



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>



S.C.D. - U.H.P. NANCY 1
BIBLIOTHÈQUE DES SCIENCES
Rue du Jardin Botanique - BP 11
54601 VILLERS-LES-NANCY Cédex

FACULTE DES SCIENCES & TECHNIQUES
U.F.R. Sciences et Techniques Biologiques
Ecole doctorale : Biologie, Santé et Environnement
Département de Formation Doctorale Neurosciences

Thèse

Présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy 1
en Neurosciences

soutenue publiquement le 13 novembre 2002

par **Alexandre BERNARD**

**De l'activité individuelle à la coopération
auto-organisée chez les Arthropodes :
Exemple de la construction d'une toile chez les
Araignées**

Membres du Jury:

Président :	M. Didier DESOR	Professeur, U.H.P., NANCY 1
Rapporteurs:	Mme Min-Ha PHAM DELEGUE	Directrice de recherche, INRA
	M. Jean-Louis DENEUBOURG	Professeur, Univ. Libre de BRUXELLES
Examineurs:	Mme Christine BOURJOT	Maître de conférences, Nancy 2
	M. Bertrand KRAFFT	Professeur Emerite, U.H.P, Nancy 1

Laboratoire de Biologie et Physiologie du Comportement
Faculté des Sciences 54506 Vandoeuvre-les-Nancy

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tous ceux qui m'ont soutenu pendant ces années et m'ont permis d'exposer mon travail de recherche :

Monsieur le professeur Bertrand Krafft qui m'a fait découvrir une approche intégrée de la recherche en biologie, de l'élevage en laboratoire jusqu'aux expériences de terrain, parfois difficiles, le long des pistes de Guyane.

Monsieur le professeur Didier Desor pour ses conseils avisés ainsi que pour ses explications éclairées dans le domaine des statistiques.

Madame la directrice de recherche Min-Ha Pham-Delegue qui a accepté d'examiner ce travail. Je la remercie de participer au jury.

Monsieur le professeur Jean-Louis Deneubourg pour nos discussions sur l'auto-organisation, pour ses analyses si claires et ses remarques toujours pertinentes et pour avoir accepté de faire partie du jury.

Madame le docteur Christine Bourjot et Monsieur le docteur Vincent Chevrier, ainsi que tous les membres de l'équipe MAIA du LORIA, avec qui la collaboration particulièrement enrichissante, a démontré l'intérêt d'une recherche interdisciplinaire entre la biologie et le domaine passionnant et ardu de l'informatique.

Guillaume Vakanas pour nos nombreuses discussions et avec qui j'ai partagé les aléas expérimentaux au long de cette thèse.

Tous les membres du laboratoire pour leurs conseils et leur soutien durant ces années de travail commun, particulièrement Madame Marie Trabalon, Monsieur André Horel et Madame Chantal Roland.

Monsieur Daniel Moncotel pour ces compétences dans le domaine de la vidéo et son bon sens pratique dans la mise en œuvre de dispositifs expérimentaux, Mademoiselle Raphaëlle Leclerc pour son aide dans les nombreux élevages et Monsieur Christian Vogel pour ses compétences techniques et le montage des dispositifs techniques.

Mes parents, mes frères et ma grand-mère qui, depuis le début de mes études, m'ont toujours soutenu et encouragé.

Tous mes amis qui m'ont aidé tout au long de cette thèse par leurs encouragements, leurs conseils, leur humour, leur maîtrise de l'orthographe ou du port de plaque de plexiglas et qui, désormais, savent, en lisant ce manuscrit, comment j'ai occupé ces dernières années.

Sommaire

SOMMAIRE.....	3
1 INTRODUCTION.....	6
2 MATERIEL ET METHODES.....	14
2.1 ESPECES UTILISEES ET CONDITIONS D'ELEVAGE.....	15
2.1.1 <i>Agelena labyrinthica</i>	15
2.1.2 <i>Anelosimus eximius</i>	16
2.1.3 <i>Steatoda triangulosa</i>	17
2.1.4 <i>Agelena gracilis</i>	18
2.1.5 <i>Tegenaria domestica</i>	18
2.2 DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX.....	19
2.2.1 <i>Les labyrinthes en T</i>	19
2.2.2 <i>Boîtes d'observation pour la construction des toiles</i>	20
2.2.3 <i>Environnement avec supports artificiels</i>	21
3 LA CONSTRUCTION DE LA TOILE CHEZ L'ESPECE SOLITAIRE AGELENA LABYRINTHICA.....	22
3.1 STRUCTURE DE LA TOILE.....	22
3.2 LE COMPORTEMENT CONSTRUCTEUR.....	24
3.2.1 <i>Plasticité de la séquence comportementale</i>	24
3.2.2 <i>Rétroaction entre les structures soyeuses déjà élaborées et le comportement constructeur de l'araignée : l'auto-stigmergie</i>	25
3.2.2.1 <i>Construction de la retraite</i>	25
3.2.2.2 <i>Construction de la nappe</i>	26
3.2.2.3 <i>Définition de l'auto-stigmergie</i>	27
3.3 ROLE DES SUPPORTS DE L'ENVIRONNEMENT.....	28
3.3.1 <i>Mesures des toiles dans le milieu naturel</i>	28
3.3.1.1 <i>Mesure de la hauteur de la végétation par rapport à la toile dans le milieu naturel</i>	29
3.3.1.2 <i>Mesures de la taille du réseau en fonction de la végétation surplombant la toile</i>	32
3.3.2 <i>Manipulations des structures de la toile à partir d'un milieu artificiel</i>	33
3.3.2.1 <i>Matériel et méthodes</i>	33
3.3.2.2 <i>Résultats</i>	34
3.3.2.2.1 <i>Position de la nappe en fonction d'une rupture de densité de support</i>	34
3.3.2.2.2 <i>Dimension du réseau en fonction de la hauteur maximum des piquets</i>	35
3.3.2.2.3 <i>Rôle d'une zone abritée sur la construction de la toile</i>	36
3.3.3 <i>Conclusion</i>	37
3.4 MODALITES DE FIXATION DU FIL CHEZ AGELENA LABYRINTHICA.....	39
3.4.1 <i>Introduction</i>	39
3.4.2 <i>Matériel et méthodes</i>	39
3.4.2.1 <i>Dispositif</i>	39
3.4.2.2 <i>Espèce utilisée</i>	39
3.4.2.3 <i>Protocole</i>	39
3.4.3 <i>Résultats</i>	40
3.4.3.1 <i>Distribution des longueurs de fils</i>	40
3.4.3.2 <i>Longueur des segments de fils en fonction du milieu</i>	40
3.4.4 <i>Conclusion</i>	41
3.5 ROLE ATTRACTIF DE LA SOIE CHEZ A.LABYRINTHICA.....	42
3.5.1 <i>Matériel et méthodes</i>	42
3.5.2 <i>Résultats</i>	42
3.5.3 <i>Conclusion</i>	43
3.6 VARIATION DE L'ATTRACTION POUR LA SOIE EN FONCTION DE L'ETAT DE SATIETE EN LABORATOIRE.....	45
3.6.1 <i>Matériel et méthodes</i>	45
3.6.2 <i>Résultats</i>	47

3.6.3	Conclusion	49
3.7	VARIATION DE LA TAILLE DES TOILES EN FONCTION DE L'ETAT DE SATIETE DANS LE MILIEU NATUREL	51
3.7.1	Introduction.....	51
3.7.2	Matériel et méthodes.....	52
3.7.2.1	Espèce étudiée: <i>Agelena labyrinthica</i>	52
3.7.2.2	Zone et période d'expérimentation.....	53
3.7.2.3	Conditions météorologiques.....	53
3.7.2.4	Protocole.....	53
3.7.3	Résultats.....	54
3.7.3.1	Comparaison des toiles en fonction du régime alimentaire	54
3.7.3.2	Comparaison des toiles de chaque lot en fonction du temps.....	57
3.7.4	Conclusion	58
3.8	SIMULATION DE CONSTRUCTION D'UNE TOILE IRREGULIERE	59
3.8.1	Introduction.....	59
3.8.2	Modélisation informatique	60
3.8.2.1	Généralités.....	60
3.8.2.2	Comportement d'un agent.....	60
3.8.3	Mise en œuvre pour la construction d'une toile d'araignée virtuelle	61
3.8.3.1	Généralités.....	61
3.8.3.2	Comportement individuel simple	62
3.8.3.3	Comportement auto-stigmergique	63
3.8.3.4	Simulations de constructions des toiles.....	63
3.8.4	Résultats qualitatifs : construction d'une nappe et d'un réseau.....	64
3.8.5	Résultats quantitatifs : rôle de l'attraction pour la soie sur l'édification des structures soyeuses.....	66
3.8.6	Conclusion	68
4	LA CONSTRUCTION D'UNE TOILE PAR UNE ESPECE SOCIALE <i>ANELOSIMUS EXIMIUS</i>	70
4.1	CONSTRUCTION D'UN RESEAU	70
4.1.1	Matériel et méthodes.....	70
4.1.2	Résultats.....	71
4.1.2.1	Comparaison du volume des réseaux selon les groupes	71
4.1.2.2	Positionnement du réseau final à partir d'un réseau initial.....	73
4.1.3	CONCLUSION	74
4.2	RECONSTRUCTION D'UNE NAPPE EN MILIEU NATUREL	76
4.2.1	Introduction.....	76
4.2.2	Matériel et méthodes.....	76
4.2.3	Résultats.....	77
4.2.4	Conclusion	77
4.3	ATTRACTION DE LA SOIE CHEZ <i>ANELOSIMUS EXIMIUS</i>	78
4.3.1	Attraction de la soie par contact.....	78
4.3.1.1	Rôle attractif de la soie d'une congénère chez <i>Anelosimus eximius</i>	79
4.3.1.2	Choix entre sa propre soie et celle d'une congénère chez <i>Anelosimus eximius</i>	81
4.3.1.3	Choix entre la soie familière et la soie étrangère	82
4.3.1.4	Choix entre un milieu dense en soie et un milieu pauvre en soie.....	84
4.3.2	Attraction à distance : mise en évidence de facteurs volatiles.....	85
4.3.2.1	Matériel et méthodes	85
4.3.2.2	Résultats : Attraction à distance par un groupe d' <i>Anelosimus eximius</i>	88
	Position de l'individu après 3 heures passées dans le dispositif par rapport au groupe.....	88
	Note d'attraction en fonction du temps de présence du groupe dans la boîte latérale	90
4.3.2.3	Résultats : Attraction à distance par la soie seule	91
	Position de l'individu par rapport à la soie	91
4.3.2.4	Production de la soie en fonction du poids des individus.....	92
4.3.3	Variation de l'attraction pour la soie en fonction de l'état de satiété.....	93
4.3.3.1	Introduction.....	93
4.3.3.2	Matériel et méthodes	93
4.3.3.3	Résultats	94
4.3.3.3.1	Temps passé dans la branche centrale avant le premier choix.....	95
4.3.3.3.2	Temps passé dans les deux branches selon les groupes.....	96
4.3.3.3.3	Nombre de passage dans chaque branche.....	97
4.3.3.3.4	Activité globale.....	98
4.3.3.3.5	Nombre de période d'activité.....	99
4.3.4	Conclusion	100

4.4	IMPLANTATIONS DE COLONIES D'ANELOSIMUS EXIMIUS DANS LE MILIEU NATUREL : DISPERSION DES INDIVIDUS ET VOLUME DES NIDS.....	102
4.4.1	Introduction.....	102
4.4.2	Matériel et méthodes.....	102
4.4.3	Résultats.....	102
4.4.3.1	Dispersion des individus.....	102
4.4.3.2	Volume des structures soyeuses.....	105
5	LE PASSAGE DE L'ACTIVITE INDIVIDUELLE A L'ACTIVITE COLLECTIVE.....	108
5.1	L'ATTRACTION POUR LA SOIE D'UN CONGENERE CHEZ LES ESPECES SOLITAIRES	109
5.1.1	Attraction pour la soie chez une espèce solitaire de Thériidiés : <i>Steatoda triangulosa</i>	109
5.1.1.1	Choix entre la soie d'une congénère et un espace vide.....	109
5.1.1.2	Choix entre la soie d'un congénère et sa propre soie.....	110
5.1.2	Attraction pour la soie chez une espèce solitaire d'Agélénides : <i>Agelena labyrinthica</i>	111
5.1.2.1	Choix entre la soie d'une congénère et une branche vide.....	112
5.1.2.2	Discrimination de la soie chez <i>Agelena labyrinthica</i>	113
5.1.3	Attraction chez une espèce solitaire : <i>Tegenaria domestica</i>	114
5.1.3.1	Choix entre la soie d'une congénère et une branche vide.....	114
5.1.4	Conclusion.....	115
5.2	EXPLOITATION D'UNE TOILE CONSPECIFIQUE ETRANGERE.....	116
5.2.1	Protocole.....	116
5.2.2	Résultats.....	116
5.2.3	Conclusion.....	119
5.3	REGULATION INTERINDIVIDUELLE DE LA CONSTRUCTION : MISE EN EVIDENCE D'UN PROCESSUS STIGMERGIQUE	120
5.3.1	Construction de la retraite.....	120
5.3.1.1	Protocole.....	120
5.3.1.2	Résultats.....	121
5.3.2	Construction de la nappe.....	121
5.3.2.1	Protocole.....	121
5.3.2.2	Résultats.....	121
5.3.3	Conclusion.....	122
5.4	EFFICACITE DES TOILES CONSTRUITES PAR PLUSIEURS INDIVIDUS SE SUCCEDANT DANS LE TEMPS	124
5.4.1	Protocole.....	124
5.4.2	Résultats.....	124
5.4.3	Conclusion.....	125
6	L'EPREUVE DE LA MODELISATION.....	126
6.1	INTRODUCTION	126
6.2	RESULTATS QUALITATIFS	126
6.3	RESULTATS QUANTITATIFS.....	129
6.3.1	Rôle de l'attraction pour la soie	130
6.3.2	Taille de la toile en fonction des effectifs du groupe et de l'attraction de la soie.....	131
6.3.3	Emergence de propriétés caractéristiques des araignées sociales.....	132
6.4	CONCLUSION	135
7	DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION	136
8	BIBLIOGRAPHIE.....	151
9	ANNEXES	164

1 Introduction

De nombreuses espèces animales, appartenant à des groupes zoologiques très différents, sont capables de se regrouper, de façon permanente ou non, pour former des communautés qui vont de quelques individus se rassemblant temporairement sous l'influence de divers facteurs (juvéniles de nombreuses espèces d'arthropodes : araignées, scorpions ; guépards mâles adultes ; chevreuils ; varans de Komodo) jusqu'à des groupes de centaines d'individus (mammifères, insectes, blattes, bancs de poissons, oiseaux marins) pouvant même être anatomiquement dépendants comme chez les Cnidaires (coraux, méduses coloniales Siphonophores).

Divers auteurs ont proposé des classifications de ces groupes (Grassé, 1946 ; Gervet 1965; Le Masne, 1952 ; Wilson, 1976). Plutôt que de lancer un débat sur la pertinence de critères de classification retenus, il est plus important de constater que certaines espèces présentent des niveaux d'organisations du groupe bien supérieures à d'autres.

Dans ces sociétés, les individus sont en interaction constante avec leurs congénères. On constate alors des phénomènes de coopération dans des domaines variés tels que la prédation, le soin aux jeunes ou la protection du groupe (Wilson, 1976). Cette coopération passe par une coordination des comportements de chacun des membres du groupe social, c'est-à-dire que les actes de chaque membres du groupe ne sont pas indépendants des comportements des autres mais au contraire, s'insèrent un ensemble structuré.

Le terme de coopération prend cependant un sens variable selon les champs d'études des auteurs. La définition de la coopération peut être envisagée de façon différente au sein des diverses disciplines zoologiques. Elle n'est pas la même pour un entomologiste étudiant les Insectes eusociaux que pour un primatologue qui peut sous-entendre une intentionnalité que ne manifeste pas une fourmi, prisonnière d'un schéma stimulus-réponse (attraction par une phéromone, phénomènes de gabarit).

On peut cependant en donner une définition générale, indépendante du champ d'étude (Ferber, 1994). En effet, il est possible de parler de coopération lorsque l'ajout d'un nouvel individu au groupe accroît différentiellement les performances de celui-ci ou quand il existe des mécanismes de régulation qui évitent les conflits interindividuels, et donc une dégradation importante des performances individuelles ou collectives. Les actes coopérateurs permettent

la survie du groupe ou l'amélioration des performances par rapport à un système sans coordination. La coopération est basée sur un ensemble de mécanismes de coordination des actes de chaque individu permettant la réalisation d'une tâche commune.

L'étude de ces systèmes est particulièrement intéressant chez les Arthropodes sociaux compte tenue de la simplicité de leur système nerveux comparé à celui des mammifères, et de la différence très marquée entre les espèces d'insectes sociaux et solitaires du point de vue anatomique (existence de castes), génétique (nombre de chromosomes variables au sein de la même espèce) ou comportemental (réalisation d'œuvres collectives de grande taille).

Les sociétés d'Arthropodes, en étant capables de coopérer pour exécuter différentes tâches complexes, marquent une différence très nette avec les activités réalisées par des espèces solitaires et soulèvent un certain nombre de questions. La différence spectaculaire observée entre les espèces sociales et solitaires requiert-elle une modification importante du comportement des individus ? L'animal social est-il plus "intelligent" que son homologue solitaire ? Si oui, comment expliquer la fréquence élevée des passages du solitaire au social dans certains groupes, comme les araignées par exemple, si la socialisation demande l'apparition de capacités cognitives plus importantes, et donc plus complexes ? Si non, l'émergence de toutes les activités collectives spectaculaires observées chez les Arthropodes semble difficilement explicable.

Pourtant, nos connaissances actuelles sur la cognition de ces espèces ne nous permettent pas de supposer qu'un individu, comme un ouvrier termite, soit capable de planifier la construction d'une termitière de plusieurs mètres de haut. Aucun individu de ces espèces n'a une connaissance globale du problème à résoudre. Ces sociétés possèdent pourtant des mécanismes de coopération qui assurent la coordination des comportements individuels et la réalisation de tâches collectives.

Les phénomènes coopératifs ont été plus particulièrement étudiés ces dernières décennies chez les nombreuses espèces d'Insectes sociaux (Wilson, 1971 ; Deneubourg, 1977 ; Deneubourg et al., 1988 ; Bonabeau & Theraulaz, 1994 ; Bonabeau et al., 1997). Mais l'explication de l'apparition et du développement d'une coopération au cours de l'évolution entre les membres d'une société d'insectes reste problématique car la comparaison avec des espèces moins évoluées sur la voie de la socialisation est difficile, voir impossible dans de nombreux genres. Peu d'insectes au mode de vie solitaire présentent des liens de parenté étroits avec les espèces sociales.

Les Halictes permettent certaines comparaisons avec les Abeilles (Plateaux-Quenu et al., 1997) de même que certaines guêpes maçonnnes apportent des informations sur la construction de nids pour un essaim de guêpes (Downing & Jeanne, 1988, 1990). De plus, bien qu'il soit possible de trouver des espèces de fourmis présentant des caractères considérés comme plus primitifs, ces dernières restent eusociales. Les agrégations de blattes apportent d'autres informations sur les conditions initiales d'une organisation sociale (Dabouineau & Rivaut, 1998) sans toutefois présenter des activités collectives très structurées comme la construction d'un abri ou la récolte de nourriture.

Une comparaison sommaire entre les insectes eusociaux et les espèces solitaires suggère que le passage du solitaire au social coopératif implique l'apparition de plusieurs mécanismes de coordinations différents responsables de la cohésion du groupe et des différentes formes de coopérations lors de la construction d'édifices communs, de la récolte de nourriture, des soins aux jeunes ou de la défense de la colonie.

Il est donc très difficile d'expliquer et de démontrer l'origine et la mise en place de ces mécanismes sans disposer d'exemples montrant des formes de transition entre un mode de vie solitaire et un mode de vie social.

Parmi les Arthropodes sociaux, les Araignées sont un cas particulier. En effet, parmi les 35000 espèces actuellement recensées, seule une très faible part, soit une trentaine d'espèces (Avilés, 1997 ; Burgess, 1976) présente des formes d'organisation sociale. Ces dernières sont toutefois très variées.

S'il est facile de définir les insectes sociaux, il est cependant plus difficile de fournir une définition semblable pour les Araignées à cause de la diversité des formes d'organisation. Peut-on considérer une espèce comme sociale si les adultes ne se tolèrent qu'au cours de la reproduction ou durant les premiers stades de la croissance ?

De nombreux auteurs se sont penchés sur ce problème de classification des formes sociales chez les Araignées (Shear, 1970 ; Buskirk, 1981 ; D'Andrea, 1987 ; Avilés, 1997). Une répartition en quatre niveaux d'organisation est communément admise (Plateaux-Quénu & al, 1997) pour classer une espèce selon son degré de socialisation :

- **Solitaire** : Ses relations avec les congénères se limitent aux jours suivant l'émergence et à la période de reproduction.
- **Coloniale** : Les individus ont des toiles de capture individuelles, manifestant une territorialité mais peuvent partager des fils de soie pour soutenir les toiles. La

coopération entre individus est très réduite. Le regroupement est facultatif, temporaire ou permanent.

- **Subsociale** : Les individus sont tous issus d'une même fratrie et restent groupés. La mère s'occupe des jeunes et manifeste un comportement maternel souvent complexe. La mère capture des proies et peut même se sacrifier pour se laisser dévorer par les jeunes chez *Amaurobius ferox* (Kim, 1998). La dispersion des jeunes apparaît tardivement.
- **Sociale permanente** : Les araignées sociales "vraies" (Kullman, 1972) présentent une tolérance des congénères toute leur vie, forment un groupe stable (avec un recouvrement de plusieurs générations) et une coopération dans de nombreuses activités allant du soin des cocons à la construction d'une toile commune (Krafft, 1979). On recense une vingtaine d'espèces d'araignées sociales permanentes. Toutes vivent dans les zones tropicales.

Ainsi, contrairement aux Insectes, les Araignées, malgré une existence solitaire pour presque la totalité des espèces, présentent un gradient de formes de socialisation allant du simple groupement temporaire (Furey, 1998 ; Rypstra, 1985) à des sociétés de taille importantes ayant une large gamme d'activités collectives (Kullman, 1972, 1976).

Les Araignées apparaissent comme un bon modèle pour rechercher les conditions d'apparition des sociétés d'Arthropodes et expliquer l'origine des mécanismes de coopération au sein de ces organisations.

De nombreux auteurs se sont intéressés à l'origine des sociétés d'araignées en s'interrogeant principalement sur les conséquences de la vie sociale, c'est-à-dire sur sa valeur adaptative (Riechert, 1985a ; Uetz, 1988, 1996 ; Wickler & Seibt, 1993) et ses désavantages (Hieber & Uetz 1990 ; Wickler & Seibt, 1988) ou sur la dynamique de ces sociétés (Avilés, 1986 ; Smith, 1986 ; Roeloffs & Riechert, 1988 ; Ulbrich, 1996). Ces travaux, du domaine de la *behavioural ecology*, tentent d'expliquer pourquoi la vie sociale a été sélectionnée chez les araignées et pourquoi le nombre d'espèces sociales est rare. Mais ils ne nous renseignent pas sur l'origine des mécanismes qui ont permis l'apparition des interactions sociales conduisant à la coopération des individus. Or la mise en place de ces interactions doit nécessairement précéder l'apparition des conséquences adaptatives responsables de la sélection de la vie sociale.

Très peu de travaux concernent les mécanismes comportementaux qui permettent la vie en groupe et la réalisation de tâches collectives comme la construction du piège ou la capture des proies (Riechert et al., 1986 ; Avilés, 1997 ; Uetz 1982, 1987, 1988, 1990). Or les conséquences de la vie sociale sont le produit des différentes formes de coopération qui impliquent l'émergence préalable de différents mécanismes de coordination (Grassé, 1959 ; Bonabeau & Théraulaz, 199 ; Saffre et al., 1997). Il est donc nécessaire de prendre en compte l'étude de ces mécanismes de coordination et de les comparer aux caractéristiques éthologiques des espèces solitaires dans le but d'identifier les modifications comportementales nécessaires pour passer du statut solitaire au statut social, c'est-à-dire de l'activité individuelle à l'activité collective.

