



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 et Physiologie

U.F.R. Sciences Techniques et Biologiques

Unité de Recherche Associée au C.N.R.S., n° 1293

T H E S E

Présentée pour l'obtention du doctorat de l'Université de Nancy I
en Neurosciences et Comportement

Ecole Doctorale Biologie et Santé

par

Marie-Anne SEBRIER

**Gestion des proies interceptées par la
toile chez l'araignée orbitèle**

***Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae)**

Soutenue publiquement le 12 Novembre 1993
devant la commission d'examen:

Président:	B. Krafft
Rapporteurs:	G. Beugnon A. Cloarec
Examineurs:	C. Dournon R. Leborgne A. Pasquet

REMERCIEMENTS

Que tous ceux qui se sont sentis un jour concerné par ce travail trouve ici l'expression de ma sincère gratitude.

Tout d'abord, les personnes qui siègent aujourd'hui dans ce jury:

le Pr. **B. Krafft**, pour m'avoir accueillie au sein du laboratoire de biologie du comportement,

le Dr. **A. Cloarec**, pour l'intérêt manifesté à l'égard de la problématique de ce travail et sa part active dans certaines publications,

le Dr. **G. Beugnon**, pour avoir examiné ce travail, et m'avoir appris les termes de stratégies de type win-stay et win-shift,

tous deux, pour avoir accepté d'être juges de ce travail et d'en être les rapporteurs,

le Pr. **C. Dournon**, pour avoir accepté de lire ce manuscrit,

le Dr. **A. Pasquet**, pour m'avoir fait bénéficier de son expérience et permis de m'abreuver de toutes les publications de son inépuisable bibliographie,

le Dr. **R. Leborgne**, pour tout ce qu'il m'a enseigné au travers de ce travail et qui va bien au delà de ce manuscrit.

Toutes les personnes du laboratoire, pour la gentillesse qu'elles ont su me témoigner durant ces années, et en particulier:

Mr **D. Moncotel** et Mme **M. Déhaut**, pour leur participation technique et leur disponibilité à mon égard,

Dr. **C. Roland**, pour ses encouragements et les corrections apportées au manuscrit.

Mes collègues de travail, et plus particulièrement à ceux qui ont compris l'importance pour moi d'aller jusqu'au bout de ce travail et donc parfois, la difficulté de gérer "tout" de manière efficace.

Enfin ma famille et mes amis qui, sans toujours bien saisir l'essence de ce travail, m'ont toujours soutenue par leur présence et leur affection. Je leur dédie ce travail en témoignage de mon attachement.

Sommaire

Introduction	1
But de l'étude	7
Présentation de la méthodologie	8
L'araignée <i>Zygiella x-notata</i>	8
Maintenance au laboratoire et réalisation des tests	9
Proies utilisées lors des tests	10
Méthode générale	11
Description de la capture des proies	11
Modalités de consommation des proies	13
Organisation de l'étude	14
 Partie 1	 17
Modalities of feeding behaviour in an orb-weaving spider	
<i>Zygiella x-notata</i> (Clerck) (Araneae, Araneidae)	20
Introduction	20
Methods	21
<i>Experiment 1: Single prey</i>	22
<i>Experiment 2: Multi-prey</i>	23
<i>Data analysis</i>	23
Results	23
I) Capture behaviour	23
II) Feeding time	24
<i>Experiment 1: Single prey tests</i>	24
Flies	24
Cricket larvae	25
<i>Experiment 2: Multi-prey tests</i>	27
First fly	27
First cricket larva	27
Discussion	29
Summary	31
References	32
Résumé	36
 Annexe 1	 37
I) <i>Mise en évidence de l'influence des caractéristiques des proies</i>	
<i>sur les modalités de consommation</i>	37
II) <i>Conséquences des caractéristiques des proies</i>	
<i>sur la gestion des items</i>	40

Partie 2	42
Influence du comportement en cours et du capital de proies sur les modalités de consommation d'une araignée orbitèle	45
Introduction	45
Matériels et méthodes	47
<i>Araignées et groupes tests</i>	47
<i>Comportements de capture</i>	48
<i>Exploitation des proies</i>	48
Résultats	49
I) Comportement de capture	49
<i>Organisation du comportement de capture en fonction de l'espèce proie</i>	49
<i>Organisation du comportement de capture en fonction du comportement en cours de l'araignée</i>	52
II) Exploitation des proies	53
<i>Modalités d'exploitation en fonction de l'espèce proie</i>	53
<i>Modalités d'exploitation en fonction du nombre de proies reçues par l'araignée</i>	56
Discussion	57
Références	59

Partie 3	61
Gestion d'un ensemble de proies variées par l'araignée orbitèle <i>Zygiella x-notata</i>	63
Introduction	63
Matériels et méthodes	64
<i>Test 1: les araignées reçoivent 4 proies de même espèce mais de deux poids différents</i>	65
<i>Test 2: les araignées reçoivent 2 proies de même poids mais d'espèces différentes</i>	65
Résultats	66
Test 1	67
A) <i>Ordre de consommation des 4 proies</i>	67
B) <i>Choix de la première proie consommée</i>	67
C) <i>Exploitation de la première proie consommée</i>	68
Test 2	70
A) <i>Choix de la première proie consommée</i>	70
B) <i>Exploitation de la première proie consommée</i>	70
Discussion	72
Références	73

Annexe 2	75
<i>Comparaisons des quantités pondérales ingérées en début de consommation entre des larves de grillon de 11 mg et de 15 mg</i>	75

Partie 4	77
Influence of prior experience on prey consumption behaviour in the spider <i>Zygiella x-notata</i>	80
Abstract	80
Introduction	80
Matérials and methods	81
Influence of the présence of a second prey item on consumption of the first	82
Process responsible for abandonment of the initial prey	84
<i>Influence of web manipulations required for removing the second prey</i>	84
<i>Effect of removing the second prey item stored on the web on initial prey feeding behaviour</i>	85
Conclusion	86
References	88
Conclusion	89
Discussion	92
Références autres que celles citées dans les publications	98

Introduction

Dans les conditions naturelles et, à tout moment de leur existence, les animaux ont à résoudre des situations complexes. Ils sont donc continuellement soumis à des choix multiples: quelle activité adopter parmi plusieurs, comment entreprendre au mieux l'activité choisie, continuer l'activité ou l'arrêter pour une autre. Face à ces choix, ils sont amenés à réaliser des décisions, terme employé dans la mesure où il traduit l'existence d'alternatives dans l'expression du comportement et donc de choix possibles pour l'animal (Brockmann, 1986, Dawkins, 1986). Cette notion de réalisation de choix nécessite que l'animal gère un ensemble de caractéristiques de son environnement, comme les facteurs du milieu, la présence de congénères, la présence de prédateurs, la quantité et la nature des ressources disponibles, ses propres caractéristiques propre à lui-même pour en dégager un comportement assurant son autoconservation et sa production d'une descendance.

Dans la mesure où l'on admet qu'un animal ne fait pas n'importe quoi n'importe quand, il doit exister des processus généraux à partir desquels on peut dégager des règles qui déterminent quelle activité a la priorité à un instant donné. Une approche anglo-saxonne des déterminismes a nommé ceux-ci des processus de décision (MacFarland, 1977). L'ensemble de ces processus gouvernant les changements d'activités forme ce qu'on appelle une stratégie comportementale, qui n'implique pas qu'un animal fasse "consciemment" ce qu'il y a de mieux pour lui.

L'approche de type Behavioural Ecology intègre ces stratégies dans une perspective évolutionniste et considère que la relation entre l'animal et son environnement peut être abordée en terme d'exploitation des ressources (alimentaires ou sexuelles, Krebs & Davies, 1984). Ce type d'approche met en relief les modalités d'exploitation de ces ressources car elles peuvent contribuer à l'autoconservation de l'individu et à la production d'une descendance.

L'exploitation des ressources alimentaires met en jeu l'ensemble des conduites permettant de puiser dans le milieu une certaine quantité d'énergie. Les problèmes qui se posent à l'animal lors de l'exploitation des ressources peuvent également être abordés en termes d'alternatives. Dans la mesure où l'autoconservation de l'individu et donc sa reproduction peuvent dépendre de la rentabilité d'exploitation des ressources, nous allons nous intéresser aux processus de prise d'énergie, permettant de révéler l'existence ou non d'une possibilité pour l'animal d'une part de gérer ce qui est disponible dans l'environnement et d'autre part de rentabiliser cette exploitation.

On distingue classiquement deux modalités d'exploitation des ressources: soit l'animal se déplace à la recherche de ces ressources, soit il attend que celles-ci arrivent à

lui ce qui est le cas des prédateurs chassant à l'affût (ou sit-and-wait), catégorie dans laquelle se situent la majorité des espèces d'araignées (Haynes & Sisojevic, 1966; Nakamura, 1977; Williams, 1979; Hardman & Turnbull, 1974; Lubin, 1980).

Part certaines de leurs particularités, ces araignées représentent un modèle ayant des caractéristiques qui facilite l'approche de certains problèmes concernant les conduites mises en oeuvre dans le cadre de l'exploitation des ressources. Beaucoup d'entre elles construisent un piège soyeux dont vont dépendre leur vie et leur reproduction. En effet, la toile est un aménagement de l'environnement par l'araignée fileuse qui permet la réalisation d'échanges entre l'individu et son milieu (Witt, 1975; Burgess & Witt, 1976): c'est grâce à elle que ces prédateurs capturent leurs proies et c'est là que s'établissent certaines interactions entre les partenaires sexuels. Dans l'étude de l'exploitation des ressources alimentaires, la toile, indissociable de l'araignée, est considérée en tant qu'élément piège.

L'exploitation des ressources alimentaires par ces araignées à toile nécessite la réalisation de plusieurs étapes successives (représentées Fig.1) qui sont dans l'ordre: le placement dans un site, la construction du piège, l'attente des proies, leur capture et enfin leur consommation (Leborgne & Pasquet, 1992).

L'ensemble des conduites qui permet l'exploitation des ressources fait donc apparaître des nécessités de choix (exprimées Fig.1) et la possibilité pour l'animal soit de gérer soit de subir les réalisations qu'ils impliquent.

Ainsi, lorsqu'on s'intéresse à l'exploitation des ressources alimentaires du milieu, toutes ces étapes doivent être prise en compte. Cependant, la chronologie de ces étapes, chez les araignées à toile, permet une étude de l'influence de multiples éléments (présence de congénères, disponibilité en proies ...) sur les choix exprimés à chaque niveau de la mise en place du comportement prédateur. Par exemple, par rapport au placement, la répartition des toiles reflètent pour certaines espèces la sélection active d'un site d'installation au sein de l'environnement (Reichert et al., 1973, Pasquet, 1982; Leborgne & Pasquet, 1987a et b; Ridwan, 1993; Vollrath & Houston, 1986; Ward & Lubin, 1993; Wise, 1975). De même que, pour certaines espèces, des capacités d'adéquation des caractéristiques du piège avec certaines caractéristiques du milieu (présence de congénères ou de proies potentielles) ont été révélées (Pasquet, 1984a; Kremer et al. 1987; Leborgne & Pasquet, 1986, 1987a; Henschel & Lubin, 1992; Henschel et al., 1992; Pasquet *et al.*, 1993).

Le placement du piège dans le milieu détermine pour une large part la gamme de proies potentielles susceptibles d'être capturées (Uetz et al., 1978; Pasquet, 1982; 1984c;

Henschel & Lubin, 1992). Cependant, une fois celui-ci mis en place, ces araignées doivent attendre que des proies soient interceptées et les études menées dans ce travail sont focalisées sur les deux dernières étapes du comportement prédateur: les modalités de capture et d'ingestion des proies interceptées par la toile.

On peut considérer qu'une fois la toile construite, ces prédateurs sont probablement plus tributaires de leur milieu que ne le sont ceux qui se déplacent à la recherche de leurs proies ou les chasseurs à l'affût n'utilisant pas de piège. Dans la mesure où elles se fixent temporairement dans un site, ces araignées sont pendant, cette période, en quelque sorte sédentarisées au milieu. Elles ont toujours la possibilité de changer de site, mais si elles restent, ceci implique qu'elles ne pourront capturer et utiliser que les proies interceptées par la toile. En raison de cette dépendance étroite par rapport à l'arrivée des proies dans le piège, les modalités de capture et de consommation vont être cruciales pour l'avenir de ce prédateur. Cette nécessité de gérer au mieux les proies disponibles apparaît d'autant plus essentielle, chez ces prédateurs, qu'ils sont soumis aux fluctuations alimentaires de leur milieu.

Les araignées à toile sont un modèle intéressant pour aborder une telle question car, l'espace de prédation (limité à la toile) est réduit. Si l'on considère que les proies constituent des unités d'alimentation (ou items), si des capacités de gestion des proies par ces araignées existent, elles doivent apparaître au niveau de l'exploitation des différents items interceptés par la toile car ces araignées n'ont pas d'autres possibilités que d'exploiter les proies qui arrivent.

En ce qui concerne les problèmes liés à la capture et à la consommation des proies, de nombreux auteurs ont étudié les régimes alimentaires des araignées à toile (Turnbull, 1962; Kajak, 1978; Nentwig, 1983; Pasquet, 1984c), mais nous n'avons que peu d'informations concernant l'utilisation, chez une espèce donnée, des proies disponibles. Nous savons que, lorsqu'une proie se prend dans la toile, les araignées peuvent la capturer ou non (Mielle, 1978; Nentwig, 1987) et que les comportements impliqués dans la capture ainsi que leur organisation temporelle peuvent dépendre de la nature de la proie (Robinson, 1969; Robinson & Olazarri, 1971; Harwood, 1974; Riechert & Luczack, 1982). Chez certaines espèces, le nombre de proies capturées augmente avec la durée de la période de restriction alimentaire (Nakamura, 1987) et/ou avec la densité des proies disponibles dans le milieu (Riechert, 1974; Kajak, 1978). Des études montrent que, lorsque les araignées sont exposées à de fortes densités en proies, elles prélèvent globalement moins de nutriments sur chaque proie (Haynes & Sisojevic, 1966; Kajak, 1978; Riechert & Luczack, 1982).

Le problème posé est donc de comprendre comment l'araignée exploite les items qui s'offrent à elle et si elle a la possibilité de se comporter sur un item de type donné en fonction des autres items disponibles dans la toile. Or, nous n'avons aucune donnée démontrant la possibilité pour ce prédateur de gérer son comportement en fonction des variations en proies du milieu. Ce problème, important pour l'autoconservation d'un organisme, n'a pas été testé chez les araignées à toile mais sur des espèces voisines d'invertébrés comme la notonecte (Cook & Cockrell, 1978; Giller, 1980), la ranatre (Blois & Cloarec, 1983; Bailey, 1985), ou la larve du fourmilion (Griffiths, 1982; Lucas, 1985).

Outre cette dépendance étroite par rapport à un élément du milieu (proies interceptées par la toile), ces prédateurs sont en mesure de stocker des proies dans la toile et d'en différer leur consommation. Ces araignées doivent donc gérer différemment leur budget temps-énergie par rapport à un prédateur obligé d'effectuer une recherche active des proies après consommation de la précédente ou celui devant abandonner définitivement une proie si une autre se présente. Cette particularité offre alors un développement supplémentaire par rapport à notre problématique car elle permet d'envisager les capacités de ces prédateurs à exploiter un item en liaison avec d'autres, et les modalités de gestion d'un stock de proies.

La toile ne pouvant capturer que des proies mobiles, dont les fluctuations sont indépendantes de l'araignée elle-même, les modalités d'arrivée des proies sont multiples: une proie peut arriver seule, plusieurs proies peuvent arriver ensemble dans un laps de temps qui peut être plus ou moins long. Ces proies, par ailleurs, peuvent être de types différents (poids, taille, espèce) ou de même type. D'autre part, comme les araignées ne contrôlent pas le moment où les proies sont susceptibles de se présenter, elles peuvent être engagées dans des comportements différents à l'arrivée d'une proie (Fig. 2).

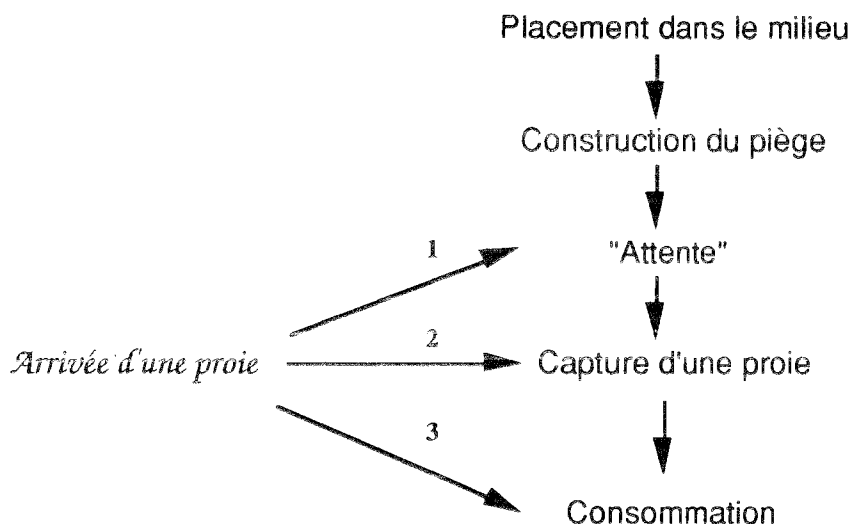


Fig. 2: Modalités d'arrivée des proies interceptées par la toile.

- 1-** Proie arrivant alors que l'araignée est immobile dans sa retraite.
- 2-** Proie arrivant alors que l'araignée est engagée dans une capture (arrivée quasi simultanée des proies).
- 3-** Proies arrivant alors que l'araignée est engagée dans une consommation (arrivée échelonnée des proies).

Pour révéler l'existence éventuelle de capacités de gestion de l'exploitation des ressources, il faut montrer que les araignées sont capables d'intégrer simultanément de l'information sur les proies disponibles, ainsi que des caractéristiques propres à elles-mêmes lorsque se présentent la ou les proies, de manière à réaliser un choix qui tiennent compte de cet ensemble. Si de telles potentialités de gestion existent, il faut savoir si elles offrent aux araignées des possibilités d'efficacité de l'exploitation des ressources.

Notre problématique est donc de comprendre les modalités de fonctionnement de ces animaux face à des situations variées de disponibilité en proies (énergie) qui peuvent être proches de situations naturelles (arrivée unitaire, massive ou échelonnée de proies).

But de l'étude

Cette étude cherche à déterminer si un prédateur, subissant de façon passive les fluctuations des ressources alimentaires de son milieu, peut présenter des potentialités de gestion de celles-ci.

Pour cela, il faut montrer que ces araignées à toile présentent des comportements dont la réalisation implique l'intégration d'éléments du milieu (caractéristiques des proies interceptées par le piège) ainsi que d'éléments propres à l'individu lui-même (comportement en cours, état alimentaire au moment de l'interception de ces proies).

Il faut donc savoir si, vis-à-vis d'un item de type donné, les conduites des araignées ne dépendent que de caractéristiques propres à cet item ou si elles dépendent aussi d'éléments du milieu et d'éléments propres à elles-mêmes.

Dans ce but, nous comparerons la réalisation d'un comportement par des araignées présentant le même comportement, mais se trouvant confrontées à des situations variées de disponibilité en proies interceptées par la toile. Nous comparerons également la réalisation d'un comportement par des araignées engagées dans des comportements différents, et soumises à une même disponibilité en proies.

Pour nous révéler ces capacités éventuelles à gérer ces situations variées de disponibilité en proies (proies de même type ou de types différents, arrivant en groupe ou de manière plus échelonnée dans le temps) nous avons retenu l'araignée orbitèle *Zygiella x-notata*.

Présentation de la méthodologie

L'araignée *Zygiella x-notata*

Zygiella x-notata (Clerck) (Araneae, Araneidae) est une araignée orbitèle, considérée comme solitaire et dont la répartition est quasiment mondiale. Elle tisse une toile géométrique avec une retraite de forme conique ouverte aux deux extrémités et située à la périphérie de la toile. Cette retraite est reliée au centre de la toile par un fil avertisseur, qui, en général, se situe dans un secteur libre c'est-à-dire dépourvu de rayons et de spires (Fig.3). La présence du secteur libre et du fil avertisseur permet la détermination de l'espèce dans la nature. On peut cependant trouver quelques toiles d'adultes ne présentant pas de secteurs libres ni de fils avertisseurs.

Mesurant environ 0.8 cm à l'âge adulte, elle naît en avril et se reproduit en octobre. Sa durée de vie est d'environ 8 à 10 mois (Juberthie, 1974).

Dans la nature, on la rencontre à proximité des habitations humaines (sur le pourtour des fenêtres et des grilles, dans les buissons et les arbustes de nos jardins).

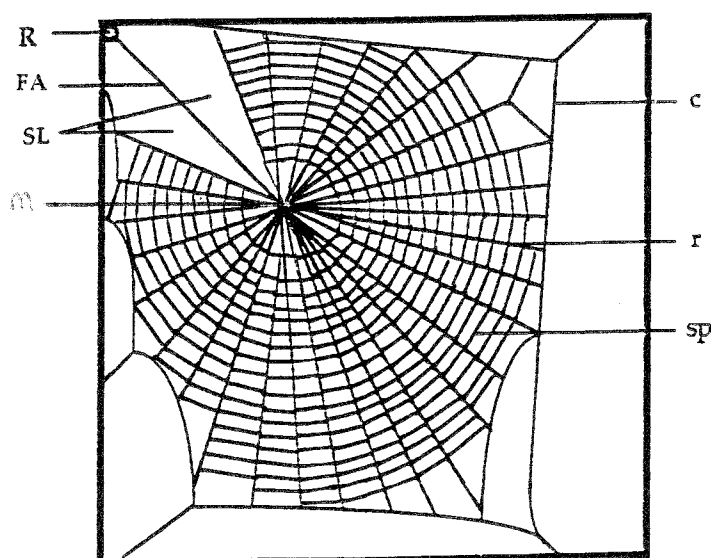


Fig. 3: Schéma d'une toile géométrique de *Zygiella x-notata* tissée dans un cadre expérimental.

R: retraite, FA: fil avertisseur; SL: secteur libre; c: fil de cadre; r: rayon; sp: spirale.

Maintenance au laboratoire et réalisation des tests

Les araignées qui sont utilisées sont des femelles adultes prélevées dans la nature.

Elles sont maintenues individuellement dans des boîtes en plastique (10 x 7 x 2 cm) fermées par un couvercle présentant une ouverture constituée d'un fin maillage assurant l'aération et contenant un coton humide permettant de garder une humidité constante. Même si elles n'ont pas l'espace suffisant dans ces boîtes pour construire une toile géométrique, elles tissent de nombreux fils leur permettant de capturer les proies vivantes dont elles sont nourries chaque semaine: des larves de grillon (*Gryllus campestris*) et/ou des mouches (*Musca domestica*).

La réalisation d'un test, qui consiste à donner une ou plusieurs proies aux araignées, nécessite de préparer les animaux. Avant un test (Fig. 4), les araignées sont nourries dans leurs boîtes de proies vivantes, larves de grillon (*Gryllus campestris*) et/ou mouches (*Musca domestica*) selon les protocoles. La consommation terminée, elles sont placées individuellement dans des cadres en bois (25 x 25 x 10 cm), fermés de chaque côté par deux vitres, où elle peuvent tisser une toile. Il est impossible de pré-déterminer un délai entre le nourrissage et le test, celui-ci dépendant de la construction d'une toile réalisée par l'animal. C'est pourquoi, le test a lieu pendant la période diurne le jour de construction de la première toile.

Les animaux ne sont utilisés qu'une fois et pour un seul test.

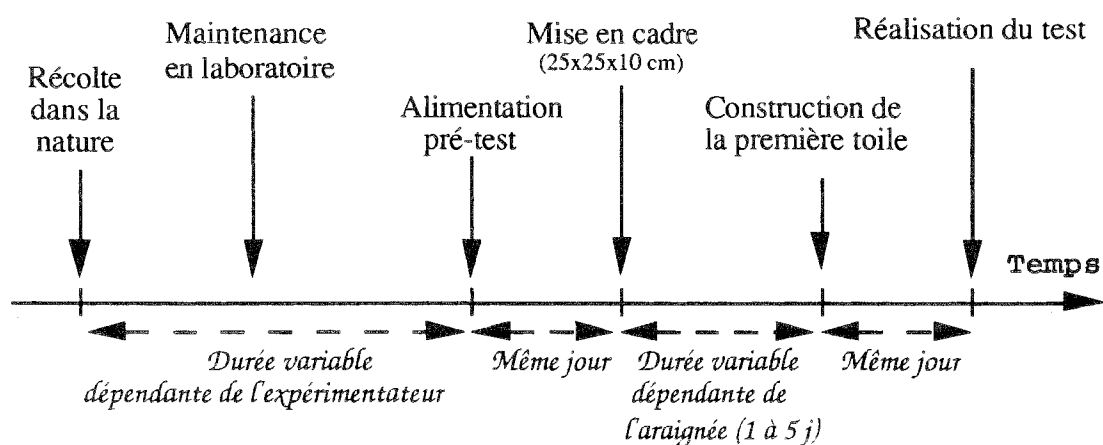


Fig. 4: Préparation des araignées à la réalisation d'un test

Proies utilisées lors des tests

Les proies choisies pour l'ensemble des protocoles sont des larves de grillon (*Gryllus campestris*) et des mouches (*Musca domestica*). Bien que n'étant pas des proies familières dans les conditions naturelles, elles sont très bien acceptées par les araignées (il est possible d'assurer le cycle vital en laboratoire à partir de ces proies). Elles présentent également certains avantages par rapport aux contraintes expérimentales: elles s'élèvent et se manipulent facilement. De plus, le développement par mues des larves de grillon permet l'utilisation aisée d'une gamme de poids définis.

