de Shannon-Weaver, nous pouvons calculer 5 coefficients de stéréotypie différents par stade :

- un coefficient de stéréotypie (CS) des résidents (calculé par rapport aux patterns comportementaux exprimés par les résidents du stade considéré),
- un CS des intrus,

- un CS des gagnants (calculé par rapport à l'ensemble des gagnants du stade),
- un CS des perdant,
- un CS global (en cumulant les 2 individus pour chaque interaction sans tenir compte de qui fait quoi).

Les quatre premiers donneront la stéréotypie des individus selon leur statut et le cinquième nous donnera la stéréotypie des séquences.

Ces 5 coefficients de stéréotypie vont nous permettre de comparer les différents stades entre eux d'un point de vue global et du point de vue statut (tous les intrus entre eux, tous les gagnants entre eux, etc...) par l'intermédiaire de tests de Mann & Whitney.

Les CS des gagnants, perdants, résidents et intrus sont calculés par rapport à l'ensemble des individus du stade de même statut : ce sont donc des indices de stéréotypie indépendants. Pour cette raison, lorsque nous comparons les résidents aux intrus d'un même stade par exemple, nous le faisons par l'intermédiaire d'un test de Mann & Whitney et non par l'intermédiaire d'un test de Wilcoxon.

5.3.3.2 - Résultats

5.3.3.2.1 - Cas global

La fréquence espérée (moyenne) d'apparition des différents patterns comportementaux par confrontation pour chaque stade est donnée dans le tableau 13. La fréquence observée d'apparition de ces patterns comportementaux dans chacune des confrontations du stade nous sert à calculer un indice de stéréotypie pour chaque stade.

La comparaison entre eux des coefficients globaux de stéréotypie obtenus pour les différents stades de développement montre une différence (tendance à $p < 0.09$) entre les stades II et III (tableau 14)

allant dans le sens d'une augmentation de ce coefficient.

	N	M	E.T.	M & W
Stade I	19	61,4	20,2	
Stade II	19	67,0	18,9	N.S.
Stade III	22	75,3	16,9	<.09
Stade IV	18	79,2	15,3	N.S.
Adultes	20	67,8	20,2	N.S.

Tableau 14 : coefficients de stéréotypie globaux.

N : nombre de confrontations; M : moyenne des coefficients de stéréotypie des confrontations du stade considéré; E.T. : écart-type; M & W : test de Mann & Whitney réalisé entre deux stades successifs; N.S. : non significatif ($p > .10$).

5.3.3.2.2 - Variations selon le statut

La comparaison inter-stade des CS des gagnants (tableau 15) ne montre pas de différence significative (test de Mann & Whitney, N.S. entre 2 stades successifs). Par contre, nous trouvons chez les perdants une différence de CS entre les stades II et III (test de Mann & Whitney, $p < .01$) allant dans le sens d'une augmentation comme dans le cas global. Nous ne mettons pas en évidence de différence significative lors des comparaisons d'autres stades successifs.

La comparaison par un test de Mann & Whitney, pour chaque confrontation et par stade, des gagnants et des perdants met en évidence une différence significative entre les CS observés du stade III (tendance) au stade adulte ($p < .05$ aux stades IV et adulte) : dans ces trois cas, la différence va dans le sens d'un CS plus important chez les perdants.

	Gagnants			M & W	Perdants	
	N	M	E.T.		M	E.T.
Stade I	19	57,1	23,7	N.S.	63,8	22,8
Stade II	19	65,2	22,7	N.S.	58,7	17,7
Stade III	22	68,7	19,8	<.09	76,9	16,2
Stade IV	18	64,2	26,7	<.05	78,0	18,8
Adultes	20	59,6	23,4	<.05	75,7	17,0

Tableau 15 : coefficients de stéréotypie des gagnants et des perdants.
 N : nombre de confrontations; M : moyenne des coefficients de stéréotypie des perdants ou des gagnants des confrontations du stade considéré; E.T. : écart-type; M & W : test de Mann & Whitney réalisé entre le CS du gagnant et le CS du perdant pour chaque confrontation du stade considéré; N.S. : non significatif ($p > .10$).

Nous n'observons aucune différence significative lorsque nous comparons les CS des résidents ou des intrus entre eux. Lorsque nous comparons le CS des résidents à celui des intrus pour chaque stade nous n'observons également aucune différence (test de Mann & Whitney, N.S. pour chaque stade).

5.3.3.3 - Conclusion

Ces résultats montrent qu'il existe une variation ontogénique des proportions relatives des comportements mis en jeu entre les stades II et III chez *Zygiella x-notata* allant dans le sens d'une plus grande stéréotypie globale. Cette augmentation de stéréotypie est due apparemment à une augmentation de la stéréotypie des perdants dans les confrontations. Ce phénomène est également souligné par Riechert (1978b) chez les femelles adultes d'*Agelenopsis aperta* chez lesquelles il existe également une plus forte stéréotypie du comportement des perdants.

Selon Riechert (1978b), les Araignées avec un comportement plus varié (faible stéréotypie) accroissent la probabilité de gagner un conflit, car les perdants ne peuvent pas "répondre" aux variations comportementales des gagnants. Nous pourrions ajouter que les Araignées ayant la possibilité de varier leur comportement en fonction de celui de l'opposant (plus stéréotypé) nous semblent avoir un avantage dans les confrontations.

Bien que les deux problèmes soient totalement différents, nous pouvons remarquer qu'il existe un parallélisme entre l'augmentation de stéréotypie observée dans le cas global et l'augmentation des distances au plus proche voisin observées dans les populations naturelles et en laboratoire (figure 22) sans que l'on puisse déterminer s'il existe une relation entre les deux : dans les deux cas, il existe une augmentation à partir du stade III.

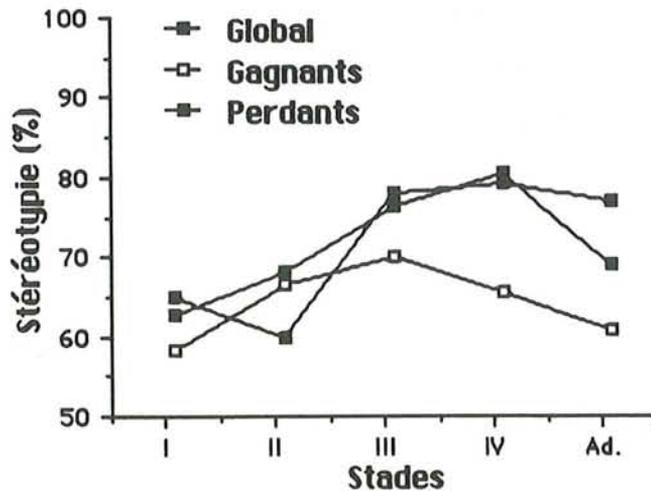


Figure 22 : variation des coefficients de stéréotypie aux différents stades.

I, II, III, IV, Ad. : stades I, II, III, IV, adulte.

Chez *Zygiella x-notata*, nous avons donc pu montrer qu'il n'existe pas de variations des diversités du répertoire comportemental au

cours du développement, mais qu'il existe une différence au niveau de la stéréotypie des répertoires comportementaux entre les stades II et III. La plus grande stéréotypie existant au stade III suggère une moins importante possibilité de variation des comportements. Suite à la méthode d'estimation de la stéréotypie que nous avons utilisée, nous ne pouvons pas savoir sur quels patterns comportementaux particuliers porte cette différence. Il faut mettre ce coefficient de stéréotypie en rapport avec la description des répertoires comportementaux (en proportion de patterns comportementaux exprimés et à l'aide d'une AFC - chapitre 5.3.1) pour voir sur quels patterns porte cette différence, à savoir vraisemblablement sur :

- DFA et TIR (en augmentation) dans le cas global à partir du stade III,
- DEP (en diminution) et DFA(en augmentation) chez les perdants à partir du stade III,
- CEN, DFA, ENT, POU et TIR en proportion plus importante chez les gagnants et CAD, DEP et TOM en proportion plus importante chez les perdants.

5.3.4 - Prise en compte du poids et du statut (résident, intrus) dans la détermination du vainqueur des confrontations

Lors de l'étude de confrontations entre deux individus de même espèce, la majorité des auteurs retient le poids comme facteur intervenant dans l'issue des conflits : sa valeur est utilisée comme RHP ("relative holding power") lors de nombreuses études dans le cadre de la théorie des jeux qui s'intéresse aux relations agonistiques intra-spécifiques (Maynard-Smith, 1982; Neil, 1985; Parker, 1974).

Chez de nombreuses espèces d'Araignées, le poids est un facteur déterminant dans l'issue des interactions agonistiques entre adultes (Austad, 1983; Riechert, 1978b; Suter & Keiley, 1984; Wells, 1988). Mais certains auteurs signalent également l'influence exercée par le statut des individus lors d'interactions réalisées avec des individus de poids égaux

(Riechert, 1978b; Suter & Keiley, 1984). Chez les femelles de *Frontinella pyramitela*, ce facteur statut est le seul à intervenir dans l'issue des conflits (Hodge, 1987).

Lorsque nous soumettons deux *Zygiella x-notata* à une confrontation en laboratoire, elles ne sont pas équivalentes du point de vue de ces deux paramètres, nous allons donc relever :

- le statut des Araignées ,
- le poids de chacun des protagonistes.

Le poids est déterminé à l'issue de la confrontation pour des raisons données précédemment.

5.3.4.1 - Méthode de traitement des différents paramètres

Nous relevons pour chaque stade et chaque confrontation quel individu est vainqueur (résident ou intrus) ainsi que le poids des deux individus. Ces relevés sont effectués sur 30 confrontations environ par stade (20 confrontations utilisées lors du calcul de l'indice de Shannon-Weaver et du coefficient de stéréotypie plus 10 autres confrontations complémentaires entre individus naifs ajoutées par la suite).

Deux individus seront considérés comme étant de poids égal si leur différence de poids est inférieure à 10% (Austad, 1983; Riechert, 1978b). Nous obtenons donc trois types de conflits : résident de poids supérieur, intrus de poids supérieur, résident et intrus de poids égaux.

5.3.4.2 - Résultats

5.3.4.2.1 - Influence du poids sur l'issue des confrontations

En premier lieu, suite à notre méthode de pesée, il nous faut

vérifier qu'il n'existe aucun biais expérimental au niveau du poids entre le lot des résidents et le lot des intrus à chaque stade.

Un test de Mann & Whitney réalisé à chaque stade ne permet pas de mettre en évidence de différence significative entre le poids des résidents et le poids des intrus des confrontations.

Suite à cette constatation, nous comparons par un test du χ^2 le nombre d'individus de poids supérieur gagnants et le nombre d'individus de poids inférieur gagnants des confrontations de chaque stade (tableau 16).

	I	II	III	IV	Ad.
Poids supérieur	18	21	20	17	18
Poids inférieur	8	6	3	6	5
χ^2	3,85	8,33	12,57	5,26	7,35
Significativité	p<.05	p<.01	p<.001	p<.05	p<.01

Tableau 16 : comparaisons des répartitions des gagnants selon leur poids dans les confrontations.

Poids supérieur : nombre d'individus de poids supérieur gagnants; Poids inférieur : nombre d'individus de poids inférieur gagnants.

Quel que soit le stade considéré, les individus gagnants sont plus souvent les plus lourds des confrontations. Le poids est donc un bon prédicteur de l'issue des séquences à tous les stades.

5.3.4.2.2 - Influence du statut sur l'issue des confrontations

Selon nos méthodes de pesée (après la confrontation), parmi les

30 confrontations réalisées par stade, celles où le résident et l'intrus sont de poids équivalent ne sont pas en nombre suffisant pour nous permettre de conclure quant à une éventuelle intervention du poids dans l'issue des conflits à chaque stade (5 au stade I, 2 au stade II, 6 au stade III, 2 au stade IV et 7 au stade adulte).

Afin de pouvoir dégager l'influence éventuelle du statut (résident ou intrus) sur l'issue des conflits, nous comparons pour chaque stade, par un test de Fisher, les proportions de résidents de poids supérieur gagnants aux proportions d'intrus de poids supérieur gagnants (tableau 17).

	I		II		III		IV		Ad	
	N = 26		N = 27		N = 23		N = 23		N = 23	
	G	P	G	P	G	P	G	P	G	P
Résident	92	8	92	8	92	8	85	15	77	23
Intrus	50	50	64	36	82	18	60	40	80	20
Significativité	p<.10		p<.05		N.S.		N.S.		N.S.	

Tableau 17 : comparaisons de la répartition gagnants-perdants entre les résidents et les intrus de poids supérieur dans les confrontations. G : pourcentage de gagnants; P : pourcentage de perdants; Résidents : résidents de poids supérieur à l'intrus; Intrus : intrus de poids supérieur au résident; Significativité : test de Fisher réalisé entre les résidents et les intrus; N.S. : non significatif.

Il existe une différence significative entre les proportions de résidents et d'intrus de poids supérieur gagnants au stade I ainsi qu'une tendance au stade II. Ces différences n'existent plus par la suite et nous amènent à conclure qu'aux stades I et II, les intrus, même lorsqu'ils sont de poids supérieur ne gagnent pas forcément les confrontations : le facteur statut intervient donc de façon marquée dans l'issue des confrontations pour ces deux stades.