Les sociétés d'araignées n'ont pas atteint l'eusocialité comme les Insectes sociaux et ont de plus une origine polyphylétique. Selon Avilés (Avilés, 1997), le passage du solitaire au social s'est réalisé au moins 12 fois dans plusieurs familles (Agelenidae, Eresidae, Theridiidae, Dictynidae, Thomisidae) qui renferment également des espèces solitaires. La transition du solitaire au social s'est donc réalisée fréquemment et indépendamment dans des lignées différentes, même si on ne connaît actuellement que 17 espèces d'araignées sociales permanentes non territoriales. On peut donc raisonnablement penser que les mécanismes responsables de la coopération reposent sur des systèmes de coordination simples qui n'ont pas nécessité de modifications fondamentales du programme éthologique des individus par rapport aux espèces solitaires (Théraulaz & Spitz, 1997 ; Bonabeau & Théraulaz, 1994).

L'existence de plusieurs genres qui renferment à la fois des espèces solitaires et sociales (Burgess, 1978), suggère également que les modifications comportementales requises par le passage du solitaire au social soient de faible amplitude, peut être plus quantitatives que qualitatives. La comparaison d'espèces solitaires et sociales apparentées, ou l'étude d'espèces solitaires appartenant à un genre qui renferme également des espèces sociales, devraient permettre d'apporter une réponse à cette question.

Les Araignées sociales ne présentent pas de castes ni d'individus asexués et sont donc plus proches d'une forme originelle de société que les Insectes eusociaux. D'après nos connaissances actuelles, elles n'ont pas développé de mécanismes spécifiques de communication comparables aux multiples phéromones des insectes ou à la danse des abeilles, qui sont probablement des adaptations postérieures à l'apparition de la société. Tout au plus existe-t-il une tolérance réciproque partiellement basée sur une phéromone sociale

présente à la surface des téguments (Krafft 1970b, 1975, 1982 ; Kullman et al., 1973). On peut en conclure qu'il s'agit d'un modèle intéressant pour étudier l'origine des mécanismes nécessaires à l'apparition des premières formes de coopération sociale.

Les Araignées sociales sont définies par trois caractéristiques : une tolérance envers les congénères, une interattraction et diverses formes de coopération telles que la construction des toiles, la capture et la consommation des proies (Kullmann, 1972 ; Krafft, 1982). L'apparition de ces trois caractéristiques serait donc requise pour le passage du solitaire au social. Mais cette définition ne préjuge pas des mécanismes en jeu. Or deux caractéristiques, la tolérance et la cohésion du groupe, existent déjà chez les espèces fileuses solitaires. Les jeunes araignées restent groupées à la sortie du cocon. Elles se tolèrent, puis se dispersent après quelques jours. Cette phase grégaire est plus longue chez les espèces subsociales (Kullmann, 1972) et montre une grande plasticité selon les conditions du milieu (Horel et al., 1979). La tolérance peut être prolongée jusqu'au stade adulte chez *Coelotes terrestris* (Gundermann et al., 1993). Mais la tolérance et la cohésion du groupe ne suffisent pas à expliquer le phénomène social. Il faut y ajouter des mécanismes de coordination permettant la coopération. Une forme élémentaire de coopération apparaît chez les jeunes des espèces solitaires d'orbiteles pendant la phase grégaire lorsque ceux-ci tissent un réseau tridimensionnel commun (Bristowe, 1958). Mais l'élaboration de ces structures a été peu étudiée. Les trois caractéristiques des araignées sociales préexistent donc chez les jeunes des espèces solitaires fileuses.

Les Insectes sociaux se caractérisent par la construction d'édifices cohérents d'architectures complexes comme les ruches, les nids de guêpes, les fourmilières ou les termitières. Ces structures sophistiquées ont suggéré dans les années 1950 l'existence d'interactions complexes entre les individus, conduisant les auteurs à placer l'insecte social très au-dessus de l'insecte solitaire sur le plan de la complexité comportementale (Le Masne, 1952). Par la suite, les études chez les Termites (Grassé, 1959 ; Deneubourg 1977), les guêpes (Theraulaz et al., 1990), les Abeilles (Camazine, 1991) et les Fourmis (Deneubourg & Goss, 1989 ; Franks, 1992 ; Deneubourg & Franks, 1995 ; Franks & Deneubourg, 1997) ont montré que des mécanismes plus simples, basés sur des processus stigmergiques, permettent d'expliquer la coopération chez les espèces sociales.

La stigmergie correspond à une forme d'interactions indirectes où les modifications du milieu consécutives à l'action d'un individu (ébauche de pilier de terre pour les termites ou de

cellules pour les guêpes) pilotent le comportement des autres individus (Grassé 1959, 1984) en réduisant leurs degrés de liberté, ce qui génère une coordination (voir Figure 1).

Ces processus coordonnant les activités bâtisseuses des individus sont complétés par des phénomènes d'amplifications. La modification du milieu, en orientant le comportement, augmente le nombre d'individus impliqués dans l'édification de la colonie (Deneubourg & Théraulaz, 1997). Ces derniers modifient le milieu en bâtissant de nouvelles structures. Ces dernières vont « recruter » de nouveaux travailleurs.

La logique fonctionnelle de la stigmergie repose sur la coordination des comportements individuels par la structuration progressive de l'environnement. Ceci permet une résolution distribuée du problème : la construction d'un abri fonctionnel. On remarque que chaque individu ne dispose que d'informations locales et qu'il ne connaît ni les alternatives du problème, ni une solution programmée explicite. Cependant le groupe peut le résoudre sans avoir besoin d'une représentation de l'environnement ou même d'une représentation globale de la tâche à accomplir.

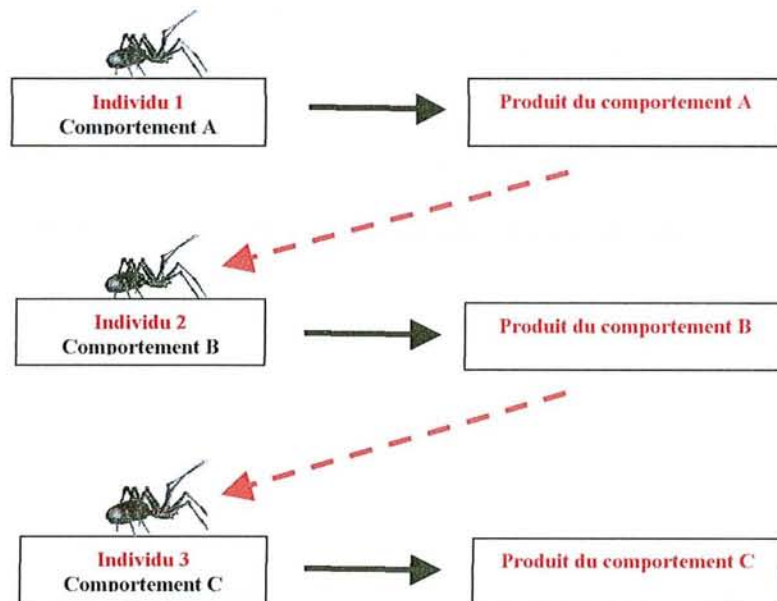


Figure 1 : Processus stigmergique. Le comportement d'un individu est piloté par le produit du comportement d'un congénère

Des processus stigmergiques de ce type pourraient expliquer la coopération lors de la construction collective d'un édifice soyeux par un groupe d'araignées. Sans dénier aux araignées la capacité de développer des processus cognitifs, qui sont capables de moduler leur

comportement prédateur par apprentissage (Bays, 1962; Holden, 1977), de sélectionner des sites de plus en plus profitables au cours de leur développement (Riechert, 1976) et d'effectuer des détours pour s'approcher d'une proie (Land, 1971), nous avons fait le choix de tenter d'expliquer la coopération chez les araignées sociales par des mécanismes simples, reposant sur des enchaînements stimulus-réponse sur la base de processus stigmergiques dans le but de mieux comprendre la transition entre statut solitaire et statut social. Mais dans ce cas, il est nécessaire que l'individu ne soit pas prisonnier d'une organisation séquentielle et déterministe de ses actes, et qu'il ajuste son comportement aux structures mises en place par ces congénères comme il le ferait face aux structures qu'il a lui-même élaborées. L'absence de tels mécanismes régulateurs entraînerait obligatoirement une simple juxtaposition de toiles individuelles ou même l'apparition d'une structure incohérente.

Ces conditions pourraient être suffisantes pour générer des interactions aboutissant à une coordination des activités des individus au sein d'un groupe et à la coopération permettant la construction d'édifices soyeux cohérents et efficaces chez les araignées sociales. Comme ces conditions ne sont pas drastiques, on peut s'interroger sur l'éventuelle préexistence des traits comportementaux correspondants chez les espèces solitaires. Une telle forme de préadaptation sociale permettrait de mieux comprendre l'origine polyphylétique des sociétés d'araignées.

Les structures soyeuses élaborées par les araignées sociales non territoriales semblent moins complexes que certaines constructions des Insectes sociaux. *Anelosimus eximius* tisse par exemple de grands pièges formés d'un hamac surmonté d'un réseau tridimensionnel (Christenson, 1984 ; Vollrath, 1982, 1983 ; Pasquet & Krafft, 1989). Bien que de formes et de tailles variables, ces structures obéissent à des règles architecturales simples, mais constantes. De plus il s'agit de structures cohérentes qui ne correspondent nullement à des associations de toiles individuelles. Ces pièges sont le produit d'une coopération entre des dizaines et souvent des centaines d'araignées, ce qui requiert donc nécessairement une coordination des actes des individus.

En comparant les mécanismes nécessaires à la construction du piège chez des espèces solitaires et des espèces sociales appartenant aux même familles, nous tenterons de définir les modifications du comportement expliquant le passage d'une activité individuelle solitaire à une coopération au sein d'un groupe et mettre en évidence les mécanismes éthologiques nécessaires et suffisants à l'apparition d'une société chez les Arthropodes.

2 Matériel et méthodes

La comparaison de mécanismes intervenant dans la coopération sociale, comme la cohésion du groupe et la construction des toiles, chez *Anelosimus eximius*, avec des comportements d'espèces solitaires appartenant à des familles contenant des espèces sociales (Theridiidae, Agelenidae) doit faire apparaître les modifications éthologiques suffisantes et nécessaires à l'apparition d'une société.

Notre choix est donc de travailler sur des familles d'Araignées contenant des espèces solitaires et sociales qui tissent des toiles irrégulières.

Les toiles peuvent être divisées en deux grands groupes, les toiles dites régulières et les toiles dites irrégulières. Les toiles régulières, appelées aussi toiles géométriques, sont des filets souvent verticaux, utilisés pour arrêter les insectes volants. Il est possible de les décrire par un ensemble de figures géométriques. Le deuxième groupe possède une grande diversité. Il est impossible de décrire la disposition des fils dans une de ces toiles de façon simple bien que certaines structures invariantes puissent être retrouvées.

Les araignées sociales orbitèles manifestent une territorialité, ne sont pas des modèles intéressants pour mettre en évidence les processus comportementaux régissant la construction d'une toile commune car, hormis la construction de la charpente soutenant les toiles géométriques individuelles, elles ne montrent pas de coopération marquée.

Les familles des Agelenidae et des Theridiidae ont été retenues pour plusieurs raisons. Les espèces de ces deux familles tissent des toiles irrégulières avec une nappe et un réseau tridimensionnel et présentent des espèces solitaires et sociales. Les espèces solitaires (*Agelena labyrinthica*, *Agelena gracilens*, *Steatoda triangulosa*) sont présentes dans nos régions tandis que les espèces sociales, équatoriales (*Agelena consociata*, *Anelosimus eximius*) coopèrent dans de nombreuses activités de la colonie. Nous disposons de plus d'un élevage d'*Anelosimus eximius*, constitué à partir de prélèvements effectués en Guyane française.

2.1 Espèces utilisées et conditions d'élevage

2.1.1 *Agelena labyrinthica*

Agelena labyrinthica (Araneae, Agelenidae) est commune et largement répandue dans toute l'Europe (voir Figure 2), à l'exception de l'Ecosse. De taille moyenne (12mm pour les femelles et 9 pour les mâles), on la trouve dans une végétation basse et des buissons ensoleillés (Ledergerber & Baur, 1998). Elle est facilement reconnaissable par les taches blanches en forme de chevrons qu'elle porte sur l'abdomen. Elle construit une toile irrégulière de grand volume, composée d'une nappe horizontale surmontée d'un réseau tridimensionnel et d'une retraite tubulaire ouverte aux deux extrémités. Le réseau tridimensionnel de fils sert à déséquilibrer et à arrêter les proies (Bristow, 1958). Ces dernières, composées essentiellement de Diptères, d'Orthoptères et de Lépidoptères (Assi, 1980) tombent sur la nappe où l'araignée les capture avant de les transporter éventuellement vers sa retraite.



Figure 2 : *Agelena labyrinthica* (photo A. Bernard) et sa toile (photo B. Krafft)

Les formes de la nappe et du réseau ressemblent beaucoup aux structures édifiées par *Anelosimus eximius*. Ces structures sont voisines de celles d'*Agelena consociata* (Krafft, 1970). C'est une espèce annuelle solitaire dont les jeunes passent l'hiver à l'intérieur du cocon pour émerger au printemps. On trouve facilement des adultes à partir du début de l'été. La période de reproduction se situe au milieu de l'été. Les femelles adultes meurent à l'automne.

Les araignées utilisées dans cette étude proviennent de cocons collectés à la fin de l'été, maintenus à l'extérieur sous abri jusqu'au mois de janvier. Les jeunes émergent un mois plus tard au laboratoire. Ils sont élevés dans des boîtes individuelles de 15x8x8cm à une température de 18-20° avec un cycle nycthéral 12h/12h et nourris avec des grillons (*Gryllus campestris*) de 10 à 20 mg deux fois par semaine. Une pulvérisation d'eau distillée dans les boîtes d'élevage est effectuée une fois par jour.

2.1.2 Anelosimus eximius

Le choix des Araignées comme modèle d'étude de l'apparition d'une société se justifie par les caractéristiques des Araignées sociales.

Anelosimus eximius (Araneae, Theridiidae) est une araignée sociale d'Amérique du Sud (Brach, 1975 ; Vollrath, 1982 ; Christenson, 1984), formant des colonies de plusieurs dizaines de milliers d'individus (Vollrath & Rohde-Arndt, 1983 ; Pasquet & Krafft, 1989) faisant jusqu'à 50m de long (observations personnelles.). Elles présentent une tolérance mutuelle durant l'ensemble du cycle biologique ainsi qu'une coopération dans de nombreuses tâches (construction des toiles, prédation, transport des proies, soins aux jeunes). Elles forment des sociétés regroupant des centaines d'individus qui coopèrent dans les soins aux jeunes, la construction d'une toile commune et la prédation. Bien que ne présentant pas de castes, l'espèce a un sex-ratio biaisé en faveur des femelles qui constituent 90% de la population (Aviles, 1986 ; Vollrath, 1986). Une spécialisation des tâches fonction de la masse corporelle existe mais reste parfaitement réversible selon les conditions du milieu (Ebert, 1998). Ces araignées peuvent sans aucun doute être qualifiées de sociales, sans pourtant avoir atteint le stade d'eusocialité propre aux Insectes sociaux. N'ayant pas atteint cette complexité sociale, les araignées forment donc une société plus proche d'un stade originel, en restant très différentes des araignées solitaires, caractérisées par une forte agressivité envers les conspécifiques allant jusqu'au cannibalisme en dehors de stades juvéniles et de la période de reproduction chez certaines espèces.



Figure 3 : *Anelosimus eximius*

Les *Anelosimus eximius* ont été récoltées en Guyane française (voir Figure 3). Les araignées utilisées sont élevées dans des cadres de 50x50x10cm, pourvus d'aérations sur les faces latérales (50x10) et dont les faces avant et arrière (50x50) sont constituées de plaques de verre. Le groupe d'araignées (50 à 300 par cadre environ) tisse une toile constituée d'une nappe horizontale et surmontée d'un réseau tridimensionnel. La pièce d'élevage est maintenue à une température de 26° et 70% d'humidité le jour, et de 18°C et 80% d'humidité la nuit. Le cycle nyctéméral est de 12h de jour et 12h de nuit. Les araignées sont nourries quotidiennement avec des grillons (*Gryllus campestris*) et des mouches (*Lucilia caesar*). Une pulvérisation d'eau distillée dans les boîtes d'élevage est effectuée deux fois par jour.

2.1.3 *Steatoda triangulosa*

Steatoda triangulosa (Araneae, Theridiidae) est une araignée d'environ 5 mm, avec un abdomen ovale possédant une bande claire et des décors plus foncés. Les couleurs des femelles, ayant une longévité de quelques années, s'assombrissent avec l'âge. La toile est irrégulière avec des fils gluants sur la partie inférieure. Des petits paquets de soie pelucheuse sont parfois accrochés dans la toile.

Les araignées utilisées dans cette étude ont été trouvées dans les locaux de la Faculté des Sciences de Nancy 1. Elles sont élevées dans des boîtes individuelles de 15x8x8cm à une température de 18-20° avec un cycle nyctéméral naturel (printemps et été) et nourries avec des grillons (*Gryllus campestris*) de 10 à 20 mg deux fois par semaine. Une pulvérisation d'eau distillée dans les boîtes d'élevage est effectuée une fois par jour.

2.1.4 *Agelena gracilens*

Agelena gracilens occupe les mêmes biotopes que *A. labyrinthica* (Araneae, Agelenidae) mais plus tard dans la saison. Plus petite que *A. labyrinthica* (7-10 mm pour les femelles et 6 pour les mâles), elles tissent des toiles possédant la même structure. La taille, l'époque de l'année ainsi qu'une légère différence de coloration générale (plus claire pour *A. gracilens*) permettent de distinguer ces deux Agelenidae.

Les araignées utilisées dans cette étude sont des spécimens collectés durant l'été. Elles sont élevées dans des boîtes individuelles de 15x8x8cm à une température de 18-20° avec un cycle nycthéral 12h/12h et nourries avec des grillons (*Gryllus campestris*) de 10 à 20 mg deux fois par semaine. Une pulvérisation d'eau distillée dans les boîtes d'élevage est effectuée une fois par jour.

2.1.5 *Tegenaria domestica*

Tegenaria domestica (Araneae, Agelenidae) est une espèce du nord de l'Europe. Le décor du sternum est caractéristique du genre *Tegenaria* et sert à déterminer l'espèce. Il existe une très grande confusion dans les noms et la détermination. Les femelles sont capables de vivre plusieurs années et peuvent survivre de nombreux mois sans nourriture ni eau, souvent dans des habitats très secs tels que des caves ou des maisons. Les toiles sont des nappes de petite taille mais qui présentent un tube moins longs que ceux des *Agelena*.

Les araignées utilisées dans cette étude sont élevées dans des boîtes individuelles de 3x8x8cm à une température de 18-20° avec un cycle nycthéral 12h/12h et nourries avec des grillons (*Gryllus campestris*) de 10 à 20 mg deux fois par semaine. Une pulvérisation d'eau distillée dans les boîtes d'élevage est effectuée une fois par jour.

2.2 Dispositifs expérimentaux

2.2.1 Les labyrinthes en T

Lors d'expériences sur le rôle attractif de la soie, nous utilisons des labyrinthes en T, construit en Plexiglas. Les branches ont une longueur de 10 cm pour une largeur de 1cm. Elles sont creusées dans le bloc de Plexiglas de manière à former une gouttière qui ne laisse aucune aspérité ou recoin pour permettre à l'araignée de se dissimuler.

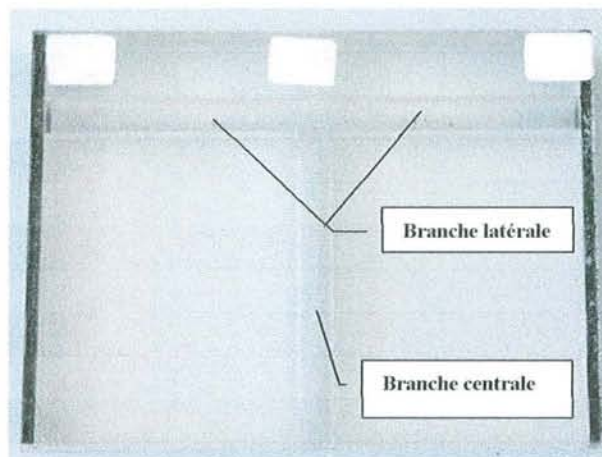


Figure 4 : Labyrinthe en Plexiglas

Deux protocoles sont utilisés selon les espèces :

- Les Thériidiidés (*Anelosimus eximius* et *Steatoda triangulosa*) : les labyrinthes sont placés verticalement avec une bandelette de papier dans l'axe centrale pour leur permettre de grimper. Les araignées grimpent dans les branches latérales où leur activité reste concentré au cours de l'expérience. Elles ne retournent que très rarement dans la branche centrale.
- Les Agélénides (*Agelena labyrinthica*, *Agelena gracilens* et *Tegenaria domestica*) : les labyrinthes sont placés horizontalement. Les araignées effectuent parfois un retour vers la branche centrale.

2.2.2 Boîtes d'observation pour la construction des toiles

Ces boîtes, utilisées lors des expériences sur la construction des toiles chez *Agelena labyrinthica*, sont constituées d'un cadre de bois de 25 cm de côté et de 8 cm de hauteur. Le plancher et le couvercle sont des vitres de 3mm. Ce dispositif simple permet d'observer le contenu des boîtes sans les ouvrir. Le cadre de bois sert de support à l'araignée pour fixer les fils. Le couvercle de verre empêche la formation d'un véritable réseau au-dessus de la nappe. En effet, le verre est trop lisse pour être un bon support d'attache des fils. En obligeant ainsi l'araignée à utiliser le cadre comme support, on peut facilement ouvrir le dispositif sans endommager la toile au cours des différentes manipulations.

2.2.3 Environnement avec supports artificiels

Pour étudier l'influence des supports de l'environnement lors de la construction d'une toile chez *Agelena labyrinthica*, nous avons conçu un milieu artificiel constitué de bâtonnets de balsa de 2X2mm (voir Figure 5) de taille variable selon les groupes expérimentaux et disposés en trois cercles concentriques (voir Figure 6) dans un tube de Plexiglas de 25 cm de diamètre recouvert d'une vitre servant de couvercle.



Figure 5 : Dispositif artificiel avec piquets de balsa

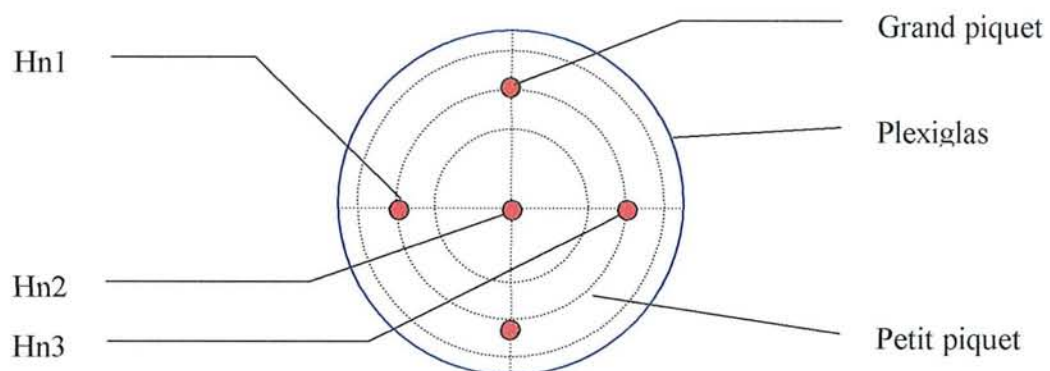


Figure 6 : Vue supérieure du dispositif avec les trois points de mesures (Hn1, Hn2, Hn3) dans le grand axe de la toile

3 La construction de la toile chez l'espèce solitaire *Agelena labyrinthica*

3.1 Structure de la toile

La toile des *Agelena* est une toile dite irrégulière. Elle est toujours composée de trois éléments invariants dont la taille et la forme présentent cependant une certaine variabilité. Il s'agit d'une nappe horizontale, d'un réseau tridimensionnel destiné à intercepter les proies et d'une retraite tubulaire (Bristow, 1958).



Figure 7 : Toile d'*Agelena labyrinthica* (nappe et réseau supérieur)

Comme préliminaire à toute expérience, il est nécessaire d'observer le déroulement normal de la construction d'une toile dans les boîtes destinées aux expérimentations. Pour cela, nous avons fait plusieurs séries d'observations qui nous ont permis de définir les éléments constitutifs d'une toile finie, ainsi que les étapes nécessaires pour y parvenir.