Pour les tests, des proies des deux types de $15 \text{ mg} \pm 10\%$ et $11 \text{ mg} \pm 10 \%$ sont utilisées, toutes les proies sont pesées individuellement (balance Sartorius MP 1207, précise au $1/10^{\text{ème}}$ de mg).

Méthode générale

Description de la capture des proies

Lorsque l'araignée est à l'affût dans sa retraite, l'arrivée d'une proie dans la toile met l'araignée en alerte (premier mouvement perceptible par l'observateur). L'araignée quitte sa retraite et va vers la proie qui est maîtrisée par des morsures et de l'enrobage (dépot de soie sur la proie). La proie est ensuite transportée à la retraite où la consommation commence (Fig. 5). Lorsque plusieurs proies sont distribuées, l'arrivée d'une nouvelle proie déposée par l'expérimentateur détermine une interruption (définitive ou temporaire) du comportement en cours sur la proie précédente (morsure, enrobage, transport, ingestion, Fig. 5).

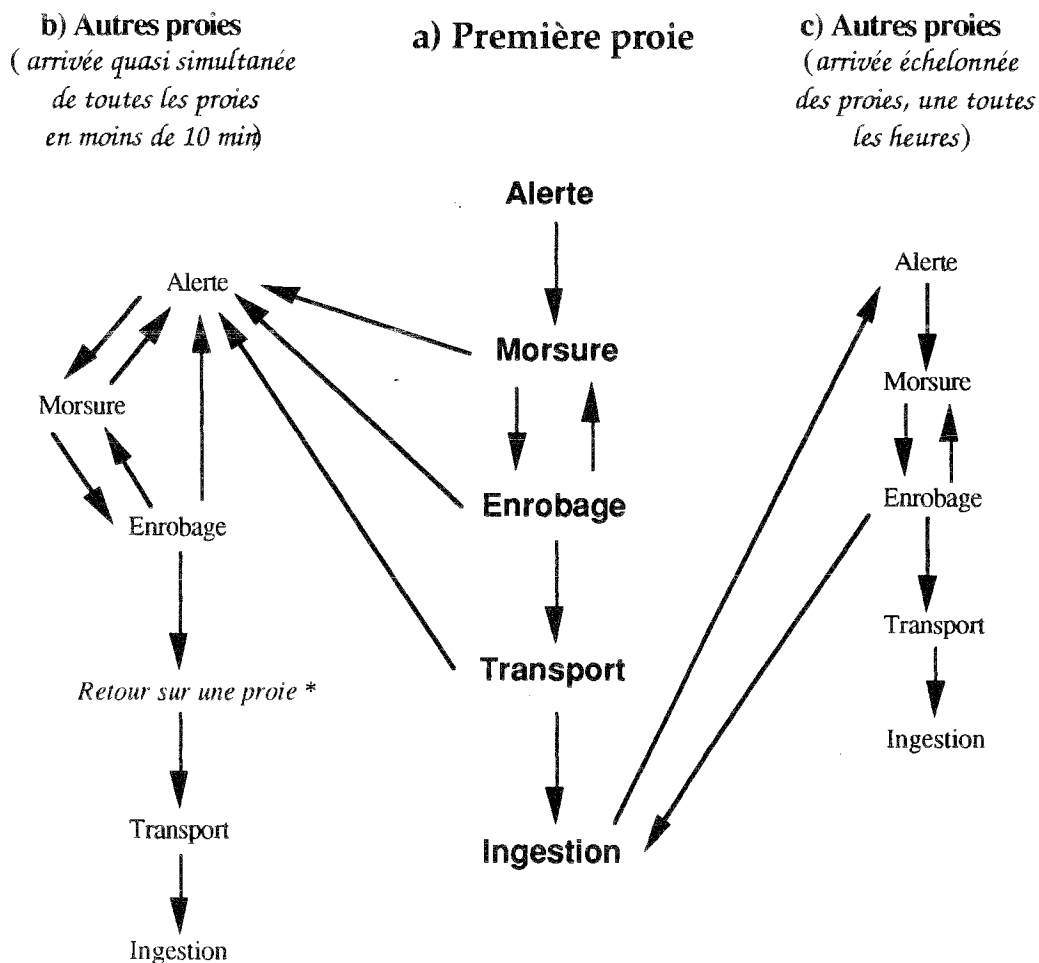


Fig. 5: Organisation générale de la capture par l'araignée en fonction de son comportement en cours:

a) à l'affût dans la retraite, b) capture d'une proie, c) consommation d'une proie.

*ce retour pouvant se réaliser sur la première proie capturée ou sur une autre.

Pour caractériser les modalités de capture, nous avons choisi des paramètres permettant de révéler des variations en fonction des caractéristiques de la proie et du contexte dans lequel elle se présente.

Le premier paramètre retenu est la durée de capture définie par la durée entre la mise en alerte de l'araignée et le début de la consommation.

La capture (Fig. 5) fait apparaître deux moments importants que sont la morsure et l'enrobage de la proie. La durée d'expression de ces comportements peut présenter des variations en fonction du contexte, et révéler des variations d'efficacité dans la maîtrise de la proie. La durée d'enrobage qui correspond à la durée pendant laquelle l'araignée dépose de la soie sur la proie et la durée totale de morsure, correspondant à la somme des durées de chaque morsure, sont retenues.

Quand plusieurs proies sont distribuées simultanément, l'interruption (définitive ou temporaire) du comportement en cours sur une proie est déterminée par l'arrivée d'une nouvelle proie déposée par l'expérimentateur. L'araignée qui reçoit une nouvelle proie peut s'arrêter pour capturer la suivante, c'est pourquoi la durée d'expression des comportements dépend du moment où ces proies sont données. Nous ne retenons, dans ces situations, que l'organisation générale de la capture de l'ensemble des proies, sans mesurer les durées des morsures et d'enrobage. Les paramètres définis précédemment sont retenus lorsque l'araignée capture une seule proie à la fois, cette dernière pouvant arriver alors que l'araignée est à l'affût ou engagée dans une consommation.

Modalités de consommation des proies

L'observation du comportement des individus pendant la consommation d'une proie permettra de décrire ce comportement.

Pour révéler les possibilités de gestion, nous nous sommes limités à l'exploitation d'une proie d'un type donné dans des situations variées. On cherche à déterminer si l'exploitation de cette proie peut être gérée en liaison avec le contexte (conditions de disponibilité en proies, comportement en cours de l'araignée, expérience préalable vis-à-vis des proies). D'autre part, si une telle gestion existe, nous chercherons à savoir si elle offre des possibilités de rentabilité d'exploitation de cet item.

Dans ce but, les modalités d'exploitation d'une proie d'un type donné en l'absence de tout autre, en présence d'autres items (de même type ou de types différents) reçus simultanément (toutes les proies en moins de 10 minutes) ou de manière échelonnée (une heure de délai entre deux proies), seront comparées.

Pour l'étude des modalités de consommation d'un item, nous mesurons la durée de consommation et la quantité ingérée sur cet item.

La durée de consommation est mesurée entre l'instant où, après capture, l'araignée apparaît immobile dans sa retraite, chélicères plantées dans la proie, et l'instant où, elle rejette les restes. La consommation de la proie apparaît continue lorsque les araignées n'ont qu'une seule proie ou qu'elles ont capturé plusieurs proies avant de commencer à en manger une (arrivée simultanée de plusieurs proies, Fig. 5) ou lorsqu'elles abandonnent définitivement cette consommation à l'arrivée d'une nouvelle proie (arrivée échelonnée, Fig. 5). Cependant, dans cette dernière situation, la consommation de cet item peut être temporairement interrompue par la capture d'une nouvelle proie, l'araignée reprenant sa consommation préalable. Dans ce cas, la durée de consommation est obtenue en additionnant la durée entre l'instant où l'araignée après capture apparaît immobile dans la retraite et l'instant où elle laisse la proie pour en capturer une nouvelle et la durée entre l'instant où elle reprend la consommation de la proie et l'instant où elle rejette les restes.

La quantité de nourriture ingérée lors de la prise alimentaire est obtenue par la différence entre le poids frais de la proie avant dépôt dans la toile et le poids frais des restes rejetés par l'araignée.

Organisation de l'étude

Cette étude est divisée en 4 parties correspondant chacune une publication, soit parue (pour les articles présentés dans les parties 1 et 4) soit soumise (pour les articles présentés dans les parties 2 et 3). C'est pourquoi, les articles qui correspondent aux parties 1 et 4 sont laissés dans leur forme d'acceptation en version anglaise et, les articles des parties 2 et 3 sont en version française.

Pour aborder l'étude de la gestion des proies interceptées par le piège, il est nécessaire de savoir ce que l'araignée est capable de réaliser lorsqu'une seule proie se présente. Dans ce but, la première partie de ce travail est consacrée à rechercher l'organisation de la capture et des modalités de consommation d'un seul item proie (situation 1, Fig. 6). L'étude des modalités d'ingestion permettra d'établir l'évolution des quantités ingérées au cours du temps de consommation lors de prise alimentaire effectuée sur différents types de proies. Les résultats obtenus serviront de références lorsque les araignées seront soumises à des situations variées d'arrivée de proies.

En tenant compte de ces résultats, nous aborderons les modifications éventuelles de comportement (capture et consommation) de l'araignée sur un item donné lorsque plusieurs proies de même type arrivent simultanément dans la toile (situation 2, Fig. 6). Nous rechercherons l'influence de l'ordre d'arrivée des proies dans la détermination du choix du premier item consommé. Puis, l'exploitation de la première proie mangée, dans cet ensemble de proies de même type, sera comparée à celle d'une proie de même type consommée par des araignées qui n'en ont eu qu'une.

Dans la seconde partie de l'étude, nous envisagerons la situation d'une araignée, engagée dans une consommation et qui se trouve confrontée à l'arrivée d'une autre proie de même type (situation 2, Fig. 6), ou de types différents (situation 3, Fig. 6).

Cette situation permettra d'établir l'influence éventuelle d'une consommation en cours sur les modalités de capture d'une proie. Nous rechercherons si la capture d'une proie, d'un type donné, a une influence sur les modalités de capture d'une proie de même type. Puis, en donnant des proies de types différents, nous rechercherons si la capture d'une proie peut être influencée par le type proie consommée ou bien si les modalités de capture par une araignée en cours de consommation ne dépendent que de caractéristiques propres à la proie capturée.

Nous analyserons les conséquences de l'arrivée d'une nouvelle proie sur l'exploitation de la première. Si l'exploitation de la première proie est modifiée par la capture d'une nouvelle proie, nous chercherons à déterminer si cette modification dépend aussi du type de proie capturée.

Nous analyserons, dans la troisième partie de cette étude, les réponses des araignées lorsque plusieurs proies de types différents se présentent simultanément dans la toile, en recherchant les facteurs susceptibles d'intervenir dans le choix du premier item mangé (situation 3, Fig. 6). Nous tenterons de déterminer si le choix et l'exploitation de ce premier item sont gérés en fonction des caractéristiques des autres items ainsi que de l'alimentation préalable des araignées.

La dernière partie permettra de déterminer si la réalisation d'une capture suffit à modifier l'exploitation d'un premier item ou si la présence de la proie capturée dans la toile est nécessaire à la modification de cette exploitation.

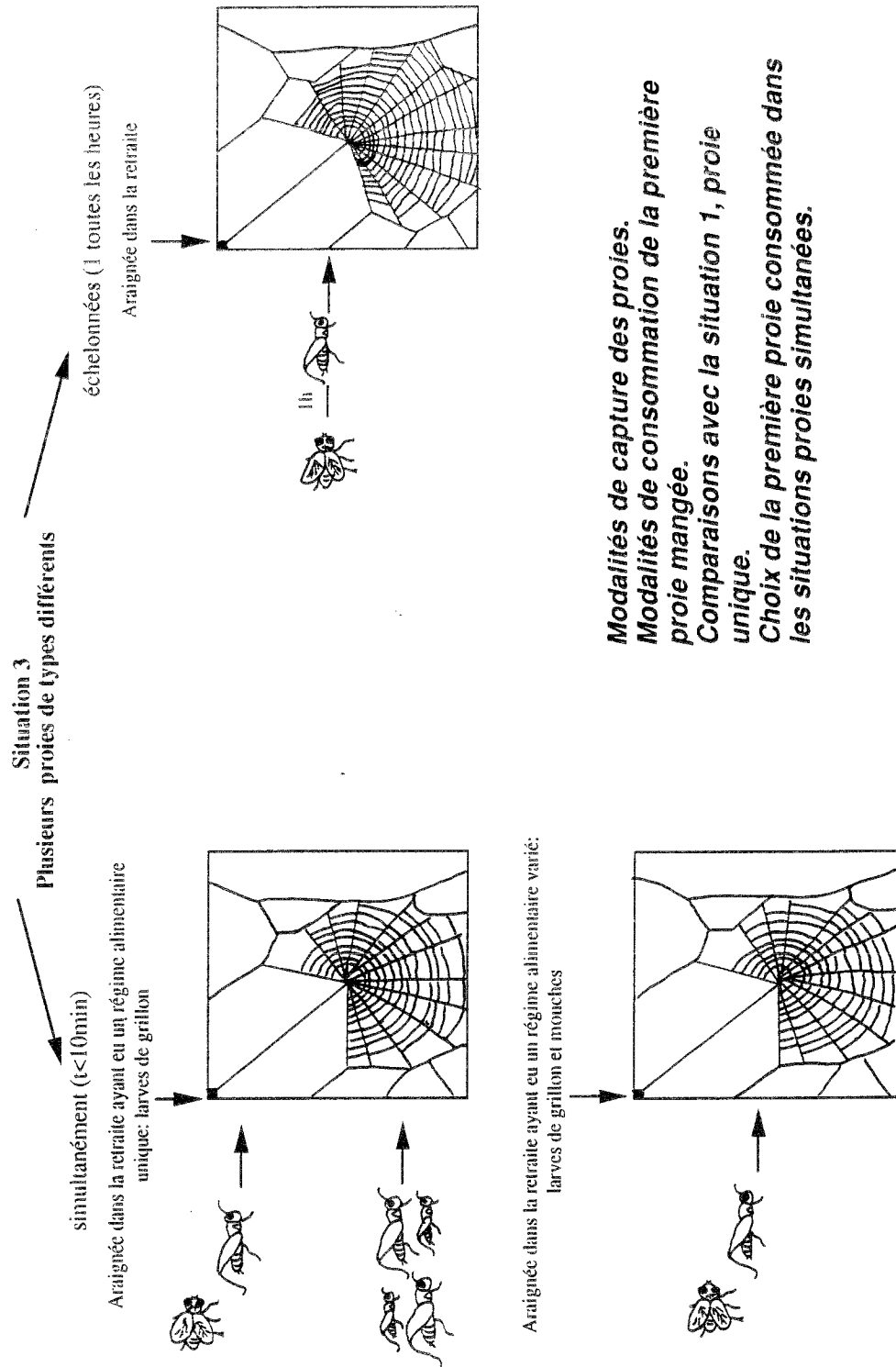


Fig. 6: Schéma des situations expérimentales.

Partie 1

Une fois le piège mis en place dans le milieu, l'exploitation des ressources alimentaires des araignées à toile dépend de l'interception de proies. Si des proies se présentent, les araignées ont éventuellement la possibilité d'adapter leurs comportements de capture et de consommation en fonction du type de proies, et/ou de la quantité de proies, et/ou du rythme de leur arrivée dans la toile. Afin d'essayer de comprendre les réponses des araignées, face à ces situations complexes, comme l'interception par la toile de plusieurs proies, il est nécessaire de savoir ce que l'animal réalise avec une seule proie disponible.

Nous décrirons tout d'abord l'organisation générale de la capture d'une proie. Puis, l'hétérogénéité des proies susceptibles d'être interceptées par le piège pouvant avoir une influence sur les modalités de capture, nous comparerons l'organisation de la capture de proies d'espèces différentes (larve de grillon et mouche) ainsi que celle de proies de même espèce mais de poids différents (larves de grillon 11 mg et 15 mg).

Pour comprendre les choix alimentaires faits par les animaux dans des situations complexes, et pour déterminer l'existence éventuelle des possibilités de rentabilité de l'exploitation des proies, il est nécessaire de connaître les modalités de consommation des différents types de proies. En effet, la rentabilité d'une proie, en terme de quantité susceptible d'être extraite par unité de temps, peut dépendre du type de proie. Il est essentiel de connaître l'évolution, au cours du temps, de cette quantité lorsque l'araignée ne dispose que d'une proie, et de comparer cette évolution entre des proies de poids et d'espèces différentes (larves de grillon 11 et 15 mg, mouches, 11 mg).

L'ensemble des résultats obtenus dans ces situations une seule proie permettront de dégager des paramètres temporels et quantitatifs qui serviront de valeurs de référence dans les situations multi-proies.

Non seulement le type des proies qui peuvent être interceptées est indépendant de l'araignée mais également le moment où une proie se présente. Ainsi, l'araignée peut être à l'affût ou engagée dans une autre activité lors de l'arrivée d'une proie et disposer ou non d'un nombre variable de proies précédemment capturées.

Dans ce but, nous analyserons les modifications éventuelles de l'organisation de la capture lorsque plusieurs proies de même type se présentent, soit simultanément (4 larves de grillon de 15 mg ou 3 mouches de 11 mg, arrivant en moins de 10 minutes), soit de manière plus échelonnée dans le temps (3 larves de grillon, 1 heure entre chaque arrivée).

Puis, pour déterminer si l'exploitation d'un item dans ces situations multi-proies ne dépend que de caractéristiques propres à cet item ou si elle peut être gérée en fonction des autres proies de même type disponibles, nous comparerons l'exploitation du premier item mangé (quantité pondérale ingérée, durée de consommation) entre les araignées qui ont plusieurs proies à disposition et celles qui n'en ont que cet item.

L'ensemble de ces questions est abordé dans la publication qui suit et qui est intitulée "Modalities of feeding behaviour in an orb-weaving spider *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae: Araneidae)".

Cette publication est suivie d'une annexe permettant d'apporter des informations sur deux points, qui, pour des raisons liées aux contraintes de publication, ne sont qu'évoqués dans l'article.

Behaviour 117 (3-4) 1991, 206-219, E.J. Brill, Leiden.

**MODALITIES OF FEEDING BEHAVIOUR
IN AN ORB-WEAVING SPIDER *ZYGIELLA X-NOTATA*
(CLERCK) (ARANEAE: ARANEIDAE)**

by

RAYMOND LEBORGNE, ALAIN PASQUET and MARIE-ANNE SEBRIER ¹⁾

(Laboratoire de Biologie du Comportement, U.R.A. C.N.R.S. 1293, Université de
Nancy I, B.P. 239, F-54506 Vandoeuvre les Nancy Cedex, France)

(with 3 Figures)

(Acc. 20-I-1991)

Introduction

In an eco-ethological context, resource exploitation has been studied mainly in foragers which move in an environment where resources are patchily distributed (for review see KREBS & DAVIES, 1984). But, in some cases predators position themselves in a particular site for a long time and wait for prey to arrive. These predators exploit temporal patch resources. It still remains to be established how these predators react to resource variations and how they manage their time and energy budgets.

Predatory behaviour of orb-weaving spiders, may be divided into four stages: positioning within the environment, building the web trap, subduing prey entangled in the web and ingestion. All these stages must be considered to understand the foraging behaviour of spider (activity rhythms were not taken into account here).

In some weaving spiders, positioning is correlated with environmental factors such as climatic conditions, physical factors (potential web-attachments), richness in potential prey and presence of conspecifics (RIECHERT *et al.*, 1973; WISE, 1975; UETZ *et al.*, 1978; RIECHERT, 1979; PASQUET & KRAFFT, 1980; BROWN, 1981; OLIVE, 1981; BURGESS & UETZ, 1982; JANETOS, 1982; SMITH, 1983, 1985; PASQUET, 1984a, b; RYPSTRA, 1985; LEBORGNE & PASQUET, 1987a, b).

Within a species, the characteristics of the individual web can be correlated with microhabitat conditions (physical or/and faunal) (UETZ *et al.*, 1982; PASQUET, 1984a)

and can also be influenced by the presence of conspecifics (LAHMANN & EBERHARD, 1979; BUSKIRK, 1986; LEBORGNE & PASQUET, 1987a, b; KREMER *et al.*, 1987). This reflects a capacity to adapt the trap according to the characteristics of the selected site.

Some species present different behaviours to subdue prey entangled in the web according to prey type or size – *e.g.* biting the prey immediately or wrapping it before killing (ROBINSON, 1969; HARWOOD, 1974; MIELLE, 1978). Vibrations generated by the prey, transmitted by the web and received by the spider may provide information which enables the choice of behaviour (SUTER, 1978).

The exploitation of prey items after their capture (ingestion) can be estimated by two parameters: the quantity of food extracted and the time necessary for this extraction. For web spiders, there are very few data on this point and they concern mainly the number of prey caught and eaten in relation to prey density (NAKAMURA, 1977; KAJAK, 1978; SMITH, 1983). The exploitation of individual prey items has not so far been investigated and therefore this is the subject of our paper.

The first two stages of predatory behaviour (positioning and web building which, in the field, are materialized by the silky trap) induce in fact a selection of potential prey (TURNBULL, 1964; RIECHERT, 1978; NENTWIG, 1980, 1987; PASQUET, 1984a). Predatory behaviour depends on interception of prey by the web, as spiders must wait for the arrival of a prey before capture can be elicited. Afterwards, they could eventually adapt their capture and ingestion behaviours according to the type of prey and/or to their arrival frequencies—from time to time or clumped in time (*e.g.* swarm). These last stages of predatory behaviour (capture and ingestion) have been analysed in the orb-weaving spider *Zygiella x-notata* (Clerck).

Methods

Zygiella x-notata (Clerck) (Ananeae: Araneidae)—adult females measure between 6 and 6.5 mm (LOCKET & MILLIDGE, 1975) and weigh between 50 and 150 mg—is a solitary orb-weaving spider but its populations sometimes present an aggregative structure. It frequently occupies areas inhabited by man and builds webs of approximately twenty centimeters in diameter. The hub is connected by a signal thread to a retreat (0.5 cm in diameter and 1 to 2 cm long) built on the support (LEBORGNE & PASQUET, 1987 a, b).

The spider stays in its retreat during the day. When a prey has become entangled in the sticky web, the spider leaves its retreat, using the signal thread, and subdues the prey by biting it and wrapping it. After this, the spider fixes the prey to its spinnerets, carries it back to its retreat and then consumes it.

The remains of a meal are thrown away from the web. The duration of all these events may be assimilated to the handling time.

In this study, we focussed on the two components of handling time (capture and feeding) in different situations, which will be detailed later. The first experiment tested the effect of the type and the weight of prey when a spider received only one prey and the resulting ingestion rate curves were established. In the second experiment, several prey of the same type and weight were given at various intervals to determine the effect of multi-capture on handling time and on food ingested on the first item.

All these experiments were conducted in the laboratory with adult females, under room luminosity and temperature. Each individual was fed in a small box (10 x 7 x 2 cm) with cricket larvae (*Gryllus campestris*) smaller than itself. When a spider had consumed a prey item, it was placed on a wooden frame (26 x 25 x 10 cm) enclosed by two panes of glass.

Feeding tests were carried out when individuals had built their first web. Since these tests required the presence of a web, we could not use a predetermined interval between feeding and each feeding test. However, this method made it possible to obtain a good standardized approximation of the predator's state: its readiness to catch prey. Therefore, under these experimental conditions the spider, by its building behaviour, determined the moment it was tested.

Two types of prey were used: flies (*Musca domestica*) and cricket larvae (*Gryllus campestris*). They are not the most common field prey of *Zygiella x-notata* but they were chosen because they are readily accepted and eaten by the spiders and easily bred in the laboratory. Besides, the aim of the study was to test time and energy budget relative to prey arrival frequencies, and not profitability of natural prey type.

In all the experiments, prey items were tossed gently into the web during the diurnal phase. Observations and time records started with the initial response of the spider, called "alert". Ingestion was considered to have started when the spider, back to its retreat, held the prey in its chelicerae. Feeding time is the time between this moment and the moment prey remains were discarded. The remains were collected within the quarter hour that follow their discard. Food intake was estimated by the difference between fresh weight of prey, measured before capture and fresh weight of remains (Sartorius precision balance 1207MP2, reading sensitiveness 0.1 mg).

Experiment 1: Single prey.

A single prey was presented to each predator. Capture behaviour and ingestion durations were recorded.

After capture, some spiders were allowed to feed on prey until they threw the remains out of their retreat. Others were allowed to feed for a limited period of time and the prey was withdrawn with forceps from the spider's chelicerae.