Si nous cumulons les confrontations de tous les stades pour lesquels les intrus et résidents sont de poids égaux, il existe un nombre plus important de résidents vainqueurs (test du χ^2 , $p < .10$). Ceci tend à montrer qu'il ne faut pas négliger le facteur résident lors des confrontations des stades III à adultes, il est certainement moins déterminant dans l'issue des confrontations mais intervient tout de même.

5.3.4.3 - Conclusion

Lors des confrontations, lorsque nous faisons varier le poids des deux individus et leur statut, nous mettons en évidence, chez *Zygiella x-notata*, une influence de ces deux paramètres. Le poids intervient dans l'issue des confrontations à tous les stades du développement alors que l'influence du statut ne se manifeste qu'aux stades I et II.

L'influence du poids dans l'issue des interactions agonistiques est un phénomène quasiment général chez les Araignées (Austad, 1983; Riechert, 1978b; Suter & Keiley, 1984; Wells, 1988), elle existe donc aussi chez *Zygiella x-notata* tout au long du développement.

Nous pouvons dire qu'aux stades I et II du développement, même lorsqu'il existe une différence de poids supérieure à 10 % en faveur de l'intrus, le facteur résident intervient dans l'issue des confrontations. Cette influence n'a pu être montrée aux stades III, IV et adultes.

Par contre, cette influence du statut sur l'issue des confrontations a été mise en évidence lors de conflits où les deux protagonistes sont de poids équivalent et pour l'ensemble des stades confondus (par manque de confrontations entre individus de poids égaux à chaque stade).

Chez *Zygiella x-notata*, il existe donc une évolution de la prépondérance des facteurs poids et statut dans l'issue des confrontations au cours de l'ontogénie. Aux stades I et II, ils interviennent simultanément mais à partir du stade III, le poids seul permet la prédiction de l'issue du conflit.

5.3.5 - Prise en compte de facteurs particuliers intervenant dans l'issue des confrontations

Comme nous l'avons signalé lors du chapitre 5.2 ("Déroulement des interactions"), les interactions entre *Zygiella x-notata*, aux différents stades, se déroulent pour une large part au niveau du centre de la toile ainsi qu'au niveau du fil avertisseur.

Cette constatation nous a amené à considérer le fil avertisseur joignant le centre de la toile à la retraite comme étant particulièrement important et pouvant être chargé d'indications pour nous sur l'issue des conflits ainsi que sur d'éventuelles variations comportementales des individus. Nous nous intéressons donc de plus près aux patterns comportementaux exprimés soit au centre de la toile soit sur le fil avertisseur lui-même.

5.3.5.1 - Patterns comportementaux pris en compte

Afin de traiter les éventuelles modifications existant dans

l'expression de comportements particuliers exprimés soit au centre de la toile soit sur le fil avertisseur, nous prenons en compte l'expression de patterns comportementaux liés à l'axe centre-fil avertisseur exprimés par chaque protagoniste des 30 confrontations précédentes, c'est à dire :

- l'individu le premier au centre de la toile (1 CEN),
- l'individu le premier à se déplacer sur le fil avertisseur (1 DFA),
- l'individu se déplaçant le plus souvent sur le fil avertisseur (en nombre de fois où ce pattern est exprimé)(+ DFA),
- l'individu le plus souvent au centre de la toile (en nombre de fois également)(+ CEN).

La prise en compte de ces différents paramètres va nous permettre d'évaluer quels sont ceux liés au résultat des confrontations chez *Zygiella x-notata*.

Pour un stade donné, nous comparons par un test du X^2 la répartition des gagnants et des perdants ayant exprimé ces patterns comportementaux à une répartition théorique de 50%-50%.

Remarque : la prise en compte des ces patterns au stade I ne se fait que lorsque la toile du résident possède un fil avertisseur.

5.3.5.2 - Résultats

Le premier au centre de la toile (1 CEN) est le plus fréquemment le futur gagnant des confrontations aux stades I (N = 15) et II (N = 24), mais pas aux stades III (N = 27), IV (N = 21) et adulte (N = 29) (tableau 18).

Le premier sur le fil avertisseur (1 DFA) est le plus fréquemment le futur gagnant des confrontations aux stades II (N = 24), et III (N = 28) mais pas aux stades I (N = 13), IV (N = 25) et adulte (N = 29).

Celui qui se déplace le plus grand nombre de fois sur le fil

avertisseur (+ DFA) est le plus fréquemment le futur gagnant aux stades II (N = 23), III (N = 27), IV (N = 21) et adulte (N = 27), mais pas au stade I (N = 11).

Enfin, celui qui passe le plus grand nombre de fois au centre de la toile (+ CEN) est le plus fréquemment le futur gagnant à tous les stades (N = 14 - 19 - 25 - 21 - 23 pour les stades I, II, III, IV et adulte respectivement).

	Stade I	Stade II	Stade III	Stade IV	Adultes
1 CEN	80% *	92%***	66%	66%	65%
1 DFA	46%	88%***	71% *	60%	59%
+ DFA	64%	100%***	78% **	71% *	81% **
+ CEN	79% *	89%***	76% **	71% *	78% **

Tableau 18 : pourcentage de futurs gagnants exprimant les différents patterns comportementaux à chaque stade.

* : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$; *** : $p < 0.001$ (test du X^2 par rapport à une répartition théorique 50% des gagnants - 50% des perdants).

Ces résultats nous ont amené à vérifier qu'il n'existe pas de variations dans l'expression d'autres patterns comportementaux au cours des interactions.

Lorsque le même type de traitement est effectué pour les autres patterns comportementaux pris en compte lors des confrontations, nous remarquons que le futur gagnant est l'individu qui poursuit (POU) le plus grand nombre de fois l'autre, aux stades I (N = 8, $p < 0.02$), II (N = 11, $p < 0.01$) et III (N = 10, $p < 0.02$) et que c'est l'individu qui tiraille (TIR) le plus grand nombre de fois la toile aux stades III (N = 19, $p < 0.01$), IV (N = 13, $p < 0.01$) et adulte (N = 15, $p < 0.01$). Pour les autres patterns comportementaux, nous n'avons pas pu mettre en évidence de différences significatives entre les patterns comportementaux exprimés par les gagnants et les perdants.

5.3.5.3 - Conclusion

Le fil avertisseur allant du centre à la retraite de la toile de *Zygiella x-notata* semble véritablement constituer un axe "tactique" pour les individus en situation d'interactions agonistiques.

En effet, les patterns comportementaux liés à cet axe tactique vont être exprimés de façon différente par les futurs gagnants et les futurs perdants des confrontations. Ainsi la victoire d'une confrontation est liée au fait d'être le premier au centre aux stades I et II alors qu'elle est liée au fait d'être le premier sur le fil avertisseur aux stades II et III. L'individu le plus souvent au centre de la toile (en nombre de fois où il passe au centre) a toutes les chances d'être vainqueur de la confrontation pour chaque stade considéré. Il en est de même pour l'individu qui est le plus souvent sur le fil avertisseur excepté au stade I.

De plus, l'expression de ces patterns comportementaux va varier au cours du développement chez *Zygiella x-notata*, ce qui se passe au niveau du centre semble donc déterminant aux stades I et II alors qu'aux stades III, IV et adulte, ce qui se passe au niveau du fil avertisseur semble prépondérant.

En outre, la prise en compte d'autres patterns comportementaux qui ne sont pas liés à l'axe centre-fil avertisseur, les poursuites (POU) et les tiraillements de toile (TIR), montre également des variations au cours de l'ontogénie (nous ne mettons pas en évidence de différence significative pour les contacts (CON)). Ces variations sont peut-être à mettre en relation avec les variations observées des patterns comportementaux chez *Periplaneta americana* (Deleporte, 1978) à savoir une augmentation des comportements qualifiés d'agressifs.

Nous pouvons donc voir chez *Zygiella x-notata* une évolution des comportements mis en oeuvre lors d'interactions agonistiques au cours de l'ontogénie avec des passages plus importants au centre de la toile au cours des premiers stades puis sur le fil avertisseur lors des stades suivants. De même, les poursuites sont plus nombreuses entre individus

lors des premiers stades de développement et font place à de plus nombreux tiraillements par la suite.

Quoi qu'il en soit, toutes ces variations observées dans le nombre ou dans l'expression de ces patterns comportementaux d'un stade à l'autre et entre gagnants et perdants sont sans aucun doute liées aux variations du coefficient de stéréotypie que nous avons décrites précédemment.

5.3.6 - Variations en temps des interactions

Nous avons montré qu'il n'existait pas de variation du nombre d'actes exprimés dans les confrontations (chapitre 5.3.1) au cours de l'ontogénie.

Cependant, il existe un paramètre pouvant varier au cours de l'ontogénie des interactions agonistiques que nous n'avons pas encore abordé : le temps des interactions. Ceci, d'autant plus que ce paramètre a souvent été étudié lors des approches de type "Games theory" et semble lié aux stratégies employées par les deux individus au cours d'une interaction (Austad, 1983; Neil, 1985; Riechert, 1978b).

En effet, la théorie des jeux prédit que le nombre de conflits de longue durée entre individus de poids différents ("RHP assymétrique") doit être faible, donc qu'il existe, sur un grand nombre d'interactions, une relation inverse entre le nombre de conflits et leurs durées (Parker, 1974; Neil, 1985). C'est en effet le cas lors des conflits chez les poissons *Cichlasoma meeki* (Neil, 1985) ou entre mâles d'Araignées *Frontinella pyramitela* (Austad, 1983).

Si les conflits sont de durée variable chez des individus adultes et que le nombre de conflits de longue durée décroît en fonction du temps, nous pouvons nous demander ce qu'il en est au cours du développement : est-ce un phénomène qui existe dès l'émergence ou qui n'apparaît que chez les adultes ? La durée moyenne d'une interaction varie-t-elle au cours du développement ?

5.3.6.1 - Protocole expérimental

Pour l'étude du temps passé aux conflits lors des différents stades, nous relevons deux paramètres différents caractérisant les interactions qui sont le temps d'interaction ainsi que le temps de réaction du résident. Le mode de calcul de ces différents temps est exposé au chapitre 5.1. A partir du calcul de ces temps, nous comparons stade à stade les temps d'interactions entre eux et les temps de réactions entre eux.

De plus, nous vérifierons si le nombre de confrontations décroît effectivement à chaque stade en fonction de la durée de celles-ci selon la prédiction de la théorie des jeux (Maynard-Smith, 1982; Parker, 1974).

5.3.6.2 - Résultats

En premier lieu, lorsque nous regardons la répartition de toutes les interactions (tous stades confondus) suivant le temps réel de confrontation, nous constatons qu'il existe une diminution du nombre des interactions en fonction de la durée de celles-ci. La meilleure adéquation ($R=0,64$) entre la répartition du nombre d'interactions en fonction de leur durée et une courbe théorique est donnée par une courbe de type logarithmique d'équation (figure 23) :

$$y = 13,3737 - 4,6588 \text{ Log}(x)$$

Il y a peu de confrontations de longue durée et il y a beaucoup de confrontations de courte durée.

Stade par stade nous avons le même type de résultat (décroissance du nombre d'interactions de longue durée) avec des équations de courbes variables mais toujours de type logarithmique pour une meilleure adéquation (tableau 19).

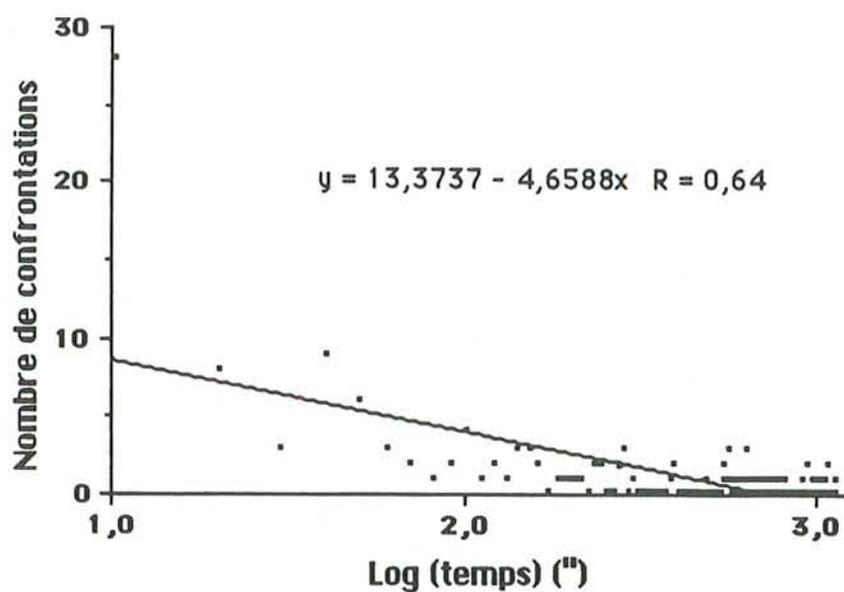


Figure 23 : nombre de confrontations en fonction de la durée de celles-ci.

	r	A	B
Stade I	0,57	- 1,15	3,28
Stade II	0,55	- 1,06	3,03
Stade III	0,54	- 0,94	2,71
Stade IV	0,47	- 0,72	2,09
Adultes	0,55	- 0,79	2,26

Tableau 19 : répartition des interactions en fonction de leur durée au cours du développement.

r : coefficient de corrélation entre la répartition obtenue et une répartition logarithmique théorique; A - B : paramètres de l'équation $y = A\text{Log}(x) + B$ (nombre d'individus - voir tableau 23).