Nous avons décrit un stade intermédiaire pour la mise en place de chacune des deux structures, le tube et la nappe (le réseau tridimensionnel n'étant pas pris en compte car le dispositif expérimental n'offre pas l'espace suffisant).

La construction de la nappe est précédée par l'élaboration d'un ensemble de fils de soie dans un plan horizontal. C'est sur ce maillage très lâche, désigné sous le terme de

charpente, que l'araignée tissera la nappe, constituant alors un voile très fin qui retiendra les proies. Il est très facile de distinguer visuellement la charpente, incapable de retenir une proie, de la nappe.

L'édification de la retraite tubulaire est précédée par un stade que nous avons appelé ébauche de tube. Cette construction intermédiaire et transitoire est un méat dans une densification soyeuse. Il est impossible de mesurer un diamètre et une longueur comme cela l'est pour un tube. C'est néanmoins une structure très visible, impossible à confondre avec un autre élément de la toile. Comme dans leur habitat naturel, les araignées recherchent un endroit offrant un maximum d'abri pour construire leur retraite. C'est donc systématiquement dans les angles de la boîte qu'elles feront leur ébauche de retraite puis le tube.

3.2 Le comportement constructeur

3.2.1 Plasticité de la séquence comportementale

Les définitions des deux structures finales et de leurs stades intermédiaires ayant été données, nous pouvons étudier leurs successions dans le temps. Pour cela, un échantillon de 42 *Agelena labyrinthica* est utilisé. L'enchaînement des différents stades est observé de jour sur une période de 9 heures. Les résultats sont résumés sur la Figure 8. Les flèches montrent les différents passages possibles entre les étapes de construction.

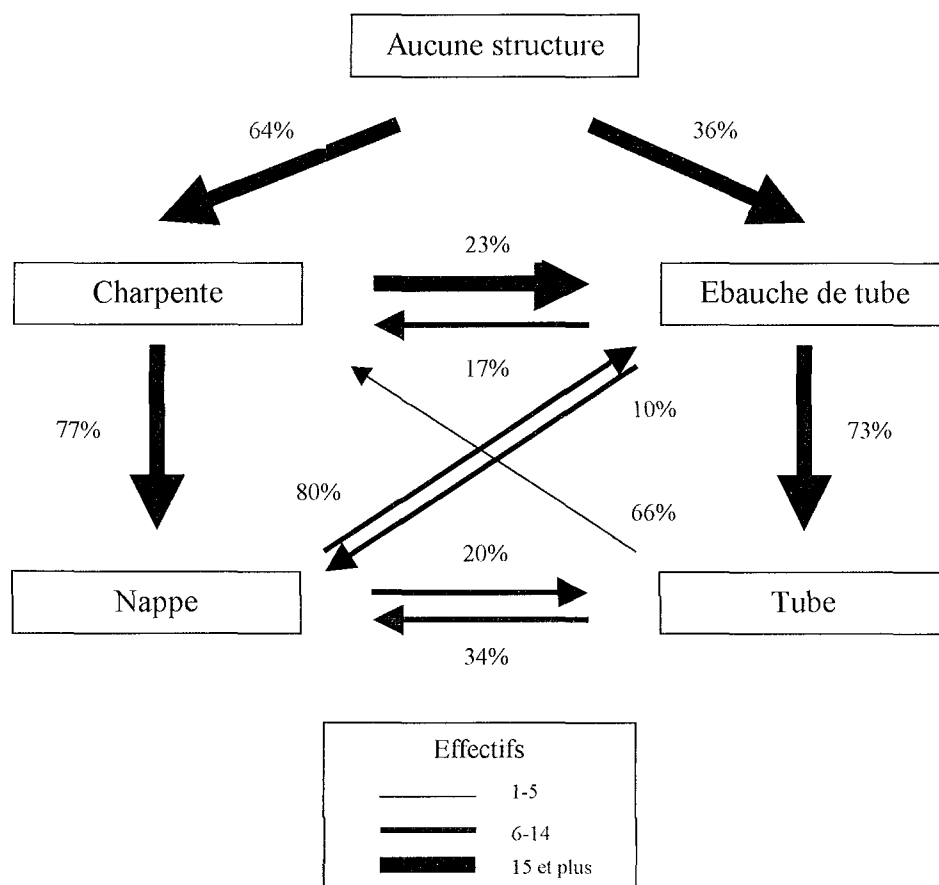


Figure 8 : Succession des différentes phases de construction d'une toile d'*Agelena labyrinthica* (observations faites de jour sur un échantillon de 42 individus). Les pourcentages représentent les fréquences de choix de chacune des différentes voies à partir de chaque état.

On constate que l'édification d'une toile irrégulière par *A. labyrinthica* n'est pas un phénomène stéréotypé comme la construction d'une toile géométrique mais présente différents chemins conduisant à une toile finie. Ce schéma suggère déjà l'absence d'une programmation fixe et séquentielle de la construction.

3.2.2 Rétroaction entre les structures soyeuses déjà élaborées et le comportement constructeur de l'araignée : l'auto-stigmergie

Les constructions de la nappe et de la retraite se font donc chacune en deux étapes ne se suivant pas obligatoirement dans le temps. La nappe est précédée par la construction d'une charpente constituée d'un maillage lâche de fils horizontaux tandis que la retraite est précédée d'une ébauche de tube correspondant à une densification localisée des structures soyeuses tridimensionnelles avec un méat.

Nous allons étudier l'influence de la présence d'une structure intermédiaire sur l'élaboration de la structure finale pour chacun de ces éléments en isolant l'araignée pendant 24h, temps suffisant pour lui permettre de construire une toile entière dans une autre boîte. L'araignée, en recommençant depuis le début la construction d'une toile est obligée de quitter un éventuel cycle de construction initié lors de la mise en place de la structure intermédiaire.

3.2.2.1 Construction de la retraite

Les *A. labyrinthica* construisent toujours leur retraite dans l'un des quatre angles des boîtes expérimentales. Les observations de la position de la retraite sur 121 toiles montrent que celle-ci est construite au hasard dans un coin du dispositif ($n=121$, $X^2=0.355$, $ddl=3$, N. S.). Le choix de l'angle n'est pas influencé par les conditions d'élevage.

Protocole :

Dans un lot de 35 araignées femelles, chaque individu est placé dans une boîte expérimentale jusqu'à la construction du stade "ébauche de tube". Puis il est retiré et mis dans une autre boîte vide durant 24 heures, temps nécessaire pour que se déroule un nouveau cycle complet de construction. Il est ensuite replacé dans la première boîte contenant l'ébauche de la retraite. Cette boîte est retournée de 180° pour supprimer tout effet possible du milieu environnant sur la position de la retraite. Après 24 heures, la localisation du tube est notée par rapport à l'angle où se trouvait l'ébauche.

Résultats :

Les données obtenues montrent que le choix de la localisation du tube définitif dépend de la position de l'ébauche ($n=35$, $X^2=90.56$, $ddl=2$, $p<0.001$, voir Figure 9). En conséquence, l'ébauche de tube pilote le comportement de construction ultérieur de l'araignée.

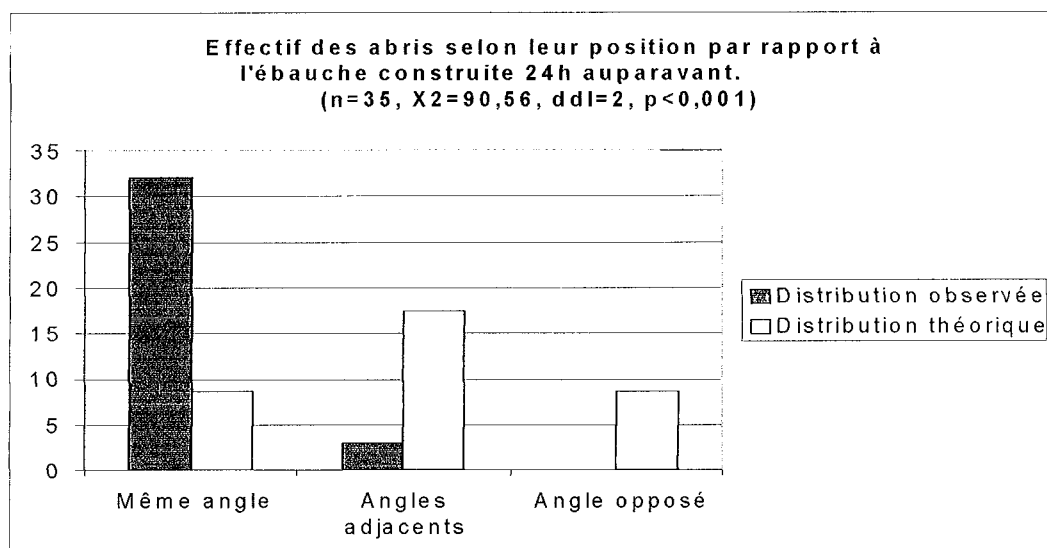


Figure 9 : Distribution des retraites par rapport à l'emplacement de l'ébauche construite 24h auparavant

3.2.2.2 Construction de la nappe

La nappe horizontale occupe toute la superficie de la boîte expérimentale. La variable étudiée est la hauteur du centre de cette nappe par rapport à la hauteur d'une charpente précédemment construite. Elle permet de prendre en compte l'emplacement du piège dans le plan vertical.

Protocole :

Dans un lot de 30 araignées, chaque individu est placé dans une boîte expérimentale jusqu'à la construction du stade "charpente". La hauteur de celle-ci est variable ($m=3,45\text{cm}$, $SD=2,36\text{ cm}$, $n=30$). Puis l'araignée est retirée et mise dans une autre boîte vide durant 24 heures, temps nécessaire pour le déroulement d'un cycle de construction complet. Elle est ensuite replacée dans la première boîte contenant la charpente. Après 24 heures, la hauteur de la nappe est relevée.

Résultats :

Il n'y a pas de différence significative entre l'emplacement initial de la charpente et celui de la nappe (test T pour séries appariées, $n=30$, $t=0.405$, $ddl=29$, $p=0.688$, N.S.). Au contraire, il existe une très forte corrélation entre les deux hauteurs (Test de corrélation, $n=30$, $R^2=0,945$, $p<0.0001$, voir Figure 10). En conséquence, la position initiale de la charpente pilote la construction de la nappe définitive par l'araignée.

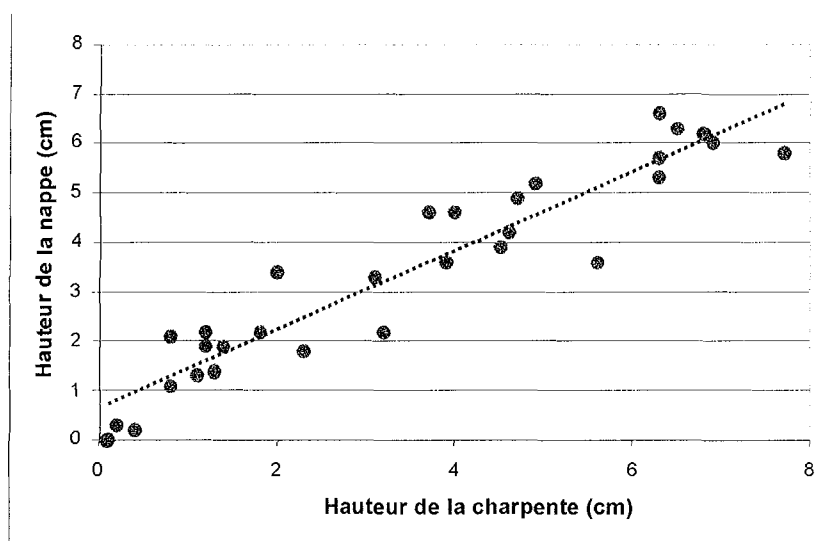


Figure 10 : Hauteur de la nappe, bâtie après une interruption du cycle de construction, en fonction de la charpente préalablement construite 24h avant

3.2.2.3 Définition de l'auto-stigmergie

On parle de stigmergie quand une modification du milieu par un membre d'un groupe oriente et dirige l'activité d'autres membres de ce groupe (construction des termitières). Le même phénomène peut être appliqué à un individu solitaire. Certains auteurs ont mis en évidence un comportement bâtisseur basé sur des processus stigmergiques chez des espèces d'Hyménoptère solitaires (Downing & Jeanne, 1988, 1990) et chez des Oiseaux (Collias & Collias, 1964). Dans ce cas, ce sont les structures mises en place par l'animal, et non par un congénère, qui orientent et guident son propre comportement. On peut qualifier ce processus d'auto-stigmergie.

La mise en place des structures finales (nappe et retraite) est gouvernée par la présence des étapes intermédiaires. L'animal ne dirige pas son travail. Il est guidé par lui. C'est bien la conséquence d'un acte (la structure produite dans le milieu) qui entraîne la réalisation de l'acte suivant. Le phénomène d'auto-stigmergie existe lors de l'édification de la toile par

A.labyrinthica puisque ce sont les structures mises en place par l'individu qui dirigent son propre comportement.

L'auto-stigmergie est un processus propre aux espèces solitaires bien que la stigmergie, appliquée aux espèces sociales, ne fasse aucune différence entre la stimulation par une structure bâtie par un congénère ou par l'animal lui-même. Cette variation minime dans la définition possède pourtant une valeur heuristique importante car elle pose la question suivante : le passage de l'auto-stigmergie vers une stigmergie sociale est-il possible?

3.3 Rôle des supports de l'environnement

3.3.1 Mesures des toiles dans le milieu naturel

Des observations dans le milieu naturel laissent supposer que les toiles d'*Agelena* sont construites au sommet de la végétation à une interface entre un milieu dense et un milieu plus ouvert. La configuration des supports du milieu peut être un facteur déterminant le choix du site de construction de la toile (Robinson, 1981). La fixation préférentielle de fils au sommet d'une zone de végétation dense, surmontée d'une végétation lâche, pourrait entraîner la construction d'une charpente soyeuse, stade préalable à la construction d'une nappe tandis que le réseau serait constitué de fils rattachés aux sommets végétaux du milieu ouvert (voir Figure 11).



Figure 11 : Nappe située au sommet d'une végétation dense

3.3.1.1 Mesure de la hauteur de la végétation par rapport à la toile dans le milieu naturel

Matériel et méthodes

Pour vérifier cette hypothèse de la localisation des toiles d'*Agelena* dans des zones présentant une rupture de la densité végétale, nous avons fait des mesures dans la nature. La toile est coupée dans l'axe de la retraite. Nous appliquons contre cette demi-toile une plaque de Plexiglas verticale de 50x50 cm (le centre de la toile contre le centre de la plaque). La position de la toile et des sommets de la végétation en contact ou à moins de 1cm de la plaque, sont reportés au feutre sur la plaque de Plexiglas. On obtient ainsi une représentation de la nappe, de la retraite et de tous les sommets végétaux présents sur une coupe sagittale de la toile de 1 cm. L'effectif de cette étude est de 21 toiles d'*Agelena labyrinthica*.

Résultats

Le plan de coupe obtenu peut se diviser en quatre zones :

- La nappe horizontale permet de déterminer une zone supérieure (qui contient le réseau) et une zone inférieure.
- Le tube permet de subdiviser le plan en une zone postérieure contenant la retraite et une zone antérieure.

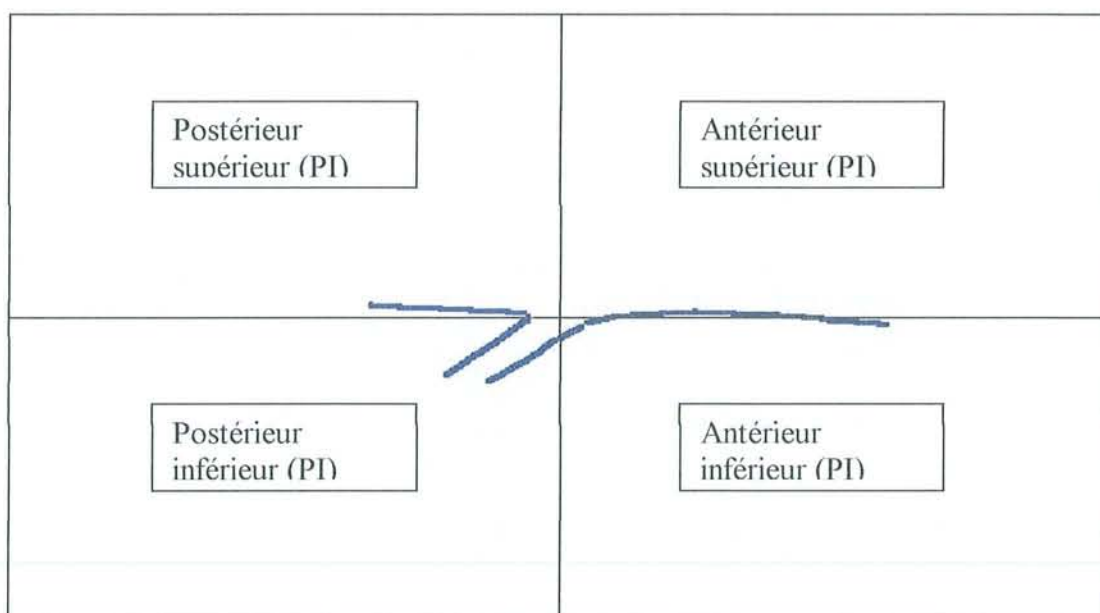


Figure 12 : Zones de mesures des hauteurs de végétation par rapport à une section sagittale de la toile, dans sa plus grande longueur

Les quatre zones sont donc :

- Le quart PI (postérieur et inférieur) qui contient la retraite tubulaire.
- Le quart PS (postérieur et supérieur) qui est la zone située à l'aplomb de la retraite.
- Le quart AI (antérieur et inférieur).
- Le quart AS (antérieur et supérieur) qui contient la plus grande partie du réseau.

Comparaisons entre les différentes zones

Nous mesurons la densité de sommets végétaux dans chaque zone des 21 toiles de cette étude.

La densité de sommets végétaux varie selon les zones considérées (ANOVA : ddl=3, $F=15,696$, $p<0,001$). On met ainsi en évidence que la densité des sommets végétaux est plus importante sous la nappe qu'au-dessus (voir Figure 13 et Tableau 1) L'araignée construit bien sa toile au sommet d'une végétation dense. Toutefois, la présence de végétaux au-dessus de la nappe n'est pas négligeable. Ces végétaux permettront de fixer le réseau soyeux.

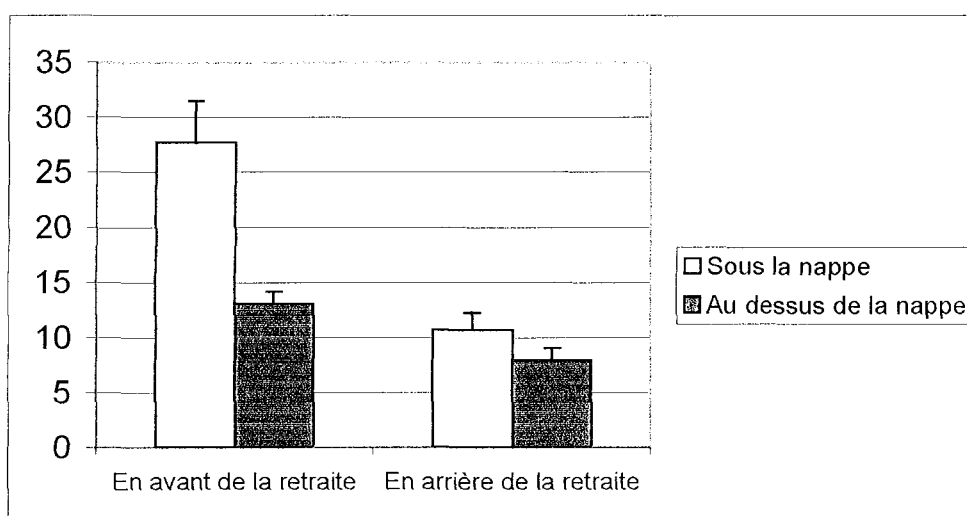


Figure 13 : Nombre de sommets de la végétation selon leur position par rapport à la nappe (en dessous ou au-dessus) et à la retraite (en avant ou en arrière)

Zones comparées	ddl	Valeur de t	p
PS, AS	40	-3,278	0,0022
PS, AI	40	-4,956	< 0,001
PS, PI	40	-1,434	0,1593
AS, AI	40	-3,660	0,0007
AS, PI	40	1,210	0,2334
AI,PI	40	4,079	0,0002

Tableau 1 : Comparaisons par des tests-t pour séries non-appariées des densités de végétations des 4 zones des toiles (n=21)

3.3.1.2 Mesures de la taille du réseau en fonction de la végétation

surplombant la toile

Nous avons mesuré la hauteur du réseau par rapport à la nappe ainsi que le point culminant de la végétation surplombant cette dernière. Ces mesures ont été effectuées sur deux espèces proches, *Agelena labyrinthica* et *Agelena gracilens*. On constate une corrélation très nette entre ces deux variables (Test de corrélation : $n=30$, $R^2=0,815$, $p<0,0001$, voir Figure 14).

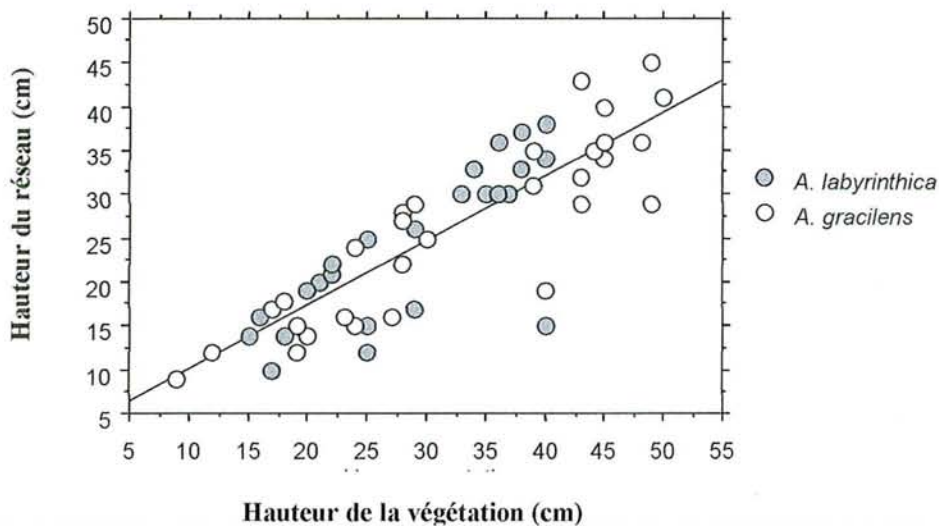


Figure 14 : Mise en évidence d'une corrélation entre le point culminant de la végétation et la taille maximale du réseau montrant le rôle prépondérant de la végétation dans la constitution d'un réseau

La taille du réseau de capture est fonction de la hauteur maximale de la végétation chez les Agelenidae.

Le milieu, tout comme les structures soyeuses, pilote donc le comportement constructeur de l'individu.

3.3.2 Manipulations des structures de la toile à partir d'un milieu artificiel

3.3.2.1 Matériel et méthodes

Les araignées sont placées dans un tube de Plexiglas qui contient l'environnement artificiel décrit dans le chapitre 2.

Les paramètres pris en compte sont :

- La hauteur des piquets.
- La durée de construction de la toile, les mesures sont prises quand la toile présente les structures recherchées.
- Le point culminant du réseau.
- La hauteur de la nappe est mesurée en trois points constants. La nappe peut suivre une pente et n'être pas tout à fait horizontal sur toute sa surface. Ces trois hauteurs permettent de calculer une hauteur moyenne. Les relevés se font toujours au niveau des grands piquets (voir figure 8, p.21) et sont nommés H_{n1} , H_{n2} et H_{n3} .
- Les 3 hauteurs de la nappe qui correspondent au $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$ et $\frac{3}{4}$ du diamètre du tube passant dans la plus grande longueur de la toile.
- La hauteur à laquelle l'araignée attend, soit sur la toile, soit dans la retraite.
- La hauteur moyenne de la toile calculée à partir des trois valeurs relevées.
- La hauteur du centre de la toile. Cette valeur est prise au centre de la toile et permet d'obtenir une valeur quand la toile est de petite taille.

Les araignées sont placées dans le dispositif jusqu'au moment où les trois structures constitutives de la toile sont construites,

- la retraite
- la nappe horizontale
- le réseau tridimensionnel placé au-dessus de la nappe.

Sept groupes expérimentaux sont constitués (Tableau 2). Chacun présente une modification de certaines caractéristiques du milieu.