Prey used were flies (11 mg \pm 10%) and cricket larvae (11 mg \pm 10% and 15 mg \pm 10%). Their weights were chosen so as to obtain medium sized prey. Fresh weights of prey remains were taken.

Experiment 2: Multi-prey.

Two groups of spiders received several prey items over a short period, *i.e.* 3 flies ($11 \text{ mg} \pm 10\%$) or 4 cricket larvae ($15 \text{ mg} \pm 10\%$) gently tossed in the web within 10 minutes. The difficulty to entangle 4 flies within 10 minutes explains the differences between the numbers of prey used for both tests.

A third group of spiders received 3 cricket larvae ($15 \text{ mg} \pm 10\%$) at one-hour intervals. The number of prey items was limited by the ingestion time for the first item.

Simultaneously, a control group of spiders received only one prey item.

All spiders in experiment 2 were allowed to capture and feed freely. All behaviours, feeding times of spiders and fresh weights of prey remains were recorded.

Data analysis.

Comparisons included only tests performed simultaneously so as to avoid variations due to abiotic conditions (luminosity, temperature).

Non-parametric statistical tests were used: Wilcoxon matched-pairs signed rank test for related samples, Kruskal-Wallis one way analysis of variance, Mann-Whitney U test for independent samples and Spearman rank correlation (SIEGEL, 1956).

The equations of the fitted curves were obtained by testing and comparing the observed values (median for each time) to 3 models: $y = ax + b$, $y = a \ln x + b$, $y = ae^x + b$. We retained the one which gave the best fit to the distribution of observed values.

Results

I. Capture behaviour.

Only the first part of handling time during which the spider subdues the prey will be considered here, focussing not on the complexity of the behavioural phases but on the time spent subduing, with particular attention to multi-prey tests.

In the single-prey tests, little behavioural differences (*e.g.* more or less wrapping) were found in the way spiders subdued prey between prey types (flies and crickets). Similar differences have already been described in other spider species (ROBINSON, 1969; HARWOOD, 1974; MIELLE, 1978), but fall outside the aim of this paper.

In multi-prey tests, when several prey were deposited in the web, spiders subdued all of them whatever their current behaviour. Prey items were then stocked where they had been subdued. Spiders consumed them successively within their retreat.

When the prey were large cricket larvae, 100% of the spiders subdued the first prey, 90%, the second, 70% the third and 60% the fourth; when the prey were flies, all the spiders subdued the first and the second items, but only 55% captured the third. When all the prey items had been fastened in the web, spider took one of them—often the first (7/12 cases for 15 mg cricket larvae and 5/9 cases for flies)—and returned to their retreat to consume it.

When 3 prey items were deposited at one hour intervals, the spider, in its retreat, stopped eating, scaled the web and subdued the incoming second prey (100% of cases). It then returned to its first prey item. 50% of the spiders went and caught the third item in a similar manner.

Comparisons between data for first and second items (of different capture behaviour phases) showed that, when consuming a prey item, spiders subdued subsequent prey more rapidly. Median of the total capture time for the first prey was 171s ($n = 12$, $Qs = 133-247$) and 79 s ($n = 12$, $Qs = 45-124$) for the second one (Mann-Whitney U test, $p < .002$). This seems to indicate that spiders use minimum time and energy (*e.g.* silk) to subdue and fix subsequent prey in the web.

II. Feeding time.

Feeding patterns were analysed mainly by measuring ingestion durations and the quantity of food ingested.

Comparisons presented here concern only tests made simultaneously because feeding time was negatively correlated with temperature (for 15 mg cricket larvae: $n = 48$, $r = -.50$, $p < .001$).

Experiment 1: single prey tests.

A series of meals were interrupted after fixed durations (.25, .5, 1, 1.5, 2, hours) to determine the ingestion rate curves for each prey type. Others subjects were allowed to eat until they threw the remains out of their retreat spontaneously.

Flies.

Data on food intake for 6 different feeding durations (5 subjects for each duration) revealed that ingestion rate remain constant during a meal.

A linear function ($y = 2.45x - .03$, adequation coefficient = .99; Fig. 1) was the best fit for this ingestion process.

When spiders were not disturbed, they ate approximately 93% of the fresh weight of a fly in approximately 4 hours 40 mn (Fig. 1).

Cricket larvae.

Whatever the weight of the cricket larvae (11 or 15 mg \pm 10%), food intake recorded for different durations (for each duration $n = 6$ for 11 mg larvae and $n = 9$ for 15 mg larvae) showed a decrease in ingestion rate with time. Logarithm decay curves ($y = 4.4 \ln x + 7.04$, adequation coefficient = .94 for 15 mg larvae—Fig. 2—and $y = 2.6 \ln x + 5.08$, adequation coefficient = .95 for 11 mg larvae) were the best fits for both prey sizes.

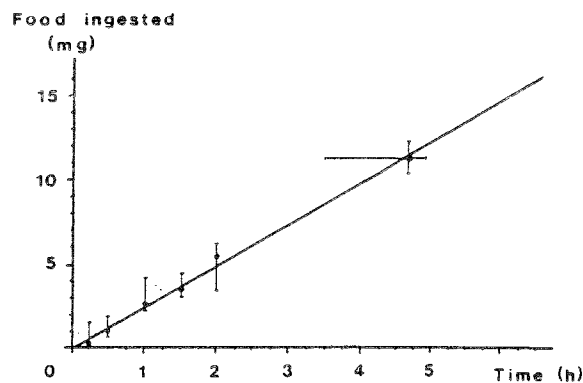


Fig. 1. Fresh weight (median and 1st quartils) of food ingested in relation to time spent feeding on a fly by *Zygiella x-notata* and the corresponding linear fitted curve. ●: food ingested during limited feeding periods. ○: food ingested during free feeding. The dot represents the median and 1st quartils of this free feeding time.

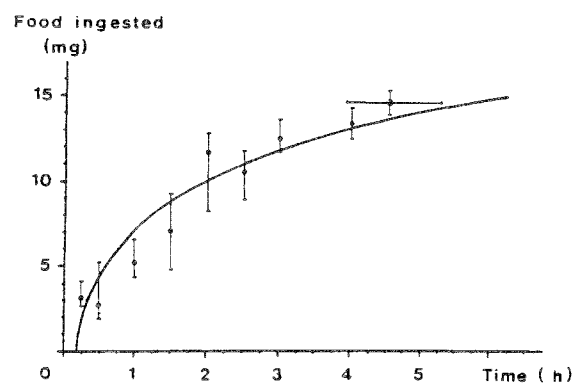


Fig. 2. Fresh weight (median and 1st quartils) of food ingested in relation to time spent feeding on a cricket larva (15 mg) by *Zygiella x-notata* and the corresponding logarithmic fitted curve. ●: food ingested during limited feeding periods. ○: food ingested during free feeding time. The dot represents the median and 1st quartils of this free feeding time.

Absolute intake quantities vary with prey size, but if the proportions of prey ingested during set periods (Fig. 3) are considered, there are no significant differences. This suggests that, although prey size may determine predator rapidity, it does not modify ingestion modalities, whatever the prey weight. Free feeding on large cricket larvae (after 4 h 30 mn) resulted in ingestion of 95% fresh weight; and on small cricket larvae (after 4 h) it resulted in 98%.

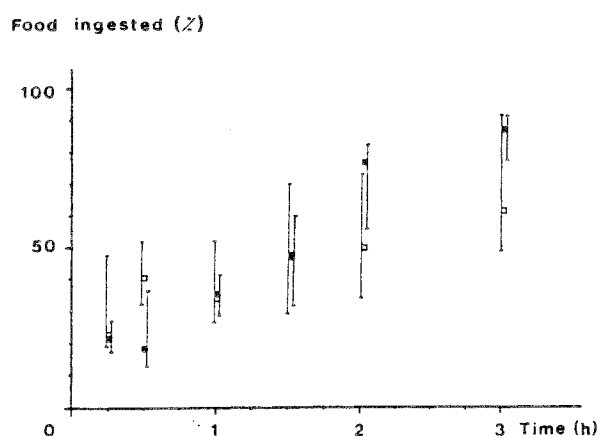


Fig. 3. Fresh weight in percent (median and 1st quartils) of food ingested in relation to time spent feeding on a small (□ with quartils on the left) and on a large (■ with quartils on the right) cricket larva.

Cricket larvae ingestion rate decreased with time. Such a decline is generally considered to be due, among other things, to satiation. Comparison of ingestion of cricket larvae of different weights shows that spiders ate more from the larger prey items in spite of similar ingestion curves. On the other hand, ingestion of flies did not reveal similar decline. These considerations and the fact that spiders ate 3 or 4 prey items in succession under multi-prey conditions could indicate that the decreasing curve for cricket larvae was not due to satiation*.

*un test, détaillé dans l'annexe 1 qui suit cette publication, le démontre.

Experiment 2: multi-prey tests.

First fly.

The aim of this study was to test possible variations of ingestion time and quantity ingested in relation to single or multi-prey captures, so only the first items consumed under multi-prey conditions have been taken into account.

When spiders received 3 flies in less than 10 minutes, they subdued all of them and 55% of the spiders began to consume the first item presented. The other subdued flies were left in the web where they were captured. They were consumed successively after the remains of the previous prey had been discarded.

Comparisons between feeding times and fresh weights of food consumed did not reveal any significant differences (Table 1) between data for the single and the first prey from the multi-prey tests.

TABLE 1. Flies: comparisons of ingestion times and food ingested between single and multi-prey tests (3 prey in less than 10 mn)

	Feeding times (mn)	Food ingested (mg)
Single prey condition (n = 5)	280 211.5-297.5	11.2 10.4-12.1
First prey in multi-prey condition (n = 5)	203 159-371	10 7.6-11.4
Comparison	N.S. U = 12	N.S. U = 6

Medians and 1st quartils are indicated. N.S.: Mann-Whitney U test, non significant.

First cricket larva (15 mg).

When spiders received 4 prey within less than 10 minutes, all the prey items were subdued and 58% of the spiders began to eat the first larva presented.

When spiders received 3 prey items at one-hour intervals, they stopped feeding to subdue the incoming prey (second and third prey), which were then left in the web. Thereafter, the spiders returned to their first prey and continued to eat it.

Feeding time medians were higher in single prey tests than in multi-prey tests (192.5 vs 142.5 mn when spiders received 3 prey items, one each hour, and 272.5 vs 198.5 mn when spiders received 4 prey in less than 10 minutes). So, whatever the capture frequency, feeding times in multi-prey tests were significantly reduced compared to feeding times in single prey tests (Tables 2, 3). On the other hand, no significant differences were found between quantities ingested in single-prey tests and from the first prey item in the multi-prey tests (Tables 2, 3).

TABLE 2. Large cricket larvae: comparisons of ingestion times and food ingested between single and multi-prey tests (3 prey, one each hour)

	Feeding times (mn)	Food ingested (mg)
Single prey condition (n = 10)	192.5 170-230	14.4 14.1-14.6
First prey in multi-prey condition (n = 8)	142.5 123.5-162.5	13.4 12.4-14.2
Comparison	p = .05 U = 16.5	N.S. U = 19.5

Medians and 1st quartils are indicated. N.S.: Mann-Whitney U test, non significant.

TABLE 3. Large cricket larvae: comparisons of the ingestion times and food ingested between single and multi-prey tests (4 prey in less than 10 mn)

	Feeding times (mn)	Food ingested (mg)
Single prey condition (n = 12)	272.5 234-320	14.6 13.8-15.4
First prey in multi-prey condition (n = 12)	198.5 146-230.5	14.2 13.4-14.8
Comparison	p = .002 U = 17.5	N.S. U = 48

Medians and 1st quartils are indicated. N.S.: Mann-Whitney U test, non significant.

Discussion

Handling time in the orb-weaving spider *Zygiella x-notata* decreased as prey encounter frequency increased and exploitation of individual prey item varied so as to improve the ratio: total weight of food intake/total feeding time. This is due mainly to a decrease in the duration of different components of handling prey. In terms of time and energy budgets, this ratio varies with prey type. One way to make the most of irregular prey encounters is the possibility of multi-captures and storage of food in the web, and another is variations of the modalities of prey ingestion. Both ways are used by *Zygiella x-notata*.

Multiple prey capture often occurs at high prey densities in crab spiders (HAYNES & SISOJEVIC, 1966) and in wolf spiders like *Pardosa* which can easily handle two to three flies at the same time (NAKAMURA, 1977). Insects given to some *Cyrtophora* (Araneidae) that already have prey at the hub, are treated in the same manner as if they were their first prey item and are not left in the web but carried into the hub (LUBIN, 1980). Other species like *Argiope argentata* (ROBINSON, 1969, 1975), leave their second and third prey wrapped in the web and return to feed on the first prey.

In multi-prey tests *Zygiella x-notata* captured most of the available prey and stored them in the web. After one prey had been captured, the following ones were subdued more rapidly. Time investment in capture behaviour therefore depended on the situation that is characterized by first capture and available prey. According to what a spider is doing when a prey enters the web, or to the time elapsed since the previous capture, the spider wraps the prey the more or less and either carries the prey into its retreat or leaves it in the web. However, whatever the experimental situation, most of the prey provided in the web were captured. Generally the spider then interrupted its ongoing behaviour (capture of another prey, ingestion) to subdue the new prey and then returned to its prey item.

Weaving spiders are generally considered to be sit-and-wait predators. These behaviours—capture of several prey items and their storage—therefore allow spiders to take advantage when prey density is temporally and locally high and thus to forestall the risk of low prey density. As RIECHERT (1974) emphasized, this might be considered as a functional response to prey density and such a behaviour is likely to cause density-dependent prey mortality that would have a stabilizing effect on prey populations (OATEN & MURDOCH, 1975).

Experiments on the second part of handling behaviour—ingestion— showed that different prey species were not consumed following the same ingestion curves. Ingestion

rates of *Zygiella x-notata* feeding on individual flies remain constant during the entire meal, but when the prey are cricket larvae, they decrease. Similar decreases have been reported for other predators including sucking insects such as the heteropterans *Notonecta glauca* (COOK & COCKRELL, 1978; GILLER, 1980) or *Ranatra dispar* (BAILEY, 1986). In the case of *Zygiella*, this decrease is linked more to the type of prey than to a modification of the internal state of the predator. In other words, prey do not offer the same gains at all times during their ingestion. Spiders ate several prey in succession in multi-prey situations. Similarly, adult female salticid spiders *Phidippus audax* were insatiable during their period of high feeding (when they were developing a large egg mass) and they utilized all dipteran prey fully, regardless of prey size or of the number of prey previously eaten (GIVENS, 1978). ANDERSON (1974) showed that in the wolf spider *Lycosa lenta* and web builder *Filistata hibernalis*, starved individuals had the capacity to double their body weight by ingesting a large amount of food when it became available. This may be related to the presence of a gut diverticula where partially digested food can be stored (NAKAMURA, 1977). These arguments support the assumption that a decrease in ingestion rates during feeding on cricket larvae, and a shorter feeding time on the first cricket larva in multi-prey tests were not due to satiation or gut filling mechanisms (HOLLING, 1966; JOHNSON *et al.*, 1975; DE BENEDICTIS *et al.*, 1978; COOK & COCKRELL, 1978).

There is no particular advantage in leaving an item for another one before its complete exploitation when—as with flies—its consumption shows a linear evolution of gains in relation to time. On the other hand, if another prey item is immediately available, it is advantageous, before complete exploitation, to leave a prey which shows—as cricket larvae do—decreasing gain during consumption**. COOK & COCKRELL (1978) presented similar evidence in their optimal feeding model: "A non-linear hunger-independent extraction curve of this kind offers an explanation for the changes in feeding time with prey density because such a curve affords the opportunity to increase average ingestion rate by altering feeding time".

Compared to single-prey situations, *Zygiella x-notata* abandoned its first prey more rapidly in multi-prey situations, when it was cricket larva than when it was a fly. These results show that when several prey items of the same type were captured simultaneously, ingestion time for the first prey followed the previous expectations of a profitability improvement.

**Cette interprétation est développée dans l'annexe 1 qui suit la publication.

As a consequence, these mechanisms may ensure a short term improvement, which, as a matter of fact, may have long term consequences. For example, short term effects affects individual survival, growth (NAKAMURA, 1987; VOLLRATH, 1987) or the ability to win a contest with conspecifics (RIECHERT, 1979; AUSTAD, 1983). Long term effects of efficient foraging appear via reproductive fitness. Supplementing the food supply improves survival chances and increases fecundity in mature female *Lyniphia marginata* (WISE, 1975). A direct relationship between the amount of food consumed by females and the number of viable offspring was found in *Agelenopsis aperta* (RIECHERT *et al.*, 1973) and *Nephila clavata* (MIYASHITA, 1976).

Summary

Prey capture and ingestion by the orb-weaving spider *Zygiella x-notata* have been studied in relation to prey type and to prey density (number of prey items presented/time unit).

Whatever the type or the weight of a prey item (11 mg fly, 11 mg or 15 mg cricket larva), the pattern of prey capture did not vary.

Ingestion rate did not vary during a meal when the prey was a fly, but this rate decreased with time when the prey was a cricket larva. This decrease was not due to satiation.

When several prey items of the same type were placed simultaneously on a web, the spiders subdued them all, chose one of them (generally the first item) and then returned to its retreat to ingest it.

A spider presented 3 crickets larvae at one-hour intervals, interrupted feeding on the first item when the second prey was presented. The second item was subdued more rapidly than the first one had been, but the spider left the second prey in the web and returned to its previous item. The third prey item was treated in the same manner as the second one.

Spiders spent less time feeding on the first cricket larva in multi-prey tests, whatever the interval between prey arrivals, than on a cricket larva in single-prey test. On the other hand, no difference was found between the single-prey test and the multi-prey test when the prey were flies. In addition, whatever the prey type, quantities ingested (fresh weight) did not vary significantly between the single and multi-prey tests.

Data presented here suggest that *Zygiella x-notata* can modify trade-offs obtained during prey item ingestion and that ingestion curves are good predictions of the quantity ingested in relation to time spent feeding.

References

- ANDERSON, J.F. (1974). Responses to starvation in the spiders *Lycosa lenta* Hentz and *Filistata hibernalis* (Hentz). — *Ecology* 55, p. 576-585.
- AUSTAD, S. N. (1983). A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider (*Frontinella pyramitela*). — *Anim. Behav.* 31, p. 59-73.
- BAILEY, P.C.E. (1986). The feeding behaviour of a sit-and-wait predator, *Ranatra dispar* (Heteroptera: Nepidae): Optimal foraging and feeding dynamics. — *Oecologia* (Berlin) 68, p. 291-297.
- BROWN, K.M. (1981). Foraging ecology and niche partitioning in orb-weaving spiders. — *Oecologia* (Berlin) 50, p. 380-385.
- BURGESS, J.W. & UETZ, G.W. (1982). Social spacing strategies in spiders. — In: *Spider communication: Mechanisms and ecological significance* (P. N. WITT & J. S. ROVNER, eds). Princeton University Press, p. 317-351.
- BURSKIRK, R. E. (1986). Orb-weaving spiders in aggregations modify individual web structure. — *J. Arachnol.* 14, p. 259-265.
- COOK, R.M. & COCKRELL, B.J. (1978). Predator ingestion rate and its bearing on feeding time and the theory of optimal diets. — *J. Anim. Ecol.* 47, p. 529-547.
- DE BENEDICTIS, P.A. , GILL, F.B. , HAINSWORTH, F.R., PYKE, G.H. & WOLF, L.L. (1978). Optimal meal size in hummingbirds. — *Am. Nat.* 112, p. 301-316.
- GILLER, P.S. (1980). The control of handling time and its effects on the foraging strategy of an heteropteran predator, *Notonecta* — *J. Anim. Ecol.* 49, p. 699-712.
- GIVENS, R.P. (1978). Dimorphic foraging strategies of a salticid spider (*Phidippus audax*). — *Ecology* 59, p. 309-321.
- HARWOOD, R. H. (1974). Predatory behaviour of *Argiope aurentia* (Lucas). — *Am. Midl. Nat.* 91, p. 130-139.
- HAYNES, D. L; & SISOJEVIC, P. (1966). Predatory behavior of *Philodromus rufus* Walckenaer (Araneae, Thomisidae). — *Can. Entomol.* 98, p. 113-133.
- HOLLING, C.S. (1966). The functional response of invertebrate predators to prey density. — *Ent. Soc. of Can. Me.* 48, p. 1-86.

- JANETOS, A.C. (1982). Foraging tactics of two guilds of web-spinning spiders. — Behav. Ecol. Sociobiol. 10, p.19-27.
- JOHNSON, D.M., AKRE, B.G. & CROWLEY, P.H. (1975). Modelling arthropod predation: wasteful killing by damselfly naiads. — Ecology 56, p. 1081-1093.
- KAJAK, A. 1978. Analysis of consumption by spiders under laboratory and field conditions. — Ekol. Pol. 26, p. 409-427.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (1984). Behavioural ecology, an evolutionary approach, 2nd edition, Blackwell Scientific Publication.
- KREMER, P., LEBORGNE, R., PASQUET, A. & KRAFFT, B. (1987). Interactions entre femelles de *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae): Influence sur la taille des toiles. — Biol. Behav. 12, p. 93-99.
- LAHMANN, B. S. & EBERHARD, W.G. (1979). Factores selectivos que afectan la tendencia a agruparse en la araña colonial *Philoponella semiplumosa* (Araneae, Uloboridae). — Rev. Biol. Trop. 27, p. 231-240.
- LEBORGNE, R. & PASQUET, A. (1987a). Influences of aggregative behaviour on space occupation in the spider *Zygiella x-notata* (Clerck). — Behav. Ecol. Sociobiol. 20, p. 203-208.
- — & — — (1987b). Influence of conspecific silk-structures on the choice of a web-site by the spider *Zygiella x-notata* (Clerck). — Rev. Arachnol. 7, p. 85-90.
- LOCKET, G.H. & MILLIDGE, A.F. (1953). British spiders, Vol I and II, reprint 1975. — Ray Society London.
- LUBIN, Y.D. (1980) The predatory behavior of *Cyrtophora* (Araneae: Araneidae). — J. Arachnol. 8, p. 159-185.
- MIELLE, D. (1978). Contribution à l'étude du comportement prédateur et des mécanismes de tolérance dans le genre *Tegenaria*. — Thèse en Neurobiologie du Comportement. Nancy.
- MIYASHITA, T. (1986). Growth, egg production, and population density of spider, *Nephila clavada* in relation to food conditions in the field. — Res. Popul. Ecol. 28, p. 135-149.

NAKAMURA, K. (1977). A model for the functional response of a predator to varying densities based on the feeding ecology of wolf spiders. — *Bul. Nat. Inst. Agric. Sci., Ser. C.* 31, p. 29-89.

— — (1987). Hunger and starvation. — In: *Ecophysiology of spiders* (W. NENTWIG, ed.). Springer Verlag (Berlin), p. 287-295.

NENTWIG, W. (1980). The selective prey of linyphiid-like spiders and their space webs. — *Oecologia* 45, p. 236-243.

— — (1987). The prey of spiders. — In: *Ecophysiology of spiders* (W. NENTWIG, ed.). Springer Verlag (Berlin), p. 249-263.

OATEN, A. & MURDOCH, W.W. (1975). Functional response and stability in predator-prey systems. — *Am. Nat.* 109, p. 289-298.

OLIVE, C. W. (1981). Optimal phenology and body-size of orb-weaving spiders: foraging constraints. — *Oecologia* (Berlin) 49, p. 83-87.

PASQUET, A. (1984a). Predatory site selection and adaptation of the trap in four orb-weaving spiders. — *Biol. Behav.* 9, p. 3-19.

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

— — & KRAFFT, B. (1980). Relations entre la végétation, la répartition des proies potentielles et les sites de construction des toiles par les araignées. — 8. *Int. Arachn. Kongr. Wien* 1980, p. 145-150.

RIECHERT, S.E. (1974). Thoughts on the ecological significance of spiders. — *Bioscience* 24, p. 352-356.

— — (1978). Games spiders play: Behavioral variability in territorial disputes. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3, p. 135-162.

— — (1979). Games spiders play II. Resource assessment strategies. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6, p. 121-128.

— — , REEDER, W.C. & ALLEN, T.A. (1973). Patterns of spider distribution (*Agelenopsis aperta* (Gertsch)) in desert grassland and recent lava bed habitats, south-central New Mexico. — *J. Anim. Ecol.* 42, p. 19-35.

ROBINSON, F.H. 1969: Predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricicus). — Am. Zool. 9, p. 161-174.

— — (1975): The evolution of predatory behavior in araneid spiders. — In: Function and evolution of behavior (G. BAERENDS, C. BEER & A. MANNING, eds). Clarendon Press, Oxford, p. 292-312.

RYPSTRA, A.L. (1985). Aggregation of *Nephila clavipes* (L.) (Araneae, Araneidae) in relation to prey availability. — J. Arachnol. 13, p. 71-78.

SIEGEL S. (1956). Nonparametric statistics for the behavioral sciences. — Mc Graw-Hill, New-York.

SMITH, D.R.R. (1983). Ecological costs and benefits of communal behavior in a presocial spider. — Behav. Ecol. Sociobiol. 13, p. 107-114.