La comparaison des temps d'interaction stade à stade nous

montre qu'il existe une diminution de ces temps entre les stades II et III (test de Mann & Whitney, $p < .05$) (tableau 20).

	N	M	QI - QS	M & W
Stade I	32	132,5	15,5-579,5	N.S.
Stade II	31	187	11-577	$p < .05$
Stade III	29	115	27-648,5	N.S.
Stade IV	24	150	14,5-846	N.S.
Adultes	29	152	47-1498,5	N.S.

Tableau 20 : temps réels des confrontations des différents stades.

N : nombre d'individus; M : médiane des temps réels (secondes); QI - QS : quartile inférieur - quartile supérieur; M & W : test de Mann & Whitney réalisé entre deux stades successifs; N.S. : non significatif ($p > .10$).

La comparaison des temps d'interaction lorsque le vainqueur est un résident et lorsque le vainqueur est un intrus ne permet pas de mettre en évidence de différence significative (N.S. pour chaque stade). Il n'existerait donc pas "d'attachement" plus grand à la toile des résidents se manifestant par une durée plus longue des interactions gagnées par les intrus (une "résistance" plus longue des résidents) comme c'est le cas chez d'autres espèces (Riechert, 1978b).

Par contre, la comparaison des temps de réaction des propriétaires à la présence des intrus ne nous a pas permis pas de mettre en évidence une différence significative entre les différents stades (tableau 21).

	N	M	QI - QS	M & W
Stade I	32	23	0-182,5	N.S.
Stade II	31	75	8-266	N.S.
Stade III	29	42	17,5-74	N.S.
Stade IV	24	40	5,5-138,5	N.S.
Adultes	29	7	2,5-20	N.S.

Tableau 21 : temps de réaction des propriétaires aux différents stades.

N : nombre d'individus; M : médiane des temps de réaction (secondes); QI - QS : quartile inférieur - quartile supérieur; M & W : test de Mann & Whitney réalisé entre deux stades successifs; N.S. : non significatif ($p > .10$).

5.3.6.3 - Conclusion

Les résultats obtenus à partir du calcul des temps réels d'interactions ainsi que des temps de réactions des résidents à la présence des intrus, nous révèlent que chez *Zygiella x-notata* :

- la répartition des interactions en fonction de leurs durées est de type logarithmique à chaque stade du développement,
- les temps de réaction des résidents à la présence des intrus ne varient pas d'un stade à l'autre : malgré les différences de poids d'un stade à l'autre, il ne semble donc pas y avoir de réaction plus rapide des résidents à la présence d'intrus,
- il existe une diminution des temps d'interaction entre les stades II et III.

Si les confrontations de faible durée sont plus nombreuses que les confrontations de longue durée (en accord avec la théorie des jeux qui prédit que les confrontations de longue durée coûtent cher aux protagonistes), nous ne disposons d'aucun élément pouvant expliquer les variations de durée des confrontations aux différents stades. Tout ce que

nous pouvons remarquer est que les variations observées s'inscrivent dans l'ensemble des autres modifications déjà observées entre les stades II et III du développement chez *Zygiella x-notata*.

5.3.7 - Influence de l'issue des confrontations sur les individus

L'influence de l'issue des confrontations sur le devenir des individus est étudiée sous l'angle des constructions réalisées après une défaite ou une victoire dans une confrontation.

A partir des 30 confrontations par stade, nous regardons les nouvelles toiles des individus mis en présence.

A l'issue d'une confrontation, comme décrit dans le chapitre 5.1, nous plaçons chaque gagnant sur la toile qu'il a gagné (si c'est un intrus) ou conservé (si c'est un résident) et nous plaçons chaque perdant sur l'autre toile. Chaque toile est préalablement marquée à l'aide de coton de façon à pouvoir noter d'éventuelles reconstructions. 24 heures plus tard, les diamètres des nouvelles constructions sont notés.

Nous obtenons deux cas de figure à l'issue d'une confrontation :

- le gagnant est le résident, chacun des deux individus retrouve sa toile,
- le gagnant est l'intrus, il y a échange de toiles entre les individus.

Nous avons utilisé ce type de protocole expérimental plutôt qu'une destruction des deux toiles avec un relevé du diamètre des nouvelles constructions, car il se rapproche d'une certaine façon de ce qui se passe dans les populations naturelles.

En effet, dans ce cas, le résident, s'il est gagnant, garde sa toile alors que l'intrus a toutes les chances de réintégrer son ancienne toile (lorsqu'il en possède une). Par contre, si l'intrus est vainqueur, il conserve la toile du résident ou au moins sa retraite alors que le résident, chassé de sa retraite à quelques chances de trouver et garder l'ancienne toile de l'intrus.

5.3.7.1 - Le résident est gagnant

Le résident gagnant qui garde sa toile à l'issue d'une confrontation la conserve pendant encore au moins 24 heures dans 56,5% des cas tous stades confondus (tableau 22). Cette toile est détruite sans reconstruction dans 10% des cas et est reconstruite dans 33,5% des cas sur l'ensemble de l'ontogénie.

Il existe une variabilité de ces résultats aux différents stades, cependant les variations observées d'un stade à l'autre ne sont jamais très importantes (tableau 22).

	Même toile	Sans toile	Nouvelle toile		
			+	=	-
I	50,0	11,1	11,1	22,2	5,6
II	70,6	5,9	17,6	5,9	0
III	64,7	11,8	5,9	11,8	5,9
IV	47,1	0	23,5	11,8	17,6
Rd.	50,0	21,4	7,1	14,3	7,1

Tableau 22 : dimensions des toiles des résidents gagnants 24 heures après la confrontation (en pourcentage) pour chaque stade.

+ : nouvelle toile de diamètre supérieur à l'ancienne; = : nouvelle toile de diamètre équivalent à l'ancienne; - : nouvelle toile de diamètre inférieur à l'ancienne.

En fait, après 24 heures, la toile du résident gagnant est de diamètre équivalent ou supérieur à l'ancienne dans 82,8% des cas (mêmes toiles, nouvelles toiles de diamètre supérieur ou égal), elle n'existe plus dans 10% des cas et dans 7,2% des cas une nouvelle toile de diamètre inférieur est construite.

Le perdant de la confrontation (l'intrus), replacé sur sa toile, se comporte différemment (tableau 23).

	Même toile	Sans toile	Nouvelle toile		
			+	=	-
I	50,0	33,3	5,6	5,6	5,6
II	17,6	52,9	11,8	5,9	11,8
III	47,1	47,1	5,9	0	0
IV	23,5	35,3	11,8	11,8	17,6
Ad.	42,9	42,9	7,1	7,1	0

Tableau 23 : dimensions des toiles des intrus perdants 24 heures après la confrontation (en pourcentage) pour chaque stade.

Légende : voir tableau 22.

Dans 36,2% des cas (tous stades confondus) il garde sa toile, dans 42,3% des cas il la détruit et dans 21,5% des cas il en construit une nouvelle.

Lorsqu'il ne garde pas la toile, dans les 24 heures suivantes il en construit une nouvelle de diamètre supérieur ou égal à l'ancienne dans seulement 22,7% des cas, et dans 11% des cas, il en construit une nouvelle de diamètre inférieur à l'ancienne (66,3% de destruction).

5.3.7.2 - L'intrus est gagnant

Dans ce cas, l'intrus prend possession de la toile du résident, alors que celui-ci est placé sur la toile de l'intrus. Nous comparons la taille

de la toile présente dans le cadre après 24 heures à celle de la toile qu'il possède à l'issue de la confrontation.

Dans 60,3% des cas (tous stades confondus), l'intrus garde la toile qu'il a gagné (92,3% des cas chez l'adulte), dans 9,6% des cas il la détruit et dans 30,1% des cas il en construit une nouvelle (tableau 24).

	Même toile	Sans toile	Nouvelle toile		
			+	=	-
I	53,8	23,1	7,7	15,4	0
II	75,0	8,3	8,3	8,3	0
III	41,7	16,7	16,7	16,7	8,3
IV	37,5	0	37,5	25,0	0
Ad.	93,3	0	0	6,7	0

Tableau 24 : dimensions des toiles des intrus gagnants par rapport à la toile gagnée 24 heures après la confrontation (en pourcentage) pour chaque stade.

Légende : voir tableau 22.

Après 24 heures, le diamètre de la toile possédée par l'intrus est équivalent ou supérieur au diamètre de la toile qu'il a récupéré dans 98,3% des cas et elle est de diamètre inférieur dans 1,7% des cas seulement.

Par rapport à la toile qu'il possédait avant la confrontation, trois cas se présentent :

- la toile qu'il récupère est de diamètre supérieur à celle qu'il possédait. L'intrus garde cette toile dans 80% des cas (tous stades confondus), la détruit dans 10% des cas, en construit une plus grande que celle qu'il a récupéré dans 5% des cas et en construit une de diamètre équivalent dans 5% des cas.

- la toile qu'il récupère est de diamètre équivalent à celle qu'il possédait. Il la garde dans 72,7% des cas, la détruit dans 9,1% des cas, en construit une plus grande que celle qu'il a récupéré dans 9,1% des cas et en construit une de diamètre équivalent dans 9,1% des cas.

- la toile qu'il récupère est de diamètre inférieur à celle qu'il possédait. L'intrus la conserve dans 37,5% des cas, la détruit dans 12,5% des cas, en construit une plus grande dans 18,75% des cas, une plus petite dans 18,75% des cas et une de diamètre équivalent dans 12,5% des cas.

Le résident qui récupère la toile de l'intrus la détruit dans 37,6% des cas (tous stades confondus), la garde dans 39,4% des cas et en construit une nouvelle dans 33% des cas (tableau 25).

	Même toile	Sans toile	Nouvelle toile		
			+	=	-
I	23,1	61,5	15,4	0	0
II	58,3	33,3	0	0	8,3
III	25,0	41,7	8,3	16,7	8,3
IV	37,5	25,0	0	37,5	0
Ad.	53,3	26,7	6,7	6,7	6,7

Tableau 25 : dimension des toiles des résidents perdants par rapport à la toile récupérée 24 heures après la confrontation (en pourcentage) pour chaque stade.

Légende : voir tableau 22.

Après 24 heures, la toile possédée par le résident est de diamètre équivalent ou supérieur à celle qu'il a récupérée dans 57,7% des cas et elle est de diamètre inférieur dans 4,7% des cas.

Pour le résident, il se présente également trois cas par rapport à la toile qu'il a laissé à l'issue de la confrontation :

- la toile qu'il récupère est de diamètre supérieur à celle qu'il a laissé. Le résident la garde dans 37,5% des cas, la détruit dans 43,75% des cas, en construit une plus grande dans 6,25% des cas et une de diamètre équivalent dans 12,5% des cas.

- la toile qu'il récupère est de diamètre équivalent à celle qu'il possédait. Il la garde dans 50% des cas, la détruit dans 27,3% des cas, en construit une plus grande que celle qu'il a récupéré dans 4,5% des cas, une plus petite dans 4,5% des cas et une de diamètre équivalent dans 13,7% des cas.

- la toile qu'il récupère est de diamètre inférieur à celle qu'il possédait. Le résident la conserve dans 30% des cas, la détruit dans 45% des cas, en construit une plus grande dans 10% des cas, une plus petite dans 10% des cas et une de diamètre équivalent dans 5% des cas.

5.3.7.3 - Conclusion

De cette étude il résulte que, quel que soit le gagnant d'une confrontation (résident ou intrus), sa toile a un devenir pratiquement identique.

Dans 84% des cas (moyenne résidents gagnants et intrus gagnants), après 24 heures, il a une toile de diamètre supérieur (13,55%) ou égal (72,2%) par rapport à celle qu'il possédait de la confrontation. Dans 9,8% des cas elle est détruite et dans 4,45% des cas elle est de diamètre inférieur.

En ce qui concerne les perdants, il n'en est pas de même. Dans 7,25% des cas (moyenne résidents perdants et intrus perdants), il a une toile de diamètre supérieur, dans 46,95% des cas de diamètre équivalent et dans 5,85% des cas de diamètre inférieur. Cette toile est détruite dans 39,95% des cas.

Un gagnant reconstruit une toile dans 31,8% des cas contre

22,25% pour un perdant, et il détruit sa toile dans 9,8% des cas contre 39,95% chez un perdant.

Lorsqu'un intrus gagne une confrontation, si la toile qu'il récupère est de diamètre supérieur ou égal à celle qu'il avait précédemment, il la garde dans la majorité des cas (76,35%). Si cette toile est de diamètre inférieur, il ne la garde que dans un cas sur trois environ et en construit une nouvelle de diamètre supérieur ou égal dans 31,25% des cas. Le résident perdant ne garde une toile de diamètre supérieur ou égal que dans 42,75% des cas et la détruit dans 35,5% des cas. Si la toile qu'il récupère est de diamètre inférieur à celle qu'il avait, il la détruit dans 45% des cas et la garde dans 30% des cas. La victoire d'un intrus se traduit donc souvent par le gain d'une toile puisque celle qu'il récupère est rarement détruite alors que le résident perdant subit une perte puisqu'il détruit souvent la toile qu'il récupère.

En fait, les différences entre les toiles des gagnants et des perdants après 24 heures portent sur les pourcentages de toiles de diamètre équivalent (toile gardée ou nouvelle toile) et sur les pourcentages de toiles détruites.