Groupe	Hauteur des petits piquets	Hauteur des grands piquets	Présence d'un abri*	Effectif
H0 "réseau 20 "	0	20	Non	15
H5	5	20	Non	15
H10	10	20	Non	15
H20	20	20	Non	15
H0 "réseau 10 "	0	10	Non	15
H10 " retraite 0 "	10	20	Au niveau du sol	15
H10 " retraite10 "	10	20	A 10 cm de hauteur	15

* l'abri est en carton noir de 3,5 cm x 2,5 cm x 3 cm

Tableau 2 : Différentes configurations du milieu artificiel en fonction de la hauteur des différents piquets et de la présence d'un abri artificiel

3.3.2.2 Résultats

3.3.2.2.1 Position de la nappe en fonction d'une rupture de densité de support

La hauteur de la nappe par rapport au sol est mesurée dans chacun des groupes formés. On constate que la variation de la hauteur des petits piquets modifie la position de la nappe (ANOVA : ddl= 3, F=15,006, $p < 0,0001$).

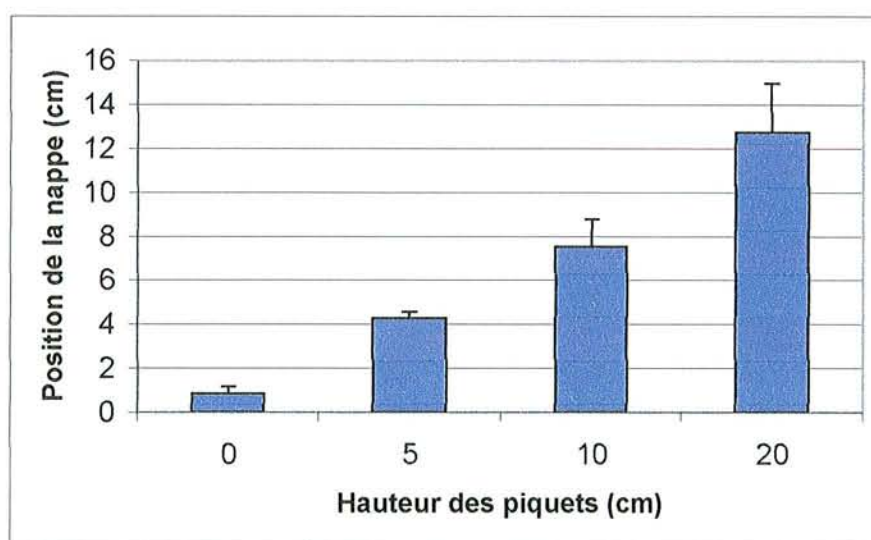


Figure 15 : Rôle de la hauteur des supports verticaux sur le positionnement de la nappe

Groupes comparés	ddl	Valeur de t	p
H0 et H10	28	-5,216	< 0,0001
H0 et H20	28	-5,216	< 0,0001
H0 et H5	28	-7,921	< 0,0001
H10 et H20	28	-2,018	0,0533
H5 et H10	28	2,557	0,0163
H5 et H20	28	3,717	0,0009

Tableau 3 : Résultats des tests-t pour séries non-appariées comparant la position de la nappe en fonction de la hauteur des petits piquets

La hauteur de la nappe dans le plan vertical est donc conditionnée par la hauteur des piquets. La variation de densité des supports verticaux, en créant une frontière entre un milieu dense en support et un milieu plus ouvert, dirige le comportement bâtisseur de l'araignée lors de la construction de la nappe.

L'araignée utilise une rupture de la densité en support de l'environnement pour construire sa toile sur les sommets de la végétation, zone frontière entre un milieu fermé et un milieu plus ouvert..

3.3.2.2 Dimension du réseau en fonction de la hauteur maximum des piquets

Il existe une différence significative de la hauteur du réseau lorsque la hauteur des grands piquets est modifiée (test T pour séries non-appariées, ddl=28, $t=10,793$, $p<0,0001$, Figure 16). La hauteur du réseau est plus importante quand les supports sont de plus grande taille.

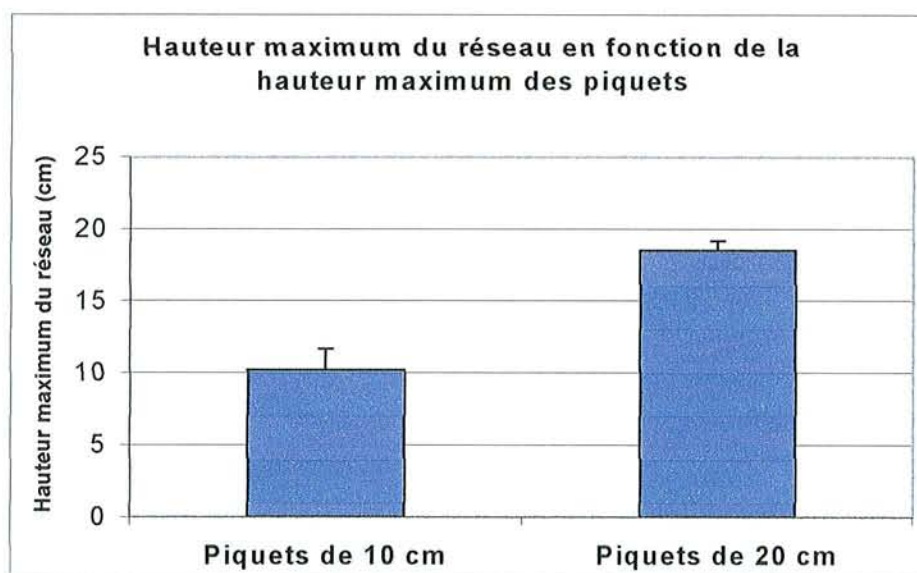


Figure 16 : Dimension du réseau en fonction de la taille maximale des piquets.

Ces résultats viennent confirmer les mesures effectuées dans le milieu naturel qui montrent une corrélation entre la hauteur de la végétation au dessus de la toile et la hauteur du réseau. Ici, la taille du réseau est bien fonction de la hauteur maximale des supports artificiels situés au-dessus de la nappe.

3.3.2.2.3 Rôle d'une zone abritée sur la construction de la toile

Influence de l'abri sur la position de la retraite

Dans la totalité des expériences avec un abri en carton, l'araignée fait sa retraite à l'intérieur. On peut donc piloter la position de la retraite en offrant un abri artificiel. La construction du tube ne nécessite pas un support spécifique mais l'araignée, recherchant une zone abritée, utilisera ce support artificiel tout comme elle utilise des feuilles et des débris végétaux en milieu naturel.

Influence de l'abri sur la position de la nappe

Comme l'abri détermine la position de la retraite tubulaire, deux séries d'expériences complémentaires ont été réalisées en positionnant l'abri au sol et à 10 cm dans un milieu contenant des petits piquets à 10 cm (voir 3.3.2.1 , p.33).

Les résultats montrent qu'une différence au sein des lots existe (ANOVA : ddl=5, $F=13,810$, $p<0,0001$, voir **Figure 17**).

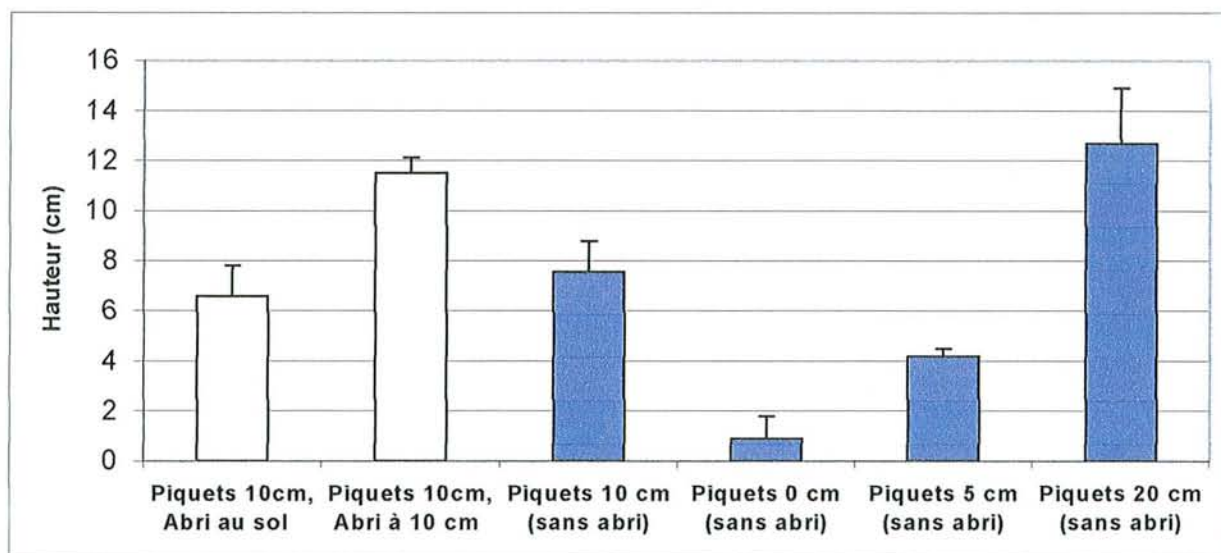


Figure 17 : Position de la nappe selon les différentes configurations du supports (en blanc les configurations avec abri, en grisé les configurations sans abri)

Pour les toiles construites sur des piquets de 10 cm, on constate que les araignées du groupe ayant un abri à 10cm construisent la nappe plus haut que celles des groupes sans abri artificiel ou avec un abri au niveau du sol.

Il n'y a pas de différence significative de la position de la nappe entre les lot avec abri au niveau du sol et ceux sans abri dans le positionnement de la nappe (voir Tableau 4).

Groupes comparés	ddl	Valeur de t	p
H10 "abri 0cm" et H10	28	-0,556	0,5825
H10 "abri 0cm" et H10 "abri 10cm"	28	-3,657	< 0,0010
H10 "abri 10cm" et H10	28	2,929	< 0,0066

Tableau 4 : Comparaisons par tests-t pour séries non-appariées des hauteurs de positionnement de la nappe selon la présence d'un abri au sol ou à 10 cm.

Finalement, seul un abri artificiel placé au même niveau que la rupture de densité en piquets pilote en partie le comportement constructeur de l'araignée.

3.3.3 Conclusion

L'ensemble de ces résultats nous permet de vérifier un certain nombre d'hypothèses sur le comportement constructeur des *Agelena* et de déterminer comment la mise en place de certaines structures peut influencer la construction d'autres éléments de la toile.

Le positionnement vertical de la nappe dépend de la configuration en supports de l'environnement. L'araignée tisse des fils reliant les sommets des supports disponibles. Ce comportement consistant à fixer des fils de soie sur les sommets de la végétation semble être commun à de nombreuses espèces d'araignées tisseuses (Tietjen, 1986a). Ces expériences complètent les mesures effectuées sur le terrain.

Une *Agelena labyrinthica* construit sa toile entre un milieu ouvert et un milieu plus dense dont les sommets, reliés par des fils de soie, servent de supports à l'édification d'une charpente, étape préalable au tissage de la nappe.

La hauteur du réseau dépend de la présence de supports surplombant la zone où est construite la nappe. Plus les piquets sont grands, plus le réseau est haut. La hauteur du réseau

ne dépend pas de la hauteur de la nappe mais uniquement du point de support culminant (végétaux ou piquets). Le volume d'une toile ne sera donc pas modulé par une taille plus ou moins grande du réseau mais par une surface variable de la nappe. Les données obtenues sur le terrain et en laboratoire montrent que le choix des points de fixation du réseau sont indépendants de l'araignée et ne sont fonction que de l'environnement "matériel" disponible.

La position d'un abri détermine la construction d'une retraite où se positionne l'araignée pour attendre ses proies. La position d'une zone couverte influence la hauteur de la nappe. La construction de la retraite ne se fait donc pas indépendamment de la nappe mais, au contraire, peut influencer la construction de cette dernière si elle est construite préalablement ou parallèlement à la nappe.

3.4 Modalités de fixation du fil chez *Agelena labyrinthica*

3.4.1 Introduction

Au cours de leurs déplacements, les araignées tissent un fil de cheminement. Ce dernier est fixé au support par un point de soie collante. Saffre et ses collaborateurs ont montré que la fréquence de fixation du fil est une probabilité constante au cours du temps chez *Anelosimus eximius* (Saffre et al., 1999a). Cette fréquence joue un rôle important dans la constitution d'un réseau soyeux en trois dimensions et dans les mécanismes impliqués au cours de l'essaimage chez *Anelosimus eximius* (Saffre et al., 1999b, 2000). Cependant nous ne disposons d'aucune donnée concernant ce comportement chez d'autres espèces. Il serait donc incertain d'extrapoler cette dynamique de fixation des fils à l'ensemble des araignées. L'expérience suivante a donc pour but de déterminer le comportement de fixation de fils chez *Agelena labyrinthica* et de vérifier si, comme chez *Anelosimus eximius*, la fixation de fils suit une probabilité constante au cours du temps.

3.4.2 Matériel et méthodes

3.4.2.1 Dispositif

Le dispositif expérimental est constituée d'une planche de bois non verni de 96 x 178 x 4 cm, posé sur une table

3.4.2.2 Espèce utilisée

L'espèce utilisée est *Agelena labyrinthica*. Les individus sont de tailles, de stades et de sexes variables. Trente et un individus sont utilisés au cours de l'expérience et ont été tirés au hasard dans l'élevage. Les araignées proviennent de récoltes effectuées sur le campus et la campagne environnante la semaine précédant l'expérience.

3.4.2.3 Protocole

L'araignée est placée au milieu de la planche. On attend qu'elle bouge et fixe son fil en frottant son abdomen sur la table. L'emplacement de chaque point de fixation est noté. Les relevés s'arrêtent quand l'araignée descend de la table. On note si au cours de son déplacement ou au moment de fixer le fil, l'araignée se trouve à 1 cm du bord de table. Cette distance

correspond à la taille des pattes avant qui servent à tâter le sol.. En effet, l'araignée se déplace dans un espace plat. Une modification de son environnement, tel que le bord de table, pourrait jouer sur son comportement.

3.4.3 Résultats

3.4.3.1 Distribution des longueurs de fils

Si la probabilité de poser un fil reste constante au cours du temps, la distribution des différents intervalles de fixation de fils doit suivre une courbe de décroissance logarithmique (comparable par exemple aux courbes de demi-vie d'éléments radioactifs).

Nous effectuons donc une transformation logarithmique et calculons la régression linéaire entre le logarithme des intervalles et le nombre de fils de cette longueur. Il existe une corrélation très significative entre ces deux mesures (Test de corrélation, $R=0.926$, $n=29$, $p<0,0001$, Figure 18).

La probabilité de fixation d'un fil reste donc constante au cours du temps.

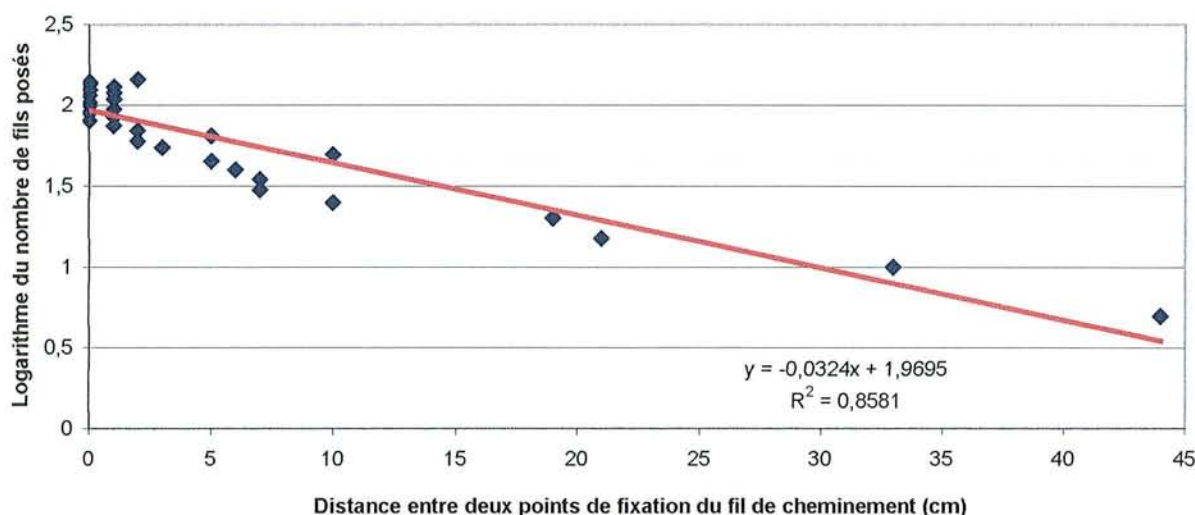


Figure 18 : Distribution des longueurs de fil fixé, représentant le logarithme du nombre de segments de fils posés en fonction de la distance entre deux points de fixation

3.4.3.2 Longueur des segments de fils en fonction du milieu

Les résultats montrent que la distance séparant deux points de fixation des fils n'est pas indépendante du milieu physique environnant. Cette distance varie selon le milieu (test T

séries non-appariées, $ddl=180$, $t= -3,32$, $p=0,0011$, voir Figure 19). La fixation du fil dépend d'une probabilité constante qui est modifiée par la structure physique de l'environnement. Une araignée augmente sa probabilité de fixer son fil quand le milieu présente des arêtes ou des changements de plan (bord de table).

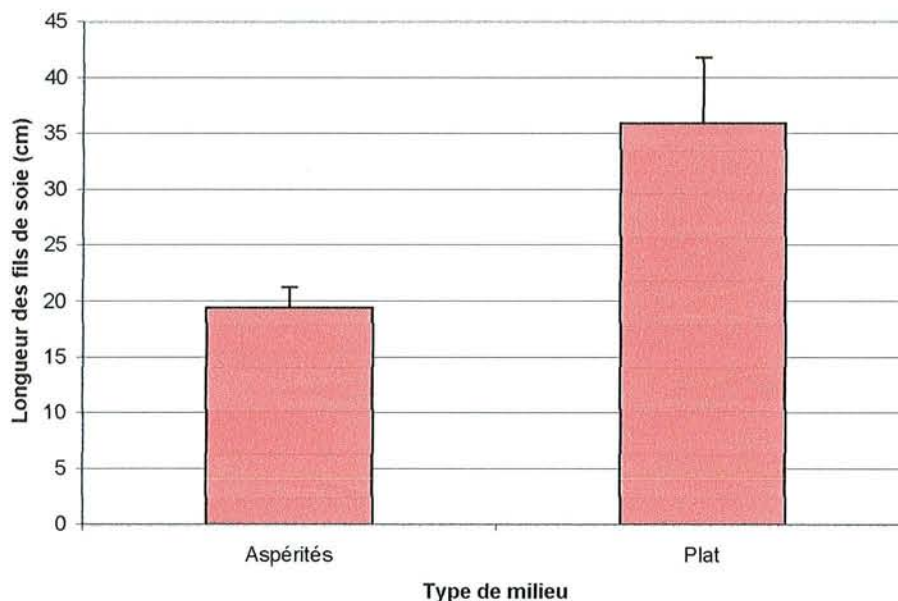


Figure 19 : Longueur des segments des fils de cheminement selon le type d'environnement : surface plane ou présentant des aspérités

3.4.4 Conclusion

Agelena labyrinthica montre une dynamique de fixation de fils similaire à celle d'*Anelosimus eximius*. Sa probabilité de fixer un fil reste constante au cours du temps dans un même milieu. On note cependant que, selon le milieu considéré, la longueur des segments de fils posés varie. La présence d'aspérités et d'angles diminue la longueur moyenne des segments de fils, conduisant l'araignée à augmenter sa fréquence de pose.

Ces résultats permettent d'avancer une hypothèse sur la construction des toiles. En effet, si la fixation de fils devient plus fréquente en milieu dense, par la richesse en aspérités permettant un point d'ancrage, il peut être plus facile pour l'araignée de tisser de longs fils dans un milieu plus ouvert que dans un milieu dense. En considérant de façon simpliste un déplacement aléatoire de l'araignée dans le milieu, on constaterait l'existence de grands fils reliés à des éléments dans une zone ouverte au-dessus de nombreux fils de plus petites tailles au sein d'une végétation plus dense. Si l'araignée réutilise ces longs fils pour se déplacer dans le milieu, ceci permettrait d'expliquer en partie l'apparition d'une charpente au dessus d'une

zone dense de végétation et la construction d'un réseau constitué de haubans soyeux de grande taille. Ceci peut aussi expliquer l'origine de la retraite. Si l'araignée se trouve dans une zone très abritée, et donc entourée d'aspérités sur lesquels fixer son fil, elle va pouvoir créer un réseau de soie dans la végétation. Son activité dans un petit espace crée un méat et permet la construction d'une ébauche de retraite.

3.5 Rôle attractif de la soie chez *A.labyrinthica*

Au cours de la construction de sa toile, *A. labyrinthica* fixe des fils de soie dans son environnement. A tout moment, l'araignée peut repartir sur un fil déjà tissé ou aller fixer un fil dans une zone sans soie. Nous avançons l'hypothèse qu'une araignée, en construisant ainsi sa toile irrégulière, peut être plus attirée par sa soie que par un milieu inconnu. Ainsi, en revenant sur un fil de soie préalablement tissé, l'araignée renforce ce dernier et augmente la quantité de soie dans cette région de l'environnement. L'ensemble des déplacements de l'animal est alors contenu dans cette zone. L'araignée est alors en partie «piégée» par sa propre soie. On peut ainsi obtenir une densité de fils suffisamment importante pour servir de base à une nappe (la charpente). Nous allons, avec un dispositif simple, vérifier cette hypothèse sur l'attraction d'une araignée pour sa propre soie.

3.5.1 Matériel et méthodes

Un individu femelle adulte *Agelena labyrinthica* est placée durant 6 heures dans une des branches du labyrinthe en T (voir Dispositifs expérimentaux, p.19). Après ces 6 heures, elle est isolée dans sa boîte d'élevage durant 30 minutes avant d'être replacée dans la branche centrale du même dispositif. Les déplacements de l'araignée sont enregistrés en vidéo pendant 5 heures. On relève toutes les minutes sa position ainsi que le nombre de déplacements effectués (entrées et sortie d'une branche).

3.5.2 Résultats

On constate que l'araignée testée passe plus de temps dans la branche soyeuse que dans la branche vide (test T séries appariées, ddl=29, $t=3,351$, $p=0,0022$, voir Figure 20). Lorsque l'araignée se trouve dans l'intersection centrale du labyrinthe (après être sortie d'une branche latérale ou de la branche centrale), elle se dirige plus souvent vers la branche soyeuse (test T séries appariées, ddl=29, $t=4,014$, $p=0,0004$, voir Figure 20).

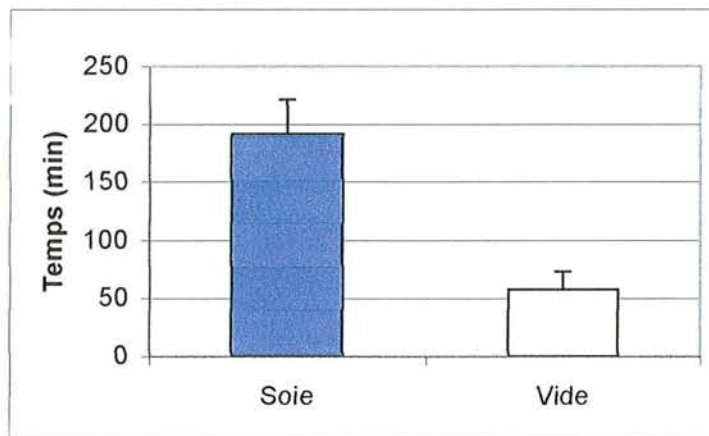


Figure 20 : Temps passé par *A.labyrinthica* dans la branche contenant de la soie et dans la branche vide du labyrinthe

3.5.3 Conclusion

Une *Agelena labyrinthica* est donc attirée par sa propre soie. En marquant ainsi sa préférence pour une partie de l'environnement qu'elle a déjà balisée, l'araignée peut donc restreindre l'ensemble de ses déplacements à une zone limitée de l'espace où elle construira sa toile. Sans faire de supposition sur les mécanismes cognitifs éventuellement impliqués dans le comportement constructeur, notamment une capacité de mémorisation des trajets et la capacité d'utiliser la tension des fils et le soleil pour retrouver sa retraite (Gorner & Claas, 1979), nous mettons en évidence un mécanisme simple qui permet à l'individu de « cartographier » son environnement en utilisant la soie.