— — (1985). Habitat use by colonies of *Philoponella republicana* (Araneae, Uloboridae). — J. Arachnol. 13, p. 363-373.

SUTER, R. B. (1978). *Cyclosa turbinata* (Araneae: Araneidae): prey discrimination via web-borne vibrations. — Behav. Ecol. Sociobiol. 3, p. 283-296.

TURNBULL, A.L. (1964). The search for prey by a web building spider *Achaearanea tepidariorum* (C. L. KOCH) (Araneae, Theridiidae) . — Can. Entomol. 96, p. 568-579.

UETZ, G. W., JOHNSON, A. D. & SCHEMSKE, D. W. (1978). Web placement, web structure and prey capture in orb weaving spiders. — Bull. Br. Arachnol. Soc. 4, p. 141-148.

— — , KANE, T. C. & STRATTON, G. E. (1982). Variation in the social group tendency of a communal web-building spider. — Science 217, p. 547-549.

VOLLRATH, F. (1987). Growth, foraging and reproductive success. — In: Ecophysiology of spiders (W. NENTWIG, ed). Springer Verlag, p. 357-370.

WISE, D. H. (1975). Food limitation of the spider *Linyphia marginata*: Experimental field studies. — Ecology 56, p. 637-646.

Résumé

Les comportements de capture et d'ingestion de l'araignée orbitèle *Zygiella x-notata* sont étudiés en fonction de différents types de proies et de différentes densités en proies (nombre d'individus interceptés/unité de temps).

Quel que soit le type ou le poids des proies (mouches de 11 mg, larves de grillon de 11 ou 15 mg), les modalités de capture sont les mêmes.

Les quantités pondérales ingérées par unité de temps sont constantes durant la consommation d'une mouche, alors qu'elles décroissent avec les larves de grillon. Cette décroissance n'est pas due à l'état de satiété.

Quand plusieurs proies de mêmes type sont déposées simultanément dans les toiles, les araignées les capturent, en choisissent une (généralement la première capturée) et retournent dans la retraite pour la consommer.

Quand les araignées reçoivent 3 larves de grillon (1 toutes les heures), dès l'arrivée de la seconde, elles cessent de consommer pour immédiatement capturer. Après cette capture plus rapide que pour la première proie, elles laissent cette seconde proie dans la toile pour retourner vers la première. La troisième proie est traitée de la même façon que la seconde.

Quel que soit le rythme d'arrivée des proies dans la toile, dans les situations multi-proies, la durée d'ingestion de la première larve consommée est plus courte que celle de la seule larve reçue en situation proie unique. Par contre, une telle différence n'apparaît pas lorsque les proies sont des mouches. De plus, quel que soit le type de proie, les quantités pondérales ingérées sur une proie en situation multi-proies ne diffèrent pas significativement de celles ingérées sur la proie en situation proie unique.

Ces résultats suggèrent que *Zygiella x-notata* est capable de modifier la rentabilité de sa consommation des proies, comme cela peut-être prédit à partir des courbes d'ingestion.

¹⁾ We wish to thank Drs. W. NENTWIG and CAMPAN for their thoughtful comments on earlier drafts on the manuscript and Dr A. CLOAREC, who improved the translation greatly. This research was supported in part by the Centre National de la Recherche Scientifique.

Annexe 1

I) Mise en évidence de l'influence des caractéristiques des proies sur les modalités de consommation

Introduction

Les résultats font apparaître que la quantité ingérée lors d'une prise alimentaire sur une mouche reste constante au cours du temps se qui signifie que les araignées ingèrent la même quantité quel que soit l'intervalle de temps considéré pendant la consommation. Par contre, sur une larve de grillon, la quantité ingérée décroît au cours de la consommation, montrant l'existence d'un fléchissement de la quantité de nourriture extraite de la proie au fur et à mesure de sa consommation. Cette décroissance au cours du temps est classiquement interprétée soit par un phénomène de satiété (Sandness & Mc Murtry, 1972; Johnson et al., 1975) soit par des caractéristiques propres à la proie (Cook & Cockrell, 1978).

Or, on peut penser que cette évolution logarithmique n'est pas liée à la mise en place d'une satiété puisque, dans les mêmes conditions, l'évolution de la quantité ingérée est linéaire lors de la prise alimentaire sur une mouche, et puis que d'autre part, l'araignée est en mesure de manger plusieurs proies successivement. Le protocole mis en place a pour objectif de le démontrer.

Matériel et méthode

5 araignées sont nourries dans leur boîte puis, après consommation, sont mise en cadre individuellement. Le jour de construction de la première toile, elles reçoivent chacune une larve de grillon de 15 mg. Cette proie est alors délicatement retirée une heure après le début de sa consommation et remplacée immédiatement par une autre larve de grillon de 15 mg, tuée au préalable par l'expérimentateur (Fig. 7). Les araignées acceptent ces nouvelles proies et les consomment. Le changement de proie est renouvelé toutes les heures pendant 4 heures.

Chaque larve de grillon, retirée après une heure de consommation, est pesée. Par différence avec le poids frais de la proie au départ, on détermine la quantité ingérée au bout d'une heure de consommation puis, la quantité totale ingérée toutes les heures.

Puis, on recherche la fonction parmi 4 modèles (linéaire, logarithmique, exponentielle, puissance) qui présente la meilleure adéquation avec la distribution des valeurs expérimentales. On obtient ainsi le type de courbe qui rend mieux compte de l'évolution des quantités totales ingérées sur ces proies renouvelées.

Résultats

La fonction linéaire est celle qui rend mieux compte de la distribution des valeurs observées (Fig. 2, $y = 2.9 (x) - 0.2$, coefficient de corrélation pour les ajustements .99).

Cette évolution signifie que l'araignée ingère toujours la même quantité sur les proies renouvelées.

Conclusion

La quantité ingérée est la même sur chacune des 4 proies données à l'araignée. Or, si une satiété se mettait en place, nous devrions avoir un fléchissement des quantités ingérées au fur et à mesure de la durée de consommation des proies successives. Cette décroissance ne se manifestant pas montre que l'évolution logarithmique au cours du temps de la quantité ingérée lors d'une prise alimentaire effectuée sur une larve de grillon et celle linéaire sur une mouche sont liés aux caractéristiques de ces types de proies.

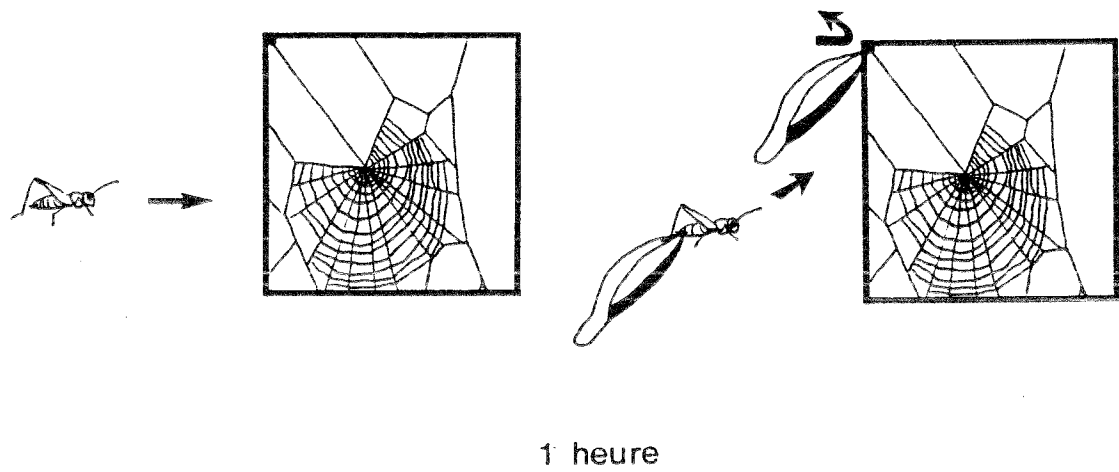


Fig. 7: Toutes les heures, pendant 4 heures, on retire la proie en cours de consommation puis on redonne une proie dans les chélicères.

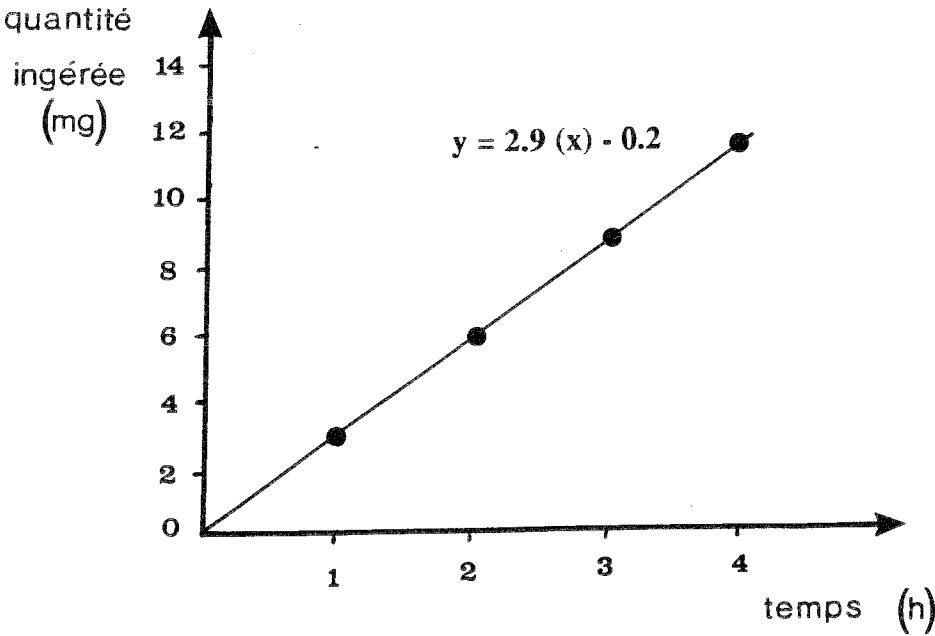


Fig. 8: Evolution des quantités ingérées lors de la prise alimentaire effectuée sur les proies renouvelées.

II) Conséquences des caractéristiques des proies sur la gestion des items

Possibilité théorique de rentabilité d'exploitation des items

Le résultat précédent fait apparaître que les modalités de consommation dépendent de caractéristiques liées au type de proie (larve de grillon et mouche). Or, en terme de quantité ingérée par unité de temps, ces deux modalités d'ingestion n'offrent pas les mêmes possibilités de rentabilité d'exploitation d'un item.

Ainsi, l'évolution logarithmique de la prise alimentaire comme celle observée sur une proie de type larve de grillon, offre des possibilités de gain nutritif supérieur en changeant plutôt de proie pour une autre proie de même type, plutôt qu'en prolongeant la consommation de la première (Fig. 9a).

Par contre, dans la même situation, une évolution linéaire au cours du temps comme celle mise en évidence sur une proie de type mouche, n'offre pas ces possibilités de gain alimentaire. En effet la quantité extraite reste constante quelquesoit l'intervalle de temps considéré pendant la consommation. Le changement de proie avant totale utilisation de la précédente n'apportera pas un gain nutritif supplémentaire (Fig. 9b).

Gestion des items par *Zygiella*

Quand *Zygiella* dispose de plusieurs proies de même type, elle rejette plus rapidement le premier item de type larve de grillon que lorsqu'elle n'a qu'une seule proie à sa disposition. Par contre, elle ne modifie pas sa consommation sur un premier item de type mouche lorsqu'elle a capturé plusieurs mouches simultanément.

Ces conduites sont donc en accord avec les possibilités de rentabilisation qu'offrent les modalités d'ingestion de ces deux espèces proies.

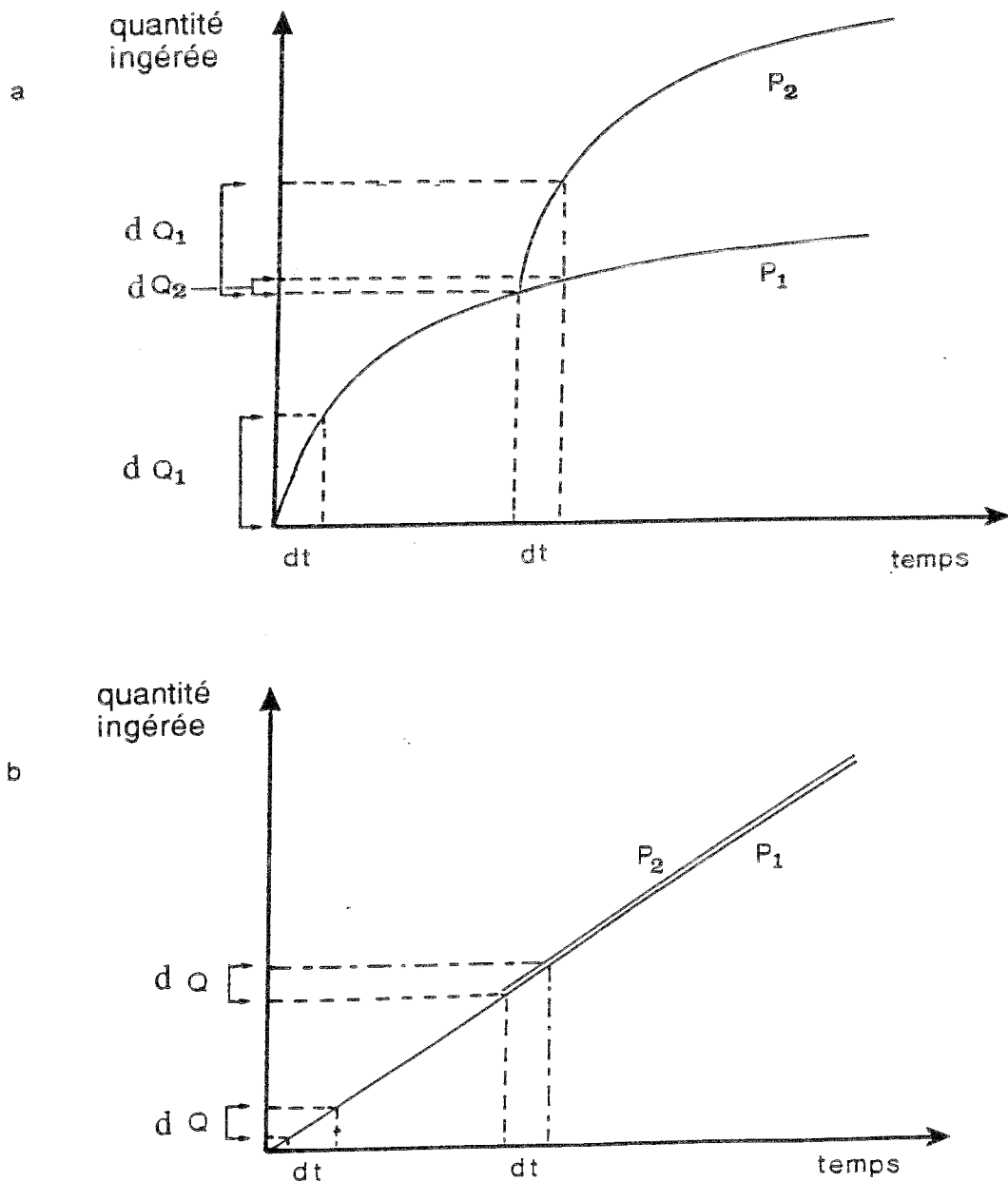


Fig. 9: Courbes théoriques d'ingestion de type *logarithmique* (a) et *linéaire* (b) montrant l'avantage ou l'absence d'avantage d'un changement de proie, pour une proie de même type, lorsque l'animal est en cours de consommation.

Dans le cas de la courbe *logarithmique*, pour un même intervalle de temps (dt), la quantité dQ_1 susceptible d'être extraite en changeant de proie (P_2) est supérieure à la quantité dQ_2 susceptible d'être extraite sur la proie en cours de consommation (P_1).

Dans le cas de la courbe *linéaire*, quelle que soit la proie (P_1 ou P_2), pour un même intervalle de temps (dt), les mêmes quantités dQ sont susceptibles d'être extraites des deux types de proies.

Partie 2

Nous savons, grâce à ces premiers résultats ce que l'araignée est en mesure de réaliser lorsqu'une seule proie se présente dans le piège. Ainsi, l'organisation de la capture est la même, mais des différences apparaissent dans la durée d'expression de certains comportements (morsure, enrobage) en fonction du poids et de l'espèce proie reçue. Il apparaît que la quantité ingérée lors d'une prise alimentaire effectuée sur une mouche est constante au cours du temps alors qu'elle décroît sur une larve de grillon. Ces différences de modalités de consommation dépendent de caractéristiques liées à l'espèce proie.

Les résultats ont révélé les capacités de *Zygiella x-notata* à gérer un ensemble de proies de même type (4 larves de grillon ou 3 mouches) qui arrivent ensemble dans la toile. Les araignées sont susceptibles de tout capturer et commencent en général par manger la première proie capturée. La consommation des autres proies constituant un stock dans la toile, est différée.

Des possibilités de gestion d'un ensemble de proies de même type, qui arrivent de manière échelonnée dans la toile, apparaissent dans le cas où ces proies sont 3 larves de grillon, espacées par un intervalle temporel d'une heure. Dans cette situation, à l'arrivée des seconde et troisième proies, les araignées arrêtent de consommer pour capturer puis elles reprennent la consommation.

Quel que soit le rythme d'arrivée des proies dans la toile (simultanée ou échelonné), les araignées qui ont capturé plusieurs proies, réduisent la durée de consommation d'un premier item si c'est une larve de grillon. Par contre, lorsque plusieurs proies arrivent simultanément, elles ne modifient pas l'exploitation d'un premier item de type mouche. Ces conduites sont en accord avec les possibilités de rentabilité d'exploitation qu'offrent ces items.

Pour compléter ces résultats, il nous faut donc savoir ce que l'araignée réalise lorsque plusieurs mouches se présentent de manière échelonnée dans la toile.

Puis, en connaissant ces données, nous confronterons les araignées à une situation plus complexe: l'interception par la toile de proies de types différents.

Nous comparerons les réponses des araignées lorsque 2 proies, de même type (deux larves de grillon ou deux mouches) ou de types différents (une larve de grillon et une mouche), se présentent de manière échelonnée dans la toile. Cette situation est favorable pour rechercher d'une part, si le type de proie capturée par une araignée en cours de consommation a une influence sur les modalités d'exploitation du premier item, et d'autre part, si le comportement en cours de l'araignée (consommation d'une proie d'un

type donné) a une influence sur les comportements exprimés à l'égard de la nouvelle proie qui se prend dans la toile.

Enfin, pour déterminer la gestion de l'exploitation des items interceptés par la toile dans cette situation, les modalités d'exploitation du premier item mangé par les araignées qui ont eu 2 proies seront comparées à celles du seul item mangé par les araignées qui n'ont eu qu'une proie.

Influence du comportement en cours et du capital en proies sur la capture et les modalités de consommation chez une araignée orbitèle

Version anglaise soumise pour publication par
M.A. SEBRIER, A. PASQUET, & R. LEBORGNE.

Introduction

Les prédateurs "sit-and-wait" qui attendent les proies peuvent être confrontés à des proies (ressources) qui arrivent en groupe sur un court laps de temps (rencontres simultanées) ou successivement sur un laps de temps plus grand (rencontres échelonnées).

Lorsqu'un prédateur capture plusieurs proies arrivant ensemble, il possède des informations immédiates sur la qualité et la quantité des ressources à sa disposition et celles-ci peuvent participer à l'élaboration d'un choix du premier item qui sera consommé. Un tel choix peut permettre une rentabilisation du comportement alimentaire pouvant se traduire par exemple par la réduction du temps de manipulation d'une proie (temps passé à maîtriser et à consommer une proie). En présence de plusieurs proies, cette diminution du temps de manipulation offre la possibilité, en changeant de proie plus rapidement d'augmenter les quantités ingérées par unité de temps (profitabilité) lorsque la proie est abandonnée avant complète exploitation. Ceci a été mis en évidence chez certains invertébrés comme l'insecte aquatique *Ranatra dispar* (Bailey, 1985) ou l'araignée orbitèle *Zygiella x-notata* (Leborgne *et al*, 1991).

Contrairement à la situation précédente, lorsque les proies arrivent de manière espacée dans le temps, le prédateur commence à exploiter la première sans informations immédiates sur la quantité et la qualité des ressources susceptibles de se présenter par la suite. En terme de rentabilisation, si une nouvelle proie se présente alors que le prédateur est en train d'en consommer une, il doit pouvoir en tenir compte pour éventuellement modifier son comportement en décidant par exemple de changer ou non d'item (Lucas & Graphen, 1985).

Certains prédateurs ont cependant la capacité, en cours de manipulation d'une proie, d'en capturer d'autres. Cette faculté apparaît plus souvent chez des animaux dont les temps de maintien de proies sont assez longs (en particulier les espèces ayant une digestion externe) comme certains insectes tels *Notonecta* (Cook & Cockrell, 1978; Giller, 1980), *Ranatra* (Bailey, 1985; Cloarec, 1986), *Antlion larva* (Lucas, 1985, Lucas & Graphen, 1985) et la plupart des araignées qu'elles soient errantes comme *Pardosa* (Nakamura, 1977), *Philodromus* (Haynes & Sisojevik, 1966), ou construisant un piège comme *Cyrtophora* (Lubin, 1980) ou *Zygiella* (Leborgne *et al*, 1991). La plupart de ces études s'intéressent surtout à la consommation d'un ensemble de proies plus qu'aux modifications de l'exploitation des items en fonction des proies disponibles.

Des travaux (Leborgne *et al*, 1991) déjà réalisés chez l'araignée orbitèle *Zygiella x-notata* (Clerck) ont montré qu'elle est capable de capturer plusieurs proies de même type (larves de grillon ou mouches) arrivant dans un court laps de temps dans sa toile, d'en choisir une pour la consommer dans la retraite et de fixer dans la toile celles dont la consommation est différée. Dans cette situation "multi-proies", selon le type de ressources et leurs modalités d'exploitation, il existe une possibilité de réduction de la durée d'exploitation sur une larve de grillon mais pas sur une mouche. Ces résultats ont fait apparaître des différences dans les modalités d'exploitation d'une ressource donnée lorsque les araignées possédaient de l'information au départ sur la disponibilité d'autres ressources du même type.

Par contre, nous avons peu de données sur les possibilités de modification de l'exploitation d'un item lorsque l'animal acquiert, en cours d'exploitation, de l'information sur une autre ressource. Nous savons que (Leborgne *et al*, 1991) les araignées qui reçoivent trois larves de grillon avec un intervalle d'une heure entre chaque, s'arrêtent de manger pour maîtriser et stocker les nouvelles proies dans la toile et reprennent la consommation de la première. Les araignées réduisent alors la durée de consommation du premier item par rapport à la situation proie unique. Mais, dans la même situation, nous n'avons pas d'informations sur les possibilités de modification de l'exploitation d'un premier item de type mouche. De plus, ces tests ne concernaient que des proies de même type. Ce travail complémentaire examine donc les modalités de réponses de l'araignée (capture et exploitation) lorsque celle-ci acquiert pendant l'exploitation d'une première ressource, de l'information sur une nouvelle ressource de même type ou de type différent à celle dont l'exploitation est en cours.

Matériels et méthodes

Araignées et groupes tests

Les araignées utilisées sont des femelles adultes de *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae) prélevées dans la nature. Elles sont élevées individuellement dans des boîtes en plastique (10 x 7 x 2 cm) contenant un coton humide assurant un degré d'hygrométrie constant et fermées par un couvercle permettant l'aération.

Avant les tests, les araignées sont nourries (dans leur boîte) de larves de grillon (*Gryllus campestris*) et de mouches (*Musca domestica*). Pour les tests, elles sont placées individuellement dans des cadres en bois (25 x 25 x 10 cm) fermés de chaque côté par une vitre et dans lesquels elles peuvent construire une toile. Les tests sont réalisés pendant la phase diurne du cycle et les animaux ne sont utilisés qu'une seule fois et pour un seul test.

Les proies utilisées pour les tests sont des larves de grillon (*Gryllus campestris*) et des mouches (*Musca domestica*) de 15 mg + ou - 10%.

6 groupes de 12 individus chacun sont utilisés. Les araignées des groupes contrôles reçoivent une proie (groupe G, une larve de grillon et groupe M, une mouche; Fig.1). Les individus des autres groupes (groupes multi-proies) reçoivent deux proies à une heure d'intervalle (Fig. 1). Comme la consommation d'une proie peut durer entre 2 et 5 heures (Leborgne *et al*, 1991), et comme une fluidification des tissus est préalablement nécessaire avant de la consommer, une heure de délai permet de tester des araignées engagées dans la même phase du comportement alimentaire c'est-à-dire en phase de succion. Les deux proies distribuées sont soit de la même espèce (deux larves de grillon pour le groupe GG ou deux mouches pour le groupe MM) soit d'espèce différente (une larve de grillon puis une mouche pour le groupe GM ou une mouche puis une larve de grillon pour le groupe MG). Chaque proie est pesée individuellement juste avant d'être déposée dans la toile pour le test (balance électronique Sartorius, MP1 207, précise au 1/10^{ème} de mg).