Cette constatation est à mettre en rapport avec les variations de diamètre de toiles observés entre les différents individus dans des populations naturelles comme cela est décrit par Leborgne & Pasquet (1986, 1987a).

En effet, il pourrait bien exister un rapport entre les successions plus ou moins irrégulières de petites et grandes toiles observées dans les populations naturelles et les pourcentages de reconstruction et les diamètres des constructions résultant d'interactions agonistiques. Ceci d'autant plus que les quelques interactions agonistiques que nous ayons pu observer dans des populations naturelles l'ont été entre possesseurs de toiles voisines.

5.4 - Conclusion

L'observation de la mise en place d'une population artificielle (chapitre 4) montre l'existence d'interactions entre les individus qui conduisent à des prises de toiles. De plus, il existe des modifications des paramètres caractérisant la population et les individus (variations du diamètre des toiles et des distances au plus proche voisin au cours de l'ontogénie). Ces constatations nous ont amené à nous intéresser aux interactions agonistiques au cours du développement de *Zygiella x-notata*.

L'étude de ces interactions agonistiques réalisées en laboratoire nous révèle plusieurs faits (tableau 26) :

- il n'existe pas de variation dans la diversité du répertoire comportemental aux différents stades,
- nous pouvons observer une augmentation du coefficient de stéréotypie entre les stades II et III du développement qui semble due à une faible stéréotypie des comportements (comportements plus "variés") des gagnants à partir de ce stade III,
- parmi les facteurs responsables du gain des confrontations, nous pouvons relever le poids à tous les stades et le statut aux stades I et II, bien que celui-ci soit susceptible d'intervenir à tous les stades du développement
- des comportements particuliers (1CEN, +CEN, 1DFA, + DFA) sont exprimés différemment selon que l'individu gagne ou perde aux différents stades,
- le temps d'interaction diminue entre les stades II et III,
- le gagnant d'une confrontation et le perdant d'une confrontation agissent différemment envers la toile qu'ils ont gagné ou perdu (conservation, reconstruction ou destruction).

	I	II	III	IV	Ad.
Poids	+	+	+	+	+
Statut	+	+	-	-	-
1CEN	+	+	-	-	-
1DFA	-	+	+	-	-
+CEN	+	+	+	+	+
+DFA	-	+	+	+	+
Temps d'interaction					
Coefficient de stéréotypie					

Tableau 26 : différents paramètres intervenant dans l'issue des confrontations chez *Zygiella x-notata* au cours du développement.

+ : paramètre intervenant dans l'issue de la confrontation; - : paramètre n'intervenant pas dans l'issue de la confrontation; **Temps d'interaction** - **Coefficient de stéréotypie** : représentation des valeurs en proportion; 1CEN : premier au centre de la toile; 1DFA : premier à se déplacer sur le fil avertisseur; +CEN : plus grand nombre de passages au centre de la toile; +DFA : plus grand nombre de passages sur le fil avertisseur.

Les résultats obtenus aux différents stades du développement chez *Zygiella x-notata* nous révèle tout d'abord qu'il existe des variations des comportements exprimés lors d'interactions agonistiques, entre les stades II et III (modification du coefficient de stéréotypie par exemple).

Les modifications observées sont à mettre en rapport avec les variations observées lors de l'étude de l'ontogénie du placement chez *Zygiella x-notata*, ceci sans que l'on puisse établir de lien. En effet,

l'ensemble des résultats obtenus lors de ces confrontations montre que les différentes modifications apparaissent déjà au stade II mais plus généralement au stade III. Le passage du stade II au stade III montrait déjà l'existence de modifications de structure de population, il apparaît maintenant comme un véritable stade "charnière" au cours du développement chez *Zygiella x-notata*. Ces modifications ne sont pas uniques chez les Arthropodes, puisque Jacoby (1983) montre que chez le crabe *Cancer magister*, il existe une modification de la structure des populations au cours du développement avec un passage d'une structure de type agrégatif à une structure de type dispersif. Ces modifications sont mises en rapport avec une modification de la diversité du répertoire comportemental au même stade de développement.

D'une façon générale, les interactions agonistiques entre *Zygiella x-notata* suivent certaines des prédictions de la théorie des jeux (Maynard-Smith, 1982; Parker, 1974), à savoir : une intervention du poids et du statut des individus sur l'issue des conflits ainsi qu'une variation de la durée des interactions. Ces dernières variations pourraient s'expliquer par une stratégie adoptée par les Araignées pour éviter des dépenses d'énergie trop élevées dues au combat en comparaison à la dépense d'énergie qu'occasionne la construction d'une nouvelle toile à la suite d'un abandon. L'intérêt de cette étude réside dans le fait qu'elle montre que l'intervention des différents facteurs est variable au cours de l'ontogénie. Cependant une étude véritable dans l'optique de la théorie des jeux aurait nécessité la prise en compte des coûts des confrontations (Austad, 1983; Maynard-Smith, 1982; Parker, 1974; Riechert, 1978b) ainsi que des gains éventuels (toile?).

Un dernier point nous reste maintenant à éclaircir : qu'en est-il du phénomène de succession de petites et grandes toiles observé dans les populations naturelles par Leborgne & Pasquet (1986, 1987a) ?

Ceci d'autant plus que nous avons vu que les toiles gardées, gagnées (par le vainqueur) ou récupérées (par le perdant) à l'issue d'une confrontation sont transformées par leurs propriétaires.

Chapitre 6 - La succession plus ou moins régulière de petites et grandes toiles chez *Zygiella x-notata*

Chez de nombreuses espèces d'Araignées, la dimension des toiles est liée à différents facteurs comme la densité en proies, les caractéristiques anatomiques des individus, les moments de tissage dans la journée ou encore les congénères.

Chez *Tetragnatha elongata*, le diamètre des toiles tissées par les individus vivant en agrégation dans des zones à forte densité en proies est inférieur au diamètre des toiles des individus vivant en agrégation dans des zones à faible densité en proies (Gillepsie, 1987).

Les caractéristiques physiques des individus sont également liées aux dimensions des toiles avec une relation entre le poids des individus et la taille des toiles chez *Nephila clavipes* (Farr, 1977) ou chez *Metepeira spinnipes* (Buskirk, 1975).

Ramousse (1980) montre que chez *Zygiella x-notata*, les individus qui tissent en début de nuit tissent des toiles de plus grandes dimensions, d'où une relation avec le moment de tissage.

Par ailleurs, il existe chez *Metabus gravidus*, une espèce sociale territoriale, des relations entre la taille de la toile, la durée du tissage et sa

place dans la colonie (Buskirk, 1975).

De plus, nous savons qu'au sein d'une population, il existe une grande variabilité individuelle (Buskirk, 1986; Riechert, 1978a; Pasquet & Leborgne, 1985). Les toiles construites par les individus vont également présenter une certaine variabilité au niveau de leurs dimensions (pour *Zygiella x-notata*, voir chapitre 2.2).

Plus une toile est grande, plus l'Araignée a de chances d'obtenir de la nourriture : le poids de l'Araignée devrait être corrélé positivement à la dimension de la toile. Ce poids est effectivement corrélé au diamètre des toiles chez certaines espèces d'Araignées comme *Nephila clavipes* (Farr, 1977) ou *Metepeira spinnipes* (Buskirk, 1975). Ceci n'est pas le cas chez les femelles adultes de *Zygiella x-notata* (Leborgne & Pasquet, 1987a).

Un autre facteur couramment lié aux dimensions de la toile est la quantité de nourriture disponible. Quelques auteurs montrent que des Araignées sur-nourries tissent des toiles de diamètre inférieur à celles d'Araignées sous-nourries (Benforado & Kistler, 1973; Gillepsie, 1987). Ceci est expliqué par le fait que plus le diamètre de la toile est réduit, plus la proportion théorique de proies interceptées est faible et en cas de sous-nourrissage, il est nécessaire de pouvoir intercepter un maximum de proies donc de tisser de grandes toiles. Cette liaison entre quantité de nourriture disponible et diamètre des toiles ne semble pas intervenir chez *Zygiella x-notata* car, si Nentwig (1983) montre que la proportion de différents types de proies prélevées dans les toiles de *Zygiella x-notata* varie avec la hauteur par rapport au sol à laquelle se trouvent ces toiles, une proportion différente des quantités, voire des qualités, de proies prises dans les toiles ne peut exister pour certaines toiles des alignements.

Cette relation montre que l'influence du facteur sociologique (congénères) n'est pas à négliger lors de la détermination des facteurs responsables des différences de dimension des toiles, d'autant plus que Leborgne & Pasquet (1987b) montrent que chez *Zygiella x-notata* les diamètres des toiles sont plus faibles dans des zones à forte densité en individus que dans des zones à faible densité. Plus récemment, Buskirk (1986) montre que ce facteur intervient également chez *Tetragnatha elongata* ou *Cyclosa careli*, ou encore, chez une espèce sociale comme

Mallos grégalis pour laquelle le dépôt moyen de soie par Araignée est inversement proportionnel à la taille des colonies.

Pour expliquer la succession plus ou moins régulière de grandes et petites toiles observée chez *Zygiella x-notata*, Leborgne & Pasquet (1986, 1987a) émettent l'hypothèse d'une contrainte exercée par les congénères. A la suite de ces travaux et des travaux concernant la mise en place des populations (chapitre 4) nous sommes amenés à poser différentes questions dont deux nous paraissent intéressantes à étudier :

- est-ce que cette variabilité de la dimension des toiles n'existe que dans les populations adultes ?
- comment les congénères exercent-ils une influence sur le comportement de construction ?

Nous allons tenter de répondre à ces questions par une étude ontogénique relative à la succession plus ou moins régulière de petites et grandes toiles dans des populations et par une expérience où nous placerons des individus en situation de contrainte.

6.1 - Evolution ontogénique du phénomène

6.1.1 - Protocole expérimental

Nous effectuons cette étude sur les populations de *Zygiella x-notata* décrites dans le chapitre 4 à partir des paramètres précédemment retenus. Nous avons donc trois populations : biotope A, biotope B et laboratoire.

La succession de grandes et petites toiles observée dans les populations adultes n'est pas un phénomène strict. En effet, il existe certains jours où cette succession plus ou moins régulière n'est pas visible. Pour cette raison, il nous faut tenir compte de plusieurs relevés pour caractériser chacun des stades du développement. Pour cela, pour chaque stade, nous utilisons le relevé caractérisant ce stade (déterminé

précédement) ainsi que les 2 relevés antérieurs et les 2 relevés ultérieurs à celui-ci. Ceci à la condition que pour ces quatre autres relevés, la proportion d'individus du stade considéré soit supérieure à celle des autres stades de la population (par exemple, le stade I sera caractérisé par les 2 relevés ultérieurs et les 2 relevés antérieurs si le stade I est proportionnellement majoritaire dans la population pour ces 4 relevés puisqu'il l'est déjà dans le relevé caractérisant la population, par définition).

Pour chacun des relevés obtenus, nous effectuons un "test d'apparition" afin de déterminer s'il y a ou non succession de grandes et petites toiles dans les alignements.

Ce test d'apparition est effectué de la même manière que lors du chapitre 2. Pour chacune des toiles de la population entourée par deux toiles, nous regardons si celle-ci est entourée par deux plus grandes toiles (+g +g), deux plus petites toiles (+p +p) ou si nous obtenons un autre cas de figure (+g - / +p - / +g +p / - -).

De cette façon, pour chaque relevé, nous comparons ensuite par un test du χ^2 le nombre de cas favorables (+g +g / +p +p) et défavorables (autres) observés aux nombres de cas favorables et défavorables théoriques (probabilité théorique de 1/3 d'obtenir des cas favorables). Nous considérons qu'il y a apparition du phénomène lorsque la différence est au moins inférieure à .05.

Pour chacun des relevés obtenus, nous aurons ainsi une proportion de relevés pour lesquels le phénomène d'alternance est présent. Nous allons calculer la proportion d'apparition du phénomène que nous appellerons fréquence d'apparition (FA) pour chacun des stades et pour chacun des biotopes. Nous calculons ensuite pour chaque biotope une fréquence cumulée d'apparition (FC) à chaque stade. Ces fréquences vont nous permettre de comparer les différents stades entre eux et de déterminer s'il existe une éventuelle évolution du phénomène au cours du développement chez *Zygiella x-notata*.

6.1.2 - Résultats

Etant donnés les critères définis ci-dessus, le nombre de relevés pris en compte dans le biotope A est de 5 pour chacun des stades (tableau 27).

Pour le biotope B et pour les stades I à adulte, le nombre de relevés est respectivement de 5, 5, 5, 4 et 5.

Enfin en laboratoire, il est respectivement de 5, 5, 5, 3 et 0 (lors des relevés du stade adulte, il n'existe pas assez de toiles pour pouvoir conclure suivant notre méthode de calcul).

	Laboratoire			Biotope A			Biotope B		
	NR	FA	FC	NR	FA	FC	NR	FA	FC
Stade I	5	0%	0%	5	40%	40%	5	20%	20%
Stade II	5	20%	10%	5	0%	20%	5	100%	60%
Stade III	5	20%	13,3%	5	40%	26,7%	5	100%	73,3%
Stade IV	3	33,3%	16,7%	5	80%	40%	4	50%	68,4%
Adultes	0	/	/	5	40%	40%	5	40%	62,5%

Tableau 27 : évolution du phénomène de succession de petites et grandes toiles dans les alignements au cours du développement chez *Zygiella x-notata*.