Les expériences précédentes ont montré :

- qu'une araignée fixe son fil sur le sommet de la végétation (ou des piquets),
- qu'un ensemble de fils plus ou moins horizontaux forme une charpente qui induit, par auto-stigmergie, la construction d'une nappe par l'araignée.

On peut alors supposer que l'attraction pour sa propre soie oblige l'araignée à revenir dans la même zone de l'environnement jusqu'à ce qu'un réseau de fils horizontaux forme une charpente ou une ébauche de retraite. Cette augmentation locale de la densité de soie permet alors à l'araignée d'élaborer des structures soyeuses plus complexes telles que la retraite ou la nappe. En effet, ces dernières nécessitent des comportements de construction plus spécifiques comme la pose de rubans de soie. Ces derniers sont déposés par l'araignée qui écart ses filières. La soie n'est plus produite sous forme d'un fil unique et très résistant mais sous forme de rubans de dizaines de fils de plus petite taille. Ce comportement particulier de tissage comble les trous laissant par le tissage des premiers fils et relie les fils, consolidant la toile.

L'exemple d'un tel phénomène a été démontré chez les guêpes sociales qui, en fonction de la structure stimulante, modifient leurs actes comportementaux. On parle alors de stigmergie qualitative (Bonabeau et al., 1999; Theraulaz & Bonabeau, 1995a, 1995b) puisque le comportement induit (fixation de rubans de soie sur les fils, avec les filières écartées) diffère de façon qualitative du comportement ayant produit la structure stimulante (fixation du fil de cheminement sur les supports de l'environnement).

3.6 Variation de l'attraction pour la soie en fonction de l'état de satiété en laboratoire

Après avoir mis en évidence une attraction de *A.labyrinthica* pour la soie, nous recherchons un facteur physiologique susceptible de la moduler. Le rôle de la toile étant de piéger des proies pour permettre à l'araignée de se nourrir, une variation de l'état de satiété de l'animal pourrait être, de façon assez logique, un facteur susceptible d'intervenir.

3.6.1 Matériel et méthodes

On utilise des *Agelena labyrinthica* femelles adultes et des labyrinthes en Plexiglas (décrit dans la partie matérielle).

Ces araignées, d'état de satiété différent, vont être confrontées à de la soie tissée dans une branche d'un labyrinthe en T. Mais nous ignorons si une modification du régime alimentaire entraîne une différence quantitative ou qualitative de la production de soie.

Des expériences préalables, destinées à compléter les données obtenues sur l'attraction par la soie, ont montré qu'une *Agelena labyrinthica* ne fait pas de distinction entre sa soie et celle d'une congénère et qu'elle est attirée de façon identique. Il n'existe aucune discrimination de la soie dans l'attraction. Ces résultats sont exposés dans la partie 5.1.2.2 Discrimination de la soie chez *Agelena labyrinthica* (p.113) pour plus de clarté.

Trois groupes sont constitués :

- Un groupe « affamé » composé d'araignées à jeun depuis au moins 3 jours.
- Un groupe « nourri » composé d'araignées ayant reçues une proie par jour durant les trois jours précédents et 6h avant l'expérience. Les proies sont des grillons de 15 jours (30-60 mg).
- Un groupe « standard » dont les araignées sont nourries deux fois par semaine, qui va servir à produire une soie neutre.

Une *Agelena* provenant du groupe standard est placée dans une branche du labyrinthe durant 6h puis elle est retirée. Durant ces 6 heures, elle a déposé de la soie dans la branche. Le

labyrinthe contient donc une branche soyeuse et une branche vide. On place un individu d'un des groupes expérimentaux (nourri ou affamé) dans le dispositif. L'araignée est filmée par une caméra vidéo VHS durant 5 heures.

Les variables relevées sont :

- le temps passé dans chaque branche
- le nombre d'entrées dans chaque branche
- la latence qui est le temps passé dans le dispositif avant le premier mouvement
- la durée d'activité qui est la durée totale durant laquelle l'araignée se déplace et qui représente la somme des périodes d'activité
- le nombre de période d'activité de l'araignée dans le dispositif.

Une variable "Attraction pour la soie" sera calculée de la façon suivante :

Attraction pour la soie = Temps passé dans la branche soyeuse – Temps passé dans la branche vide.

Cette variable sera donc élevée pour les araignées attirées par la soie et nulle pour les araignées ne montrant aucune préférence.

3.6.2 Résultats

On constate que les individus nourris passent plus de temps dans la branche soyeuse que les individus affamés (Test t séries non-appariées: ddl=55, $t=2,357$, $p=0,0220$). Ces derniers ont tendance à passer plus de temps dans la branche dépourvue de soie (Test t séries non-appariées: ddl=55, $t=1,979$, $p=0,0528$, Figure 21).

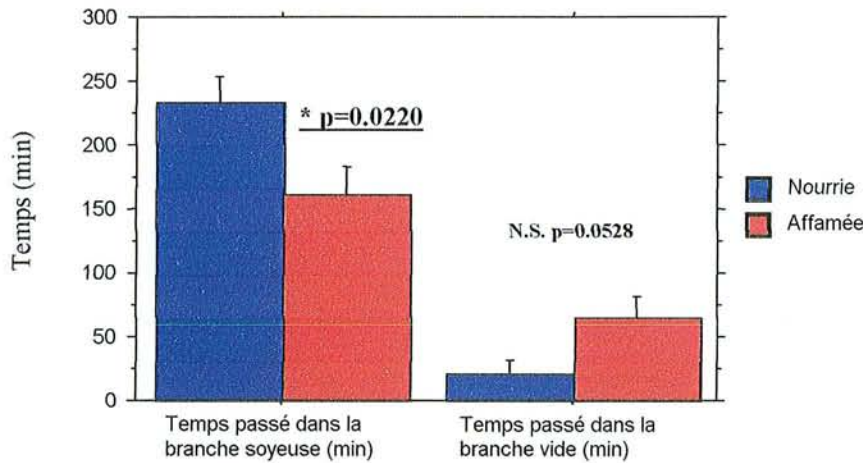


Figure 21 : Temps passé dans les branches du labyrinthe selon l'état de satiété de l'araignée

Les individus des deux groupes se déplacent aussi souvent vers la soie que vers la branche vide (Test t séries non-appariées: ddl=55, $t=0,308$, $p=0,7596$, Figure 22)

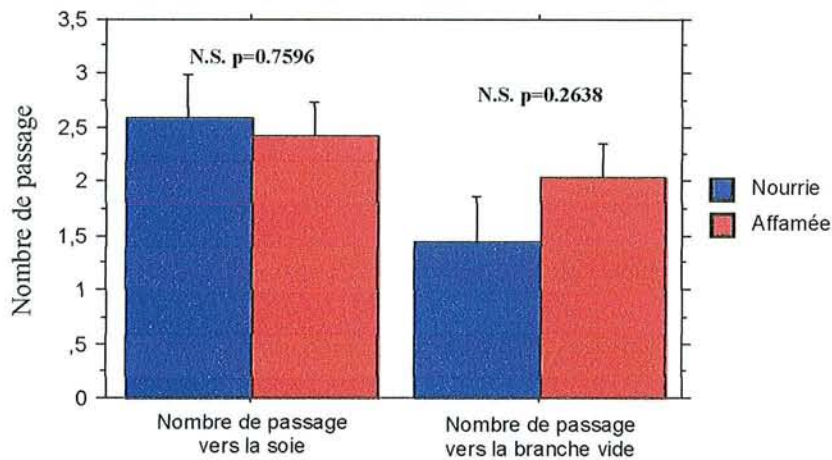


Figure 22 : Nombre d'entrées dans les branches du labyrinthe selon l'état de satiété de l'araignée

La latence, c'est-à-dire le temps passé dans le dispositif avant le premier mouvement, (Test t séries non-appariées: ddl=55, $t=0,917$, $p=0,3631$) tout comme la durée totale d'activité (Test t séries non-appariées: ddl=55, $t=-0,980$, $p=0,3314$) ne diffèrent pas entre les deux groupes (Figure 23).

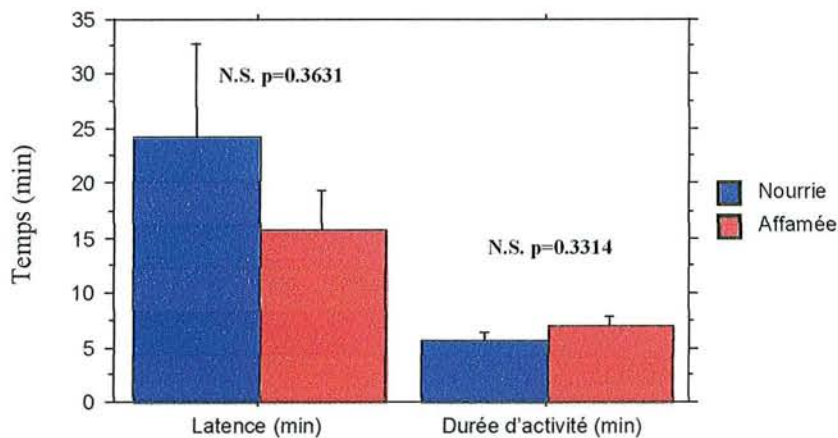


Figure 23 : Latence (temps d'attente avant le premier choix d'une branche du labyrinthe) et durée d'activité (temps passé à se déplacer) de l'araignée selon son état de satiété

Le nombre de périodes d'activité ne diffère pas entre les deux groupes (Test t séries non-appariées: ddl=55, $t=0,568$, $p=0,572$, Figure 24). Les araignées de chaque groupe présentent donc la même activité globale. Dans ces conditions expérimentales, le régime alimentaire n'a pas influencé l'activité locomotrice, comme c'est le cas chez certaines espèces (Henschel & Lubin, 1992).

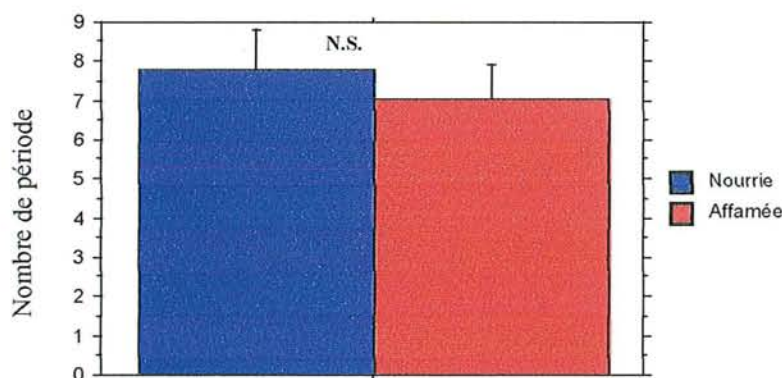


Figure 24 : Nombre de déplacements effectués dans le labyrinthe selon l'état de satiété de l'araignée

La variable "Attraction pour la soie" montre que les araignées appartenant au groupe ayant été nourries passent plus de temps dans la zone contenant de la soie (Test t séries non-appariées: ddl=55, $t=2,416$, $p=0,0190$).

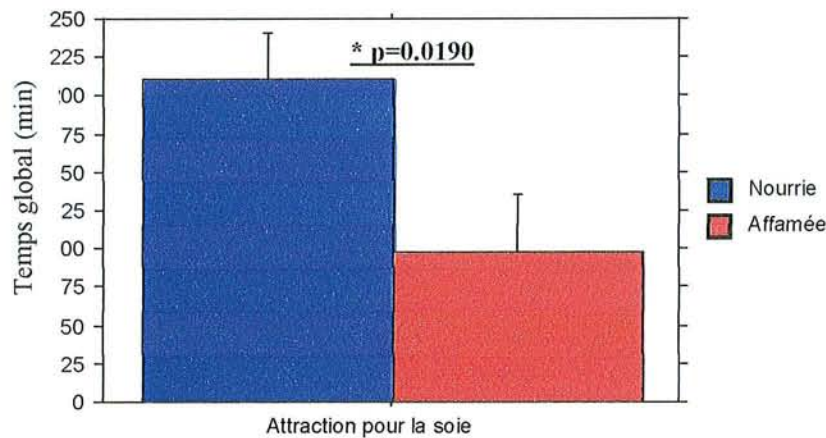


Figure 25 : Attraction globale pour la soie (différence entre le temps passé dans la branche soyeuse et celui passé dans la branche vide) en fonction de l'état de satiété.

3.6.3 Conclusion

L'état de satiété influence le temps de présence dans la branche soyeuse. Les individus nourris sont plus attirés par la soie que leurs congénères affamés. On remarque cependant que l'activité locomotrice n'est en rien différente dans les deux groupes. Lubin et Henschel (1996) ont montré une variation de l'activité d'une *Eresidae* au cours de la construction d'une toile irrégulière selon l'état de satiété des individus. Cela ne semble pas être le cas ici, du moins dans les conditions expérimentales choisies. Par contre, la localisation de l'activité diffère selon les groupes, car, pour des durées de déplacements similaires, ceux du groupe nourri sont nettement circonscrits à la zone soyeuse.

L'attraction exercée par la soie sur l'individu varie donc en fonction de son état physiologique. Un phénomène voisin avait aussi été mis en évidence chez *Diaea socialis* (Evans & York-Main, 1993) où les femelles adultes sont attirées mutuellement par la soie, mais cette dernière exerce une action répulsive sur les femelles gravides. L'attraction exercée par la soie est donc bien modulée par l'état physiologique de l'araignée. Cette modulation,

chez *Diae socialis*, a des répercussions importantes sur l'essaimage des colonies. Une simple variation d'un paramètre règle donc, en partie, la distribution des animaux dans le milieu.

Au cours de la construction, une araignée réutilise ses propres fils pour se déplacer et pour bâtir les premières ébauches de sa toile. Comme l'état de satiété influence bien l'attraction exercée par la soie, une araignée nourrie devrait emprunter plus souvent les zones de l'environnement riche en soie plutôt que celles qui en sont dépourvues.

Notre hypothèse est que l'araignée fixe des fils de soie sur les sommets végétaux de son environnement. Ces premiers fils vont alors orienter son déplacement, en exerçant une attraction, et permettre à l'araignée d'augmenter localement la quantité de soie. L'araignée, par l'attraction que ses propres fils exercent sur elle, va se retrouver "piégée" par sa soie. Ces structures soyeuses peuvent alors atteindre une densité limite qui, par auto-stigmergie, conduit l'araignée à tisser une nappe.

La taille de la toile va donc dépendre de l'attraction pour la soie car une araignée très attirée par sa soie aura des déplacements restreints à la zone soyeuse initialement balisée tandis qu'une araignée peu attirée empruntera des chemins non balisés par de la soie, augmentant la surface. La zone de l'environnement parcourue par l'araignée sera plus grande, ce qui conduit à une toile plus étendue.

On retrouve un cas similaire lors du fourragement chez des fourmis, où l'attraction probabiliste par les pistes de phéromones, permet la découverte et l'exploitation de nouvelles sources de nourritures (Deneubourg et al., 1986, 1989 ; Deneubourg & Goss, 1989).

Ainsi, une *Agelena* nourrie aurait une toile plus petite que celle d'une congénère affamée. Nous nous proposons de vérifier cette hypothèse dans l'expérience suivante.

3.7 Variation de la taille des toiles en fonction de l'état de satiété dans le milieu naturel

3.7.1 Introduction

Les araignées peuvent utiliser différentes techniques de chasse selon les espèces. Certaines sont nomades et cherchent activement leurs proies, d'autres chassent à l'affût et sautent sur les proies détectées. La plupart tissent une toile, géométrique ou non, et attendent que des proies percutent cette toile et s'y empêtrent avant de les capturer. Ce dernier mode de prédation nécessite deux étapes :

- la sélection d'un site riche en proies susceptibles d'être capturées
- la construction d'un piège efficace, adapté aux conditions écologiques.

Ces étapes ont été étudiées sous leurs deux aspects complémentaires, une approche éco-éthologique et une approche éthologique.

La première approche s'attache plus à étudier le rapport coûts/bénéfices des stratégies de choix du site et de variations des constructions par rapport à l'environnement (causes distales) tandis que la deuxième vise à mettre en évidence les processus permettant le développement d'un comportement adapté à la situation (causes proximales).

La toile fonctionnant comme un filet, sa taille déterminera le nombre de proies interceptées. Nous savons que les araignées sont capables d'intégrer un certain nombre de paramètres pour sélectionner leur site de construction (Ramousse, 1982; Ramousse & Guelte, 1984; Riechert, 1978a, 1978b; Uetz et al., 1978) ainsi que pour moduler la structure et la taille de leur toile en fonction des divers facteurs environnementaux (Hieber, 1984 ; Henschel & Lubin, 1992 ; Riechert & Gillespie, 1986 ; Schneider & Vollrath, 1998) tel que la densité de proies présente dans le milieu (Eberhard, 1986 ; Gillespie, 1987 ; Pasquet et al., 1994, 1999 ; Vollrath & Samu, 1997). Ces études concernent les araignées à toiles géométriques qui, en reconstruisant quotidiennement leur toile, adaptent cette dernière aux variations des conditions du milieu.

Ces variations ont été peu étudiées chez les Araignées à toiles irrégulières, construites pour durer et qui ne sont que réparées quotidiennement (Tanaka, 1989). Il a cependant été démontré qu'une Eresidae de Namibie, dont la toile était en grande partie détruite chaque jour par le vent et le sable, adapte la taille de son piège à la quantité de proies disponible (Lubin & Henschel, 1996). C'est un cas similaire à celui des araignées orbitèles car l'individu doit

pratiquement reconstruire sa toile. Mais cet exemple ne nous donne pas d'informations sur l'éventuelle adaptation d'une toile permanente déjà construite à la densité de proie. Riechert (1982) note que les toiles de *Agelopsis aperta* auraient tendance à être plus grande dans les zones pauvres en proies mais, l'étude ne s'intéressant pas à cette problématique, le sujet n'est pas abordé plus précisément et aucunes statistiques ne vient confirmer cette impression.

Ces différentes études qui montrent que les araignées sont capables d'adapter la taille de leur piège à la quantité de proies disponibles, suggèrent une évaluation préalable de la densité en proies avant la construction. L'araignée « déciderait » de construire une grande ou une petite toile. Ceci implique des processus cognitifs relativement élaborés dont l'existence n'a jamais été démontrée chez les Araignées.

L'hypothèse que nous souhaitons vérifier est que la variation de l'attraction pour la soie en fonction de l'état de satiété peut être suffisante, au moins chez les araignées à toiles irrégulières, pour entraîner une variation de la taille de la toile en fonction des proies disponibles. En effet l'araignée est plus ou moins piégée par la soie qu'elle dépose. Son déplacement, et donc la fixation de fils, se trouverait donc circonscrit dans une zone plus ou moins grande de l'environnement. Cette hypothèse a pour avantage de faire l'impasse sur d'éventuels processus cognitifs complexes.

Le but de cette expérience est de mettre en évidence l'existence éventuelle d'un processus de régulation entre l'activité bâtisseuse et la quantité de nourriture ingérée par une araignée à toile irrégulière.

3.7.2 Matériel et méthodes

3.7.2.1 Espèce étudiée: *Agelena labyrinthica*

Les mesures sont faites en juin en milieu naturel. Les individus sont au stade adulte ou subadulte. Leur toile présente toutes les caractéristiques d'une toile fonctionnelle, une nappe, une retraite et un réseau (souvent très diffus) au-dessus de la nappe.

3.7.2.2 Zone et période d'expérimentation

Il s'agit d'une zone de 50 m de long sur 2 m de large le long d'un chemin situé à Champenoux, aux environs de Nancy, en bordure de champs en jachère.



Figure 26 : Zone d'expérimentation

3.7.2.3 Conditions météorologiques

L'expérience commence après une semaine de mauvais temps et d'orages sur la région (voir les rapports météo, les cartes satellites en annexe). Les toiles sont endommagées et de petite taille. On peut supposer que les conditions météo réduisent régulièrement la surface des toiles. Quelques jours sans entretien suffisent en effet pour détruire une toile d'*A. labyrinthica* (Lederberger & Baur, 1998).

3.7.2.4 Protocole

Des toiles (n=48) sont repérées et numérotées dans la zone d'expérimentation. Elles sont réparties en deux groupes au hasard. Le groupe expérimental est constitué de toiles où les individus reçoivent un supplément quotidien d'alimentation constitué de deux grillons de 20 à 80 mg. Les grillons n'endommagent pas la toile au cours de la capture.

Le groupe témoin est constitué de toiles dont les individus ne reçoivent pas de proies supplémentaires. Elles ne sont nourries que par les proies qu'elles capturent elles-même dans la nature. Les deux lots de toiles font partie d'une même population, sont situés dans le même biotope et sont donc traversés par le même flux de proies.

Les toiles sont mesurées durant 4 jours. La longueur de la toile (dans l'axe de la retraite tubulaire), la largeur de la toile et la hauteur maximale du réseau sont notées. Après chaque série de mesures, les araignées du lot expérimental sont nourries avec les grillons (20-80 mg). Ces mesures permettent de calculer la surface de la nappe et le volume de la toile.

3.7.3 Résultats

Les relevés des dimensions de la toile permettent de calculer la surface moyenne de la toile ainsi que son volume global :

$$\text{Surface} = \text{longueur} \times \text{largeur}$$

$$\text{Volume} = \text{surface} \times \text{hauteur max}$$

3.7.3.1 Comparaison des toiles en fonction du régime alimentaire

Une ANOVA montre qu'il existe une différence significative entre les deux lots, pour l'ensemble des données, de la surface de la nappe (ANOVA: ddl=3; F=5,840; p=0,008; voir Figure 27) ainsi que du volume des structures soyeuses (ANOVA: ddl=3; F=3,615; p=0,0144; voir

Figure 28).

Des comparaisons deux à deux par des test-t pour séries non-appariées montrent que les surfaces et les volumes soyeux sont identiques au début de l'expérience. Ceci est normal avant tout traitement, les toiles ayant été mises au hasard dans chacun des échantillons. Mais les surfaces des nappes des deux lots tendent à différer dès le deuxième jour. Cette différence devient très significative le troisième et quatrième jour (voir Tableau 5).

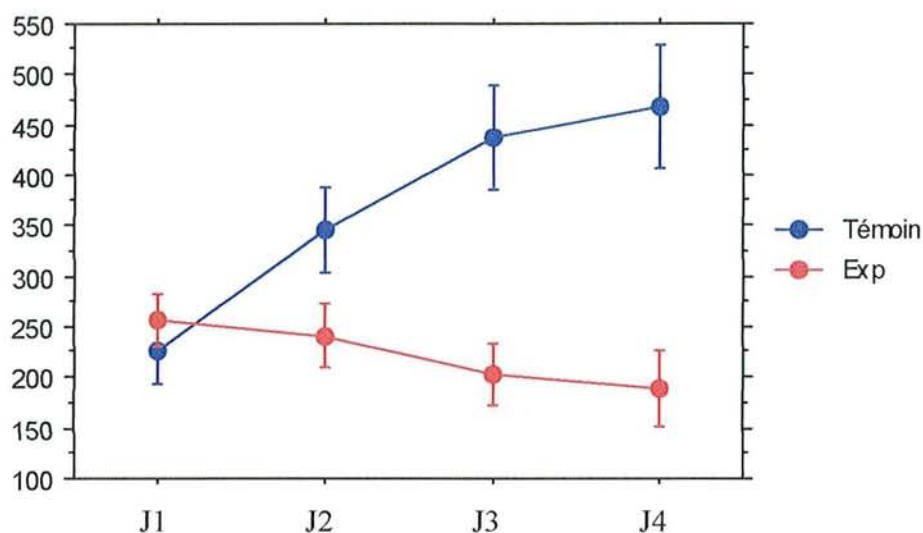


Figure 27 : Evolution de la surface des toiles (moyenne et ESM) au cours de l'expérience selon le régime alimentaire (Exp: individus sur-nourris, Témoïn : individus s'alimentant seuls)

Jours	ddl	Valeur de F	p
J1	46	0,739	0,4634
J2	44	1,947	0,0579
J3	44	3,821	0,0004
J4	40	3,732	0,0006

Tableau 5 : Comparaisons des surfaces des lots témoins et expérimentaux en fonction du temps (les mesures à J1 sont effectuées avant tout traitement)

Il en est de même pour les volumes des structures soyeuses qui diffèrent dès le deuxième jour (voir Tableau 6). Le traitement consistant à modifier l'état de satiété d'un individu a des répercussions immédiates sur son comportement bâtisseur.