Comportement de capture

Le comportement de capture débute par la mise en alerte de l'araignée (premier mouvement de l'araignée perceptible par l'observateur) lors de l'arrivée de la proie dans la toile. L'araignée quitte sa retraite et va vers la proie qui est maîtrisée par des morsures et de l'enrobage. La proie est ensuite transportée dans la retraite où la consommation commence. La fin de la consommation est marquée par le rejet actif, par l'araignée, des restes hors de la toile (Leborgne *et al*, 1991). Lorsque l'araignée reçoit deux proies, elle laisse la seconde proie sur place dans la toile et retourne consommer la première.

Pour caractériser les modalités de capture en fonction de la situation, nous avons retenu la durée de capture définie par la durée entre la mise en alerte de l'araignée et le début de la consommation. Si l'araignée reçoit deux proies (groupes multi-proies), la durée de capture de la seconde proie est définie par la durée entre la mise en alerte lors de l'arrivée de la seconde proie et la reprise de la consommation de la première proie à laquelle s'ajoute la durée entre le déplacement de l'araignée vers la seconde proie, après rejet des restes de la première proie, et le début de la consommation de la seconde.

Nous retenons la durée d'enrobage qui correspond à la durée pendant laquelle l'araignée dépose de la soie sur la proie.

Nous avons également retenu la durée totale de morsures correspondant à la somme des durées de chaque morsure.

Exploitation des proies

Pour l'étude de l'exploitation du premier item, nous mesurons la durée de consommation et la quantité ingérée sur cet item. La durée de consommation est mesurée entre l'instant où, après capture, l'araignée apparaît immobile dans sa retraite, chélicères plantées dans la proie, et l'instant où elle rejette les restes. La quantité ingérée est obtenue par la différence entre le poids frais de la proie avant dépôt dans la toile et le poids frais des restes rejetés par l'araignée.

La consommation comprend deux phases successives: une phase de succion (l'araignée est immobile, chélicères plantées dans la proie) et une phase de malaxage (les pièces buccales réduisent la proie en boulette). Nous mesurons les durées de ces deux phases.

L'analyse des données est réalisée à partir d'une procédure d'ANOVA un ou deux facteurs selon la situation.

Résultats

D) Comportement de capture

Toutes les araignées capturent la ou les proies qui leur sont présentées. Toutes celles qui reçoivent une seconde proie (4 groupes multi-proies), arrêtent la consommation de la première et capturent la seconde. Lorsque la seconde est maîtrisée, elle est laissée dans la toile et 46 araignées sur 48 reprennent la consommation de la première. Seules deux araignées (appartenant au groupe GG) consomment immédiatement la nouvelle larve de grillon.

Organisation du comportement de capture en fonction de l'espèce proie

Pour cette analyse, nous retenons les situations où les araignées sont engagées dans le même type de comportement et nous comparons l'organisation du comportement de capture en fonction de l'espèce proie reçue.

Dans le cas des araignées à l'affût dans leur retraite et qui reçoivent donc leur première proie, nous comparons les données correspondant à la capture d'une larve de grillon (en regroupant les observations réalisées sur le groupe G et celles réalisées sur la première proie reçue par les araignées des groupes GG et GM) à celles correspondant à la capture d'une mouche (en regroupant les observations réalisées sur le groupe M et celles réalisées sur la première proie reçue par les araignées des groupes MM, MG).

Les résultats (Tab.1) ne font pas apparaître de différence significative entre la durée de capture d'une larve de grillon et celle d'une mouche ($F = 1.3$, N.S.). Cependant, la durée d'enrobage d'une mouche est plus courte que celle d'une larve de grillon ($F = 8.7$, $p < .005$). Le nombre de morsures réalisé sur une mouche est inférieur à celui réalisé sur une larve de grillon ($F = 14.3$, $p < .0003$) bien que les durées totales de morsures sur les deux espèces proies ne soient pas différentes ($F = 1.7$, N.S.). Les larves de grillon sont donc maîtrisées avec deux ou trois morsures courtes alors que les mouches le sont avec une morsure longue.

Dans le cas des araignées qui consomment une première proie et qui reçoivent une seconde proie, nous comparons les données correspondant à la capture d'une seconde proie de type larve de grillon (en regroupant les données obtenues sur la seconde proie des groupes GG et MG) à celles correspondant à la capture d'une seconde proie de type mouche (en regroupant les données obtenues sur la seconde proie des groupes MM et GM).

Les résultats (Tab. 1) font apparaître que pour des durées de capture équivalentes ($F = 0.45$, N.S.), une mouche est enrobée plus longtemps qu'une larve de grillon ($F = 5.6$, $p < .03$) contrairement à ce qui se passe sur les premières proies. La durée de morsure d'une mouche est plus longue que la durée de morsure d'une larve de grillon ($F = 7.22$, $p < .01$) mais les nombres de morsures réalisés sur ces deux espèces proies ne sont pas différents ($F = 0.03$, N.S.). Donc, la durée d'une morsure d'une mouche est plus longue que celle d'une larve de grillon, ce qui va dans le même sens que les résultats obtenus précédemment dans le cas des premières proies.

n	Première proie		Seconde proie	
	Larve de grillon 36	Mouche 36	Larve de grillon 24	Mouche 24
Durée de capture	430.6 (79.4)	329.0 (40.4)	327.7 (39.8)	297.7 (19.9)
Durée d'enrobage	50.6 (34)	31.9 (2.8)	27.0 (4.6)	51.0 (9.0)
Durée de morsure	89.9 (69.5)	109.6 (12.9)	35.7 (3.5)	53.6 (5.6)
Nombre de morsures	1.7 (1)	1.1 (0.3)	1.4 (0.1)	1.4 (0.2)

Table 1: Moyennes (et SE) des durées (s) des composantes de la capture et du nombre de morsures du premier et du second item en fonction du type de proie: larve de grillon ou mouche.

n= nombre d'araignées testées.

L'analyse (Tab. 2) révèle que ces différences de durées d'enrobage et de morsures observées sur la seconde proie reçue sont uniquement liées à la seconde proie et ne dépendent pas du type de proie consommée par l'araignée lorsque la seconde proie se présente ou de l'association des deux types de proies reçues.

	df	Mean square	F	p
a) <i>Durée d'enrobage</i>				
P1	1	1825.33	3.6	.07
P2	1	3816.33	7.47	.009
P1xP2	1	2.08	.004	.95
Erreur	44	510.8	----*	----*
b) <i>Durée de morsure</i>				
P1	1	1302.08	1.1	.3
P2	1	6912	5.86	.0196
P1xP2	1	3400	2.88	.0965
Erreur	44	1178.8	----*	----*

Table 2: Résultats de l'analyse par l'ANOVA du temps passé à enrober (a) et à mordre (b) la seconde proie en fonction de 3 facteurs: type de première proie consommée (P1), type de seconde proie reçue (P2) et combinaison de ces deux facteurs (P1xP2).

---* non calculé.

Ainsi, pour un comportement donné de l'araignée (à l'affût ou consommant une proie), les organisations des comportements de capture sont différentes en fonction de l'espèce proie. Cependant, les différences évoquées ne vont pas dans le même sens selon que, à l'arrivée de la proie, l'araignée est à l'affût (une mouche est mordue moins souvent et enrobée moins longtemps qu'une larve de grillon) ou en cours de consommation (une mouche est mordue moins longtemps et enrobée plus longtemps qu'une larve de grillon). Ceci laisse penser que le comportement en cours de l'araignée intervient également sur l'organisation temporelle de la capture.

Organisation du comportement de capture en fonction du comportement en cours de l'araignée

Pour cette analyse, nous comparons les comportements exprimés, vis-à-vis d'un même type de proie reçue, entre les araignées immobiles à l'affût (il s'agit donc de la première proie) et celles déjà en train de consommer une proie (elles reçoivent alors la seconde proie).

Les résultats (Tab.1) montrent que même si les durées de capture des larves de grillon ne présentent pas de différence significative entre ces deux situations ($F = 1$, N.S.), les durées des activités sur une seconde proie sont plus courtes. Ainsi, les durées d'enrobage ($F = 3.9$, $p < .006$) et les durées de morsures ($F = 16.6$, $p < .0001$) sont plus courtes sur les secondes proies que celles observées sur les premières. Les nombres de morsures réalisés sur les larves de grillon dans les deux situations ne sont pas différents ($F = 2.35$, N.S.).

Comme dans le cas des larves de grillon, les durées de capture des mouches (Tab. 1) ne sont pas différentes entre les deux situations. Les durées de morsures des secondes proies sont plus courtes que celles observées sur les premières proies ($F = 11.2$, $p < .002$) tandis que les nombres de morsures réalisés sur les mouches ne diffèrent pas entre les deux situations ($F = 3.25$, N.S.). Mais contrairement au résultat obtenu avec les larves de grillon, les durées d'enrobage des secondes proies sont plus longues que celles des premières proies ($F = 14.2$, $p < .0004$).

Vis-à-vis d'un même type de proie reçue, il existe donc des différences liées au comportement en cours de l'araignée. Les investissements en durées totales de capture ne sont pas différents que l'araignée soit à l'affût ou en cours de consommation bien que dans ce dernier cas, cette durée de capture soit divisée en deux parties (immobilisation et fixation puis reprise après ingestion de la première proie). Les investissements en durées de morsures sont inférieurs lorsque les proies sont fixées dans la toile. Les investissements en durées d'enrobage, qui dépendent à la fois de l'espèce proie reçue et du comportement en cours de l'araignée (une larve de grillon, fixée dans la toile, est enrobée moins longtemps alors que c'est l'inverse dans le cas d'une mouche), prouvent que la capture d'une seconde proie ne se résume pas simplement à une capture avec un transport différé. L'araignée adapte donc son comportement en fonction du type de proie et du contexte où la proie arrive.

II) Exploitation des proies

Modalités d'exploitation en fonction de l'espèce proie

Pour cette analyse, nous retenons les situations où les araignées ont reçu le même nombre de proies et nous comparons les modalités d'exploitation en fonction de l'espèce proie reçue.

La durée de consommation, la quantité ingérée et les durées des phases de succion et de malaxage sont comparées entre les araignées des deux groupes contrôles qui reçoivent une seule proie, soit une larve de grillon, groupe G, soit une mouche, groupe M.

Les résultats (Tab.3) révèlent que les durées de consommation et les quantités ingérées ne sont pas différentes entre une larve de grillon et une mouche (durées: $F = 0.4$, N.S., quantités: $F = 3.8$, N.S.) bien que la moyenne de la quantité ingérée soit inférieure sur une mouche. Par rapport à la durée totale de consommation, la proportion de chacune des deux phases de consommation est différente selon l'espèce proie (succion: $F = 14$, $p = .001$; malaxage: $F = 21.1$, $p = .0001$): la phase de succion représente 55% du temps de consommation sur une larve de grillon et 93% sur une mouche. L'investissement en temps et le gain quantitatif obtenu sur chaque type de proie n'est pas différent mais les modalités de consommation sont différentes.

Pour les araignées qui reçoivent 2 proies (4 groupes multi-proies), nous comparons la durées de consommation, la quantité ingérée et les durées des phases de succion et de malaxage sur le premier item mangé entre les araignées qui consomment une larve de grillon (regroupement des données obtenues sur la première proie des groupes GG et GM) et celles qui consomment une mouche (regroupement des données obtenues sur la première proie des groupes MM et MG).

Les résultats (Tab. 3) montrent que, comme dans le cas des araignées qui ne reçoivent qu'une seule proie, les durées de consommation ne sont pas différentes entre les deux types de proies ($F = 1.18$, N.S.). Les quantités ingérées sur les mouches sont inférieures à celles ingérées sur les larves de grillon ($F = 14.34$, $p < .0004$). La durée de succion est plus longue et la durée de malaxage plus courte sur les mouches que sur les larves de grillon (succion: $F = 26.2$, $p < .0001$; malaxage: $F = 33$, $p < .0001$).

n	Groupes contrôles		Groupes multi-proies	
	(une seule proie)		(1ère de deux proies)	
	Larve de grillon	Mouche	Larve de grillon	Mouche
	12	12	24	24
Durée de consommation	178.0 (41.2)	188.0 (38.1)	143.0 (35.6)	154.0 (38.0)
Quantité ingérée	13.1 (1.4)	11.9 (1.7)	13.6 (1.2)	11.7 (2.2)
Durée de la phase de succion	98.5 (54.5)	175.0 (45.5)	75.4 (44.9)	139.0 (40.4)
Durée de la phase de malaxage	79.7 (45.3)	13.8 (20.3)	67.2 (41.3)	15.5 (15.3)

Table 3: Moyenne (et SE) de la durée de consommation (min), de la quantité ingérée (mg), des durées des phases de succion et de malaxage (min) du premier item mangé: proie unique dans les groupes contrôles (larve de grillon ou mouche) et première de deux proies dans les groupes multi-proies (larve de grillon et mouche).
n= nombre d'araignées testées.

L'analyse (Tab. 4) montre que ces différences d'exploitation observées entre une larve de grillon et une mouche sont uniquement liées à la première proie consommée et ne dépendent pas du type de proie, larve de grillon ou mouche, capturé pendant la consommation de ce premier item ou l'association des deux proies reçues. Ainsi, les araignées traitent de la même façon une première proie d'espèce donnée, quel que soit le type de la seconde proie capturée pendant la consommation.

	df	Mean square	F	p
a) Quantité ingérée				
P1	1	44.08	13.9	.0006
P2	1	0.003	.001	.974
P1xP2	1	1.4	.44	.51
Erreur	44	3.18	----*	----*
b) Durée de la phase de succion				
P1	1	47880.33	25.7	.0001
P2	1	1323	.71	.4043
P1xP2	1	520.08	.28	.6
Erreur	44	1866.01	----*	----*
c) Durée de la phase de malaxage				
P1	1	31981.69	31.61	.0001
P2	1	31.69	.03	.8603
P1xP2	1	28.52	.03	.8674
Erreur	44	1011.75	----*	----*

Table 4: Résultats de l'analyse par l'ANOVA de la quantité ingérée (a), des durées de succion (b) et de malaxage (c) du premier item mangé par les araignées des groupes multi-proies en fonction de 3 facteurs: type de première proie consommée (P1), type de seconde proie reçue (P2) et combinaison de ces deux facteurs (P1xP2).

----* non calculé.

Modalités d'exploitation en fonction du nombre de proies reçues par l'araignée

Pour une proie de même espèce, nous comparons la durée de consommation, la quantité ingérée et les durées des phases de succion et de malaxage entre les araignées qui ont reçu (groupes multi-proies) et celles qui n'ont pas reçu (groupes contrôles) une seconde proie. En conséquence, nous regroupons les données obtenues sur la première proie des araignées des groupes **GG** et **GM** et nous les comparons aux araignées du groupe **G**. D'autre part, nous regroupons les données obtenues sur la première proie des araignées des groupes **MM** et **MG** et nous les comparons aux araignées du groupe **M**.

Les résultats (Tab.3) font apparaître que lorsque les araignées reçoivent une seconde proie, la durée d'ingestion du premier item est plus courte (larves de grillon: $F = 7.2$, $p < .01$; mouches: $F = 6.4$, $p < .02$) sans réduction significative de la quantité ingérée (larves de grillon: $F = 1.3$, N.S.; mouches: $F = 0.06$, N.S.) par rapport aux araignées des groupes contrôles qui ne mangent que ce type de proie.

Il n'apparaît pas de différences significatives entre les durées des phases de succion et les durées des phases de malaxage des larves de grillon que l'araignée ait reçu ou pas une seconde proie (succion: $F = 1.8$, N.S.; malaxage: $F = 0.7$, N.S.). Cependant, nous pouvons remarquer que chacune de ces durées est inférieure pour les araignées qui ont eu une seconde proie, ce qui pourrait expliquer la différence de durée totale de consommation. Donc, les araignées modifient l'ensemble de la consommation de la première larve de grillon et pas seulement un aspect son exploitation. Les différences entre les durées totales de consommation des mouches sont liées uniquement à la réduction de durée de la phase de succion pour les araignées qui ont eu une seconde proie ($F = 6$, $p < .02$) et pas à celle par malaxage ($F = 0.08$, N.S.) qui, d'ailleurs, est déjà très courte. Donc, après la prise d'informations sur la seconde proie, les araignées réduisent la durée d'exploitation de la première et cette réduction ne dépend pas de la nature de la seconde proie reçue.

Discussion

Zygiella x-notata capture toutes les proies qui arrivent dans sa toile même si elle est engagée dans une consommation. Bien que les deux options soient possibles (abandonner définitivement la première pour passer à la consommation de la nouvelle ou stocker la nouvelle et reprendre l'ingestion de la précédente), 96% des araignées reprennent la consommation de la première proie.

Les durées totales de capture des larves de grillon ou des mouches ne sont pas différentes, cependant les durées des composantes de cette capture sont différentes. Alors que de nombreux travaux réalisés sur d'autres espèces comme *Argiope argentata* (Robinson, 1969; Robinson, 1975), *Argiope aurentia* (Harwood, 1974), *Tegenaria parietina* (Mielle, 1978) ou *Phidippus audax* (Roach, 1987) font apparaître des différences dans l'organisation des actes de la capture en fonction du type de proie, chez *Zygiella*, nous constatons des différences dans la durée des actes sans modification fondamentale de leur organisation.

Quand l'information sur une nouvelle ressource (une proie) est présente avant que l'exploitation d'une première soit engagée (capture simultanée de plusieurs proies), les conséquences sur cette exploitation dépendent du type de proie (réduction de la durée de consommation du premier item de type larve de grillon mais pas de type mouche (Leborgne *et al.*, 1991). Par contre, si la même information est présente lorsque le comportement sur le premier item est déjà engagé (arrivée échelonnée des proies), les conséquences sont les mêmes quel que soit le type de proie (réduction de la durée de consommation du premier item de type larve de grillon ou mouche). Il faut donc admettre que, pour certains types de proies (larves de grillon), les informations concernant d'autres proies disponibles ont les mêmes conséquences sur la consommation (réduction du temps passé à manger), alors que pour d'autres types de proies (mouches), les informations concernant la présence d'autres proies n'ont pas les mêmes conséquences selon la distribution temporelle de celles-ci (réduction ou non du temps passé à manger).

Quel que soit le type de proie (larve de grillon ou mouche), nos résultats (réduction de la durée de consommation du premier item dans les situations multi-proies) sont en adéquation avec le queueing model de Juliano (1986) qui prédit que le moment d'abandonner une proie dépend de la quantité de nourriture disponible. Ceci n'est pas le cas lorsque les araignées ont reçu plusieurs mouches simultanément (Leborgne *et al.*, 1991). Ce type de modèle ne peut pas être considéré comme une règle générale, mais sa validité dépend du type de proie, du type de prédateur et de la situation. Il apparaît

nécessaire de prendre en considération les modalités d'arrivée des proies dans les prédictions de tels modèles.

Les avantages (en terme de quantité ingérée par unité de temps) liés à l'abandon prématuré d'une proie pour une autre dépendent des modalités d'exploitation, et donc comme nous l'avons montré chez *Zygiella* du type de proies, larve de grillon ou mouche (Leborgne *et al*, 1991). Ces deux modalités de consommation sont différentes selon qu'il s'agit d'une mouche (décours linéaire de la consommation) et ou d'une larve de grillon (décours logarithmique de la consommation). Cependant, si les premiers résultats ont été interprétés en terme de bénéfice ou d'absence de bénéfice à raccourcir la durée d'ingestion en fonction des modalités d'exploitation, ces hypothèses sont à compléter puisque sur les mouches, une modification de l'exploitation peut intervenir même si les courbes de consommation n'en montrent pas l'avantage.

Les deux modalités de consommation peuvent générer des différences dans la perception alimentaire du prédateur. Ainsi, une ingestion de type logarithmique correspond à une variation continue des quantités ingérées par unité de temps tandis qu'une évolution linéaire ne présente pas cette variation et correspond à une certaine "monotonie" de l'exploitation de la ressource alimentaire. A partir de ces considérations, nous pouvons suggérer une hypothèse permettant d'expliquer la différence d'exploitation des mouches en fonction de leurs modalités d'arrivée dans la toile (avant ou pendant la consommation de la première proie). Lorsque la proie arrive avant, la consommation se déroule sans que cette "monotonie" soit interrompue alors que lorsqu'elle arrive pendant la consommation, cette "monotonie" est interrompue, ce qui peut alors favoriser le rejet anticipé de la première proie. Les résultats similaires obtenus sur les larves de grillon quelles que soient les modalités d'arrivée dans la toile (réduction de la durée de consommation de la première proie), pourraient être liés à l'absence de "monotonie" de la consommation sur ce type de proie. Cette absence de "monotonie" est d'ailleurs accentuée par l'utilisation successive et en proportions égales des deux modalités de consommation (succion et malaxage de la proie).

Une araignée qui mange une proie peut gérer la consommation de cette dernière en relation avec l'arrivée d'une nouvelle proie et du moment où celle-ci arrive. Les araignées qui sont classiquement reconnues comme évoluant dans des conditions d'approvisionnement hétérogènes en proies dans le temps (Riechert & Luczack, 1982), avec des coûts et des risques importants liés à la construction du piège lorsqu'elles changent de site, possèdent les modalités qui leur permettent en utilisant les informations sur les proies disponibles, de tirer partie des opportunités qui s'offrent à elles.

Références

- BAILEY, P.C.E. 1985: "A prey in the hand", multi-prey capture behaviour in a sit-and-wait predator, *Ranatra dispar* (Heteroptera: Nepidae), the water stick insect. *J. Ethol.* **3**, 2, 105-112.
- CLOAREC, A. 1986: Distance and size discrimination in a water stick insect *Ranatra linearis* (Heteroptera). *J. exp. Biol.*, **120**, 59-77.
- CLOAREC, A. 1991: Handling time and multi-prey capture in a water bug. *Anim. Behav.* **42**, 607-613.
- COOK, R.M. & COCKRELL, B.J. 1978: Predator ingestion rate and its bearing on feeding time and the theory of optimal diets. *J. Anim. Ecol.* **47**, 529-547.
- GILLER, P.S. 1980: The control of handling time and its effects on the foraging strategy of an heteropteran predator, *Notonecta*. *J. Anim. Ecol.* **49**, 699-712.
- HARWOOD, R. H. 1974: Predatory behaviour of *Argiope aurentia* (Lucas). *Am. Midl. Nat.* **91** (1), 130-139.
- HAYNES, D. L; & SISOJEVIC, P. 1966: Predatory behavior of *Philodromus rufus* Walckenaer (Araneae, Thomisidae). *Can. Entomol.* **98**, 113-133.
- JULIANO, S.A. 1989: Queueing models of predation and the importance of contingent behavioural choices for optimal foragers. *Anim. Behav.* **38**, 757-770.
- LEBORGNE, R., PASQUET, A. & SEBRIER, M.A. 1991: Modalities of feeding behaviour in an orb-weaving spider *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae). *Behaviour* **117**, 206-219.
- LUBIN, Y.D. 1980: The predatory behavior of *Cyrtophora* (Araneae: Araneidae). *J. Arachnol.* **8**, 159-185.
- LUCAS, J.R. 1985: Partial prey consumption by antlion larvae. *Anim. Behav.* **33**, 945-958.
- LUCAS, J.R & GRAFFEN, A. 1985: Partial prey consumption by ambush predators. *J. Theor. Biol.* **113**, 455-473.
- MIELLE, D. 1978: Contribution à l'étude du comportement prédateur et des mécanismes de tolérance dans le genre *Tegenaria*. Thèse en Neurobiologie du comportement. Nancy.

NAKAMURA, K. 1977: A model for the functional response of a predator to varying densities based on the feeding ecology of wolf spiders. *Bul. Nat. Inst. Agric. Sci.*, C **31**, 29-89.

RIECHERT, S.E. 1974: Thoughts on the ecological significance of spiders. *Bioscience* **24** (6), 352-356.

RIECHERT, S.E. & LUCZACK, J. 1982: Spider foraging: behavioral responses to prey. In P. N. Witt and J. Rovner, eds. *Biology of Spider Communication Mechanisms and Ecological Significance*. Princeton University Press, Princeton, N. J., 353-384.

ROACH, S.H. 1987: Observations on feeding and prey selection by *Phidippus audax* (Hentz) (Araneae, Salticidae). *Environ. Entomol.* **16**, 1028-1103.

ROBINSON, F.H. 1969: Predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius). *Am. Zool.* **9**, 161-173.

ROBINSON, F.H. 1975: The evolution of predatory behavior in araneid spiders. In: *Function and evolution of behaviour* (G. BAERENDS, C. BEER & A. MANNING, eds). Clarendon Press, Oxford, 292-312.

SEBRIER, M.A. & KRAFFT, B. 1988: Modification du comportement d'ingestion de l'araignée *Zygiella x-notata*: influence d'une proie préalablement capturée sur une proie en cours de consommation. XIème Colloque d'Arachnologie, Berlin, 41-46.

Partie 3

Les résultats précédents ont révélé les capacités de gestion par l'araignée d'un ensemble de proies interceptées par son piège, lorsque ces proies sont de même type et qu'elles arrivent ensemble (partie 1) ou, lorsque ces proies sont de même type ou de types différents et qu'elles arrivent de manière échelonnée (parties 1 et 2).