NR : nombre de relevés; FA : fréquence d'apparition; FC : fréquence cumulée (voir texte pour les modes de calcul).

L'analyse des FA nous permet de faire une première constatation : le phénomène de succession plus ou moins régulière de petites et grandes toiles dans les alignements existe dès l'éclosion du cocon chez *Zygiella x-notata* (excepté en laboratoire).

De façon générale, nous pouvons remarquer qu'il existe de

façon générale une augmentation des FC du stade I au stade adulte dans tous les biotopes.

Dans une population de femelles adultes, Leborgne & Pasquet (1987a) montrent que le phénomène qu'ils nomment alternance est indépendant de la densité : il existe dans les zones à forte densité et dans les zones à faible densité.

Si nous calculons, pour chacun des biotopes étudiés, la densité d'individus pris en compte dans le calcul des fréquences d'alternance par rapport à l'espace qu'ils occupent réellement (longueur des montants occupés) sur l'ensemble des structures d'accueil (tableau 28) : pour un même biotope, au cours du développement, le phénomène de succession de toiles de diamètres différents ne semble pas lié à la densité en individus. De même, il n'existe apparemment pas de relations entre les FA pour un stade donné dans les différents biotopes et les densités d'individus de ces biotopes (une forte densité n'implique pas forcément une apparition du phénomène).

	Stade I	Stade II	Stade III	Stade IV	Adultes
Laboratoire	3,57	3,75	2,55	2,59	2,08
Biotope A	2,15	2,28	1,98	1,81	1,72
Biotope B	2,47	2,55	2,44	1,44	1,42

Tableau 28 : densité d'individus ayant tissés dans les populations aux différents stades en fonction de la longueur de montant occupée (Araignées/m).

Un problème posé par cette étude concerne l'absence du phénomène au stade I dans la population de laboratoire et nous ne disposons actuellement d'aucun élément de réponse pouvant satisfaire

cette constatation.

6.2 - Facteurs responsables de la variabilité du diamètre des toiles

6.2.1 - Protocole expérimental

Dans un souci d'homogénéisation des résultats avec ceux précédemment acquis (Leborgne & Pasquet, 1986; 1987a) en milieu naturel, nous utilisons pour cette expérience des femelles adultes de *Zygiella x-notata*.

Cette expérience se compose de deux situations expérimentales appelées situations I et II dans lesquelles les individus sont placés en situation de contrainte.

Dans la première situation expérimentale (avant isolement), 77 femelles adultes sont isolées dans des cadres en bois (50 X 50 X 10 cm) fermés par des vitres. 114 individus sont placés par paires dans des cadres équivalents (figure 24). Tous ces individus sont pesés au préalable et marqués de tâches de peinture sur la face dorsale de l'abdomen de façon à pouvoir les reconnaître.

Dans la mesure où tous les individus ne tissent pas une toile immédiatement, ils sont gardés dans cette situation pendant une semaine au cours de laquelle un relevé journalier des diamètres des toiles construites est effectué. Pour chaque Araignée, on relève la date de la première construction ainsi que le diamètre de cette toile. N'ayant pas observé de variations de ce diamètre au cours de la semaine, même en cas de reconstruction de toile, nous retiendrons ce diamètre pour des comparaisons ultérieures.

Toutes les Araignées ayant tissé servent à constituer la seconde situation expérimentale. Pour cela, elles sont isolées, nourries, puis replacées individuellement dans les cadres 24 heures plus tard (figure 24).

Au cours de la semaine suivante, nous notons une nouvelle fois, la date de construction ainsi que le diamètre de la première toile construite.

Les paires de la première situation expérimentale dont les deux Araignées n'ont pas tissé de toile le même jour permettent de constituer deux lots:

lot P : constitué des Araignées ayant tissé en premier

lot S : constitué des Araignées ayant tissé en second

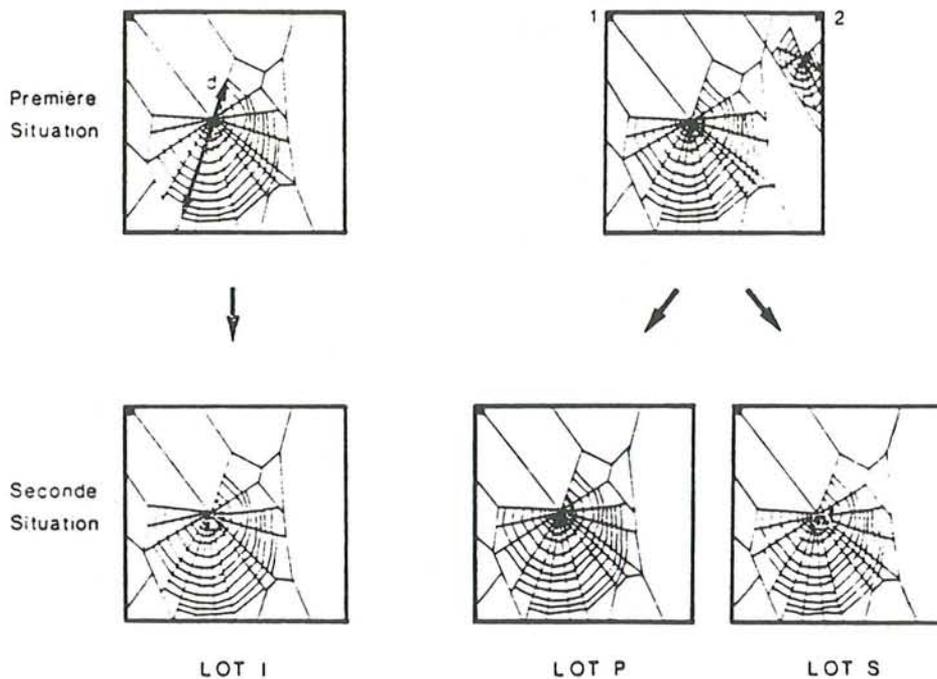


Figure 24 : Protocole expérimental.

Lot I : Araignées isolées; Lot P : Araignées des couples ayant tissé en premier ; Lot S : Araignées des couples ayant tissé en second ; 1 et 2 : Araignées d'un couple.

Les lots P et S nous permettent de comparer les dimensions des constructions des individus en fonction de leur ordre de tissage (premier ou second). Lorsque l'on considère ces lots en situations I et II, ils nous permettent d'apprécier l'évolution des constructions en fonction de l'environnement (un individu ou rien dans le même cadre).

Les Araignées ayant tissé une toile dans le lot isolé de la première situation expérimentale constituent un lot témoin : le lot I.

6.2.2 - Résultats

L'analyse des résultats est réalisée par comparaison des lots entre eux pour chacune des deux situations expérimentales par des tests de Kruskal & Wallis et de Mann & Whitney et par comparaison des performances individuelles d'une situation à l'autre par le test de Wilcoxon et le test des signes.

6.2.2.1 - Influence de l'ordre de tissage sur les dimensions des constructions

Avant isolement, 44 Araignées sur les 77 du lot I ont tissé une toile (57,1%) et dans 29 des 57 paires formées au départ (50,1%), les 2 Araignées ont tissé.

Avant isolement, il existe une hétérogénéité globale du diamètre des toiles construites par les Araignées des trois lots (test de Kruskal & Wallis; $H = 9,6$; $p < 0,01$). La comparaison deux à deux de ces lots nous montre que les diamètres des toiles du lot I et les diamètres des toiles du lot P ne diffèrent pas (test de Mann & Whitney; $z = 0,59$; N.S.). Par contre les diamètres des toiles du lot S sont inférieurs à ceux des toiles du lot P (test de Mann & Whitney; $z = 2,46$; $p < 0,02$) et à ceux du lot I (test de Mann & Whitney; $z = 2,87$; $p < 0,01$) (tableau 29)

Dans les paires, les Araignées qui tissent en premier ont des toiles équivalentes à celles tissées par des individus isolés, alors que les Araignées qui tissent en second tissent des toiles plus petites que celles de ces deux autres catégories (figure 25).

Dans la seconde situation expérimentale (après isolement), 32 Araignées sur les 44 restantes du lot I (72,7%), 20 sur les 29 du lot P (69,0%) et 18 sur les 29 du lot S (62,1%) ont tissé une toile.

L'analyse du diamètre des toiles tissées par ces Araignées ne nous permet pas de mettre en évidence une différence significative entre les différents lots (test de Kruskal & Wallis; $H = 2,56$; N.S.). (tableau 29).

		Lot I	Lot P	Lot S
I	N	44	29	29
	M	18	17	14
	QI-QS	15,75-20,5	14,5-20	9,75-18,75
II	N	32	20	18
	M	20	18,75	18
	QI-QS	18,75-22	13,5-23,25	16-21

Tableau 29 : diamètre des toiles tissées dans les deux situations expérimentales.

I : situation avant isolement ; II : situation après isolement ; N : nombre d'individus ; M: médianes des diamètres des toiles (cm) ; QI - QS : quartile inférieur - quartile supérieur.

Les individus des différents lots tissent donc des toiles de diamètre équivalent après isolement (figure 26).

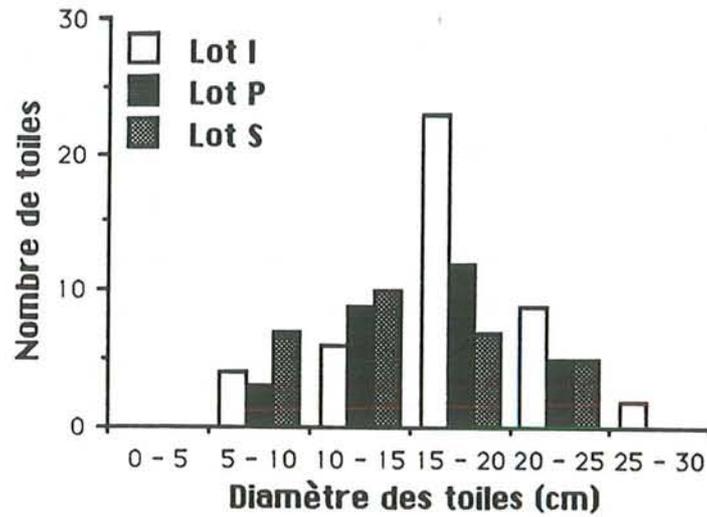


Figure 25 : histogramme du diamètre des toiles des différents lots dans la première situation expérimentale (avant isolement).

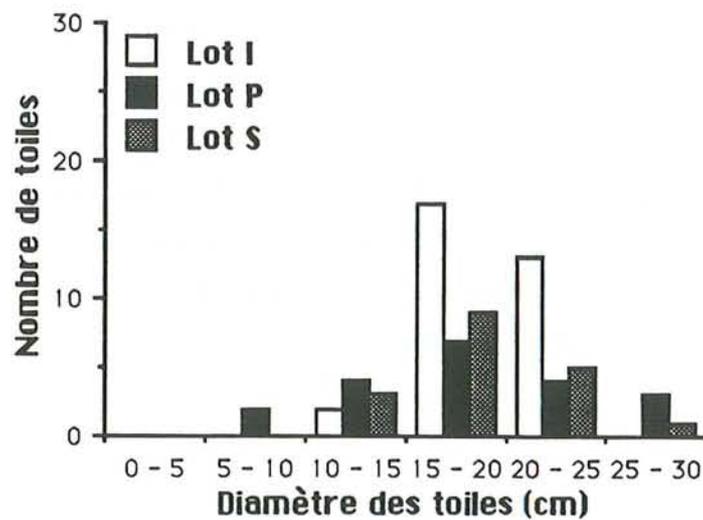


Figure 26 : histogramme du diamètre des toiles des différents lots dans la seconde situation expérimentale (après isolement).

Les diamètres des toiles construites par les individus des lots I et P n'évoluent pas d'une situation expérimentale à l'autre alors qu'il y a une augmentation du diamètre des toiles des individus du lot S après isolement (test de Wilcoxon; $T = 19$; $p < 0.01$). Ces comparaisons inter-situations montrent que les variations de diamètre observées dans le lot S sont dues à la présence ou à l'absence de congénère ou de toile tissée par un congénère. Leborgne & Pasquet (1987a) montrent le même type de résultat en milieu naturel.

6.2.2.2. Influence du poids des individus appariés sur la construction

Dans le lot I avant isolement, il n'existe pas de corrélation entre le diamètre des toiles et le poids des individus les ayant tissées (test de corrélation de Spearman, $N=44$, $r = 0,13$; N.S.). Pour les individus placés par couples dans des cadres, il n'apparaît aucun lien entre le poids et l'ordre de tissage : ce n'est ni le plus gros ni le plus petit qui tisse en premier (test des signes, $N = 29$; N.S.).

Il n'existe donc aucun lien entre le poids des individus et la taille des toiles comme dans le cas de populations naturelles de *Zygiella x-notata* (Leborgne & Pasquet, 1987a). De même, il n'existe aucune corrélation entre le poids des individus et leur ordre de tissage dans les doublets.

6.3 - Conclusion

Le premier point à retenir de ces constats est que le phénomène de succession plus ou moins régulière de petites et grandes toiles existe dès l'émergence du cocon chez *Zygiella x-notata* puisqu'il est présent dès le stade I dans les biotope A et B au

moins.