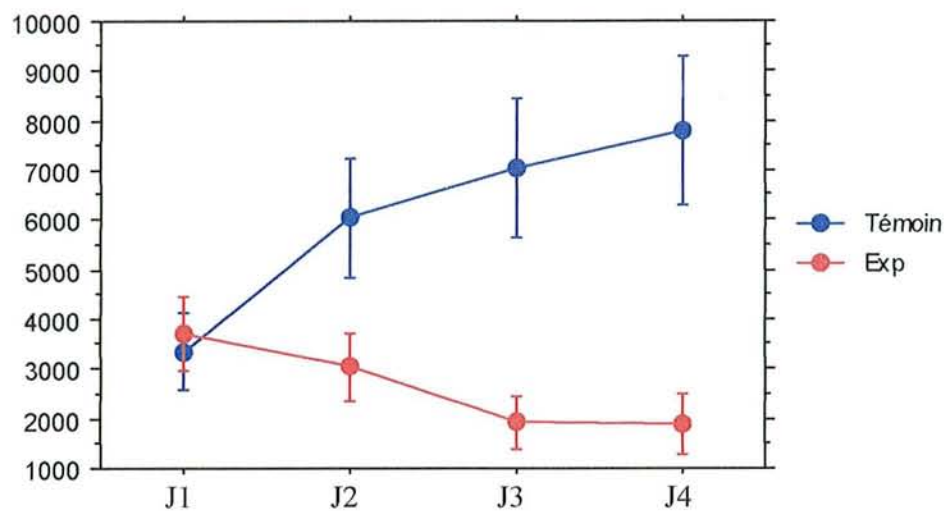


Figure 28 : Evolution du volume des toiles (moyenne et ESM) au cours de l'expérience selon le régime alimentaire (Exp: individus sur-nourris, Témoin : individus s'alimentant seuls)

Jours	ddl	Valeur de F	p
J1	46	-3,16	0,7532
J2	44	2,093	0,0422
J3	44	3,282	0,0020
J4	39	4,117	0,0002

Tableau 6 : Comparaisons des volumes des lots témoins et expérimentaux en fonction du temps (les mesures à J1 sont effectuées avant tout traitement).

La taille de la toile irrégulière varie en fonction de l'état de satiété de l'araignée.

3.7.3.2 Comparaison des toiles de chaque lot en fonction du temps

Une comparaison des surfaces, jour après jour pour chaque lot, montre que les nappes du groupe témoin augmentent à partir du premier jour pour atteindre une valeur stable le troisième jour tandis que les nappes du lot expérimental sont diminuées le deuxième jour pour stagner à partir du troisième jour (voir Tableau 7).

Groupe	Du 1 ^{er} au 2 ^{ème} jour			Du 2 ^{ème} au 3 ^{ème} jour			Du 3 ^{ème} au 4 ^{ème} jour		
	ddl	t	p	ddl	t	p	ddl	t	p
Témoin	23	-4,543	0,0001	23	-2,847	0,0091	22	-0,654	0,5197
Expérimental	21	0,935	0,3605	21	2,248	0,0354	18	0,855	0,400

Tableau 7 : Comparaison par lots de la surface des toiles entre deux mesures

Les volumes des toiles des deux groupes sont modifiés dès le premier jour. Les araignées du groupe témoin ont une toile de volume stable à partir du deuxième jour tandis que les toiles du groupe expérimental ne font que diminuer jusqu'au troisième jour (voir Tableau 8).

Groupe	Du 1 ^{er} au 2 ^{ème} jour			Du 2 ^{ème} au 3 ^{ème} jour			Du 3 ^{ème} au 4 ^{ème} jour		
	DDL	t	p	DDL	t	p	DDL	t	p
Témoin	23	-3,691	0,0012	23	-1,246	0,2252	22	-0,679	0,5045
Expérimental	21	2,304	0,0315	21	3,675	0,014	18	0,399	0,6946

Tableau 8 : Comparaison par lots du volume des toiles entre deux mesures

La surface de la toile diminue en moyenne de 6,7 % par jour ($m=6,7$; $ESM=7,1$; $n=19$) et le volume baisse de 11,5 % ($m=11,5$; $ESM=9,3$; $n=19$) dans le groupe expérimental.

3.7.4 Conclusion

Les araignées du groupe témoin, ne disposant que des ressources naturelles, agrandissent leur toile en surface et en volume. Au contraire, les araignées sur-nourries ne manifestent aucune activité bâtisseuse, si ce n'est la restauration éventuelle des parties détruites par les intempéries. Les toiles diminuent même en surface et en volume les premiers jours. Aucune observation, en laboratoire ou dans les conditions naturelles, ne permet d'affirmer que l'araignée détruit elle-même sa toile. Cette diminution doit donc être due aux conditions naturelles qui altèrent régulièrement une partie de la toile. Les valeurs (destruction quotidienne du volume de 11,5% et de la surface de 6,7%) correspondent à celles trouvées par Tanaka (1989) qui a mesuré qu'une *Agelena limbata* tisse pour l'entretien quotidien de sa toile de 5 à 15% de la quantité de soie initialement investie dans la construction totale.

Ces résultats montrent que les araignées à toile irrégulière possèdent effectivement la capacité d'adapter la taille de leur toile à leurs besoins énergétiques et d'éviter ainsi le gaspillage de soie en entretenant une toile de surface (ou de volume) trop importante.

Un processus régulant le comportement constructeur à partir de l'état de satiété existe et permet aux araignées à toile irrégulière de modifier la surface et le volume de leur piège jusqu'à un plateau qui correspond à un équilibre entre la quantité de proies disponibles dans le milieu, les différents facteurs détruisant la toile (vent, pluie, animaux, etc...), la capacité de la toile à intercepter les proies et l'efficacité de l'araignée durant la capture. Notre hypothèse semble donc vérifiée, la variation de l'attraction pour la soie en fonction de l'état de satiété est un mécanisme suffisant pour expliquer l'adaptation de la taille de la toile à la quantité de proies disponibles. Il reste à tester notre hypothèse chez les araignées orbitèles.

Mais la multitude de facteurs impliqués dans le choix d'un site ou l'éventuelle estimation d'une densité de proies chez les araignées orbitèles laisse supposer que d'autres facteurs peuvent intervenir dans la régulation de la taille du piège chez les *Agelena*. Cependant, ces facteurs restent à démontrer. Sachant que les toiles irrégulières ne sont pas reconstruites tous les jours, le choix du site est donc d'autant plus important chez ces espèces (Lederberger & Baur, 1998) car une erreur a des conséquences plus dramatiques.

3.8 Simulation de construction d'une toile irrégulière

3.8.1 Introduction

Dans le but de vérifier la cohérence des hypothèses avancées sur la construction d'une toile irrégulière par *Agelena labyrinthica*, un logiciel destiné à simuler l'élaboration d'une toile a été développé grâce à une collaboration avec les informaticiens de l'équipe MAIA du LORIA¹ dans le cadre général d'une étude des caractéristiques éthologiques individuelles nécessaires à l'apparition de la coopération (Bourjot et al., 1999).

La modélisation de comportements animaux permet une approche théorique de l'éthologie. On peut ainsi extrapoler des données obtenues en laboratoire pour émettre des hypothèses sur le phénomène étudié lorsque les conditions d'observation dans le milieu naturel sont difficiles ou impossibles. La modélisation permet aussi de rechercher les conditions nécessaires et suffisantes à un phénomène biologique et de mettre en évidence des lois générales. Cette approche s'est révélée extrêmement riche dans l'étude des phénomènes sociaux faisant intervenir des dynamiques non-linéaires comme chez les fourmis et les guêpes (Franks et al., 1992 ; Deneubourg et al., 1989a ; Bonabeau et al., 1999).

Quelques modélisations concernent les araignées. La plupart de celles-ci s'appliquent aux colonies d'araignées lors de l'étude de la dynamique de population (Ulbrich et al., 1996) et de l'essaimage (Saffre et al., 1999b, 2000)

La construction d'une toile a déjà été modélisée (Gotts & Vollrath, 1991,1992 ; Krink & Vollrath, 1997,1998,1999) mais concernent des araignées qui tissent des toiles géométriques. De plus, dans l'approche retenue par les auteurs, l'araignée virtuelle (ou agent informatique) dispose, de par la succession stéréotypée de ses comportements, d'un plan quasi-explicite de la structure à construire. Ceci est en accord avec les données biologiques puisque ces araignées, bien que pouvant faire preuve d'une certaine plasticité comportementale (Koenig, 1951), restent prisonnière d'une séquence prédéterminée de construction (Peters, 1970).

Dans notre simulation, nous souhaitons au contraire introduire un minimum de règles comportementales. Nous voulons éviter d'obtenir un modèle complexe qui, tout en ayant une certaine valeur heuristique, ne serait trop difficile à étudier par la multitude de facteurs

impliqués. C'est pourquoi chacune des règles introduites dans notre modèle correspond à des réponses comportementales à différents stimuli, vérifiées sur les araignées par des expériences réalisées en laboratoire ou dans le milieu naturel.

Les toiles irrégulières, bien que possédant des structures communes, ont des formes et des tailles très variables. Les expériences précédentes ont montré qu'une araignée ne construit pas sa toile en enchaînant une suite de comportements selon un plan immuable mais au contraire, adapte ses actes à l'état des supports disponibles et de la structure bâtie. Le mécanisme d'auto-stigmergie impliqué ne nécessite pas de comportements complexes. Il suffit que l'individu réagisse à des stimuli locaux. L'ensemble de ces réactions face aux structures en place doit permettre à l'animal de faire émerger de ces activités la structure soyeuse finale capable d'intercepter des proies.

Les règles comportementales doivent être simples afin de garantir la plasticité et la robustesse du système face aux variations du milieu. Dans le cas informatique, le comportement d'un agent (une araignée) correspond à quelques règles générales de comportement et à la prise en compte d'un nombre limité de paramètres.

Dans ce contexte, le comportement d'une araignée solitaire, *Agelena labyrinthica*, est modélisé en utilisant les données issues des expériences précédentes.

3.8.2 Modélisation informatique

3.8.2.1 Généralités

Notre modèle se décompose de la manière suivante :

- (1) Le comportement de l'agent est tel que celui-ci est supposé ne pas être spécialisé (par rapport à ses congénères). Tous les agents peuvent donc effectuer individuellement la tâche impartie au système ;
- (2) Le processus d'auto-stigmergique est une retro-action entre l'individu et les modifications qu'il apporte dans l'environnement.

3.8.2.2 Comportement d'un agent

Le comportement d'un agent isolé est modélisé sous la forme de couples action-probabilité. Soit A l'ensemble des actions que peut effectuer un agent $A = \{A_0, A_1, \dots, A_m\}$; et

¹ MAIA :MACHINE Intelligente Autonome LORIA :Laboratoire Lorrain de Recherche en Informatique et ses Applications

$P : A \rightarrow [0, 1]$, la probabilité d'effectuer une action donnée ; le couple $(A_0, P(A_0))$ décrit la probabilité qu'a l'agent d'effectuer l'action A_0 à chaque étape de la simulation.

Pour tenir compte de l'environnement dans ce modèle de comportement (soit comme donnée, soit comme résultat des actions de l'agent lui-même ou de ses congénères), nous intégrons dans P un paramètre correspondant à l'état de l'environnement perçu par l'agent,

$$P: A \times E \rightarrow [0, 1] \text{ où } E \text{ est l'environnement perçu.}$$

Ainsi, les perceptions que l'agent peut avoir de son environnement modifient les probabilités associées à certaines actions pour rendre compte du fait que certaines sont défavorisées ou favorisées dans un contexte donné.

Cette prise en compte permet une adaptation du comportement aussi bien en fonction des contraintes de l'environnement que d'un comportement sensible au processus auto-stigmergique.

3.8.3 Mise en œuvre pour la construction d'une toile d'araignée virtuelle

Nous utilisons ici le modèle précédent pour simuler la construction d'une toile. Nous définissons le comportement d'un agent solitaire à partir de celui d'*Agelena labyrinthica*, et l'étendons pour tenir compte de son environnement et du processus d'auto-stigmergie.

3.8.3.1 Généralités

Nous reprenons sous forme informatique le dispositif expérimental biologique. L'environnement est modélisé sous la forme d'une grille carrée, chaque case étant associée à un piquet de hauteur définie (bas, moyen, haut). Ce milieu virtuel correspond à la modélisation des conditions naturelles mimant les différences de densité végétale et la présence d'une frontière entre milieu dense et milieu ouvert.

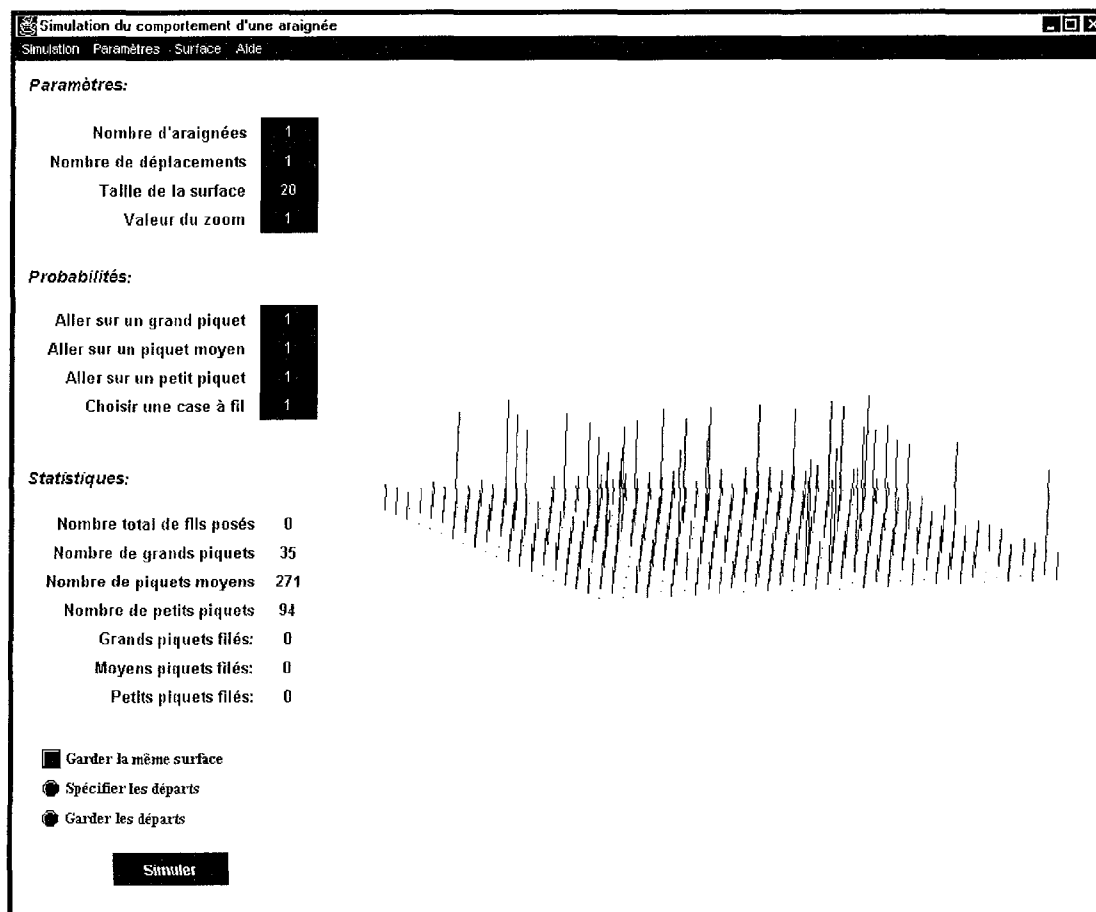


Figure 29 : Interface du simulateur avec un environnement sans toile

L'agent (ici une araignée) ne peut faire que deux types actions indépendantes (il peut faire ces 2 types actions en même temps), se *déplacer* sur une case voisine *en tissant un fil* et *fixer ce fil de soie*. Cette dernière action n'est pas sensible aux contraintes de l'environnement, nous nous focaliserons donc sur le déplacement. Une araignée pourra se déplacer de case en case. Les fils, lorsqu'ils sont fixés, sont supposés l'être toujours au sommet du piquet, nos expériences ayant mis en évidence le rôle d'une aspérité sur la fixation d'un fil.

3.8.3.2 Comportement individuel simple

Dans un premier temps, nous supposons le comportement réduit à huit actions équiprobables, les déplacements selon les huit cardinalités dans l'une des cases adjacentes ; ainsi qu'une action de probabilité constante dans le temps et dans l'espace, poser un fil.

En ce qui concerne notre modèle nous avons donc $A = \{\text{Nord, Sud, Est, Ouest, NordEst, NordOuest, SudEst, SudOuest}\}$ et $P(a) = 1/8$ quel que soit a dans A .

De manière plus opérationnelle, le comportement lors de la simulation peut se ramener aux règles comportementales suivantes exécutées en séquence et indéfiniment:

R1 : choisir une direction au hasard.

R2 : fixer aléatoirement un fil.

3.8.3.3 Comportement auto-stigmergique

Nous introduisons maintenant dans notre modèle de comportement l'influence de l'environnement. Lorsqu'un fil de soie est posé, il permet de rejoindre une autre case pas forcément adjacente. Le comportement est alors décrit par des déplacements dans des « directions nouvelles ».

On introduit aussi le comportement d'attraction par la soie : une araignée est attirée par un fil précédemment tissé. On attribue à un fil de soie un coefficient d'attraction qui va moduler les probabilités de déplacement. On obtient alors un comportement qui est conditionné par le comportement antérieur de l'agent lui-même du fait de la présence des fils.

La nouvelle règle comportementale R'1 de déplacement est alors la suivante :

- calculer les cases accessibles
- calculer la probabilité de se rendre sur chaque case accessible par un fil selon la formule
$$\Rightarrow P_{\text{filée}} = P_{\text{fil}} / \text{Nbfil} \text{ si } \text{Nbfil} \neq 0 \text{ où Nbfil est le nombre de fils partant de la case courante et } P_{\text{fil}} \text{ la probabilité d'emprunter un fil (ce paramètre modélise l'attraction de la soie)}$$
- calculer la probabilité de se rendre sur chaque case adjacente
$$\Rightarrow P_{\text{adjacente}} = (1 - P_{\text{fil}}) * 1/8$$
- choisir la direction (ou la case filée) selon ces probabilités.

Il faut noter que si $\text{Nbfil} = 0$; on est ramené au cas de la règle comportementale R1.

3.8.3.4 Simulations de constructions des toiles

Les résultats sont obtenus à partir d'un simulateur écrit en Java qui implante le comportement décrit par les règles R'1 et R2. Les comportements non contraints par l'environnement sont alors obtenus en annulant P_{fil} .

Les expérimentations ont été entreprises selon deux objectifs :

- montrer que la position de la nappe découle des contraintes environnementales (elle apparaît est au niveau de la frontière entre milieu ouvert et fermé).
- montrer les facteurs pouvant jouer sur la structure finale tels que l'attraction pour la soie et la fréquence de la fixation de fils.

3.8.4 Résultats qualitatifs : construction d'une nappe et d'un réseau

Les résultats vont dans le sens des observations éthologiques (Figure 30). On distingue en effet un nombre important de fils horizontaux (entre les sommets des piquets moyens représentant 80% des supports) qui préfigure la nappe tandis que des fils tendus entre les plus hauts sommets et les piquets inférieurs forment des le réseau. Les règles introduites dans le modèle permettent donc l'obtention d'un réseau et d'une nappe. Mais il reste à mieux cerner l'influence des paramètres pour établir un lien plus précis entre simulation informatique et réalité biologique. Ces éléments sont le résultat d'une interaction entre la structure de l'environnement et la fixation de fils par l'araignée.

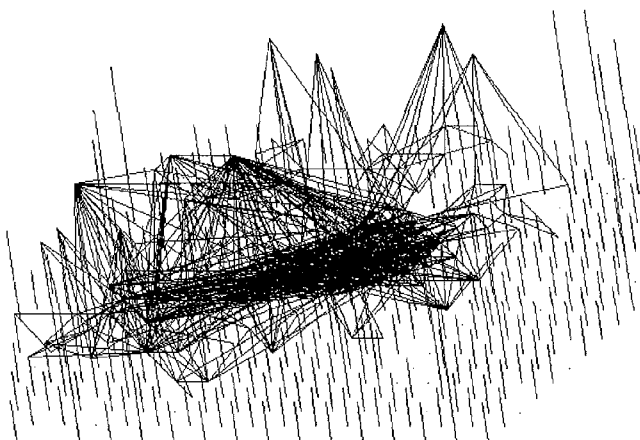


Figure 30 : Vue d'une toile artificielle. On distingue une zone dense horizontale et des haubans tendus entre la nappe et les piquets

Les premières observations permettent de mettre en évidence le rôle attracteur de la soie dans la construction. En effet, les toiles construites sans attraction pour la soie se répartissent dans l'ensemble du milieu virtuel disponible (voir Figure 31) tandis que les toiles prenant en compte une attraction pour la soie chez l'araignée sont restreintes à une partie de l'environnement et présentent de ce fait une densité soyeuse plus importante (voir Figure 32).

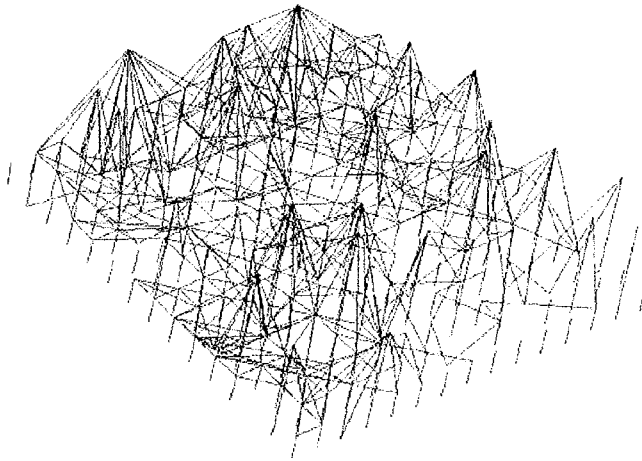


Figure 31 : Structures soyeuses construites sans attraction pour la soie (2000 déplacements, environnement de 15 cases de côté, probabilité de fixer le fil de 1/2)

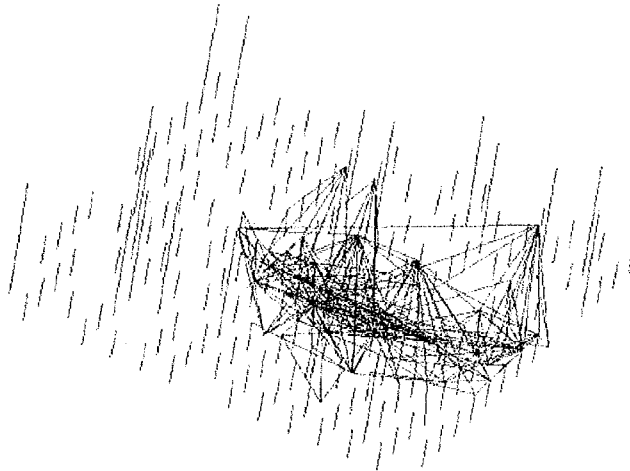


Figure 32 : Structures soyeuses construites avec un facteur d'attraction de 4 (2000 déplacements, environnement de 15 cases de côté, probabilité de fixer le fil de 1/2)

L'attraction pour la soie limite les déplacements de l'araignée à une région de l'environnement riche en fils et permet l'apparition d'une charpente, prélude à la nappe. On constate aussi que l'attraction dans l'environnement, permet la formation d'un réseau au-dessus de la charpente.

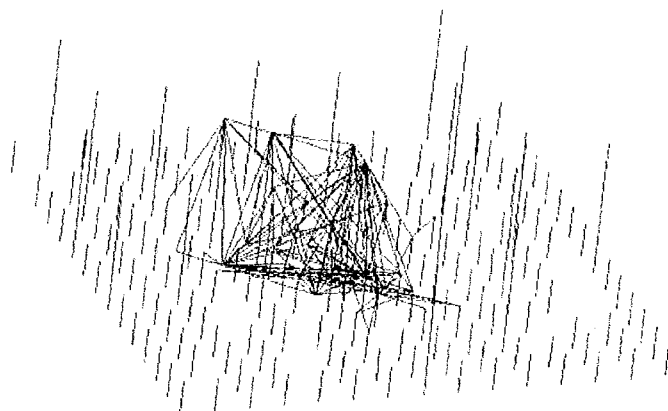


Figure 33 : Structures soyeuses construites avec un facteur d'attraction de 10 (2000 déplacements, environnement de 15 cases de côté, probabilité de fixer le fil de 1/2)

On remarque que la taille des structures soyeuses diminue quand l'attraction pour la soie augmente (voir Figure 33) mais les structures du charpente et du réseau sont toujours présentes.