Cependant, une araignée à l'affût peut être confrontée à l'arrivée quasi-simultanée de plusieurs proies de types différents. Les araignées qui reçoivent simultanément plusieurs proies de même type, choisissent en majorité de commencer par le premier item capturé. Dans cette situation, l'ordre d'arrivée d'un ensemble de proies de même type a une influence sur le choix du premier item consommé. La mise en place d'une situation, dans laquelle un ensemble de proies de types différents est intercepté par la toile, permettra de révéler si l'ordre d'arrivée des proies dans la toile, mais également le type des proies (poids, espèce) interviennent dans la détermination du choix du premier item consommé.

Nous analyserons donc les réponses des araignées lorsque la toile intercepte un ensemble de proies de poids différents (4 larves de grillon, deux de 15 mg et deux de 11 mg), et de proies d'espèces différentes (une larve de grillon et une mouche de 15 mg). Pour déterminer la gestion de l'exploitation des items par les araignées dans cette situation, l'exploitation du premier item mangé est comparée entre les araignées qui ont reçu plusieurs proies et celles qui n'en ont reçu qu'une.

Nous savons par ailleurs que les deux espèces proies choisies sont exploitées avec des modalités différentes (quantité ingérée par unité de temps constantes lors d'une prise alimentaire sur une mouche et décroissante lors d'une prise alimentaire sur une larve de grillon). C'est pourquoi, l'interception par la toile de 2 proies d'espèces différentes (une mouche et une larve de grillon) est une situation favorable permettant de révéler l'influence possible de l'alimentation préalable dans la détermination par l'araignée du premier item mangé.

Un dernier test, présenté à la fin de cette troisième partie mais n'ayant pas été intégré à la publication, apportera une information supplémentaire concernant l'exploitation par les araignées de larves de grillon de poids différents.

Gestion d'un ensemble de proies variées par l'araignée orbitèle *Zygiella x-notata*

Version anglaise soumise pour publication par
M.A. SEBRIER, A. PASQUET, & R. LEBORGNE.

Introduction

Tous les prédateurs sont confrontés à de multiples opportunités lors de la réalisation de leur comportement alimentaire, telles par exemple: où chercher de la nourriture, quelles proies choisir parmi celles disponibles, rester dans une parcelle ou en changer, quand changer? Concernant la sélection des proies, la théorie de l'alimentation optimale prédit que sous certaines conditions, les prédateurs devraient choisir et donc ordonner les proies en fonction de leur profit (gain énergétique net par temps de manipulation, ce dernier incluant les temps de poursuite, de capture et de consommation) afin de consommer les plus rentables. Cette théorie prédit également que les temps de manipulation devraient augmenter avec la diminution de la disponibilité en proies (Charvov, 1976; Pyke et al. for a review; Krebs & Davies, 1991).

L'alimentation des prédateurs sit-and-wait et plus particulièrement de ceux qui utilisent un piège, comme les araignées à toile, dépend du type de proie arrivant dans le piège et de la répartition temporelle de ces arrivées. Les modalités d'utilisation de ces proies prises seront donc importantes pour le devenir de ces prédateurs. Chez les araignées, prédateurs généralistes, si une proie se présente dans la toile, l'araignée, choisira de la conserver ou non; si plusieurs proies arrivent en même temps, elle devra gérer cet ensemble de proies. Bien que plusieurs auteurs aient étudié, chez les araignées, les régimes alimentaires (Kajak, 1978; Nentwig, 1983; 1987; Pasquet & Leborgne, 1990), aucun ne s'est intéressé aux modalités d'utilisation (gestion) d'un ensemble de proies différentes.

Chez l'araignée orbitèle *Zygiella x-notata*, nous savons que, lorsque plusieurs proies identiques (larves de grillon ou mouches) arrivent simultanément dans la toile, l'araignée est capable de toutes les capturer (Leborgne et al., 1991). En général, la

consommation par la première capturée, les autres restant en stock dans la toile. Dans de telles conditions, comparativement à une araignée n'ayant reçu qu'une seule proie, l'araignée passe moins de temps à consommer la première si les proies sont des larves de grillon mais passe le même temps si ce sont des mouches.

De façon complémentaire, la présente étude examine comment l'araignée gère un capital de plusieurs proies différentes. Nous nous sommes plus particulièrement focalisés sur deux questions: 1) lorsque l'araignée reçoit plusieurs proies en même temps, le choix de la première proie consommée dépend-il des caractéristiques des proies capturées (espèce, poids, ordre d'arrivée)?

2) l'alimentation préalable des araignées intervient-elle dans le choix de la première proie qui sera consommée?

Matériels et méthodes

Les araignées utilisées sont des femelles adultes de *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae) prélevées dans la nature. Elles sont maintenues séparément dans des boîtes en plastique (10 x 7 x 2 cm) contenant un coton humide assurant un degré d'hygrométrie constant et fermées par un couvercle permettant l'aération. Elles sont nourries chaque semaine pendant 4 semaines de larves de grillon (*Gryllus campestris*) ou de mouches (*Musca domestica*) selon les groupes testés.

Pour les tests, les araignées sont placées individuellement dans des cadres en bois (25 x 25 x 10 cm) fermés de chaque côté par une vitre. Chaque araignée y est placée juste après avoir consommé une proie de manière à standardiser les individus du point de vu de leur état alimentaire. Lorsque l'araignée a construit une toile, plusieurs proies sont distribuées "simultanément" c'est-à-dire qu'elles sont toutes déposées dans la toile en moins de 10 minutes. Les tests sont réalisés en phase diurne. Chaque araignée n'est utilisée qu'une fois, pour un seul test.

Les proies utilisées lors des tests sont : des larves de grillon (*Gryllus campestris*) de $15 \text{ mg} \pm 10 \%$ (nommée G) ou de $11 \text{ mg} \pm 10 \%$ (nommée g) et des mouches (*Musca domestica*) de $15 \text{ mg} \pm 10 \%$.(nommée M). Les proies sont pesées individuellement (balance électronique Sartorius, MP1 207 précise au 1/10^{ème} de mg) avant d'être déposées dans la toile.

Afin d'étudier l'influence de l'ordre d'arrivée des proies, du poids des proies, de l'espèce proie et de l'alimentation préalable des araignées, deux tests sont réalisés (les modalités utilisées pour les différents groupes lors de ces tests sont rassemblées dans le tableau 1).

Test 1: les araignées reçoivent 4 proies de même espèce mais de deux poids différents

Quatre groupes expérimentaux de 15 araignées sont utilisés. Dans 2 groupes "multi-proies" (1 et 2), les araignées reçoivent chacune 4 larves de grillon, deux de 15 mg et deux de 11 mg (Fig. 1). Ces deux groupes diffèrent par la succession d'arrivée des proies dans la toile. Pour le groupe 1, les araignées reçoivent les larves de grillon dans l'ordre G,g,G,g. Pour le groupe 2, elles reçoivent les larves de grillon dans l'ordre g,G,g,G.

Dans les deux groupes contrôles, les araignées ne reçoivent qu'une seule proie (Fig. 1): dans le groupe 3, elles reçoivent une larve de grillon de 15 mg (G) et dans le groupe 4, elles reçoivent une larve de grillon de 11 mg (g).

Test 2: les araignées reçoivent 2 proies de même poids mais de deux espèces différentes

Quatre groupes expérimentaux de 12 araignées sont utilisés (Fig. 2). Dans deux groupes "multi-proies", les araignées reçoivent 2 proies, une larve de grillon (G) et une mouche (M). Le nombre de proies réduit ici à 2 est lié à la difficulté de déposer des mouches dans la toile. Ces deux groupes diffèrent par la succession d'arrivée des proies dans la toile. Pour le groupe 5, les araignées reçoivent les proies en succession G,M. Pour le groupe 6, elles reçoivent les proies en succession M,G.

Dans deux groupes contrôles, les araignées ne reçoivent qu'une seule proie. Dans le groupe 7, elles reçoivent chacune une larve de grillon de 15 mg (G) et dans le groupe 8, elles reçoivent chacune une mouche de 15 mg (M).

Pour les deux groupes 5 et 6, avant les tests, les araignées ne sont nourries qu'avec un seul type de proie: des larves de grillon et ceci pendant au moins 4 semaines (elles reçoivent 2 à 3 proies chaque semaine). La dernière proie mangée avant la mise en cadre est soit une larve de grillon soit une mouche. Pour l'étude de l'influence possible de l'alimentation préalable sur le choix de la première proie consommée lorsque l'araignée en reçoit plusieurs, 2 autres groupes de 8 araignées sont constitués (groupes 9 et 10, Fig. 2). Dans ces deux derniers groupes, avant les tests, les araignées sont nourries de la même façon avec des larves de grillon et des mouches (elles reçoivent chacune de ces deux proies à chaque nourrissage) mais la dernière proie mangée avant la mise en cadre est soit une larve de grillon soit une mouche. Les araignées du groupe 9 reçoivent les proies dans la succession G,M et celles du groupe 10 les reçoivent dans la succession M,G. Ces deux groupes ne sont réalisés que pour obtenir des données sur le choix de la proie consommée en premier par les araignées lorsqu'elles en reçoivent plusieurs.

Pour l'étude de l'exploitation du premier item, nous mesurons la durée de consommation et la quantité ingérée sur cet item. La durée de consommation est définie par la durée entre le moment où, après capture, l'araignée apparaît immobile dans sa retraite avec la proie dans les chélicères et le moment où les restes de la proie sont spontanément rejetés. La quantité ingérée est obtenue par la différence entre le poids frais de la proie avant dépôt dans la toile et le poids frais des restes rejetés par l'araignée. Au cours de la consommation existent deux phases successives: une ingestion par succion (digestion externe par l'araignée qui est alors immobile avec la proie dans les chélicères) puis, une consommation avec malaxage (les pièces buccales réduisent la proie en une boulette). Les durées de ces deux phases ont été mesurées.

Résultats

Dans les deux tests (proies de poids différents, proies d'espèces différentes), les araignées maîtrisent toutes les proies dans l'ordre où elles sont distribuées dans la toile. Lorsque toutes ces proies sont fixées sur leur lieu de capture, elles en prennent une qu'elles transportent à la retraite pour consommation immédiate.

Groupes	Alimentation préalable	Dernière proie mangée	Test	n	1ère proie mangée = 1ère capturée	G
1	G / g	G / g	G,g,G,g	15	3	7
2	G / g	G / g	g,G,g,G	15	10	3
3	G / g	G / g	G	15		
4	G / g	G / g	g	15		
5	G	G	G,M	6	3	3
		M	G,M	6		
6	G	G	M,G	6	9	3
		M	M,G	6		
7	G	G	G	6		
		M	G	6		
8	G	G	M	6		
		M	M	6		
9	G / M	G	G,M	4	4	4
	G / M	M	G,M	4		
10	G / M	G	M,G	4	4	4
	G / M	M	M,G	4		

Table 1: Détails des tests et des résultats pour les différents groupes.

G = larve de grillon de 15 mg. g = larve de grillon de 11 mg. M = mouche de 15 mg.
n = nombre d'araignées testées.

Test 1: araignées recevant 4 proies de même espèce mais de deux poids différents: larves de grillon de 15 mg (G) et de 11 mg (g).

A) Ordre de consommation des 4 proies

En présence de 4 proies de 2 poids différents, si la succession des consommations était aléatoire, 6 combinaisons seraient équiprobables. Sur l'ensemble des 30 araignées testées (cumul des 2 groupes multi-proies), l'analyse de la répartition des araignées réalisant chacune de ces combinaisons (Tab. 2) montre que celle-ci n'est pas homogène (Test du X^2 , $X^2 = 26$, $p < .001$). Ces effectifs pour les différentes combinaisons montrent que l'ordre g,G,G,g est préférentiel. Les quantités totales ingérées et les durées totales de consommation sur l'ensemble des 4 proies (Tab. 2), ne laissent cependant pas apparaître de différence significative entre ces 6 combinaisons (Test de Kruskal et Wallis, durées des consommations, $H = 4,82$, N.S, quantités ingérées, $H = 4,05$, N.S.). Ainsi, cette combinaison préférentielle (g,G,G,g) n'apporte pas aux araignées qui l'ont choisie un bénéfice en énergie et/ou en temps supérieur aux autres combinaisons.

Combinaisons	G,G,g,g	G,g,G,g	g,g,G,G	g,G,g,G	g,G,G,g	G,g,g,G
N	5	4	2	3	15	1
Durées des consommations (min)	773.5	567.5	597.5	605	617.5	618
	565-820	527-640	*	541-622	587-653	*
Quantités ingérées (mg)	44.8	44.4	46.7	45.6	46.8	48.5
	41.9-47.6	41.3-47.7	*	42.9-45.9	45.6-48.3	*

Table 2: Médianes et quartiles des durées totales de consommation et des quantités totales ingérées sur l'ensemble des 4 larves de grillon mangées, en fonction de l'ordre avec lequel elles ont été consommées.

N = nombre d'araignées qui réalisent chaque combinaison.

* non calculé ($N < 3$)

B) Choix de la première proie consommée

Lorsqu'après capture, les 4 proies sont fixées dans la toile, l'araignée en choisit une et la ramène dans sa retraite où elle commence la consommation. Lorsque les proies sont distribuées selon la combinaison G,g,G,g (groupe 1) les araignées commencent indifféremment par l'un ou l'autre de ces 2 types de proies. Sur les 15 araignées testées, 3 commencent par la 1ère larve capturée (G), 3 par la 2ème (g), 4 par la 3ème (G), 5 par

la 4ème (g). Par contre, dans le groupe 2 où l'arrivée des proies est g,G,g,G, un plus grand nombre d'araignées commence par la première larve (g) capturée (10/15) alors qu'une seule commence par la 2ème capturée (G), 2 par la 3ème (g) et 2 par la 4ème (G). La comparaison des 2 groupes montre qu'il y a significativement plus d'araignées dans le groupe 2 qui choisissent la première proie capturée pour commencer la consommation que dans le groupe 1 (Test du X^2 , $X^2 = 6.64$, $p < .001$). Les répartitions des choix exprimés sur les autres proies ne diffèrent pas significativement entre les deux groupes.

Lorsque les proies arrivent dans la succession G,g,G,g, (groupe 1) les araignées ne marquent pas de préférence pour l'une ou l'autre de ces proies en fonction de leur poids. Sur les 15 araignées, 7 choisissent en premier une proie de 15 mg et 8 choisissent une proie de 11mg. Par contre, lorsque les proies arrivent dans la succession g,G,g,G (groupe 2), la plupart des araignées choisissent une proie de 11mg (12/15). Cependant, la comparaison de la répartition observée entre ces deux groupes ne fait pas apparaître de différence significative entre les nombres d'araignées qui choisissent en premier une proie de 11 mg (Test du X^2 , $X^2 = 2.4$, N.S.).

Nous avons montré par ailleurs (Leborgne *et al.*, 1991) que parmi des araignées recevant 4 larves de grillon de même poids (15 mg, G,G,G,G) un plus grand nombre d'araignées choisissent de commencer leur consommation par la première proie capturée (7/12, Test du X^2 , $X^2 = 7.2$, $p < .01$). En comparant ces résultats à ceux présentés ici, il apparaît qu'il y a significativement plus d'araignées qui commencent par la première proie capturée lorsque ces 4 proies sont de même poids que lorsque ces proies sont de poids différents et en succession G,g,G,g (Test du X^2 , $X^2 = 4.2$, $p < .05$). De plus, comme dans le groupe 2 (g,G,g,G), plus d'araignées choisissent la première proie capturée, l'ensemble des résultats met en évidence, pour ce choix de la première proie consommée, l'influence combinée de l'ordre des captures et du poids des proies (avec ici, une préférence pour les larves de grillon de 11 mg).

C) Exploitation de la première proie consommée (Tab. 3)

Comparativement aux araignées n'ayant reçu qu'une seule proie (groupes 3, 4), les araignées ayant reçu 4 larves de grillon (groupes 1 et 2) réduisent (par rapport à des proies de même poids) leur durée totale d'ingestion sur la première proie consommée (réduction de 25% pour les larves de grillon de 15 mg ou réduction de 32% pour les larves de grillon de 11 mg). Cependant, seule la réduction sur les larves de 11 mg est significative.

Comparativement aux araignées n'ayant reçu qu'une seule proie (groupes 3, 4), on note, bien que les différences ne soient pas significatives, que les araignées ayant reçu 4 proies (groupes 1 et 2) réduisent la durée de la phase de succion (réduction de 24% sur les larves de grillon de 15 mg et réduction de 35% sur ceux de 11mg). On note également une réduction de la durée du malaxage de 38% sur les larves de 15 mg et significativement de 25% sur celles de 11 mg.

Comparativement aux araignées n'ayant reçu qu'une seule proie (groupes 3, 4), les araignées ayant reçu 4 larves de grillon (groupes 1 et 2) réduisent significativement la quantité ingérée sur la première proie consommée si c'est une larve de 11 mg mais celles qui consomment en premier une larve de 15 mg ne présentent pas une telle réduction.

proie mangée:	Durée de consommation (min)	Quantité ingérée (mg)	Durée de la phase de succion (min)	Durée de la phase de malaxage (min)
Larve de grillon de 15 mg				
Proie unique dans les groupes contrôles (n=15)	210 185-265	14.2 13.3-14.8	130 61.2-207.5	75 48.7-103.7
Première proie dans les groupes multi-proies (n=10)	165 148-215	13.7 12.8-14.2	95 60-125	50 30-60
Comparaison	N.S. U = 46	N.S. U = 44.5	N.S. U = 57	N.S. U = 39.5
Larve de grillon de 11 mg				
Proie unique dans les groupes multi-proies (n=15)	172 150-218.7	11 10.4-11.2	120 68.7-175	60 36.2-90
Première proie dans les groupes multi-proies (n=20)	122 98.5-166.5	10.3 9.7-10.9	77.5 44-120	45 27.5-70
Comparaison	p<.02 U = 65.5	p<.02 U = 77	N.S. U = 103.5	p<.01 U = 97

Table 3: Comparaisons de la durée de consommation, de la quantité ingérée, des durées de succion et de malaxage sur la première proie mangée entre les araignées des groupes contrôles et celles des groupes multi-proies.

Proie unique dans les groupes contrôles: les araignées consomment la seule proie reçue, soit une larve de grillon de 15 mg, soit une larve de grillon de 11 mg.

Première proie dans les groupes multi-proies: les araignées reçoivent 4 larves de grillon, deux de 15 mg et deux de 11 mg. La première proie mangée est soit une larve de 15 mg soit une larve de 11 mg.

Les médianes et les quartiles sont indiqués. NS: Mann-Whitney U test, non significatif.

Test 2 : araignées recevant 2 proies de même poids mais d'espèces différentes: larves de grillon (G) et Mouche (M) de 15mg.

A) Choix de la première proie consommée

Lorsque les araignées sont nourries au préalable pendant 4 semaines uniquement de larves de grillon, dans les deux groupes 5 et 6, 9 araignées sur 12 choisissent la mouche. Ainsi, si on tient compte de l'ordre d'arrivée des proies, un plus grand nombre d'araignées du groupe 6 (M puis G) choisit la première proie capturée comparativement à celles du groupe 5 (G puis M) (Test du X^2 , $X^2 = 6$, $p < .02$). Si l'on tient compte de la dernière proie consommée juste avant le test, il y a autant d'araignées qui choisissent une proie différente que d'araignées qui choisissent une proie équivalente (12/24). Les araignées manifestent une préférence pour une espèce proie, la mouche, quelle que soit la chronologie d'arrivée des proies dans la toile et la dernière proie mangée. Les araignées manifestent une préférence pour l'espèce proie la moins souvent consommée.

Lorsque les araignées sont nourries au préalable de manière équivalente avec les 2 types de proies, que les proies arrivent dans l'ordre G, M ou M, G (groupes 9 et 10), 4 araignées sur 8 dans chaque groupe choisissent la première proie capturée. Cependant, parmi les 8 araignées ayant reçu une larve de grillon comme dernière proie juste avant le test, 7 commencent par la mouche et parmi les 8 ayant reçu une mouche, 7 commencent par la larve de grillon. L'espèce proie consommée juste avant le test détermine donc le choix de la première proie consommée avec une préférence de l'araignée pour une proie d'espèce différente.

B) Exploitation de la première proie consommée (Tab. 4)

Comparativement aux araignées n'ayant reçu qu'une seule proie, (groupe 7 et 8), les araignées ayant reçu 2 proies (groupes 5 et 6), réduisent la durée de consommation sur la première mangée si c'est une larve de grillon mais pas si c'est une mouche.

Comparativement à la durée de succion des araignées n'ayant reçu qu'une seule proie, la durée de succion des araignées en ayant reçu deux ne diffère pas, que la première proie consommée soit une larve de grillon ou une mouche. Par contre, par rapport aux araignées n'ayant reçu qu'une seule proie, pour les araignées qui ont reçu 2 proies, la durée de malaxage est réduite de façon significative sur la première proie consommée si c'est une larve de grillon mais pas si c'est une mouche.

Que la première proie consommée soit une larve de grillon ou une mouche, il n'apparaît aucune différence significative entre la quantité ingérée sur cette première proie et la quantité ingérée sur le même type de proie par les araignées n'en ayant reçu qu'une seule (groupes 7 et 8).

proie mangée:	Durée de consommation (min)	Quantité ingérée (mg)	Durée de la phase de succion (min)	Durée de la phase de malaxage (min)
Larve de grillon de 15 mg				
Proie unique dans les groupes contrôles (n=10)	285 240-385	13.9 13.1-14.3	195 150-300	100 80-113
Première proie dans les groupes multi-proies (n=6)	190 180-240	14 13.7-14.7	139.5 98-240	51 40-61
Comparaison	p<.05 U = 10	N.S. U = 24.5	N.S. U = 20.5	p<.05 U = 9
Mouche de 15 mg				
Proie unique dans les groupes contrôles (n=10)	222.5 180-310	13.4 12.7-13.8	206 180-300	6.5 0-13
Première proie dans les groupes multi-proies (n=18)	182.5 160-255	13.1 12-13.7	182.5 160-240	0 0-10
Comparaison	N.S. U = 66.5	N.S. U = 76.5	N.S. U = 69	N.S. U = 65.5

Table 4: Comparaisons de la durée de consommation, de la quantité ingérée, des durées de succion et de malaxage sur la première proie mangée entre les araignées des groupes contrôles et celles des groupes multi-proies.

Proie unique dans les groupes contrôles: les araignées consomment la seule proie de 15 mg reçue, soit une larve de grillon, soit une mouche.

Première proie dans les groupes multi-proies: les araignées reçoivent 2 proies de 15 mg, une larve de grillon et une mouche. La première proie mangée est soit une larve de grillon soit une mouche.

Les médianes et les quartiles sont indiqués. NS: Mann-Whitney U test, non significatif.

Discussion

Les araignées sont capables d'effectuer des discriminations parmi les proies qui arrivent dans leur piège (Robinson, 1969; Harwood, 1974; Mielle, 1978; Endo, 1988), les résultats de nos tests montrent qu'en plus, les araignées *Zygiella x-notata* sont capables d'exploiter un ensemble de proies en tenant compte d'un ensemble de paramètres. En effet, lorsque *Zygiella x-notata* reçoit simultanément plusieurs proies, le choix de la proie qui sera consommée en premier dépend de l'ordre d'arrivée des différentes proies, des espèces proies, du poids de ces proies mais également de l'alimentation préalable de l'araignée. Ceci souligne que par rapport à un type de proie donné, le comportement de l'araignée dépend du contexte dans lequel se présente cette proie.

Lorsque les araignées reçoivent plusieurs larves de grillon de poids différents, la durée de consommation est nettement réduite sur la première larve consommée comparativement à la durée de consommation des araignées n'ayant reçu qu'une seule proie. Ce résultat confirme celui obtenu antérieurement alors que les araignées recevaient 4 larves de grillon de même poids (Leborgne et al., 1991). La réduction de la durée totale de consommation de la première proie permet d'abandonner plus rapidement le premier item pour passer à la consommation d'un autre. Ceci doit permettre d'accroître la rentabilité de l'exploitation de l'ensemble des proies car, comme nous l'avons montré par ailleurs (Leborgne et al., 1991), sur une larve de grillon l'évolution des quantités ingérées au cours du temps est de type logarithmique. Si on assimile les proies disponibles dans la toile à des parcelles de nourriture, leur exploitation par l'araignée rejoint les conduites prédites par les modèles de l'alimentation optimale (Charnov, 1976; Pyke et al., 1977; Krebs & Davies, 1991).

Une larve de grillon de poids déterminé est donc, en terme de quantité ingérée et de durée totale de consommation, exploitée de façon plus rentable par les araignées ayant reçu plusieurs proies que par les araignées n'en ayant reçu qu'une seule de même type. Ceci relativise donc la valeur des proies comme le suggère Sih (1980): "prey items should be defined not by their spacial boundaries as perceived by an ecologist. An item's value should be its maximum possible net intake by time rather than the intake rate from consuming an entire item."