Cependant, il existe une certaine variation des fréquences d'apparition de ce phénomène tout au long de l'ontogénie que nous ne pouvons actuellement pas véritablement interpréter.

Tout d'abord, il faut noter que ce phénomène, au vu du mode de calcul qui lui est propre, est une représentation statistique de la population. Pour cette raison, il peut être visible au cours d'un relevé sans pour autant que les études mathématiques ne le mettent en évidence (il suffit pour cela de quelques "décalages" de toiles : deux grandes se faisant suite dans un alignement par exemple).

Les résultats obtenus lors de la mise en situation de contrainte montrent, d'une part, que lorsque deux individus sont en présence, l'individu qui tisse une toile en premier construit une toile de diamètre équivalent à celle qu'il aurait tissé en étant seul alors que le fait de construire en second s'accompagne de contraintes se traduisant par une diminution de la taille des toiles. Cette contrainte peut être présente dès le stade I.

D'autre part, le poids n'est pas lié au diamètre de la toile ou à l'ordre de tissage puisque contrairement à d'autres espèces d'Araignées (Buskirk, 1975; Farr, 1977) il n'existe pas, chez *Zygiella x-notata*, de lien entre le fait de tisser une grande toile et le poids de l'individu qui la tisse.

Dans la mesure où les Araignées du lot S tissent des toiles plus grandes lorsqu'elles sont isolées, on peut également souligner que la taille des toiles n'est pas dépendante seulement des caractéristiques anatomiques des individus (Ramousse & Le Guelte, 1984).

Par contre, Ramousse (1980) montre que *Zygiella x-notata* est une espèce qui construit généralement en fin de nuit, mais que des individus isolés qui tissent en début de nuit tissent une toile de plus grandes dimensions avec une trame plus serrée que des individus isolés qui tissent en fin de nuit. Cette constatation se rapproche des résultats obtenus ici : les individus qui tissent les premiers tissent des toiles de dimensions plus importantes, avec une différence : les Araignées ne sont

pas placées en situation de contrainte.

A la suite de ces expériences, nous pouvons émettre l'hypothèse suivante quant à la structure des alignements observée en milieu naturel : des individus tissent une toile le long des fenêtres à des distances suffisamment importantes les uns des autres pour éviter d'éventuelles contraintes de la part des voisins. D'autres individus viennent se positionner près des premiers installés et tissent une toile de dimensions réduites suite à la contrainte imposée par ceux-ci.

La question qui se pose alors est, d'une part, de savoir pourquoi des Araignées restent intercalées le long des fenêtres au risque de devoir tisser plus petit alors que de l'espace reste disponible ailleurs ? Et d'autre part, pourquoi certaines successions de toiles dans les populations naturelles se présentent sous la forme : petite toile, grande toile, petite toile ?

Pour répondre à ce type de question il serait nécessaire de constituer, en laboratoire, des situations tout à fait artificielles qui élimineraient certains facteurs difficilement maîtrisables qui interviennent lors de l'étude de populations naturelles. Ces facteurs sont, par exemple : les différentes classes d'âge présentes lors d'un même relevé dans la population, l'histoire individuelle, le sexe des individus, voire même la place dans le groupe ou l'état de satiété des individus. L'intérêt que présente ce type de situation extrême est développé par Deleporte (1988) qui s'interroge sur la mise en place d'une éco-éthologie expérimentale"

Conclusion générale

Le travail présenté ici permet d'avoir une vision plus précise de la mise en place de populations naturelles de *Zygiella x-notata*. Il permet également de préciser les facteurs sous-jacents à l'apparition des phénomènes précédemment observés dans les populations de femelles adultes par Leborgne et Pasquet (1986, 1987a), à savoir une répartition des individus des populations de type agrégatif ainsi qu'une "alternance" de la taille des toiles dans les alignements .

Rappelons brièvement les résultats les plus intéressants :

* Notre étude permet de confirmer les résultats obtenus par Leborgne et Pasquet (1986, 1987a) sur une population naturelle de femelles adultes. Les observations qu'ils ont faites ne correspondent donc pas à un phénomène artificiel et méritent une étude plus approfondie.

* La répartition de type agrégatif des individus pourrait être due une attraction exercée par une phéromone volatile émise par les femelles adultes. Dans la mesure où cette phéromone volatile agit sur des

congénères de même sexe nous la considérons comme étant une phéromone "sociale". L'attraction exercée par cette phéromone se combine certainement à une attraction de nature tacto-chimique exercée par les structures soyeuses (Leborgne & Pasquet, 1987b) pour maintenir les femelles adultes en un endroit particulier du biotope, d'où la répartition de type agrégatif. La fonction de ce type de répartition n'est pas directement abordée dans ce travail, mais nous pouvons toutefois envisager que le regroupement des femelles pourrait avoir pour but d'attirer les mâles. Ceci, d'autant plus que Mertens et Coessens (1980) signalent l'existence d'une phéromone volatile sexuelle chez les femelles adultes. Afin de tester cette hypothèse, il conviendrait de réaliser une étude permettant de tester des mâles par rapport à un nombre variable de femelles (ce qui permettrait de tenir compte du facteur concentration) sans contact possible entre eux (en fait, selon le même type d'expérience qu'au chapitre 3).

* Au cours de l'ontogénie, il existe une augmentation marquée des distances interindividuelles (caractérisées par les distances au plus proche voisin) entre les stades II et III. Cette augmentation ne peut être expliquée par une augmentation du poids de l'Araignée ou de la taille de sa toile, puisque ces deux grandeurs augmentent de façon régulière au cours du développement de l'Araignée. La taille des toiles augmente donc de façon régulière alors que les distances interindividuelles augmentent essentiellement au stade III.

De plus, il existe une attraction exercée par les individus de stade I sur leurs congénères. L'existence d'une phéromone volatile présente dès l'émergence des individus, pourrait donc être le facteur responsable du type de répartition des individus à tous les stades du développement

La répartition de type agrégatif des individus n'est donc pas un phénomène qui s'observe uniquement chez les adultes (mais dès le stade I) chez *Zygiella x-notata*. De plus, cette répartition semble avoir une même cause tout au long du développement : une attraction par une phéromone volatile.

* L'existence d'une distanciation des individus entre les stades II et III du développement suggère l'apparition de modifications comportementales pendant cette période du développement, comme c'est le cas chez d'autres Arthropodes (Deleporte, 1978, Jacoby, 1983).

L'étude, par l'intermédiaire de mise en situation d'interactions agonistiques, révèle l'existence de modifications comportementales sensibles aux stades II et III en règle générale. L'étude de ces interactions révèle :

- une variation du répertoire comportemental en proportion de patterns exprimés par les différents types d'individus, mais pas de variation de la diversité de ce répertoire (indice de Shannon-Weaver) au cours de l'ontogénie.

- une diminution du coefficient de stéréotypie utilisé comme moyen d'évaluation de ce répertoire comportemental entre les stades II et III. Cette diminution implique des comportements moins stéréotypés chez les individus, c'est à dire des possibilités de variations plus importantes autour d'un "comportement moyen" et peut être mise en rapport avec la variation en proportion des patterns comportementaux signalés ci-dessus.

- de la même façon, il existe des variations dans l'expression de patterns comportementaux particuliers aux stades II et III.

- le poids et le statut sont prépondérants sur l'issue des interactions aux stades I et II alors qu'à partir du stade III le poids seul devient prépondérant.

- le temps d'interaction diminue de façon marquée entre les stades II et III.

L'ensemble de ces résultats montre qu'il existe de nombreuses variations d'ordre comportemental au niveau des stades II et III du développement chez *Zygiella x-notata*. Le passage du stade II au stade III apparaît donc comme un moment "charnière" de la vie de l'Araignée d'un point de vue comportemental. Ces modifications comportementales sont sans doute à mettre en liaison avec l'augmentation marquée des distances interindividuelles dans les populations étudiées.

La mise en situation d'interaction agonistique indique, par ailleurs, que le gagnant ou le perdant d'une interaction se comporte différemment avec la toile qu'il possède à l'issue de la confrontation. Dans le cas d'une victoire, il garde la toile ou en construit une autre, qui dans la majorité des cas, est de diamètre équivalent. Dans le cas d'une défaite, dans la majorité des cas, il détruit la toile. Ce dernier point nous ramène au problème de l'existence des successions plus ou moins régulières de petites et grandes toiles dans les populations de femelles adultes.

* En effet, la succession plus ou moins régulière de petites et grandes toiles existe dès l'émergence chez *Zygiella x-notata* et sa fréquence d'apparition varie au cours de l'ontogénie. L'étude de paires de femelles adultes placées en situation de contrainte, révèle que ce n'est pas le poids de l'Araignée qui intervient et se répercute au niveau de la dimension des toiles, mais le fait de tisser en premier. Ceci peut éventuellement être mis en parallèle avec ce qui se passe lors des interactions agonistiques, puisque le perdant d'une confrontation a tendance à détruire sa toile et que s'il se passe la même chose dans les populations naturelles, le perdant d'une interaction reconstruit après un gagnant, donc vraisemblablement une toile de dimension inférieure.

Ces différents résultats nous amènent à envisager que, dans les populations de *Zygiella x-notata* il existe une attraction des individus, exercée par l'intermédiaire de signaux tacto-chimiques liés à la soie (Leborgne & Pasquet, 1987b) et volatiles liés à l'Araignée, et qui pourrait conduire à une répartition de type agrégatif des individus. Cependant, il existe une certaine "pression" exercée par les congénères (suggérée par l'observation de la répartition des distances interindividuelles par classes de distances selon la méthode du "goodness of fit test"). Ce phénomène, plus l'existence d'interactions entre individus voisins qui conduit à des variations de diamètre des toiles à l'issue des confrontations, est vraisemblablement la cause de la variabilité en taille des toiles observée dans les alignements des populations naturelles telle que nous l'avons décrit.

Lors de la description préalable des différents types d'organisation sociale chez les Araignées (cf. introduction), nous avons vu que la socialité est définie par rapport à quelques critères comme la coopération, l'interattraction ou la tolérance mutuelle (Krafft, 1979, 1982; Kullmann, 1972).

Suivant cette définition, *Zygiella x-notata* apparaît comme faisant partie des espèces solitaires. Cependant, il résulte de notre étude certains faits qui méritent d'être relevés et qui ont tous un point commun : l'intervention du facteur congénère sur le comportement des individus.

En effet, parmi l'ensemble des facteurs susceptibles d'influencer le positionnement des individus et la construction des toiles chez les Araignées, celui-ci apparaît comme particulièrement prépondérant (figure 27) chez *Zygiella x-notata*. Il intervient en exerçant une attraction (phéromone) susceptible d'être responsable des structures agrégatives observées mais il doit également être responsable des contraintes (distanciation) s'exerçant entre les individus des populations au cours du développement. Ce facteur congénère intervient également en exerçant une contrainte au niveau de la dimension des toiles construites ou plus exactement au niveau des interactions entre voisins et se répercute au niveau de la construction (devenir des toiles à l'issue des confrontations). De plus, ce facteur congénère intervient tout au long de l'ontogénie.

Zygiella x-notata apparaît comme une Araignée tout à fait particulière par rapport aux critères définissant la socialité chez les Araignées. Cette espèce ne devrait plus être considérée comme une espèce solitaire, mais plutôt comme une espèce intermédiaire entre les espèces solitaires et les espèces sociales.

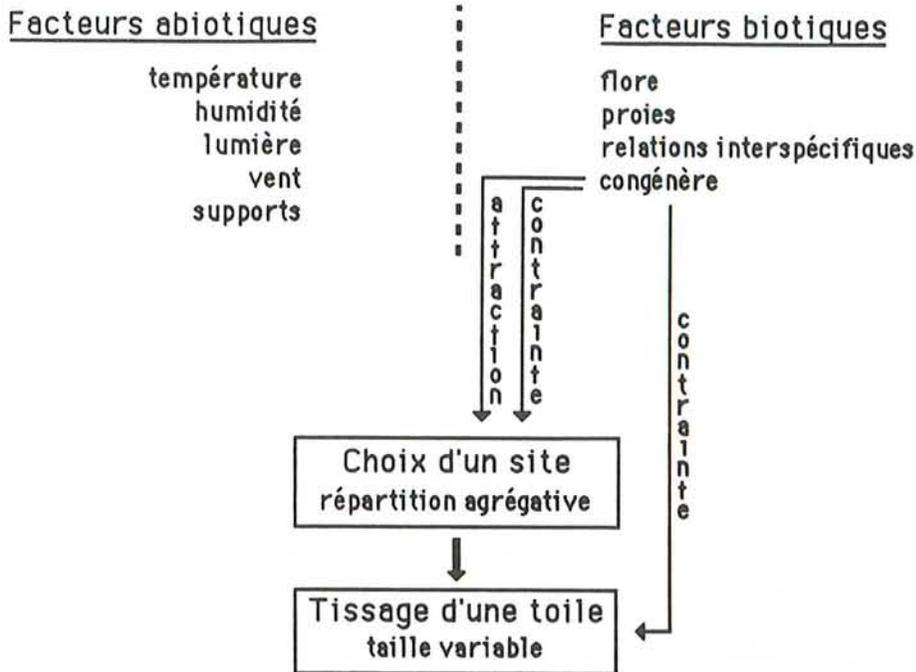


Figure 27 : schéma récapitulatif de l'intervention possible de différents facteurs sur le positionnement et le comportement constructeur chez les Araignées et rôle particulier du facteur congénère chez *Zygiella x-notata*.