3.8.5 Résultats quantitatifs : rôle de l'attraction pour la soie sur l'édification des structures soyeuses

Le simulateur permet de lancer des séries de construction dans le but d'obtenir des mesures répétées d'une variable pour chaque gamme de paramètres choisie. Les résultats sont ensuite exploités avec un logiciel de statistiques.

L'influence de l'attraction de la soie sur la surface de structures soyeuses peut être mise en évidence en faisant construire des séries de 30 toiles pour chaque valeur d'attraction, les autres paramètres restant fixes (valeur d'attraction de la soie, nombre de pas, probabilité de fixer un fil, configuration du milieu,...).

La variable retenue pour quantifier la toile construite est la taille de la structure soyeuse, en terme de nombre de cases occupées par de la soie, en fonction du facteur d'attraction, paramètre affectant le choix probabiliste du déplacement.

La courbe (voir Figure 34) met en évidence la diminution progressive de la taille de la toile consécutive à l'augmentation de l'effet attracteur de la soie. L'araignée est progressivement piégée par sa propre structure soyeuse.

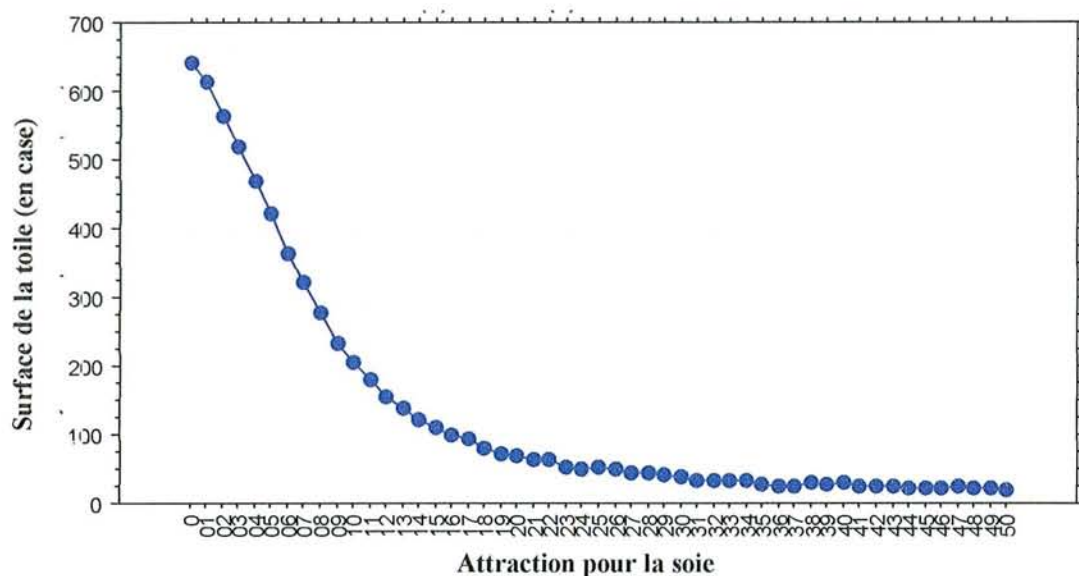


Figure 34 : Surface de la toile en fonction de l'attraction pour la soie (n=1500, environnement de 100 cases de côté, 2000 déplacements, probabilité de fixer un fil de 1/2)

Il est facile de calculer une densité soyeuse (rapport du nombre de fils posés sur la surface) pour chaque valeur d'attraction. Cette densité soyeuse est le rapport du nombre total de fils posés sur le nombre de case occupée par la toile. On obtient alors le nombre de fil moyen par case.

On met alors en évidence une augmentation logique et progressive de la densité des structures soyeuses (voir Figure 35) avec l'augmentation de l'attraction.

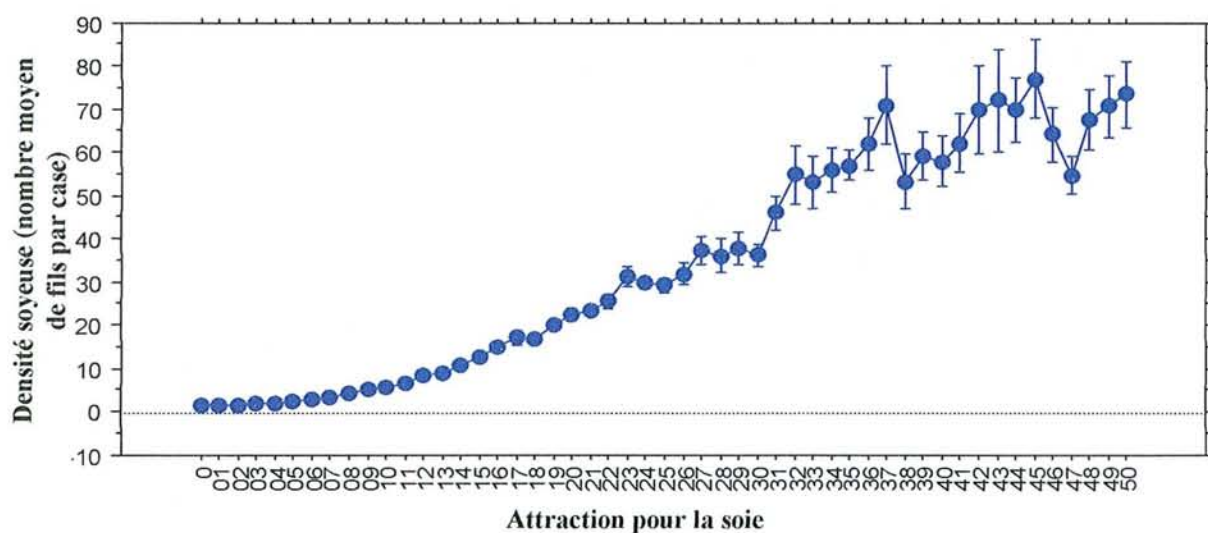


Figure 35 : Densité des structures soyeuses en fonction de l'attraction pour la soie (n=1500)

3.8.6 Conclusion

La modélisation informatique de la construction d'une toile irrégulière de type *Agelena* nous a obligé à définir explicitement les règles comportementales simples permettant l'élaboration d'une structure cohérente. Les simulations, basées exclusivement sur les règles comportementales mises en évidence au cours d'expériences sur le terrain et en laboratoire permettent de valider nos hypothèses.

Cette simulation ne prend pas en compte la stigmergie qualitative correspondant à une modification comportementale qualitative à partir d'un certain niveau d'achèvement des structures soyeuses. Par exemple le tissage de la nappe définitive reposant sur la charpente et qui nécessite la mise en œuvre d'un nouveau mode de tissage (filières écartées produisant un ruban de soie). Cette phase, ainsi que l'élaboration de la retraite, demande des comportements qui ne sont pas implémentés dans le logiciel. Les nappes bâties ne sont donc pas uniformes. L'influence de la retraite dans les toiles naturelles n'est pas non plus pris en compte. En effet, un retour périodique vers un abri doit renforcer la "finitude" de la toile en créant un éventail de fils inclus dans la structure qui partent de la retraite vers l'extérieur de la nappe et qui servent à guider l'araignée au cours de ses déplacements en créant des tensions spécifiques dans la nappe (Gorner & Claas, 1979).

Cependant le but de cette simulation n'est pas de produire une reconstitution parfaite d'une toile d'*Agelena* mais de valider nos hypothèses sur l'édification d'une toile irrégulière à partir d'un nombre réduit de réactions stimulus-réponses, en mettant en évidence des dynamiques impossibles à réaliser en laboratoire.

Les règles utilisées ne font pas appel à des processus cognitifs complexes ni même à une simple mémorisation. Elles démontrent cependant que la configuration de l'environnement en terme de supports disponibles, une fixation de fils aléatoire sur les sommets des supports et une attraction pour sa propre soie, sont les éléments nécessaires et suffisants à l'élaboration des premières structures soyeuses différenciées que sont le réseau et la charpente. Les structures suivantes apparaissent par auto-stigmergie qualitative, quand la densité soyeuse atteint une valeur critique.

Selon notre hypothèse, l'attraction pour la soie joue un rôle prépondérant dans la détermination de la taille de la toile. On constate en effet que la taille des toiles virtuelles diminue quand l'attraction pour la soie augmente. Cette diminution de la taille s'explique par le nombre volontairement limité de déplacements de l'araignée virtuelle dans nos simulations.

En fait la vitesse d'accroissement de la toile est uniquement ralentie et il suffirait de laisser tourner le simulateur suffisamment longtemps pour que les structures soyeuses finissent par occuper tout l'espace disponible. Mais comme les toiles naturelles sont constamment abîmées par les contraintes écologiques, l'équilibre entre « vitesse d'extension » et « vitesse de destruction » aboutit à une dimension définie et stable de la toile dans les conditions naturelles.

De plus, l'attraction pour la soie varie en fonction de l'état de satiété de l'araignée (voir 3.6 Variation de l'attraction pour la soie en fonction de l'état de satiété en laboratoire). Il donc est raisonnable de supposer, que l'état de satiété peut ainsi modifier indirectement la taille de la toile. Ce mécanisme simple, faisant abstraction de tout processus cognitif complexe, est suffisant pour expliquer la variation de la taille des toiles dans le milieu naturel selon les ressources disponibles, par une boucle de rétrocontrôle adaptant la taille de la toile aux besoins énergétiques de l'araignée.

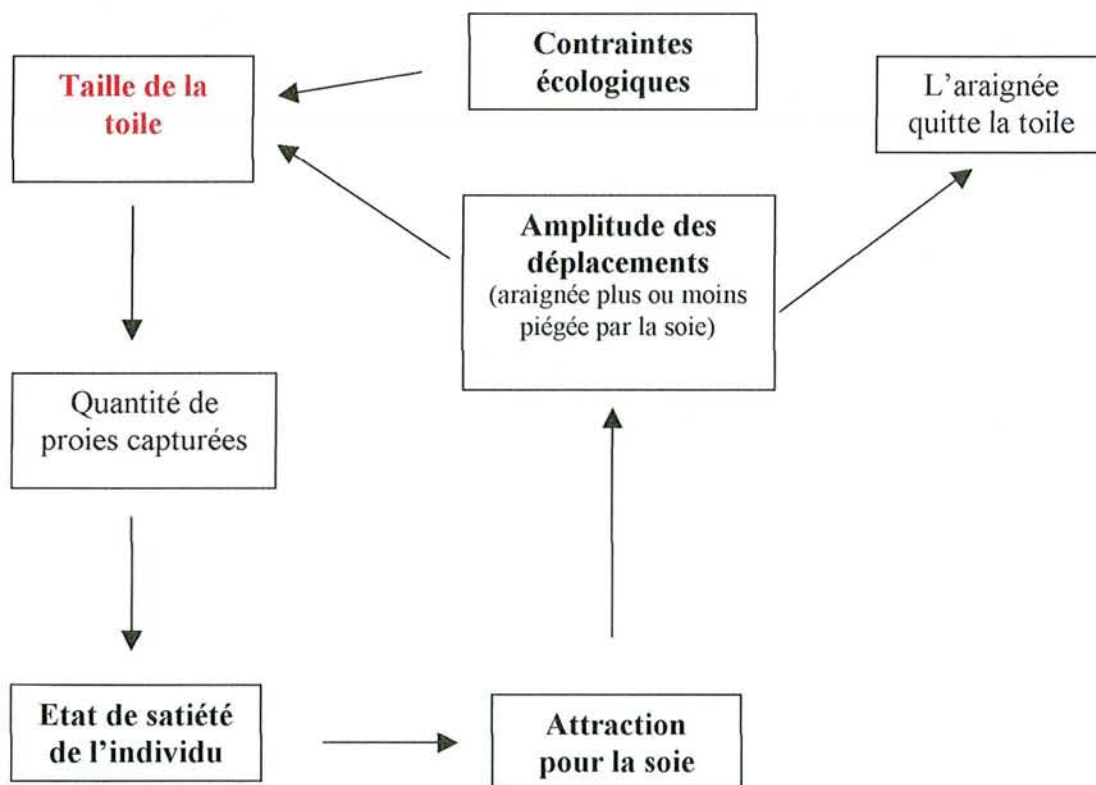


Figure 36 : Régulation de la taille de la toile par l'état de satiété de l'araignée

4 La construction d'une toile par une espèce sociale

Anelosimus eximius

Les sociétés d'*Anelosimus eximius* sont composées de centaines d'individus qui construisent des toiles de grandes tailles, constituées d'une nappe horizontale surplombée par un réseau. Ces toiles ont une architecture se rapprochant de celle des *Agelena*.

4.1 Construction d'un réseau

Le réseau des *Anelosimus* est construit dans le feuillage des plantes abritant les colonies. Ce réseau diffère de celui des *Agelena* qui est construit au-dessus d'une végétation. On peut trouver des toiles collectives d'*Anelosimus* qui sont construites comme celles des *Agelena* entre un milieu dense en support et un milieu plus ouvert.

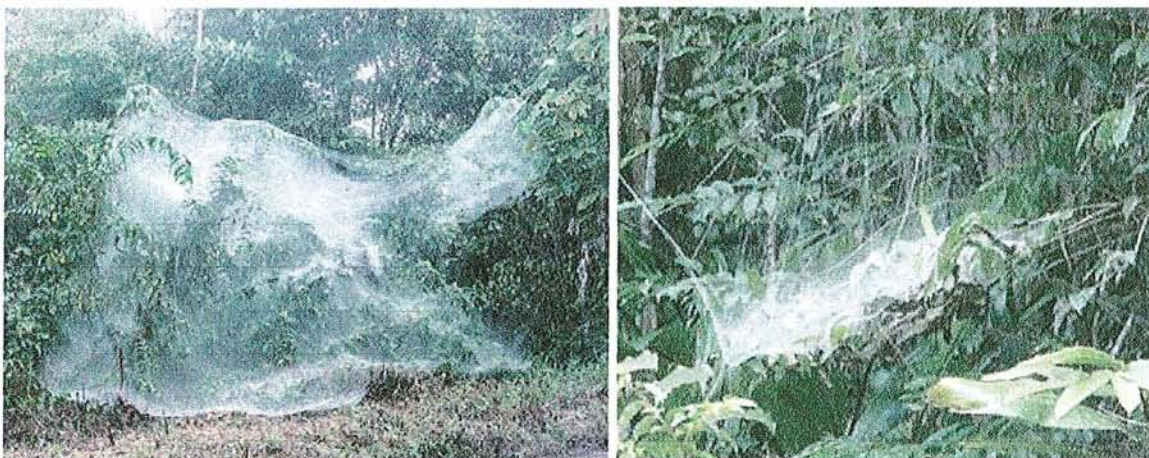


Figure 37 : Exemple de colonies ayant construit la toile entre un milieu dense en feuillage et un milieu ouvert

L'étude de la construction d'un réseau chez *Anelosimus eximius* a pour but de mettre en évidence la capacité d'une *Anelosimus* à utiliser la structure produite par une congénère, c'est-à-dire à développer un comportement bâtisseur d'une certaine plasticité, propre à un processus stigmergique.

4.1.1 Matériel et méthodes

Le dispositif expérimental est constitué d'un arbuste haut d'une vingtaine de centimètres, entouré d'un cylindre de Plexiglas recouvert d'une vitre en verre. L'arbuste est dans un pot posé dans un récipient contenant quelques millimètres d'eau. L'araignée placée dans le dispositif est donc obligée de tisser sur le support végétal.

Les individus utilisés sont des *Anelosimus eximius* femelles et adultes provenant de l'élevage en laboratoire.

Les variables étudiées sont :

- La hauteur maximale du réseau qui est la hauteur du point culminant du réseau
- La hauteur minimale qui la hauteur de la face inférieure du réseau (donc du point le plus bas du réseau)
- La longueur représentée par la longueur du plus grand axe horizontal du réseau
- La largeur représentée par la largeur maximale du réseau selon un axe horizontal perpendiculaire à la longueur.

Ces quatre variables permettent de déterminer un volume moyen estimé du réseau soyeux construit, selon la formule suivante :

$$\text{Volume} = (\text{Hauteur maximale} - \text{Hauteur minimale}) \times \text{Largeur} \times \text{Longueur}$$

Les individus sont répartis en trois groupes:

- **Test de stigmergie (n =31)**

Un individu A est placé dans le dispositif durant 24h. A la fin de ce temps, on mesure la longueur horizontale maximale, la largeur maximale (perpendiculaire à cette largeur), les hauteurs minimales et maximales du réseau tissé par cet individu ainsi que la position par rapport au sol de l'individu A. L'individu A est retiré du dispositif et remplacé par un individu B. Au bout de 24h, on mesure les mêmes variables.

- **Contrôle 24h (n =42) et contrôle 48h (n =25)**

Deux groupes contrôles sont placés dans le dispositif durant 24h et 48h. On relève les variables permettant de calculer le volume du réseau soyeux.

4.1.2 Résultats

4.1.2.1 Comparaison du volume des réseaux selon les groupes

Quatre volumes sont comparés :

- **Contrôle 24h** : volume du réseau construit par une araignée en 24h.

- **Contrôle 48h** : volume du réseau construit par une araignée en 48h
- **Stigmergie** : volume final du réseau construit par une araignée en 24h à partir d'un réseau de 24h tissée par une congénère.
- **Théorique 48h** : volume du réseau construit par une araignée en 24h et multiplié par deux. Il s'agit d'une extrapolation d'un réseau de 48h à partir des données recueillies durant les premières 24h (correspondant en pratique à la multiplication des valeurs par deux).

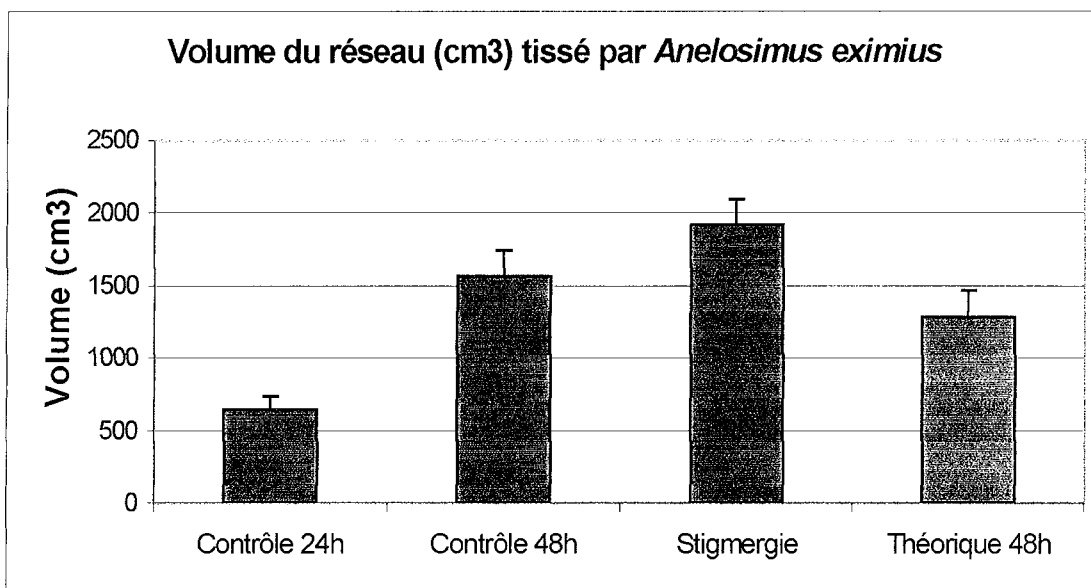


Figure 38 : Volume des réseaux selon les groupes expérimentaux

Il existe une différence significative au sein des groupes (ANOVA: ddl=3; $F=11,776$; $p<0,0001$). Des tests T non appariés montrent que le volume d'un réseau construit par deux individus se succédant dans le temps est différent d'un réseau de 24h et de la somme de deux réseaux de 24h heures. Il n'est pas différent d'un réseau de 48h construit par un individu. Le travail de deux individus (coordonnant leur comportement constructeur par l'état de la structure soyeuse) est quantitativement identique à celui d'un seul. Il n'est pas possible de trouver une différence qualitative entre ces deux groupes (il y a toujours un réseau seul).

Groupes comparés	ddl	Valeur de t	p
Stigmergie/ Théorique 48	71	2,416	0,0183
Stigmergie/ Contrôle 24h	71	6,899	<0,0001
Stigmergie/ Contrôle 48h	54	1,399	0,1674
Théorique 48h/ Contrôle 48h	65	-0,992	0,3250
Contrôle 24h/ Contrôle 48h	65	-4,965	<0,0001

Tableau 9: Comparaisons des volumes occupés par le réseau en fonction des groupes

Il n'existe pas de différence entre le groupe Contrôle 48h et le groupe Théorique 48h alors que cette différence existe entre le groupe Stigmergie et le groupe Théorique 48h. Le volume moyen du groupe Stigmergie est supérieur à celui du groupe Contrôle 48h (sans être significativement différent) tandis que le volume moyen du lot Théorique 48h est inférieur à celui du groupe Contrôle 48h (sans être significativement différent). Une différence pourrait apparaître si la taille du groupe Contrôle 48h était plus importante.

Le réseau tissé par deux *Anelosimus* ne diffère pas, en volume, d'un réseau tissé par la même araignée. Il est impossible de les différencier visuellement. Des différences significatives apparaissent quand on fait intervenir le groupe Théorique 48h mais l'utilisation de ce groupe n'est là que pour estimer le volume de deux réseaux de 24h juxtaposés.

4.1.2.2 Positionnement du réseau final à partir d'un réseau initial

A partir des hauteurs maximum et minimum mesurées à 24h et 48h, nous calculons la hauteur du centre du réseau construit par les individus A et B dans le groupe Stigmergie. Il existe une corrélation significative entre la hauteur du réseau posé par A et la hauteur du réseau final (Test de corrélation : $R=0,424$; $n=31$; $p=0,0166$) La structure finale n'est pas bâtie par B indépendamment de la structure initiale construite par A.

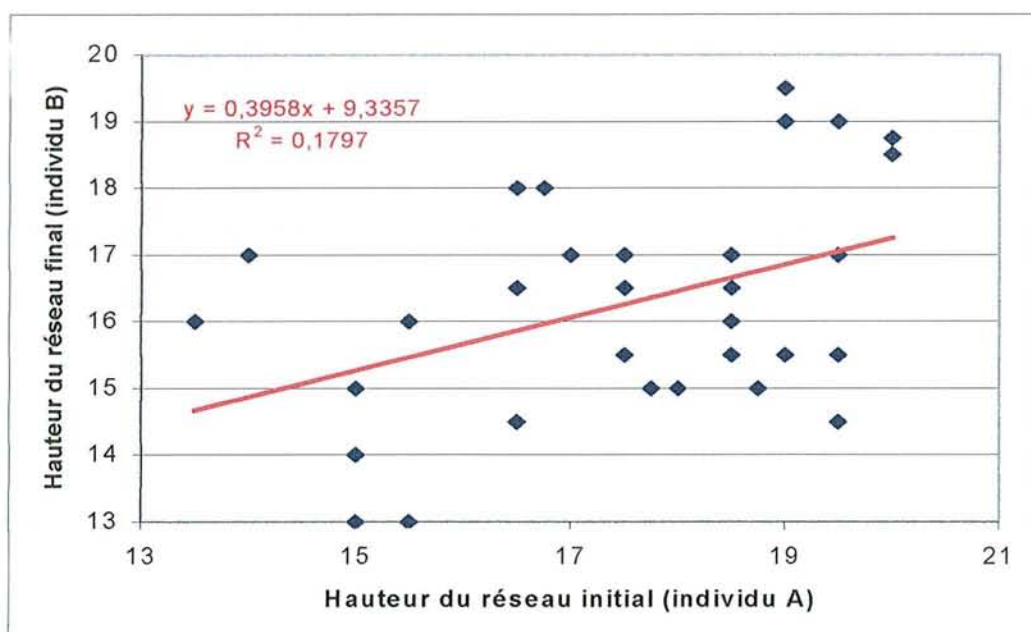


Figure 39 : Corrélation (avec droite de régression) entre le centre du réseau posé par la première *Anelosimus* et le centre du réseau final construit par la deuxième *Anelosimus*

4.1.3 CONCLUSION

Une *Anelosimus eximius* utilise la structure soyeuse d'une congénère pour bâtir un réseau de plus grande taille. Le réseau bâti en 48 heures n'est pas la simple addition de deux réseaux de 24h. Il semble identique en taille à la structure tissée par un même individu en 48h.