Comparativement aux araignées n'ayant reçu qu'une seule proie, les araignées recevant simultanément deux proies d'espèces différentes (une mouche et une larve de grillon), réduisent la durée de consommation de la première proie mangée si celle-ci est une larve de grillon mais pas si c'est une mouche. Ce résultat confirme également celui

obtenu avec des araignées recevant un ensemble de proies équivalentes (Leborgne et al., 1991), et rejoint aussi les conduites prédites par les modèles de l'alimentation optimale, car la consommation d'une mouche suit un décours linéaire au cours du temps (Leborgne et al., 1991). De plus l'ensemble de ces résultats montrent que lorsque plusieurs proies sont capturées simultanément, après le choix du premier item, son exploitation n'est pas influencée par les caractéristiques des autres proies stockées dans la toile.

En fonction du type de proie précédemment consommée, lors des tests, *Zygiella x-notata* choisit de préférence une proie d'espèce différente. Ceci correspond à une diversification du régime alimentaire, comme elle existe chez d'autres espèces. Par exemple, l'araignée vagabonde *Pardosa ramulosa* (Lycosidae) consommerait les proies disponibles en proportions telles que la proportion des acides aminés essentiels dont elle a besoin soit optimisée (Greenstone, 1979). Le gain énergétique n'est donc pas le seul critère susceptible d'être pris en compte par l'animal, la proportion des nutriments essentiels est une contrainte supplémentaire qui peut orienter les choix lors de la réalisation du comportement alimentaire (Pulliam, 1975).

L'exploitation d'un ensemble de proies différentes par *Zygiella x-notata* n'est donc pas quelconque dans la mesure où ces proies ne sont pas nécessairement consommées dans l'ordre de leur arrivée dans la toile. Ce prédateur prend en compte de multiples éléments lorsqu'il choisit un item et l'exploite, il utilise des informations concernant les proies disponibles (poids, espèce) et gère son comportement également en fonction de son propre état (proies consommées au préalable). Ces possibilités de gestion d'un ensemble de proies lui offre la possibilité de profiter au mieux des proies présentes et de ce fait permet à plus long terme une meilleure autoconservation. Ces capacités sont essentielles pour des prédateurs qui, comme les araignées, sont reconnus comme évoluant dans des conditions de faible disponibilité en proies (Riechert, 1974).

Références

- CHARNOV, E.L. 1976: Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* **9**, 129-136.
- ENDO, T. 1988: Patterns of prey utilization in a web of orb-weaving spider *Araneus pinguis* (KARSCH). *Res. Popul. Ecol.* **30**, 107-121.
- GREENSTONE, M. H. 1979: Spider feeding behaviour optimises dietary essential amino-acid composition. *Nature* **282** (5738), 501-503.

HARWOOD, R. H. 1974: Predatory behaviour of *Argiope aurentia* (Lucas). Am. Midl. Nat. **91** (1), 130-139.

KAJAK, A. 1978: Analysis of consumption by spiders under laboratory and field conditions. Ekol. Pol. **26** (3), 409-427.

KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. 1991: Behavioural ecology, an evolutionary approach, 3rd edition, Blackwell Scientific Publication.

LEBORGNE, R., PASQUET, A. & SEBRIER, M.A. 1991: Modalities of feeding behaviour in an orb-weaving spider *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae). Behaviour **117**, 206-219.

MIELLE, D. 1978: Contribution à l'étude du comportement prédateur et des mécanismes de tolérance dans le genre *Tegenaria*. Thèse en Neurobiologie du comportement. Nancy.

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

NENTWIG, W. 1987: The prey of spiders. In: Ecophysiology of spiders (W. Nentwig, ed.). Springer Verlag (Berlin), 249-263.

PASQUET, A. & LEBORGNE, R. 1990: Prey capture efficiency and prey selection from insects intercepted by trap in four orb-weaving spider species. Acta Oecologia **11** (4), 513-523.

PULLIAM, R. H. 1975: Diet optimization with nutrient constraints. Am. Nat. **109**, n° 970, 765-768.

PYKE, G.H., PULLIAM, H.R. & CHARNOV, E.L. 1977: Optimal foraging: a selective review of theory and tests. The Quantitative Review of Biology **52**, 137-154.

RIECHERT, S.E. 1974: Thoughts on the ecological significance of spiders. Bioscience **24** (6), 352-356.

ROBINSON, M.H. 1969: Predatory behaviour of *Argiope argentata* (Fabricicus). Am. Zool. **9**, 161-173.

SIH, A. 1980: Optimal foraging: partial consumption of prey. Am. Nat. **116**, 281-290.

Annexe 2

Comparaison des quantités pondérales ingérées en début de consommation entre des larves de grillon de 11 mg et de 15 mg

Introduction

Lorsqu'elles disposent de larves de grillon de 11 et 15 mg, 2/3 des araignées commence par manger une proie de 11 mg ce qui montre qu'elles discriminent ces deux catégories. Nous nous sommes interrogés sur l'existence possible d'un avantage à commencer la consommation par une larve de 11 mg.

Nous savons que la quantité de nourriture ingérée suit un décours logarithmique lors d'une prise alimentaire sur une proie de ce type et, ceci, quel que soit son poids. Nous avons montré que les proportions ingérées sur ces deux types de proies ne diffèrent pas de manière significative (partie 1, Leborgne et al., 1991) ce qui signifie, qu'en terme de rentabilité d'exploitation (quantité ingérée par unité de temps si l'on considère l'ensemble de la consommation), il n'y a pas de différence significative entre ces deux types de proies. Cependant, même si la différence n'est pas statistiquement significative, la valeur de la proportion ingérée sur les larves de grillon de 11 mg pendant la première demie-heure de consommation est toujours supérieure à celle obtenue sur les larves de grillon de 15 mg (partie 1, Leborgne et al., 1991, Fig. 3).

Cette constatation et puis, le fait que les araignées, après capture de 4 larves de grillon de poids différents, commencent préférentiellement par une larve de 11 mg nous amène à suggérer une hypothèse. Ces deux types de proies sont en outre séparés par une mue d'écart ce qui pourrait engendrer une différence dans la quantité de parties chitinisées. Si la digestion des tissus avant prélèvement de nourriture sur une proie de 15 mg, nécessite un temps plus long que sur celle de 11 mg, une des conséquences est une prise de nourriture par succion plus tardive. Dans ce cas, commencer à manger une proie de 11 mg permettrait aux araignées de récupérer de l'énergie plus rapidement. Pour le savoir, il suffit de comparer les quantités ingérées sur des larves de grillon de 11 et 15 mg en début de consommation.

Matériel et méthode

2 groupes de 15 araignées chacun sont constitués. Les araignées du premier groupe reçoivent chacune une larve de grillon de 15 mg et celles du deuxième groupe une larve de grillon de 11 mg. Après capture, lorsque l'araignée est immobile au contact de la proie, on la laisse consommer pendant 15 min, puis on retire la proie avec une pince. La proie est alors pesée, et on détermine la quantité ingérée par différence avec le poids frais de la proie au départ.

Résultat

	Larve de 11 mg (n=15)	Larve de 15 mg (n=15)
Quantité ingérée (mg)	3.5 (3/4)	2.5 (2.05/2.8)

Tab.2: Valeurs des médianes (et des quartiles) des quantités extraites après 15 min de consommation sur des larves de grillon de 11 mg et 15 mg.
n= nombre d'araignées testées dans chaque lot.

Le résultat (Tab. 2) montre, qu'après 15 min de consommation, la médiane de la quantité ingérée sur une larve de 11 mg est supérieure à celle obtenue sur une larve de 15 mg (Test de Mann & Whitney, $z = -2.64$, $p < .009$).

Conclusion

Les araignées qui commencent par une proie de 11 mg en tirent plus partie, en terme de quantité ingérée après 15 min de consommation, que celles qui débutent par une proie de 15 mg. Ce résultat renforce la nécessité de connaître les modalités de consommation d'une proie pour comprendre les choix et les compromis faits par les animaux dans des situations plus complexes comme lors de captures multiples de proies.

La rentabilité d'exploitation d'un item de type donné (quantité de nourriture extraite par unité de temps) dépend des caractéristiques de cet item, mais elle peut être modifiée par la présence d'autres proies dans la toile (par exemple, une larve de grillon est exploitée de manière plus rentable lorsque l'araignée a capturé d'autres proies). C'est pourquoi, la rentabilité d'exploitation d'une proie pourrait être définie comme la quantité extraite par unité de temps en consommant la proie entière ou, dans le cas d'une proie dont cette quantité varie (comme celle observée sur les larves de grillon), elle pourrait dépendre aussi de la quantité extraite à un moment particulier de la consommation (en début par exemple).

Partie 4

L'ensemble des résultats révèle que, par rapport aux proies interceptées par le piège, les réponses des araignées dépendent du type, de la quantité mais aussi de la chronologie d'arrivée de l'ensemble des proies, ceci constituant un ensemble de fluctuations du milieu, indépendant du comportement des araignées. Les résultats montrent également que, par rapport à une même disponibilité en proies, les conduites des araignées dépendent de leur comportement en cours ainsi que de leur expérience alimentaire vis-à-vis des proies interceptées.

Le comportement de l'araignée est une réponse à l'intégration d'un certain nombre d'éléments du milieu et de caractéristiques propres à lui-même, ce qui implique qu'il doit exister des mécanismes qui permettent la réalisation d'un comportement à un moment donné.

Cette dernière partie est orientée vers l'aspect mécanisme des conduites observées, et plus particulièrement dans celles mises en oeuvre dans la gestion de la durée de consommation d'une proie. En effet, quel que soit le type des proies capturées et leur rythme d'arrivée dans la toile, les tests réalisés ont montré que les araignées qui ont capturé au moins deux proies réduisent la durée de consommation du premier item mangé lorsque c'est une larve de grillon. Ces conduites offrant des possibilités de rentabilité d'exploitation sur ce type de proie, nous avons choisi de nous intéresser au mécanisme pouvant intervenir dans la détermination de la durée d'ingestion.

Chez ces prédateurs, la durée d'ingestion d'une proie est relativement longue (de 3 à 5 heures, sur des proies de 15 mg) étant donné leur mode de digestion. Pour expliquer un ou le mécanisme impliqué dans la détermination de la durée de consommation d'une proie de ce type, nous avons donc formulé deux hypothèses:

- la réduction de la durée de consommation d'une première proie de type larve de grillon lorsque l'araignée a capturé au moins une autre proie, est une conséquence de la perception d'au moins une autre proie stockée dans la toile pendant la consommation.

- cette modification d'exploitation résulte des événements liés à la capture d'une proie supplémentaire. Dans ce cas, la présence de cette proie après sa capture, n'est plus nécessaire à la modification de l'exploitation du premier item.

Pour choisir entre ces deux hypothèses, il faut subtiliser une proie préalablement capturée et stockée dans la toile par l'araignée, en prenant soin de vérifier que, la manipulation de la toile nécessaire au prélèvement de cette proie n'engendre pas, à elle seule, de modification dans l'exploitation du premier item.

Pour cela, nous allons donner à un groupe d'araignées une seule proie et à un autre groupe deux proies. Dans le groupe qui reçoit deux proies, pour une partie des araignées, on laisse la seconde proie dans la toile, et pour l'autre partie, on retire la seconde après sa capture et la reprise de la consommation de la première. Puis, l'exploitation du premier item mangé par les araignées dont la deuxième proie est retirée de la toile est comparée d'une part, à celle du même type de proie mangée par les araignées n'en n'ayant reçu qu'une et d'autre part, à celle du premier item mangé par les araignées ayant reçu deux proies, mais dont la seconde est laissée dans la toile.

Cette étude est abordée dans la publication qui suit, intitulée "Influence of prior experience on prey consumption behaviour in the spider *Zygiella x-notata*".

Influence of prior experience on prey consumption behaviour in the spider *Zygiella x-notata*

M.A. SEBRIER and B. KRAFFT

Laboratoire de Biologie du Comportement, U.R.A. C.N.R.S. 1293, Université de Nancy I, B.P. 239, F-54506 Vandoeuvre les Nancy Cedex, France

Received 15 October 1992, accepted 2 September 1993

When the spider *Zygiella x-notata* had the opportunity to capture and store a prey during ingestion of a first item, it reduced its subsequent feeding time for the first prey (LEBORGNE et al. 1991). To test whether feeding time reduction was due either to the perception of the second prey during ingestion or to events linked to its capture, the second item was removed after the spider resumed ingestion of the first prey. Since feeding time on the first item was again reduced, this decrease was due to events linked to the capture of the second prey. Memory of information on prey capture enables the spider to monitor prey availability in its environment.

KEY WORDS: spider, *Zygiella x-notata*, prey capture, feeding time, prior experience.

INTRODUCTION

Feeding behaviour in web-building spiders is subject to four main constraints: spatial positioning of the spider in the environment, web building, prey capture and consumption. Faced with such imperatives, the existence of various alternatives could imply decisions being made. The word "decision" is used here, in as much as it expresses the existence of several possible alternatives in the expression of behaviour (BROCKMANN 1986).

Various studies have dealt with the options available to spiders in terms of choices concerning prey capture and consumption: the spider may adjust its capture behaviour to the type of prey (ROBINSON 1969) or according to current behaviour at the time of prey

arrival (LUBIN 1980). Subsequently, the mode of ingestion may vary according to prey type (LEBORGNE et al. 1991) or availability (KAJAK 1978).

This study examined the last stage in the feeding behaviour of an orb-weaving spider, *Zygiella x-notata*: prey ingestion and possible variations of this behaviour according to the number of prey available at a given time. LEBORGNE et al. (1991) have demonstrated that, for prey such as cricket larvae, speed of ingestion is high in the beginning and decreases with time according to a logarithmic curve, and this decrease is not related to satiation. The time required to consume such a prey is from 3 to 5 hr. Under conditions such as these, when faced with two larvae at the same time, the spider could, in theory, increase its energetic gain within a given time period by abandoning the first prey earlier and starting on the second, accompanied by another phase of rapid ingestion. An initial series of observations confirmed the hypothesis that *Z. x-notata* reduces the time spent feeding on a first cricket larva when in the presence of either four larvae captured simultaneously or three larvae captured successively at 1-hr intervals (SEBRIER & KRAFFT 1988, LEBORGNE et al. 1991).

These studies dealt with predatory strategies in terms of profitability and did not concern themselves with the underlying processes. In the present paper, we examine the question from the point of view of proximate causality and try to elucidate the decision-making mechanisms involved in the spider's abandoning an initial prey item when these are abundant. The questions asked are whether abandonment of prey is the result of the spider's perception of another prey available on the web while the first item is being consumed, or whether the capture of further prey has some medium-term behavioural influence on consumption of the first prey item.

MATERIALS AND METHODS

Zygiella x-notata (Clerck) (Araneae Araneidae) is an orb-weaving spider which builds a geometrical, ellipse-shaped web with a retreat located on the periphery. It is found in gardens or the corners of window-frames. The female lays a single cocoon in October, and the life span is about 8-10 months (JUBERTHIE 1974).

The spiders used in this study were adult females collected from a natural environment and kept in breeding boxes (10 x 7 x 2 cm) in the laboratory. Adult females are between 6 and 6.5 mm long (LOCKET & MILLIDGE 1953). They were fed laboratory-reared cricket larvae (*Gryllus campestris* and *G. bimaculatus*) and flies (*Musca domestica*). The experimental prey were cricket larvae (*Gryllus campestris*) weighing $15 \text{ mg} \pm 10\%$.

Individual spiders were placed into wooden frames (26 x 25 x 10 cm) closed front and back by a sheet of glass. The frames were placed in an air-conditioned room at 23 °C during the daytime phase of an artificial 12 hr/12 hr light/dark cycle. Since a web was required for testing purposes and since the time between insertion into the frame and web construction was variable, the day of testing was determined by the animal itself and corresponded to the day its first web was built. The animals were used for one test only, and this occurred during the daytime phase of the light cycle.

On the day of the test, live cricket larvae of known weight were gently placed onto the web using soft tweezers. These spiders consume their prey in the retreat, and we considered that consumption began when the individuals were in their retreat, immobile on the prey. The end of the feeding period was determined by the spontaneous ejection of the prey remains from the retreat. The remains were gathered and weighed. The quantity of a given prey item ingested was established by calculating the difference between the initial weight of the larva and the weight of the spontaneously discarded remains. Observation of ingestion behaviour revealed the existence of two successive phases. The first corresponded to food intake by sucking, during which the spider appeared immobile and in contact with the prey, which retained its initial shape. The second phase corresponded to chewing the prey with the mouthparts. At the end of this, the remains of the prey had the appearance of a small ball which the spider ejected from the retreat.

An analysis of the quantitative data, i.e. quantities of food ingested, and of temporal data, i.e. duration of prey consumption (total duration = duration of sucking and chewing) is presented in the results sections. Measurements were only made of the variables related to consumption of the initial prey item. The data were analysed statistically using the non-parametric Mann-Whitney U-test for independent samples (SIEGEL 1956). Values of U with probability values greater than 0.05 were not considered significant.

INFLUENCE OF THE PRESENCE OF A SECOND PREY ITEM ON CONSUMPTION OF THE FIRST

The aim of the first experiment was to ascertain whether changes in duration of feeding on a first prey item occurred when the spider had the opportunity to capture a second prey, one hour after onset of ingestion of the first. Previous results (LEBORGNE et al. 1991) revealed changes in ingestion under different conditions of prey availability (four larvae provided at 10-min intervals or three at 1-hr intervals).

The principle of this experiment consisted in comparing the quantities of ingested food, total feeding durations, and the durations of the sucking and chewing phases in two

groups of spiders: *group A*: 11 spiders given a single larva of known weight; *group B*: 10 spiders given an initial larva, followed by a second larva one hour later.

Despite a slight decrease in the mean values of the quantity of food ingested from the first prey item, the difference between the two groups was not statistically significant (Table 1, $U = 33$). However, there was a significant difference (Table 1, $U = 26$, $P < 0.05$) between the two groups in terms of overall time spent feeding on the first prey item: this was shorter in group B, i.e. when the spider had the opportunity to capture and store a second prey item. This significantly shorter overall feeding period was not divided equally between the two sucking and chewing phases. Whereas no significant reduction in duration of sucking occurred ($U = 38$), the time spent chewing the prey was significantly less in group B ($U = 12$, $P < 0.02$). It was thus the final feeding phase, when ingestion rate was the slowest, which was reduced. These results, which confirmed those previously obtained for this type of prey, were used as a point of reference for the following experiments in which the aim was to elucidate the nature of the process responsible for early abandonment of the initial prey.

Table 1.

Mean (\pm SE) of quantities of food intake and duration of ingestion (total duration of ingestion by sucking and chewing) of the first prey consumed in groups A (1 cricket larva), B (2 cricket larvae), C (1 cricket larva and one hole in the web), D (2 cricket larvae and one hole in the web) and E (2 cricket larvae, the second being removed).

	Quantities of food intake (mg)	Total duration of ingestion (min)	Duration of sucking (min)	Duration of chewing (min)
Group A (n=11)	14 (0.3)	289 (28)	196 (31)	88 (5)
Group B (n=10)	13 (0.4)	200 (34)	160 (37)	40 (12)
Group C (n=11)	14 (0.3)	286 (122)	160 (27)	94 (15)
Group D (n=10)	13 (0.2)	213 (23)	175 (27)	48 (10)
Group E (n=11)	13 (0.4)	168 (20)	126 (21)	37 (9)

n = number of spiders tested in each group.

PROCESS RESPONSIBLE FOR ABANDONMENT OF THE INITIAL PREY

Early abandonment of the first prey item may be explained by two processes: it may be due to information being perceived of a second prey stored on the web, this continuous stimulus inciting the spider to abandon the initial prey earlier; or to events linked to the capture of the second prey, the "memory" of these events altering the current feeding behaviour.

To decide between these two hypotheses, the second prey captured by the spider was removed; this was easily done by cutting the threads holding the prey stored on the web. Since doing this leaves a hole in the web which the spider may perceive, any possible influence of this manipulation must be investigated prior to examining the effects of removing the second stored prey.

Influence of web manipulations required for removing the second prey

This control experiment was performed on two groups of spiders: *group C*: 11 spiders, each given one cricket larva. One hour after feeding had begun, we cut a hole in the web similar to that left by removing the prey, by burning a few of the web spirals (with a soldering iron); *group D*: 10 spiders each given two prey items with a 1-hr interval between each. After capture of the second prey item and resumption of feeding on the first, we cut a hole in the web close to the stored prey, leaving the latter on the web.

As was true for the first experiment, despite a slight decrease in the mean value (Table 1), there was no significant difference between the quantities of food ingested by the spiders in groups C and D ($U = 48$). It should also be noted that the results of groups A and C on the one hand and B and D on the other were not different (between A/C, $U = 55$, between B/D, $U = 41$). Therefore, the potential disturbance due to cutting a hole in the web had no significant effect on the quantity of food ingested. Similarly there was no effect on the other parameters of prey consumption (Table 1). Early abandonment of the initial prey in group D persisted (feeding duration: $C > D$, $U = 19.5$, $P < 0.02$). These values of total feeding duration did not differ from those of groups A and B respectively (between A/C, $U = 52$, between B/D, $U = 52.5$). Duration of the sucking phase in groups A, B, C and D was not different. As in the previous experiment, time spent chewing was reduced ($C > D$, $U = 11.5$, $P < 0.02$); the values obtained did not differ from those of the corresponding groups A and B (between A/C, $U = 50$, between B/D, $U = 48.5$).

These results showed that, whether one or two prey items were available, any possible disturbance due to cutting out part of the web had no effect on the spider's prey feeding behaviour.

Effect of removing the second prey item stored on the web on initial prey feeding behaviour

Since cutting a hole in the web had no influence on the feeding on the initial prey, it was therefore possible to measure the possible influence of removing the second prey.

Eleven spiders (*group E*) were given an initial prey item, followed by a second one an hour later. When the second prey had been captured and as soon as the spider resumed feeding on the first, the second was gently removed from the web by cutting the threads holding it.

Compared to the results obtained with groups A and B (one and two prey items respectively), this operation resulted in no significant change in the quantity of food ingested from the first prey (Table 1, between A/E, $U = 43.5$, between B/E, $U = 41$). However, the mean value of group E was lower than that of group A. The overall time spiders in group E spent feeding was significantly lower than in group A ($A > E$, $U = 30$, $P < 0.05$) but not significantly different from group B (between B/E, $U = 44$). As in the first experiment (comparison of groups A and B), this decrease was mainly due to the chewing phase ($A > E$, $U = 22$, $P < 0.02$). There was no significant difference in duration of the sucking phase.

The results showed that, for the parameters in question (quantities of food ingested, total feeding durations, and durations of the sucking and chewing phases), the spiders in group E behaved like those in group B but unlike those in group A. The presence of the second prey stored on the web following capture was not therefore necessary for changes in feeding on the initial prey to occur. Consequently, the reduction in time spent feeding on the initial prey was not linked to perceiving the presence of the second prey stored on the web but rather to events linked to its capture.

CONCLUSION

To understand the mechanism involved in reducing the duration of feeding on an initial prey when the spider can capture at least another one, we considered two hypotheses: early abandonment of the initial prey was linked either to the perception of the last-caught prey stored on the web, or to events connected with its capture, perception of it on the web being unnecessary.

The experimental results ruled out the first hypothesis and led us to conclude that the changes in feeding behaviour were the result of information input on capture of the second prey. The results brought to light behavioural changes (feeding) in the spider as a result of previous experience (capture of a second prey). When the spider resumed a behaviour that had been temporarily interrupted (feeding on the initial prey), perception of the object as a reminder of the situation (perception of the second prey as a reminder of its capture) was not required by the spider for its behaviour to be changed (reducing time spent feeding); this suggested a memorisation of the events linked to the capture of the second prey.

The question can then be raised as to whether behavioural regulation involving memorisation of information occurs at the time subsequent prey is captured. This would enable *Zygiella x-notata* to optimise its behaviour with this type of prey by modifying the time spent feeding.

In a stochastic environment such as prey availability, the spider must be able to acquire information before initiating on one type of behaviour rather than another. We demonstrated that *Z. x-notata* had two possible alternatives: prey consumption lasting a certain length of time depending solely on the characteristics of the prey in question, or shortening this feeding duration while still consuming almost all of the prey. The choice between one or the other of the alternatives was linked to the capture or non-capture of one or more subsequent prey items. Our results show that an input of information on capturing this prey was the mechanism enabling the spider to be informed about prey availability in its environment and adjust its feeding behaviour accordingly.

Many predators do not consume their prey completely when prey density and availability increase. For prey whose various parts cannot be exploited with the same degree of ease, a number of workers, using a theoretical graphical approach, predict or show that increased prey availability reduces the time spent feeding on each prey (COOK & COCKRELL 1978, GILLER 1980, SIH 1980, LUCAS 1985, BAILEY 1986). Feeding behaviour such as this could have a stabilising effect on predator/prey interactions if the

reduced time spent feeding on each item also lowers the proportion of prey in the environment. Various workers have attempted to shed light on why a predator does not consume a prey entirely. Some (HOLLING 1966, JOHNSON et al. 1975) think that it results from predator satiation. Others (CHARNOV 1976) put forward explanations based on estimates of the density of prey in the environment and consequent time spent feeding on them. Although many of these models are concerned with demonstrating that these modifications are regulated by prey density, few discuss the underlying processes involved in the evaluation of prey density which enables the predator to adjust its feeding behaviour. This study demonstrated that input of information linked to prey capture was one such mechanism involved in prey-management processes in *Zygiella x-notata*. From a more general point of view, the results presented in this paper emphasise that the influence of previous experience must be taken into account when considering the spider's predatory behaviour and strategies.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to Dr Jerome Rovner, Dr Matthew Greenstone and one anonymous referee who provided helpful comments and constructive discussion on this manuscript.