De nombreux auteurs travaillant sur différentes espèces animales ont tenté de donner une définition des sociétés animales. Grassé (1981) la définit comme étant caractérisée par l'existence d'une interattraction entre les individus conspécifiques, cette interattraction pouvant être soit permanente, soit temporaire. Cependant cet auteur exclue l'attraction sexuelle. Selon Wilson (1975), la société animale est définie par une coopération entre des individus conspécifiques, une définition qui s'applique aux situations rencontrées chez les Hyménoptères. Altmann (1965) définit le groupe social en fonction de la fréquence de communication entre les différents membres du groupe. Deleporte (1988) utilise la même définition que Grassé (1981) en ne faisant

pas abstraction de l'attraction sexuelle. Ces dernières définitions appliquées aux Araignées, entraineraient le passage de nombreuses espèces, dont *Zygiella x-notata*, dans le "groupe" des Araignées sociales et permettraient vraisemblablement d'avoir une optique d'étude plus appropriée à la description de certains phénomènes.

Comme nous l'avons vu, le travail présenté ici consistait en une première approche de l'étude de population de *Zygiella x-notata* sous un angle descriptif et causal permettant de mettre en avant l'intervention du facteur congénère dans les problèmes de placement des individus tout au long de l'ontogénie. Cependant, il nous paraît maintenant nécessaire d'explorer plus à fond certains problèmes rencontrés (comme les successions plus ou moins régulières de petites et grandes toiles dans les alignements) par la mise en place d'une expérimentation stricte. Ceci ne correspond peut être pas à ce qui se passe *in naturae* mais permettrait d'éliminer certains aspects difficilement maîtrisables lors de l'étude de populations naturelles.

Suite à ces précisions, il conviendrait également d'aborder le placement chez *Zygiella x-notata* sous un angle fonctionnel. C'est à dire de réaliser une étude des fonctions résultant des comportements de type sociaux en général : amélioration de la prédation, protection contre les prédateurs, rencontre des partenaires facilitée lors de la reproduction (Krafft, 1979, 1982; Kullman, 1972; Smith, 1983).

Références bibliographiques

- ALTMANN S.A., 1965 : Sociobiology of rhesus monkeys. II. Stochastics of social communication. *J. Theor. Biol.*, 8, 490-522.
- ALTMANN S.A., 1974 : Baboons, space, time and energy. *Amer. Zool.*, 14, 221-248.
- AUSTAD S.N., 1983 : A game theoretical interpretation of male combat in the boil and doily spider (*Frontinella pyramitela*). *Anim. Behav.*, 31, 59-73.
- BENFORADO J., KISTLER K.H., 1973 : Growth of the orb-weaver *Araneus diadematus*, and correlation with web measurements. *Psyche*, 80, 90-100.
- BONNET P., 1988 : Les juravanes. *C. R. X Coll. europ. Arachnol., Bull. Soc. sci. Bretagne*, 59, n° h.s. I, 37-38.

- BROWN J.L., 1964 : The evolution of diversity in avian territorial systems. Wilson Bull., 76, 160-169.
- BURCH T.L., 1979 : The importance of communal experience to survival for spiderlings of *Araneus diadematus*. J. Arachnol., 7, 1-19.
- BURGESS J.W., 1979 : Measurement of spatial behavior : methodology applied to rhesus monkey, neon tetras, communal and solitary spiders, cockroaches, and gnats in open field. Behav. Neural Biol., 26, 132-160.
- BURGESS J.W., UETZ G.W., 1981 : Social spacing strategies in spider. In *Spider Communication : mechanisms and ecological significance*. P.N. WITT & J.S. ROVNER (Ed.), Princeton University Press, 318-351.
- BURGESS J.W., ROULSTON D., SHAW E., 1982 : Territorial aggregation : an ecological spacing strategy in accorn woodpeckers. Ecology, 63(2) 575-578.
- BUSKIRK R.E., 1975 : Coloniality, activity patterns and feeding in a tropical orb-weaving spider. Ecology, 56, 1314-1328.
- BUSKIRK R.E., 1986 : Orb-weaving spiders in aggregation modify individual web structure. J. Arachnol., 14, 259-265.
- CAMPBELL D.J., CLARKE D.J., 1971 : Nearest neighbour test of significance for non randomness in the spatial distribution of singing crickets (*Teleogryllus commodus*). Anim. Behav., 19, 750-756.
- CANARD A., 1984 : Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et de l'écophysiologie des aranéides des landes armoricaines. Thèse d'état, Rennes.

- CHATFIELD C.H., LEMON R.E., 1970 : Analysing sequences of behavioural courts. *J. Theor. Biol.*, 29, 427-445.
- CLARK P.J., EVANS F.C., 1954 : Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35, 445-453.
- CLERCK C., 1757 : *Aranei suecici*. Stockholm, 1-54.
- COLEBOURN P.H., 1974 : The influence of habitat structure on the distribution of *Araneus diadematus* (Clerck). *J. Anim. Ecol.*, 43, 401-410.
- CORNELL J.C., STAMP N.E., BOWERS M.D., 1987 : Developmental change in aggregation, defense and escape behavior of Duckmoth caterpillars, *Hemileuca lucina* (Saturniidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20(6), 383-388.
- CRAWFORD J.D., 1984 : Orientation in a vertical plane, the use of light cues by an orb-weaving spider, *Araneus diadematus* Clerck. *Anim. Behav.*, 32, 162-171.
- CRISP D.J., 1961 : Territorial behaviour in barnacle settlement. *J. Exp. Biol.*, 38, 429-446.
- DELEPORTE P., 1978 : Ontogenèse des relations interindividuelles chez *Periplaneta americana* (Dictyoptères). *Biol. Behav.*, 3, 259-272.
- DELEPORTE P., 1988 : Etude éco-éthologique et évolutive de *P. americana* et d'autres Blattes sociales. Thèse d'état, Rennes, 212 p.
- DUFFEY E., 1966 : Spider ecology and habitat structures. *Senck. Biol.*, 47(1), 45-49.

- EBERHARD W.G., 1971 : The ecology of the web of *Uloborus diversus* (Araneae, Uloboridae). *Oecologia*, 6, 328-342.
- ENDERS F., 1976 : Effects of prey capture, web destruction and habitat physiognomie on web-site tenacity of *Argiope* spiders (Araneae). *J. Arachnol.*, 3, 75-82.
- ENDERS F., 1977 : Web-site selection by orb-web spiders, particularly *Argiope aurantia* Lucas. *Anim. Behav.*, 25, 694-712.
- FARR J. A., 1977 : Social behavior of the Golden Silk Spider *Nephila clavipes* (Linnaeus) (Araneae, Araneidae). *J. Arachnol.*, 4, 137-144.
- GAUTIER J.Y., 1982 : *Socioécologie : l'animal social et son univers*. PRIVAT(Ed), Toulouse.
- GERTSCH W.J., 1964 : The spider genus *Zygiella* in North America (Araneae, Argiopidae). *Amer. Mus. Novitates*, 2188, 1-21.
- GERVET J., TRUC C., 1976 : Le déroulement du comportement durant le cycle nidificateur de l'ammophile *Podalonia hirsuta* Scopoli. *Netherlands J. Zool.*, 26(3), 319-382.
- GILLEPSIE R.G., 1987 : The role of prey availability in aggregative behaviour of the orb-weaving spider *Tetragnatha olongata*. *Anim. Behav.*, 35, 675-681.
- GRASSE P.P., 1981 : Le fait social et la socialité chez les animaux. *J. Psychol.*, 2, 165-196.
- HALLANDER E., 1970 : Environments of wolf spiders *Pardosa chelata* (O.F. Miller) and *Pardosa pullata* (Clerck). *Ekol. Pol.*, 18, 41-72.

- HILL B.J., WILLIAMS M.J., DUTTON P., 1982 : Distribution of juvenile, subadult and adult *Scylla serrata* (Crustacea, Portunidae) on tidal flats in Australia. *Mar. Biol.*, 69, 117-120.
- HODGE M.A., 1987 : Agonistic interactions between female boil and doily spiders (Araneae, Linyphiidae) : owner biased outcomes. *J. Arachnol.*, 15, 241-247.
- HUTCHESON K., 1970 : A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theor. Biol.*, 29, 151-154.
- JACOBY C.A., 1983 : Ontogeny of behavior in the crab instar of the Dungeness crab, *Cancer magister* Dana 1852. *Z. Tierpsychol.*, 63(1), 1-16.
- JANETOS A.C., 1982 : Foraging tactics of two guild of web-spinning spiders. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10, 19-27.
- JUBERTHIE C., 1954 : Sur le cycle biologique des Araignées. *Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse*, 89(3-4), 299-318.
- KRAFFT B., 1979 : Organisation et évolution des sociétés d'Araignées. *J. Psychol.*, 1, 23-51.
- KRAFFT B., 1982 : Eco-ethology and evolution of social spiders. In *Social insects in the tropics*. P. JAISSE (Ed.), 1, 73-84.
- KRAFFT B., ROLAND C., 1979 : Un labyrinthe appliqué à l'étude des attractions sociales et sexuelles et de leur spécificité chez les Araignées. *Rev. Arachnol.*, 2(4), 165-171.
- KRAFFT B., ROLAND C., 1980 : Quelques remarques au sujet de la communication chimique chez les Araignées. *C.R. V Coll. Arachnol., Barcelone 1979*, 129-135.

- KRAFFT B., ROLAND C., MIELLE D., LEBORGNE R., HOREL A., 1978 : Contribution à l'étude des signaux intervenant lors du comportement sexuel d'Araignées du genre *Amaurobius*, *Coelotes* et *Tegenaria*. 103ème Cong. Soc. Sav. Nancy 1978, 3, 19-29.
- KREBS J.R., DAVIES N.B., 1981 : *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publication. London.
- KREMER P., 1984 : Contribution à l'étude de l'ontogenèse du placement chez *Zygiella x-notata* (Araneae, Argiopidae). DEA Neurosciences, Université de Nancy I.
- KREMER P., LEBORGNE R., PASQUET A., KRAFFT B., 1987 : Interactions entre femelles de *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae) : influence sur la taille de la toile. Biol. Behav., 12, 93-99.
- KULLMAN E., 1972 : Evolution of social behaviour in spiders. Amer. Zool., 12, 419-426.
- LEBORGNE R., PASQUET A., 1986 : Répartition des individus d'une population de *Zygiella x-notata* (Clerck), influence sur la taille de la toile. C.R. IX Int. Cong. Arachnol., Panama 1983, 143-148.
- LEBORGNE R., PASQUET A., 1987a : Influence of aggregative behaviour on space occupation in the spider *Zygiella x-notata* (Clerck). Behav. Ecol. Sociobiol., 20, 203-208.
- LEBORGNE R., PASQUET A., 1987b : Influence of conspecific silk-structures on the choice of a web-site by the spider *Zygiella x-notata* (Clerck). Rev. Arachnol., 7(2), 85-90.
- LE GUELTE L., 1963 : Développement accéléré de l'Araignée *Zilla x-*

notata Cl. (Argiopidae). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 35(3), 273-274.

LE GUELTE L., 1966 : Structure de la toile de *Zygiella x-notata* Cl. (Araignées, Argiopidae) et facteurs qui régissent le comportement de l'Araignée pendant la construction de la toile. Thèse de l'Université de Nancy I.

LE GUELTE L., 1968 : Sur le comportement des Araignées libérées du cocon avant la date normale. C.R. Acad. Sci. Paris, 266, 382-383.

LEVI H.W., 1974 : The orb-weaver genus *Zygiella* (Araneae, Araneidae). Bull. Mus. Comp. Zool., 146(5), 267-290.

LOCKET G.H., MILLIDGE A.F., 1953 : British spiders. Vol. I & II, réédition de 1975. Ray Society, London.

MAC ARTHUR R.H., MAC ARTHUR J.W., PREER J., 1962 : On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. Am. Nat., 96, 167-174.

MAYNARD-SMITH J., 1982 : *Evolution and the theory of game*. Cambridge University Press. Cambridge.

MERTENS J., COESSENS R., 1980 : Sex pheromone in *Zygiella x-notata* (Araneidae). C.R. VIII Int. Cong. Arachnol., Wien 1980, 221-223.

NEIL S.J., 1985 : Size assessment and cues : studies of hermit crab contests. Behaviour, 92, 22-38.

NENTWIG W., 1983 : The prey of web-building spiders compared with feeding experiments (Araneae : Araneidae, Linyphiidae, Pholcidae, Agelenidae). Oecologia, 56, 132-139.

NORGAARD E., 1951 : On the ecology of two lycosid spiders (*Pirata*

piraticus and *Pirata pullata*) from danish sphagnum bog. Oikos, 3, 1-21.

PARKER G.A., 1974 : Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. J. Theor. Biol., 47, 223-243.

PASQUET A., 1984a : Répartition de deux espèces d'Araignées orbitèles, *Araneus marmoreus* (Clerck) et *Araneus diadematus* (Clerck) dans une prairie en friche. Biol. Behav., 9, 321-331.

PASQUET A., 1984b : Predatory site selection and adaptation of the trap in four species of orb-weaving spiders. Biol. Behav., 9, 3-19.

PASQUET A., KRAFFT B., 1989 : Colony distribution of the social spider *Anelosimus eximus* (Araneae, Theridiidae) in french Guiana. Ins. Soc., 36(3),173-182.