REFERENCES

- BAILEY P.C.E. 1986. The feeding behaviour of a sit-and-wait predator, *Ranatra dispar* (Heteroptera: Nepidae): optimal foraging and feeding dynamics. *Oecologia, Berlin* 68: 291-297.
- BROCKMANN H.J. 1986. Decision making in a variable environment: lessons from insects, pp. 95-111. In: Drickamer L.C., Edit. Behavioral ecology and population biology. *Toulouse: Privat, I.E.C.*
- CHARNOV E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- COOK R.M. & COCKRELL B.J. 1978. Predator ingestion rate and its bearing on feeding time and the theory of optimal diets. *Journal of Animal Ecology* 47: 529-547.
- GILLER P.S. 1980. The control of handling time and its effects on the foraging strategy of an heteropteran predator, *Notonecta*. *Journal of Animal Ecology* 49: 699-712.
- HOLLING C.S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 48: 1-86.
- JOHNSON D.M., AKRE B.G. & CROWLEY P.H. 1975. Modelling arthropod predation: wasteful killing by damselfly naiads. *Ecology* 56: 1081-1093.
- JUBERTHIE C. 1974. Sur les cycles biologiques des Araignées. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle, Toulouse* 89: 299-318.
- KAJAK A. 1978. Analysis of consumption by spiders under laboratory and field conditions. *Ekologia Polska* 26 (3): 409-427.
- LEBORGNE R., PASQUET A. & SEBRIER M.A. 1991. Modalities of feeding behaviour in an orb-weaving spider *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae). *Behaviour* 117 (3-4): 206-219.
- LOCKET G.H. & MILLIDGE A.F. 1953. British spiders, Vol. I & Vol. II. *London: Ray Society.*
- LUBIN Y.D. 1980. The predatory behavior of *Cyrtophora* (Araneae: Araneidae). *Journal of Arachnology* 8: 159-185.
- LUCAS J.R. 1985. Partial prey consumption by antlion larvae. *Animal Behaviour* 33: 945-958.
- ROBINSON M.H. 1969. Predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius). *American Zoologist* 9: 161-173.
- SEBRIER M.A. & KRAFFT B. 1988. Modification du comportement d'ingestion de l'araignée *Zygiella x-notata*: influence d'une proie préalablement capturée sur une proie en cours de consommation. *Berlin: XIème Colloque d'Arachnologie*: 41-46.
- SIEGEL S. 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. *New-York: Mac Graw-Hill.*
- SIH A. 1980. Optimal foraging: partial consumption of prey. *The American Naturalist* 116: 281-290.

Conclusion

L'exploitation d'une proie par les araignées dépend à la fois des modalités d'interception de l'ensemble des proies par le piège ainsi que du type de proie consommée.

Comparativement à la situation où elles n'exploitent qu'une seule proie, les araignées qui arrêtent temporairement l'exploitation d'une première et capturent une autre proie, passent moins de temps à consommer la première, quel que soit le type des proies. Les réponses des araignées dépendent de la capture d'autres proies et, que le premier item consommé soit une mouche ou une larve de grillon, les conséquences de ces captures sur son exploitation sont les mêmes.

Les résultats de la dernière partie du travail montrent que la présence dans la toile d'une proie capturée pendant la consommation d'une première, n'est pas nécessaire à la modification de l'exploitation de cette première proie.

Comparativement à la situation où elles n'ont qu'une seule proie, les araignées qui capturent plusieurs proies de même type ou de types différents pendant un laps de temps très court, passent moins de temps à manger le premier item si c'est une larve de grillon, ce n'est pas le cas, si c'est une mouche. Dans cette situation, c'est à la fois la capture d'autres proies ainsi que le type de proie exploitée qui déterminent les réponses des araignées.

Nous nous sommes demandés comment expliquer les différences de conduites des araignées selon les modalités d'interception des proies par le piège. Lorsque les proies sont distribuées à une heure d'intervalle, la capture d'une proie interrompt la consommation en cours sur la première alors que, lorsque les proies arrivent groupées dans un court laps de temps, toutes les captures ont lieu avant que l'araignée s'engage dans la consommation d'une première proie.

Nous savons que la quantité ingérée par unité de temps est constante pendant toute la prise alimentaire effectuée sur une mouche. Nous avons interprété les différences d'exploitation d'une proie de ce type en fonction des modalités d'arrivée des proies en faisant référence à la "monotonie" de son exploitation, telle qu'elle pourrait alors être perçue par l'araignée. La rupture de cette "monotonie", par la capture d'une nouvelle proie, peut alors favoriser une modification de son exploitation. Cette interprétation met en relief l'importance du comportement en cours de l'araignée lorsqu'une capture est réalisée.

L'exploitation d'une proie de type larve de grillon n'a pas le caractère "monotone" de celle d'une mouche parce que la quantité ingérée par unité de temps varie tout au long de la consommation. Cette absence de "monotonie" de l'exploitation peut favoriser la modification de cette exploitation, par une capture, quel que soit le moment où celle-ci capture est réalisée.

Cette interprétation souligne le fait que pour certaines activités, leur réalisation en continue ou leur interruption temporaire par une autre activité, pourrait induire des différences importantes dans la gestion de ces activités.

Discussion

Zygiella x-notata présente des comportements différents vis-à-vis d'une proie de type donné, à la fois en fonction des situations dans lesquelles se présente la ou l'ensemble des proies ainsi que de son comportement en cours. Elle nous révèle ainsi ses capacités de gestion.

Rappelons les résultats tout d'abord en ce qui concerne les modalités de capture et de consommation d'une seule proie interceptée par la toile:

Des variations apparaissent dans les durées d'expression et la quantité des actes de la capture (durées de morsures, de l'enrobage, quantité de morsures) en fonction du type de proie (larve de grillon, mouche, de 15 mg et 11 mg) sans modification fondamentale de l'organisation des actes de cette capture: approche, morsure, enrobage puis transport à la retraite où a lieu la consommation.

Les modalités de consommation dépendent du type de proie: les quantités pondérales ingérées par unité de temps sont constantes lors d'une prise alimentaire sur une mouche et diminuent au fur et à mesure de la consommation d'une larve de grillon, cette décroissance n'est pas due à l'établissement d'une satiété chez l'animal. L'étude des comportements des individus pendant la consommation d'une proie révèle l'existence de deux phases successives: une phase de succion (araignée immobile, chélicères plantées dans la proie, cette dernière conservant sa forme initiale) puis une phase de malaxage avec les pièces buccales (la proie prenant l'aspect d'une boulette qui sera rejetée par l'araignée). Sur les larves de grillon, ces deux modes de consommation sont utilisés en proportions égales par rapport à la durée totale de consommation. Par contre, dans le cas des mouches, c'est essentiellement une ingestion par succion qui est pratiquée.

En connaissant ce que l'araignée réalise avec une seule proie disponible, la mise en place de situations plus complexes comme l'interception par la toile de plusieurs proies, en un courts laps de temps (10 min) ou plus long (1 heure entre chaque arrivée) nous a permis de révéler ses capacités à gérer ces situations.

Si plusieurs proies se présentent dans la toile, toutes sont en mesure d'engendrer un comportement de capture mais dont la dernière phase est modifiée: avant transport, certaines proies sont laissées dans la toile et sont consommées les unes après les autres. L'abandon définitif d'une proie sur laquelle la consommation est déjà engagée, au profit d'une nouvelle proie capturée, est une option possible mais très peu exprimée dans les tests réalisés.

En ce qui concerne les modalités d'exploitation, elles dépendent à la fois des caractéristiques de la proie mais aussi des autres ainsi que du contexte dans lequel toutes ces proies se présentent.

Par rapport à la situation une seule proie, lorsque plusieurs proies de même type ou de types différents sont capturées simultanément, les araignées passent moins de temps à consommer le premier item, tout en prélevant la même quantité, si c'est une larve de grillon; par contre, elles ingèrent la même quantité, dans le même temps, si c'est une mouche.

La capture d'une proie par des araignées déjà engagées dans la consommation d'une première, de même type ou de type différent, s'accompagne d'une réduction de durée de consommation de ce premier item sans modification de la quantité ingérée. Cette modification d'exploitation apparaît sur le premier item, qu'il soit de type mouche ou larve de grillon. C'est la réalisation d'une seconde capture qui induit la modification d'exploitation d'un premier item et non la présence permanente de la seconde proie fixée dans la toile.

L'exploitation d'un item, de type donné, présente donc des variations en fonction de la quantité et des types de proies disponibles, et également en fonction des modalités d'arrivée de l'ensemble des proies dans le piège.

La gestion d'un ensemble de proies interceptées pendant un court laps de temps dépend de multiples éléments. La détermination du premier item consommé par des araignées qui capturent plusieurs proies en moins de 10 min dépend de l'ordre d'arrivée des proies, des types de proies (poids/espèces) et de l'expérience alimentaire des araignées vis-à-vis des proies. Les araignées, en majorité, commencent à manger la première capturée d'un ensemble de proies de même type. Cette règle ne s'applique plus lorsque les proies sont de types différents. Lorsqu'elles ont le choix entre des larves de grillon de 15 mg et 11 mg, elles manifestent une préférence pour une proie de 11 mg. Dans le cas où, pendant 4 semaines, elles n'ont mangé que des larves de grillon, si elles ont le choix entre une larve de grillon et une mouche, elles manifestent une préférence pour la mouche, quelle que soit la dernière proie consommée juste avant le test (larve de grillon ou mouche). Par contre, dans la même situation, lorsqu'elles ont reçu, préalablement une alimentation équivalente avec ces deux espèces proies, elles choisissent l'espèce proie différente de celle consommée juste avant le test.

La réalisation d'un comportement sur une proie de type donné dépend, non seulement de la stimulation qui le déclenche, mais aussi du contexte et de caractéristiques propres à l'araignée (comportement en cours au moment où agissent sur elle ces

stimulations par exemple). Ainsi, les modalités d'exploitation d'un item dépendent de multiples éléments ce qui montre que l'araignée exploite son environnement en intégrant de multiples informations.

Si les problèmes qui se posent à un animal, lors de l'exploitation des ressources peuvent être abordés en termes d'alternatives, les résolutions de ces problèmes par l'araignée peuvent être envisagées en terme de choix et de gestion. *Zygiella* gère un ensemble d'informations ce qui lui permet de choisir parmi plusieurs alternatives, comme celles de raccourcir ou pas la durée de consommation d'une proie. Cette potentialité de gestion se retrouve pour le choix du premier item consommé lorsque plusieurs proies sont capturées: il dépend à la fois d'éléments du milieu (types, quantité de proies, modalités d'arrivée) et de l'état alimentaire des araignées. Ainsi, la réalisation d'un comportement résulte d'un compromis, qui doit impliquer l'existence de processus d'intégration de tous les éléments.

Bien que subissant les fluctuations des ressources alimentaires de leur milieu, ces araignées ont des potentialités de gestion qui leur permettent d'être plus rentables dans l'exploitation de ces ressources. Par exemple, la réduction de la durée de consommation d'une larve de grillon permet de changer de proie plus rapidement et d'augmenter la rentabilité de la prise d'énergie. Sur une mouche, le changement de proie avant complète exploitation n'offre pas ce même type d'avantage mais l'accélération de la consommation peut offrir un gain de temps sur l'ensemble des proies consommées. Ainsi, ce qui est perçu par les modifications de traitement d'un item est en adéquation avec les possibilités de rentabilisation qu'offrent ses modalités de consommation.

Dans les situations où les araignées capturent plusieurs proies en un laps de temps très court, elles estiment l'ensemble des proies capturées et choisissent une proie pour débiter la consommation. Il apparaît que les araignées se comportent de manière à varier leur alimentation. En général, la diversité est plus favorable au développement qu'une alimentation uniforme. Par exemple, le taux de mortalité est plus important chez un groupe de Tégénaires nourri avec un seul type de proie que dans un groupe nourries de manières variées (Ibarra Nuñez, 1983). Les araignées se conduisent donc comme si elles prenaient en compte la nécessité d'un régime alimentaire varié assurant l'ensemble de leurs besoins.

Des travaux révèlent les possibilités de rentabilité à tous les niveaux de l'exploitation des ressources. Les araignées *Agelenopsis aperta* s'installent dans des sites où il existe une activité importante d'insectes et, lorsqu'elles changent de site, c'est pour s'installer dans un site plus riche en proies (Riechert, 1974; 1976; Riechert & Gillespie, 1986). La présence de certaines caractéristiques biotiques (présence de fientes, Ridwan,

1993) et de la proximité des congénères (Leborgne & Pasquet, 1987b) influence le positionnement de *Zygiella* dans le milieu. De plus, la taille des toiles, le moment et la durée de leur construction sont influencées par la présence de proies. Ainsi, en présence de mouches, les araignées placées dans des cadres tissent des toiles plus petites et consacrent moins de temps à leur construction que celles qui sont privées de proies (Pasquet et al., 1993).

Les travaux de Vollrath (1987) ont largement illustré l'interaction entre les décisions alimentaires et la croissance de l'araignée, en montrant l'incidence directe de la croissance sur le succès reproducteur. Récemment, Spiller (1992) a montré que, dans les conditions naturelles, des *Zygiella* recevant un supplément de nourriture se reproduisent plus tôt, pondent un nombre d'oeufs plus important et de poids plus lourds.

Le comportement de *Zygiella* est une réponse à l'intégration d'un ensemble d'informations. La complexité de fonctionnement ce prédateur que révèlent ces quelques observations, illustre l'imbrication permanente des animaux avec leur milieu. Chez *Zygiella*, la toile considérée comme piège de capture ne dépend pas seulement des proies disponibles (Pasquet et al., 1993) mais a une taille qui dépend également des relations entre congénères (Kremer, 1989). Cet exemple montre que les choix impliqués dans les réalisations nécessaires à l'exploitation des ressources alimentaires peuvent tenir compte d'autres éléments que ceux apparemment directement liés à celles-ci. Ceci montre toute la nécessité (et la difficulté) de considérer la globalité des activités de l'animal pour comprendre ses modalités de fonctionnement.

Il serait intéressant d'évaluer les conséquences de la rentabilité de la gestion des proies interceptées par la toile, sur l'autoconservation d'un individu et sa production d'une descendance. Les conduites exprimées vis-à-vis des ressources disponibles, sont-elles soumises à une pression de sélection impliquant que seuls les individus, capables de gérer ces ressources de manière rentable, assureront leur représentation dans les générations futures? Au niveau de la consommation par exemple, on met en évidence des possibilités de rentabilisation de la prise alimentaire. On travaille en moyenne et le résultat reflète la conduite adoptée par une majorité des individus testés et il n'est pas toujours aisé de montrer que tous les individus ne font pas la même chose. Peut-être que certains ont une durée de consommation plus longue et sont moins rentables dans l'utilisation de leurs ressources. L'exploitation des ressources des araignées à toile ne se limite pas à la capture et à la consommation des proies mais dépend aussi des étapes précédentes (placement dans un site, construction d'un piège). Les individus qui ne gèrent pas de manière rentable les proies interceptées par la toile ont peut-être la potentialité de mieux gérer d'autres informations, toutes aussi déterminantes pour leur autoconservation et la

production d'une descendance, que celles directement liées à la prise d'énergie (par exemple, gérer un ensemble d'informations qui permettent de se placer dans un site plus riche en proies, ou de pondre un cocon dans un endroit mieux protégé). Plus que la rentabilité d'un comportement à un moment donné, c'est l'efficacité de l'ensemble des comportements qui peut avoir une conséquence sur la production d'une descendance.

Comme MacFarland (1977) le souligne: "As biologists, we can expect natural selection to shape the decision-making processes of animals in such a way that the resultant behaviour sequences are optimally adapted to the current environmental circumstances. However, we cannot expect an individual animal always to behave optimally in its environment." et dans ces conditions: "Il serait passionnant d'essayer de concevoir quelles représentations se font les araignées de leur milieu et comment leurs comportements en découlent" (Leborgne & Pasquet, 1992).

Références autres que celles citées dans les publications

BLOIS, C. & CLOAREC, A. 1983: Density-dependent prey selection in the water stick insect, *Ranatra linearis* (Heteroptera). J. Anim. Ecol. **53**, 849-866.

BURGESS, J.W. & WITT, P.N. 1976: Spiders webs: design and engineering. Interdisc. Sci. Rev. **1**, 332-335.

DAWKINS, M.S. 1986: Evolutionarily stable strategies. In "Unravelling animal behaviour" Longman.

GRIFFITHS, D. 1982: Tests of alternative models of prey consumption by predators, using ant-lion larvae. J. Anim. Ecol. **52**, 363-373.

HARDMAN, J.M. & TURNBULL, A.L. 1974: The interaction of spacial heterogeneity, predator competition and the functional response to prey density in a laboratory system of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) and fruit flies (Diptera: Drosophilidae). J. Anim. Ecol. **43** (1), 71-86.

HENSCHER, J.R. & LUBIN, Y.D. 1992: Environmental factors affecting the web and activity of a psammophilous spider in the Namib Desert. J. Arid Environ. **22**, 173-189.

HENSCHER, J.R. , WARD, D. & LUBIN, Y.D. 1992: The importance of thermal factors for nest-site selection, web construction and behaviour of *Stegodyphus lineatus* (Araneae, Eresidae) in the Negev desert. J. Therm. Biol. **17**, 97-106.

IBARRA NUÑEZ G. 1983: L'ethogénèse de la prédation chez les araignées du genre *Tegenaria* (Araneae, Agelenidae). Thèse Doct. de l'Université de Paris XIII.

KREMER, P. 1989: Structure agrégative de populations de l'Araignée *Zygiella x-notata* Cl (Araneae, Araneidae) et interactions interindividuelles au cours du développement. Thèse Doct. de l'Université de Nancy I.

LEBORGNE, R. & PASQUET, A. 1986: Répartition des individus d'une population de *Zygiella x-notata* (Clerck), influence sur la taille de la toile. C.C. IX Int. Cong. Arachnol. Panama 1983, 143-148.

LEBORGNE, R. & PASQUET, A. 1992: Comment réussir sa vie d'araignée? La Recherche **245**, 926-928.

MACFARLAND, D.J. 1977: Decision making in animals. Nature **269**, 15-21.

MIELLE, D. 1978: Contribution à l'étude du comportement prédateur et des mécanismes de tolérance dans le genre *Tegenaria*. Thèse en Neurobiologie du comportement. Nancy.

PASQUET, A. 1982: Placement et selection des proies chez les araignées d'une prairie. Rev. Arachnol. **4**, 157-165.

PASQUET, A. 1984c: Proies capturées et stratégies prédatrices chez deux espèces d'araignées orbitèles: *Argiope bruennichi* et *Araneus marmoreus*. Entomol. Exp. Appl. **36**, 177-184.

PASQUET, A. , RIDWAN, A. & LEBORGNE, R. 1993: Presence of potential prey affects web-building in an orb-weaving spider *Zygiella x-notata*. Anim. Behav., sous presse.

RIDWAN, A. 1993: Réponses comportementales aux variations de facteurs faunistiques dans le milieu chez une araignée à toile géométrique *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae). Thèse Doct. de l'Université de Nancy I.

RIECHERT, S.E. 1976: Web-site selection in the desert spider *Agelenopsis aperta*. Oikos **27**, 311-315.

RIECHERT, S.E. & GILLEPSIE, R. G. 1986: Habitat choice and utilization in web-building spiders. pp. 23-48, In Spiders: Webs, Behavior, and Evolution. (W. Shear, ed.) Stanford Univ., Press, Stanford, California.

ROBINSON, F.H. & OLAZARRI, J. 1971: Units of behavior and complex sequences in the predatory behavior of *Argiope argentata* (fabricicus): (Araneae: Araneidae). Smithsonian Contributions to Zoology **65**, 1-36.

SANDNESS, J.N. & MAC MURTRY, J.A. 1972: Prey consumption behavior of *Amblyseius largoensis* in relation to hunger. Can. Ent. **104**, 461-470.

SPILLER, D.A. 1992: Numerical response to prey abundance by *Zygiella x-notata* (Araneae, Araneidae). J. Arachnol. **20**, 179-188.

TURNBULL, A.L. 1962: Quantitative studies of the food of *Linyphia triangularis* (Clerck) (Araneae, Linyphiidae). Can. Ent. **94**, 1233-1249.

VOLLRATH, F. & HOUSTON, A. 1986: Previous experience and site tenacity in the orb spider *Nephila* (Araneae, Araneidae). *Oecologia* **70**, 305-308.

WARD, D. & LUBIN, Y.D. 1993: Habitat selection and the life history of a desert spider, *Stegodyphus lineatus* (Eresidae). *J. Anim. Ecol.* **62**, 353-363.

WILLIAMS, D.S. 1979: The feeding behaviour of New Zealand *Dolomedes* species (Araneae: Pisauridae). *New Zealand J. Zool.* **6**, 95-105.

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

UNIVERSITE DE NANCY I

NOM DE L'ETUDIANT : Mademoiselle SEBRIER Marie-Anne

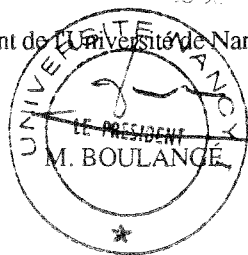
NATURE DE LA THESE : Biologie du comportement et physiologie

DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I

VU, APPROUVE ET PERMIS D'IMPRIMER

NANCY, le 21 JUIN 1993

Le Président de l'Université de Nancy I,



Résumé

L'étude porte sur les capacités de gestion des proies par des prédateurs chassant à l'affût et subissant de façon passive les fluctuations alimentaires du milieu. Pour cela, *Zygiella x-notata*, araignée orbitèle domestique a été retenue.

Les paramètres choisis pour étudier la gestion et les modalités d'utilisation des proies interceptées par la toile sont: la durée de capture, la durée d'enrobage d'une proie, la durée totale de morsure, la durée de consommation et la quantité ingérée sur la proie. A l'aide de ces paramètres, nous analysons l'influence du type de proie (poids et espèce), de la chronologie et de l'ordre d'arrivée des proies, du comportement en cours et de l'expérience du prédateur avec différents types de proies, sur divers aspects du comportement alimentaire.

Pour étudier les modalités d'utilisation d'un ensemble de proies et comprendre les choix alimentaires et les compromis faits par les animaux dans des situations complexes, il est nécessaire de connaître les modalités d'utilisation des différents types de proies (larves de grillon et mouches, 15 et 11 mg \pm 10%).

Lorsque les araignées n'ont qu'une proie à disposition, l'organisation de la capture est la même, quel que soit le type de proie. Seules des différences apparaissent quant à la quantité et la durée de certains actes de cette capture en fonction de l'espèce et du poids des proies. Les modalités de consommation varient en fonction du type de proie: quantité pondérale ingérée au cours du temps, linéaire avec une mouche et logarithmique avec une larve de grillon; cette décroissance sur les larves de grillon n'est pas due à la mise en place d'une satiété.

Les araignées sont en mesure de capturer l'ensemble des proies qui se présentent même si elles sont déjà engagées dans une capture ou une consommation. Cependant, elles ne transportent pas les proies dont la consommation est différée, constituant ainsi un stock.

Comparativement aux durées et aux quantités ingérées par les araignées n'ayant qu'une proie à leur disposition, les araignées qui capturent un ensemble de proies de même type ou de types différents, passent moins de temps à consommer la première si c'est une larve de grillon sans réduction significative de la prise alimentaire. Par contre, si c'est une mouche, elles ne modifient pas les modalités de consommation. Ces conduites sont en accord avec les possibilités de rentabilisation qu'offrent ces deux espèces proies.

Quand une proie est capturée alors que les araignées sont engagées dans une consommation, elles accélèrent la consommation de la première proie. Cette accélération de la consommation d'une proie de type mouche, qui n'apparaît pas lorsque les proies sont capturées simultanément, est interprétée en terme de rupture de la "monotonie" du comportement par la capture d'une nouvelle proie.

Lorsque l'araignée est en cours de consommation, la capture d'une proie, même si celle-ci est enlevée de la toile avant la fin de la consommation de la première, influence le comportement sur la première proie (réduction de la durée de consommation): la décision de fin de consommation dépend donc de la mise en mémoire d'information au moment de la capture d'une nouvelle proie.

Conjointement à cette capacité de gestion du temps, *Zygiella* gère l'ordre des proies consommées en fonction des situations. Lorsque les proies sont de même type, la majorité des araignées choisit la première capturée pour débiter la consommation. Lorsque ces proies sont de types différents, la chronologie, le type des proies, l'alimentation préalable déterminent le choix de la première proie consommée.

Le comportement de *Zygiella* est une réponse à l'intégration d'un ensemble d'informations, qui lui permet de gérer les ressources alimentaires disponibles et qui lui offre des possibilités de rentabilité d'exploitation de celles-ci.

MOTS CLES: prédation, gestion des ressources, Eco-Ethologie, Araignée orbitèle.