PASQUET A., LEBORGNE R., 1985 : Partage de l'espace chez quelques Araignées solitaires : approche éthologique. Bull. Ecol., 16(1), 89-93.

PETERS H.M., 1969 : Maturing and coordination of web-building activity. Am. Zool., 9, 223-277.

PICKARD-CAMBRIDGE O., 1879 -81 : *The Spiders of Dorset*. Sherborne, Pt. 1 (1879), Pt. 2 (1881).

PIELOU E.C., 1960 : A single mechanism to account for regular random and aggregated populations. Ecology, 48, 575-584.

PIELOU E.C., 1966 : Shannon's formula as a measure of species diversity : it's use and misuse. Am. Nat., 100, 463-465.

POST W.M. III, RIECHERT S.E., 1977 : Initial investigation into the

- structure of spider communities. I. Competitive effects. *J. Anim. Ecol.*, 46, 729-749.
- RAMOUSSE R., 1980 : Organisation temporelle du comportement constructeur chez huit espèces d'Argiopidae. C.R. V Coll. Arachnol., Barcelone 1979, 203-212.
- RAMOUSSE R., LE GUELTE L., 1984 : Stratégies de construction de la toile chez deux espèces d'Araignées (*Araneus diadematus* et *Zygiella x-notata*). *Rev. Arachnol.*, 5(4), 255-265.
- RAMOUSSE R., WURDAK E., 1984 : Comportement de la larve et de la nymphe chez l'araignée *Araneus suspicax*. *Rev. Arachnol.*, 5(4), 267-274.
- RIECHERT S.E., 1974a : Thought on the ecological significance of spiders. *Bioscience*, 24, 352-356.
- RIECHERT S.E., 1974b : The pattern of local web-distribution in a desert spider : mechanism and seasonal variation. *J. Anim. Ecol.*, 43, 733-746.
- RIECHERT S.E., 1976 : Web-sites selection in the desert spider *Agelenopsis aperta*. *Oikos*, 27, 311-315.
- RIECHERT S.E., 1978a : Energy-based territoriality in populations of the desert spider *Agelenopsis aperta* (Gertsch). *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 42, 211-222.
- RIECHERT S.E., 1978b : Games spiders play : behavioural variability in territorial disputes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 135-162.
- RIECHERT S.E., 1981 : The consequences of being territorial : a case study, spiders. *Am. Nat.*, 117, 871-892.

- RIECHERT S.E., 1985 : Why do some spiders cooperate? *Agelena consociata* : a case study. Florida Entomol., 68(1), 105-116.
- RIECHERT S.E., CADY A.B., 1983 : Patterns of resource use and tests for competitive release in a spider community. Ecology, 64(4), 899-913.
- RIECHERT S.E., REEDER W.G., ALLEN T.A., 1973 : Patterns of distribution (*Agelenopsis aperta*)(Gertsch) in desert grassland and recent lava bed habitats, south central New-Mexico. J. Anim. Ecol., 42, 19-35.
- RIECHERT S.E., TRACY C.R., 1975 : Thermal balance and prey availability : bases for a model relating web-site characteristics to spider reproductive success. Ecology, 56, 265-284.
- ROLAND C., 1984 : Chemical signals bound to the silk in spider communication (Arachnida, Araneae). J.Arachnol., 11, 309-314.
- RYPSTRA A.L., 1985 : Aggregations of *Nephila clavipes* (L.) (Araneae, Araneidae) in relation to prey availability. J. Arachnol., 13, 323-342.
- SCHAEFER M., 1978 : Some experiments on the regulation of population density in the spider *Floronia bucculenta* (Araneidae, Linyphiidae). Symp. Zool. Soc. London, 42, 203-210.
- SCHOENER T.W., TOFT A., 1983 : Dispersion in a small island population of the spider *Metepeira spinnipes* (Araneae, Araneidae) in relation to web-site availability. Behav. Ecol. Sociobiol., 12, 121-128.
- SIEGEL S., 1956 : *Nonparametric statistics for the behavioural sciences*. Mc Graw-Hill, New-York.

- SIMON E., 1929 : *Arachnides de France*. Roret. Paris, 1, 1-272.
- SMITH D.R.R., 1983 : Ecological costs and benefits of communal behavior in a presocial spider. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 13, 107-114.
- SMITH W.J., 1969 : Messages of vertebrate communication. *Science*, 165, 145-150.
- SUTER R.B., KEILEY M., 1984 : Agonistic interactions between males *Frontinella pyramitela* (Araneae, Linyphiidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 15, 1-17.
- THOMPSON H.R., 1956 : Distribution of distance to nth neighbour in a population of randomly distributed individuals. *Ecology*, 37, 391-394.
- TIETJEN W.J., ROVNER J.S., 1982 : Chemical communication in lycosids and other spiders. In *Spider Communication: mechanisms and ecological significance*. P.N. WITT & J.S. ROVNER (Ed.), Princeton University Press, 249-279.
- UETZ G.W., 1983 : Sociable spiders. *Nat. Hist.*, 92, 62-69.
- UETZ G.W., KANE T.C., STRATTON G.E., 1982 : Variation in social grouping tendency of a communal web-building spider. *Science*, 217, 547-549.
- UETZ G.W., CANGIALOSI K.R., 1986 : Genetic differences in social behavior and spacing in populations of *Metepeira spinnipes*, a communal-territorial orb-weaver (Araneae, Araneidae). *J. Arachnol.*, 14, 159-173.
- VACHON M., 1958 : Contribution à l'étude du développement post embryonnaire des Araignées. 1ère note : généralités et

nomenclature des stades. Bull. Soc. Zool. Fr., 8(2), 337-354.

VALERIO C.E., 1977 : Population structure in the spider *Achaearanea tepidariorum* (Araneae, Theridiidae). J. Arachnol., 3, 185-190.

WELLS M.S., 1988 : Effects of body size and resources value on fighting behaviour in a jumping spider. Anim. Behav., 36 , 321-326.

WHEELER H., 1926 : Les sociétés d'Insectes. Leur origine et évolution. Encyclopédie Scientifique, Paris, 1-468, Araignées 5-8.

WIEHLE H., 1931 : Spinnentiere oder Arachnoidea, 27 Familie Araneidae. In *Dahl Friedrich, Die Tierwelt Deutschlands...* G FISCHER VERLAG (Ed.), VI, Iena, 1-136.

WILSON E.O., 1975 : *Sociobiology : the New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts. Harvard University Press.

WITT P.N., 1975 : The web as a mean of communication. Biosci. Comm., 1, 7-23.

WITT P.N., RAWLINGS J.O., REED C.F., 1972 : Ontogeny of web-building behavior in two orb-weaving spiders. Am. Zool., 12, 445, 454.

Sommaire

Introduction	2
--------------------	---

Chapitre 1

Matériel et méthode	12
1.1 - Modèle biologique	12
1.1.1 - Les Araignées	12
1.1.2 - Les toiles	14
1.2 - Conditions d'élevage	16
1.3 - Mesure des caractéristiques de <i>Zygiella x-notata</i> et des toiles	16
1.3.1 - Mesures effectuées sur l'Araignée	16
1.3.2 - Mesures caractérisant les toiles et la répartition spatiale des retraites	17
1.3.3 - Comparaison des différents lots	18

Chapitre 2

Persistence des structures de populations chez <i>Zygiella x-notata</i> dans différents milieux	20
2.1 - Protocole expérimental	21
2.2 - Résultats	22
2.2.1 - Type de répartition	22
2.2.2 - Tailles des toiles des alignements	23
2.3 - Conclusion	24

Chapitre 3

Facteurs responsables de la répartition de type agrégatif chez <i>Zygiella x-notata</i>	25
3.1 - Dispositif expérimental	27
3.2 - Résultats	29
3.3 - Conclusion	31

Chapitre 4

Mise en place de populations de <i>Zygiella x-notata</i> et évolution de ces populations	34
4.1 - Méthode d'étude	36
4.1.1 - Etude en milieu naturel	36
4.1.2 - Etude en laboratoire	38
4.2 - Résultats	40
4.2.1 - Evolution de l'âge des individus des populations	40
4.2.2 - Evolution du diamètre des toiles	47
4.2.3 - Evolution de la structure des populations	49
4.2.3.1 - Evolution des distances interindividuelles	49
4.2.3.2 - Type de répartition des populations	55
4.2.4 - Facteur intervenant dans la répartition des juvéniles de stade I	62
4.2.4.1 - Dispositif expérimental	62
4.2.4.2 - Résultats	64
4.2.4.3 - Conclusion	65
4.3 - Discussion	65

Chapitre 5

Evolution des interactions agonistiques au cours du développement chez <i>Zygiella x-notata</i>	68
5.1 - Protocole expérimental général	70
5.2 - Déroulement des interactions	71
5.3 - Variations ontogéniques du comportement	75
5.3.1 - Variation du répertoire comportemental	76
5.3.2 - Indice de Shannon-Weaver	84
5.3.2.1 - Méthode de calcul	84
5.3.2.2 - Résultats	86
5.3.2.2.1 - Cas global	86
5.3.2.2.2 - Variation selon les individus	87
5.3.2.3 - Conclusion	89
5.3.3 - Coefficient de stéréotypie	90
5.3.3.1 - Mode de calcul	90
5.3.3.2 - Résultats	92
5.3.3.2.1 - Cas global	92
5.3.3.2.2 - Variations selon le statut	93

5.3.3.3 - Conclusion	94
5.3.4 - Prise en compte du poids et du statut (résident, intrus) dans la détermination du vainqueur des confrontations	96
5.3.4.1 - Méthode de traitement des différents paramètres	97
5.3.4.2 - Résultats	97
5.3.4.2.1 - Influence du poids sur l'issue des confrontations	97
5.3.4.2.2 - Influence du statut sur l'issue des confrontations	98
5.3.4.3 - Conclusion	100
5.3.5 - Prise en compte de facteurs particuliers intervenant dans l'issue des confrontations	101
5.3.5.1 - Patterns comportementaux pris en compte ...	101
5.3.5.2 - Résultats	102
5.3.5.3 - Conclusion	104
5.3.6 - Variations en temps des interactions	105
5.3.6.1 - Protocole expérimental	106
5.3.6.2 - Résultats	106
5.3.6.3 - Conclusion	109
5.3.7 - Influence de l'issue des confrontations sur les individus	110
5.3.7.1 - Le résident est gagnant	111
5.3.7.2 - L'intrus est gagnant	112
5.3.7.3 - Conclusion	115
5.4 - Conclusion	117

Chapitre 6

La succession plus ou moins régulière de grandes et petites toiles chez <i>Zygiella x-notata</i>	120
6.1 - Evolution ontogénique du phénomène	122
6.1.1 - Protocole expérimental	122
6.1.2 - Résultats	124
6.2 - Facteurs responsables de la variabilité du diamètre des toiles	126
6.2.1 - Protocole expérimental	126
6.2.2 - Résultats	128
6.2.2.1 - Influence de l'ordre de tissage sur les	



dimensions des constructions	128
6.2.2.2. Influence du poids des individus appariés sur la construction	131
6.3 - Conclusion	131
Conclusion générale	134
Références bibliographiques	141

NOM DE L'ETUDIANT : KREMER Patrick

NATURE DE LA THESE : Doctorat de l'Université de NANCY I en biologie du comportement

VU, APPROUVE ET PERMIS D'IMPRIMER

NANCY, le 28 NOV. 1980 n° 2356

LE PRESIDENT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I



RESUME

Zygiella x-notata est une espèce d'Araignée solitaire anthropophile chez laquelle une étude de population a révélé la présence de deux phénomènes : une répartition de type agrégatif des individus dans le milieu ainsi qu'une variabilité de la taille des toiles dans les groupements observés.

La variabilité observée dans le diamètre des toiles des populations étudiées est due à une contrainte exercée par le congénère ; pour des paires d'individus, la toile tissée en second est de diamètre inférieur à celle construite en premier.

Des études de populations réalisées au cours de l'ontogénie montrent que la répartition de type agrégatif existe à chaque stade du développement bien qu'il existe une distance minimale suggérant l'existence de contraintes entre individus. Le type de répartition observé est vraisemblablement dû à une phéromone volatile "sociale". Entre les stades II et III du développement, il apparaît également une augmentation marquée des distances interindividuelles qui suggère l'apparition de modifications comportementales de type agonistique.

Une mise en situation d'interaction agonistique des individus réalisée aux différents stades du développement révèle l'existence de nombreuses variations comportementales aux stades II et III. Ces variations s'observent au niveau des caractéristiques des interactions et au niveau de la prépondérance de facteurs individuels sur l'issue des confrontations.

Les stades II et III apparaissent donc comme un moment charnière de la vie de *Zygiella x-notata* au niveau comportemental. Ce moment charnière ne peut pas être mis en relation avec des variations morpho-physiologiques comme celles qui existent lors du passage du stade IV au stade adulte.

Chez *Zygiella x-notata*, l'individu agit donc à différents niveaux sur la structure des populations. Il exerce une attraction sur ses congénères mais également une contrainte lors du choix d'un site de construction. De plus, il exerce une contrainte lors du tissage des toiles qui se traduit par des constructions de diamètre réduit.

Si *Zygiella x-notata* ne répond aux critères d'identification classiques des espèces d'Araignées sociales, elle n'est pas d'avantage une espèce solitaire.