Au cours de la construction, le deuxième individu pourrait avoir construit un deuxième réseau à côté ou autour de celui de la première araignée, accroissant ainsi le volume du réseau sans utiliser le premier réseau.

Cependant, les expériences de Saffre (1999) montrent qu'une *Anelosimus eximius* isolée utilise la soie de ses congénères lors de ses déplacements. De plus il est probable que la soie des araignées sociales exerce une attraction sur leurs congénères (Furey, 1998). Il paraît donc difficile d'envisager que *Anelosimus eximius* évite le réseau soyeux construit par une congénère. Il existe de plus une corrélation entre la position du réseau final, obtenue par le groupe Stigmergie, et la position initiale du réseau.

Comme la position de la structure produite par l'araignée B n'est pas indépendante de la position du réseau construit par l'araignée A, on peut en conclure que le produit du

comportement de A pilote le comportement de B. Il s'agit bien d'un mécanisme de construction par stigmergie.

La structure de 24h pourrait être assimilée à un réseau servant d'abri tandis que la structure bâtie de 24 à 48h serait le commencement du réseau de capture. Ceci est difficile à vérifier car les *Anelosimus eximius* isolées tissent peu.

Des expériences utilisant un plus grand dispositif expérimental et des groupes de 10 ou 20 individus pourraient apporter plus de données sur la croissance et la taille des toiles d'Araignées sociales.

4.2 Reconstruction d'une nappe en milieu naturel

4.2.1 Introduction

Nous avons voulu vérifier que des *Anelosimus eximius* étaient capables de reconstruire une nappe endommagée sans refaire toutes les étapes nécessaires à la construction d'une colonie. Les araignées sociales disposeraient alors d'une plasticité comportementale leur permettant de réparer ou retravailler la nappe par stigmergie.

4.2.2 Matériel et méthodes

Trois colonies ont été marquées sur la piste de Kaw, en Guyane française. Les nappes ont été percées à des distances variables du bord de la nappe. Les trous créés sont d'un diamètre moyen de 10,2 cm (écart-type de 2 cm). Le réseau supérieur n'est pas endommagé au cours des manipulations qui sont faites avec des ciseaux par la face inférieure de la nappe. La taille des trous et la distance au bord de nappe le plus proche sont notées. Les mêmes mesures sont effectuées 48h plus tard.



Figure 40 : Diversité de structures des colonies d'*Anelosimus eximius* (piste de Kaw, Guyane).

L'architecture de base (nappe et réseau) est toujours présente

4.2.3 Résultats

On constate que les trous présents dans la nappe ont été rebouchés (Test t pour échantillons appariés, $n=33$; $t = 28,699$; $p < 0,0001$). Les *Anelosimus* sont donc capables d'entretenir la nappe. La distance au bord de nappe le plus proche ne varie pas de manière significative (Test t pour échantillons appariés : $n=33$; $t = -1,537$; $p = 0,1337$). La reconstruction s'est donc limitée aux trous. La colonie n'a pas reconstruit de nappe vers l'extérieur

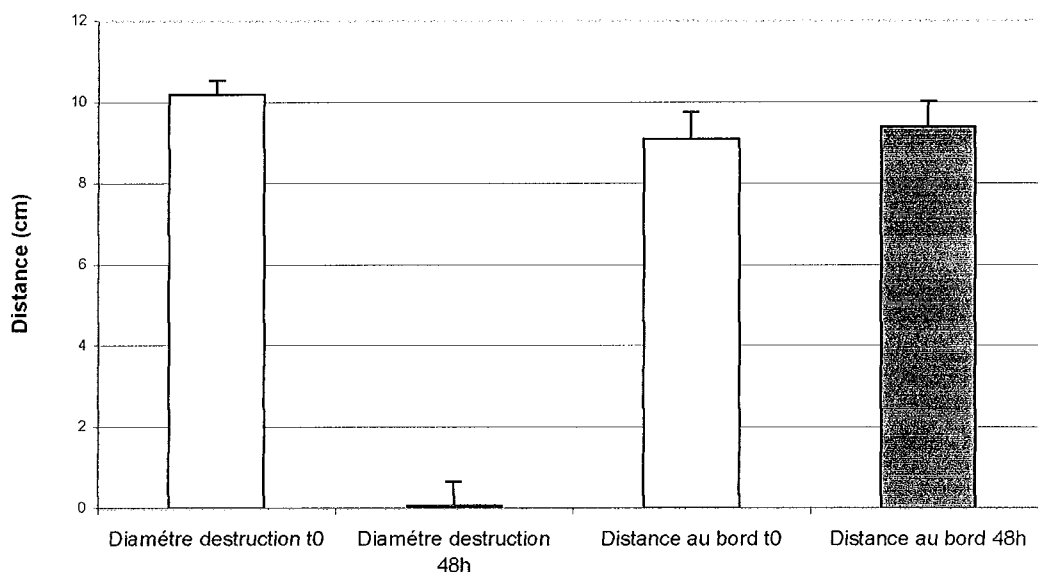


Figure 41 : Mesures des sections de nappes effectuées (diamètre des dommages et distance au bord le plus proche), au début de l'expérience et 48h plus tard

4.2.4 Conclusion

Ces mesures effectuées dans le milieu naturel sur des colonies composées de centaines d'individus montrent que les *Anelosimus* sont capables de réparer la zone détruite en faisant preuve d'une plasticité comportementale. Cette plasticité, qui peut paraître évidente, n'est cependant pas présente chez toutes les araignées. Les araignées orbitèles, comme *Araneus diadematus* (Peters, 1970), semblent en grande partie prisonnière d'une séquence comportementale prédéfinie, qui laisse peu de place à une organisation différente des comportements bâtisseurs, et que l'on peut attribuer à la géométrie stricte des toiles (il est difficile de poser une spirale de soie sans rayons pour la soutenir).

4.3 Attraction de la soie chez *Anelosimus eximius*

4.3.1 Attraction de la soie par contact

La cohésion du groupe est un des critères définissant les sociétés d'araignées (Kullman, 1972). Chez les insectes cette cohésion peut reposer sur des mécanismes d'interattraction (phéromones), souvent associés à un retour au gîte, ou sur une attraction commune pour certains éléments du milieu (sélection du site entraînant une agrégation).

Les araignées sociales se distinguent des insectes sociaux par la production et l'utilisation de la soie dans l'ensemble de leurs activités. Au point que: *"If one can consider that 'the road to insect sociality is paved with pheromones' (Blum, 1974), one must grant that the society of the spiders hangs by thread"* (Krafft, 1982). La soie pourrait donc être un facteur nécessaire à l'existence même d'une société en permettant la cohésion du groupe et en réduisant la dispersion des individus.

Certaines expériences montrent que les araignées manifestent une attraction pour la soie, qui peut également orienter leurs déplacements. Mais ces tests ont été faits dans le cadre d'études sur la reproduction montrant l'existence de phéromones sexuelles associés à la soie (Tietjen & Rovner, 1980 ; Roland, 1984 ; Jackson, 1987) ou d'études éco-éthologiques où l'élément attracteur testé étant la toile d'une congénère de même sexe prise dans sa globalité (*Zygiella x-notata* : Leborgne & Pasquet, 1987 ; *Stegodyphus* sp. Wickler & Seibt, 1988). Les études portant sur l'effet attracteur d'un dépôt ou d'un fil de soie au sein d'un même sexe sont rares et ne concernent pratiquement que les espèces sociales (Krafft & Roland, 1979 ; Evans & York-Main 1993 ; Furey 1998 ; Saffre et al., 1999). Nous avons démontré que la soie d'une *Agelena labyrinthica* est attractive pour une congénère. On peut supposer qu'il existe aussi une attraction pour la soie de congénères chez *Anelosimus eximius*. Notre hypothèse est que la soie (fil ou dépôt) d'un congénère de même sexe est un élément attractif chez les araignées sociales, responsable de la cohésion du groupe.

4.3.1.1 Rôle attractif de la soie d'une congénère chez *Anelosimus eximius*

Une araignée sociale *Anelosimus eximius* est-elle attiré par la soie d'une congénère ?

Matériel et méthodes:

Le dispositif expérimental est constitué d'un labyrinthe en Plexiglas (voir Matériel et méthodes p.14) et les individus testés sont des *Anelosimus eximius* femelles adultes.

Une *Anelosimus eximius* est enfermée dans une des branches latérales du labyrinthe pour y déposer de la soie. L'autre branche est vide. Après 24h, l'araignée est retirée de la branche et une autre *Anelosimus eximius* est placée dans la branche centrale. Les déplacements de l'individu sont enregistrés par vidéo durant 5h.

Deux variables sont prises en compte :

- le temps d'occupation qui indique le temps effectif passé dans chacune des trois branches, indice d'une éventuelle attraction par le contenu d'une des deux branches
- le nombre d'entrées dans chaque branche qui renseigne sur le choix effectué par l'araignée lorsqu'elle repasse par la branche centrale.

Résultats

L'araignée testée passe plus de temps dans la branche soyeuse que dans la branche vide (test T séries appariées, ddl=19, $t=6,378$, $p<0,0001$) et choisit d'aller plus souvent vers la soie que vers la branche vide (test T pour séries appariées : ddl=19, $t=3,877$, $p=0,0010$).

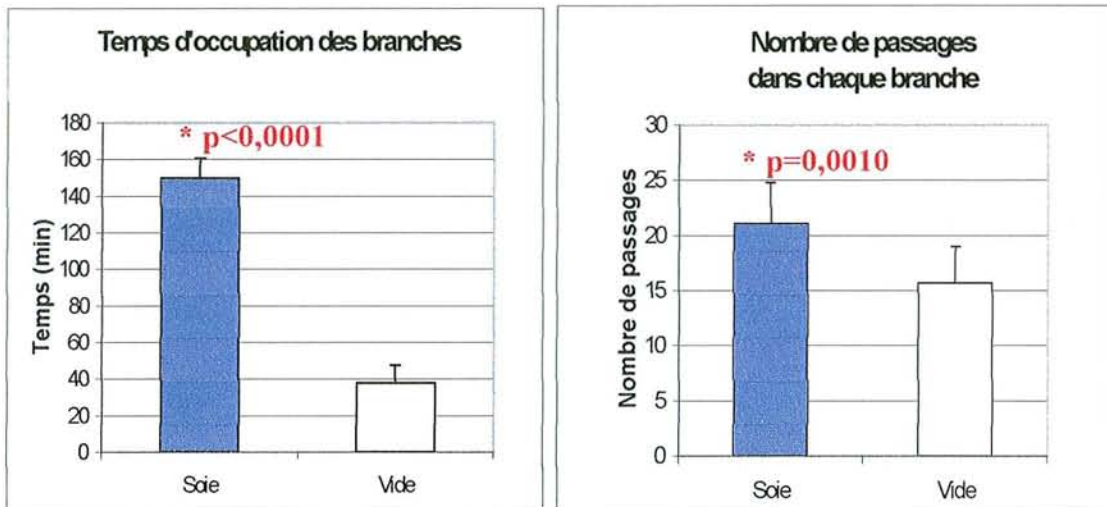


Figure 42 : Temps d'occupation (à gauche) et nombre d'entrées (à droite) selon le contenu des branches du labyrinthe en T

L'individu placé dans le labyrinthe est attiré par la soie de ces congénères et en cas de choix, il va vers la branche contenant la soie. *Anelosimus eximius* est attiré par la soie produite par ses congénères.

La soie est donc un élément permettant de maintenir une cohésion du groupe en exerçant une attraction sur les membres de la société.

Tout comme *Agelena labyrinthica*, l'attraction pour la soie confine une araignée sociale dans une structure soyeuse en orientant ses déplacements mais contrairement à une araignée solitaire, *Anelosimus* n'est pas "piégée" par sa soie mais par celle de ses congénères.

4.3.1.2 Choix entre sa propre soie et celle d'une congénère chez *Anelosimus eximius*

Matériel et méthodes:

Le dispositif expérimental est constitué d'un labyrinthe en Plexiglas (voir Matériel et méthodes p.6) et les individus sont des *Anelosimus eximius* femelles adultes.

Une branche contient de la soie de l'individu testée. L'autre branche contient de la soie d'une congénère. Ces araignées ont été placées 24h auparavant dans le dispositif pour y déposer de la soie en quantité suffisantes. L'araignée testée est placée dans la branche centrale. Les déplacements de l'individu sont enregistrés par vidéo durant 5h.

Deux variables sont prises en compte :

- le temps d'occupation qui indique le temps effectif passé dans chaque branche, indice d'une éventuelle attraction par le contenu d'une des deux branches
- le nombre d'entrées dans chaque branche qui renseigne sur le choix effectué par l'araignée lorsqu'elle repasse par la branche centrale.

Résultats:

L'araignée testée passe autant de temps dans la branche contenant sa propre soie que dans la branche contenant la soie d'une congénère (test T séries appariées, ddl=19, $t=-0,623$, $p=0,5405$) et ne choisit pas d'aller plus souvent vers une des deux branches (test T séries appariées, ddl=19, $t=-1,011$, $p=0,3224$).

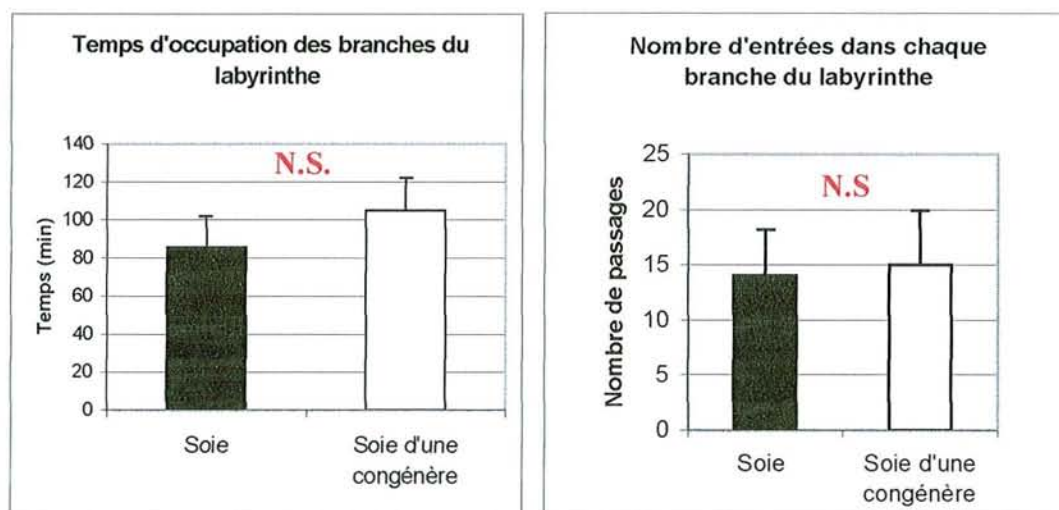


Figure 43 : Temps d'occupation (à gauche) et nombre d'entrées (à droite) selon le contenu des branches du labyrinthe en T

Bien qu'attirée par la soie d'une congénère, une araignée sociale pourrait préférer sa propre soie. Des expériences utilisant ces labyrinthes en T ont montré que des *Stegodyphus sarasinorum* empruntaient la branche contenant de la soie étrangère. plutôt que de choisir une branche vide (Krafft & Roland, 1979). Cela aurait pu être le cas chez *Anelosimus* mais ces araignées ne font pas de discrimination entre leur propre soie et celle d'une congénère.

La soie, qu'elle soit produite par l'araignée ou par une de ses congénères, possède un pouvoir attractif identique sur les individus de la colonie.

4.3.1.3 Choix entre la soie familière et la soie étrangère

La soie d'une congénère est attractive mais la soie provenant d'une autre colonie a-t-elle ce même effet ? En effet, il existe une fermeture du groupe chez de nombreux Insectes sociaux une fermeture du groupe. Les travaux actuels chez les Araignées sociales montrent qu' une telle exclusion des individus étrangers ne semble pas exister (*Stegodyphus sp.*: Wickler, 1973 ; Seibt & Wickler, 1988 ; *Mallos gregalis*, Jackson, 1982 ; *Anelosimus eximius* et *A. studiosus*: Buskirk, 1981 ; *Agelena consociata*: Krafft, 1970).

Cependant, sans aller jusqu'à exclure activement les individus étrangers de la colonie, une diminution de l'attraction pour de la soie étrangère serait susceptible d'expliquer la formation de groupes distincts (Saffre et al., 1997).

Matériel et méthodes:

Le dispositif expérimental est constitué d'un labyrinthe en Plexiglas (voir Matériel et méthodes p.6) et les individus sont des *Anelosimus eximius* femelles adultes.

Une branche contient de la soie déposée par une *Anelosimus eximius* appartenant à la même colonie que l'individu testé. L'autre branche contient de la soie d'une *Anelosimus eximius* d'une colonie étrangère. Les colonies d'origine de ces individus sont sur deux pistes différentes (Regina et Kaw) en Guyane et donc éloignées de plusieurs dizaines de kilomètres. Les araignées restent 24h dans les branches latérales pour y déposer de la soie en quantité suffisante. L'araignée testée est placée dans la branche centrale et reste 5h dans le dispositif.

Deux variables sont prises en compte :

- le temps d'occupation qui indique le temps effectif passé dans chaque branche, indice d'une éventuelle attraction par le contenu d'une des deux branches

- le nombre de passage dans chaque branche qui renseigne sur le choix effectué par l'araignée à l'intersection des branches.

Résultats

L'araignée testée passe autant de temps dans la branche contenant la soie familière que dans la branche contenant la soie étrangère (test T séries appariées, $ddl=18$, $t=0,492$, $p=0,6292$) et ne choisit pas d'aller préférentiellement vers une des branches (test T séries appariées, $ddl=18$, $t=0,265$, $p=0,7939$).

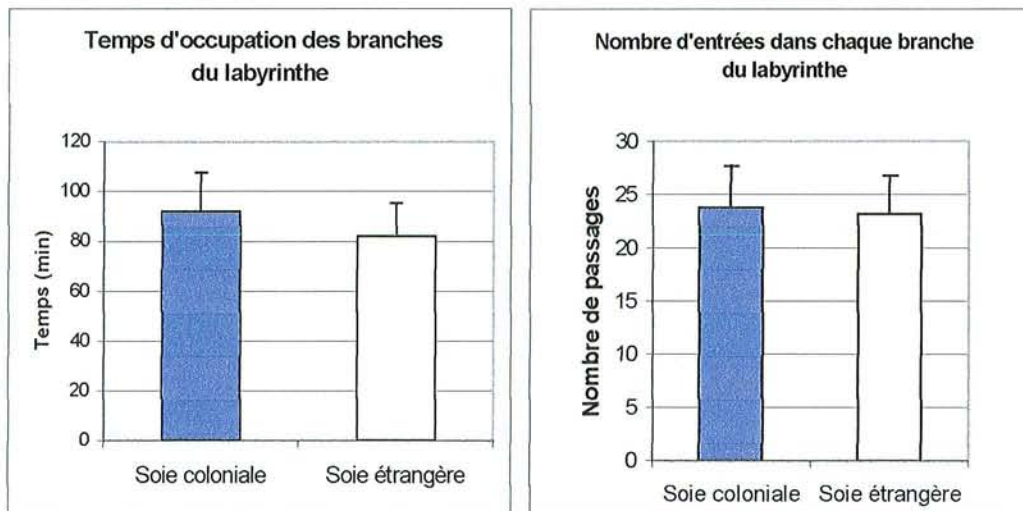


Figure 44 : Temps d'occupation (à gauche) et nombre d'entrées (à droite) selon l'origine de la soie : soie de la même colonie ou soie d'une colonie étrangère. Aucune différence significative n'est mise en évidence

Les résultats ne permettent pas de mettre en évidence une modulation de l'attraction pour la soie en fonction de son origine. Les *Anelosimus* n'ont aucune répulsion pour la soie d'autres groupes. Un groupe avec des individus d'origines diverses reste donc fonctionnel. La soie assure toujours la cohésion de la société.

4.3.1.4 Choix entre un milieu dense en soie et un milieu pauvre en soie

Matériel et méthodes:

Le dispositif expérimental est constitué d'un labyrinthe en Plexiglas (voir Matériel et méthodes p.6) et les individus sont des *Anelosimus eximius* femelles adultes.

Il est difficile de quantifier la soie déposée par une araignée. Nous allons donc laisser une araignée plus longtemps dans une des branches du labyrinthe en T. Une branche contient de la soie d'une *Anelosimus eximius* placée dans le dispositif depuis 96h. L'autre branche contient de la soie d'une congénère placée 24H auparavant dans le dispositif. On constate visuellement que les araignées ayant séjourné 96h dans le dispositif laissent une plus grande quantité de soie que celles n'ayant passé que 24h. L'araignée testée est placée dans la branche centrale et reste 5h dans le dispositif.

Deux variables sont prises en compte :

- le temps d'occupation qui indique le temps effectif passé dans chaque branche, indice d'une éventuelle attraction par le contenu d'une des deux branches
- le nombre de passage dans chaque branche qui renseigne sur le choix effectué par l'araignée à l'intersection des branches.

Résultats:

L'araignée testée passe plus de temps dans la branche contenant la soie tissée durant 96h que dans la branche contenant la soie tissée durant 24h (test T séries appariées, ddl=20, $t=2,342$, $p=0,0296$) et choisit d'aller plus souvent vers la branche contenant la soie tissée durant 96h (test T séries appariées, ddl=20, $t=2,900$, $p=0,0157$).

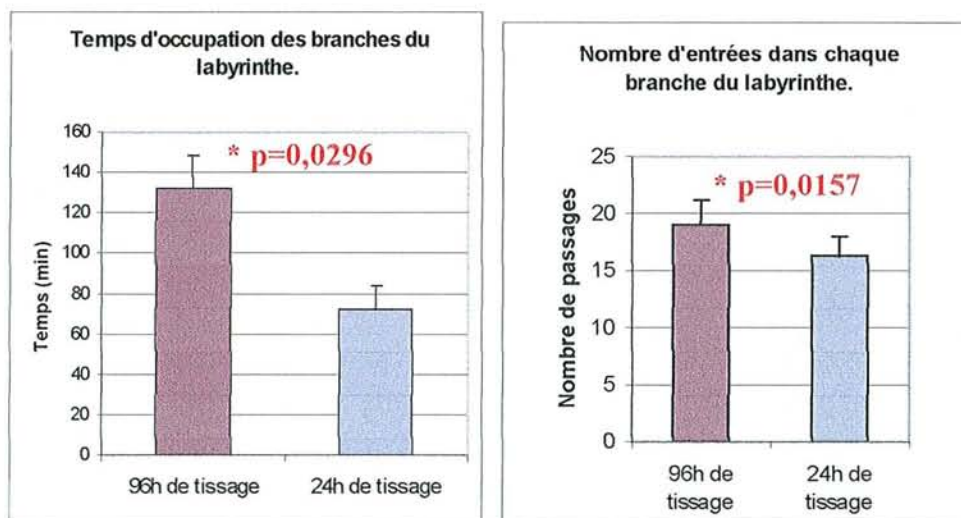


Figure 45 : Temps d'occupation (à gauche) et nombre d'entrées (à droite) selon le contenu des branches du labyrinthe en T.

4.3.2 Attraction à distance : mise en évidence de facteurs volatiles

Les *Anelosimus* sont capables de maintenir la cohésion de leur groupe grâce au dépôt de soie qui joue un rôle attracteur et évite une dispersion des individus dans le milieu. L'attraction peut être chimique (phéromone de contact) ou physique (effet de la structure de la soie). Pour déterminer si une attraction de type chimique à distance existe, nous avons testé le choix d'*Anelosimus eximius* dans un olfactomètre.

4.3.2.1 Matériel et méthodes

Un olfactomètre est constitué d'une boîte centrale reliée à ses extrémités à deux boîtes latérales qui contiendront les éléments à tester pour le choix. Une cheminée contenant une ampoule électrique est placée au-dessus du centre de la boîte centrale. La chaleur de l'ampoule provoque un courant d'air ascendant et donc un mouvement d'air symétrique des boîtes latérales vers la boîte centrale. L'individu placé dans la boîte centrale est donc confronté à deux courants d'air porteurs ou non de substances chimiques en provenance des boîtes latérales. La position de l'individu par rapport à ces boîtes permettra de mettre en évidence l'existence de phéromones volatiles. Deux protocoles sont utilisés pour rechercher une attraction à distance.

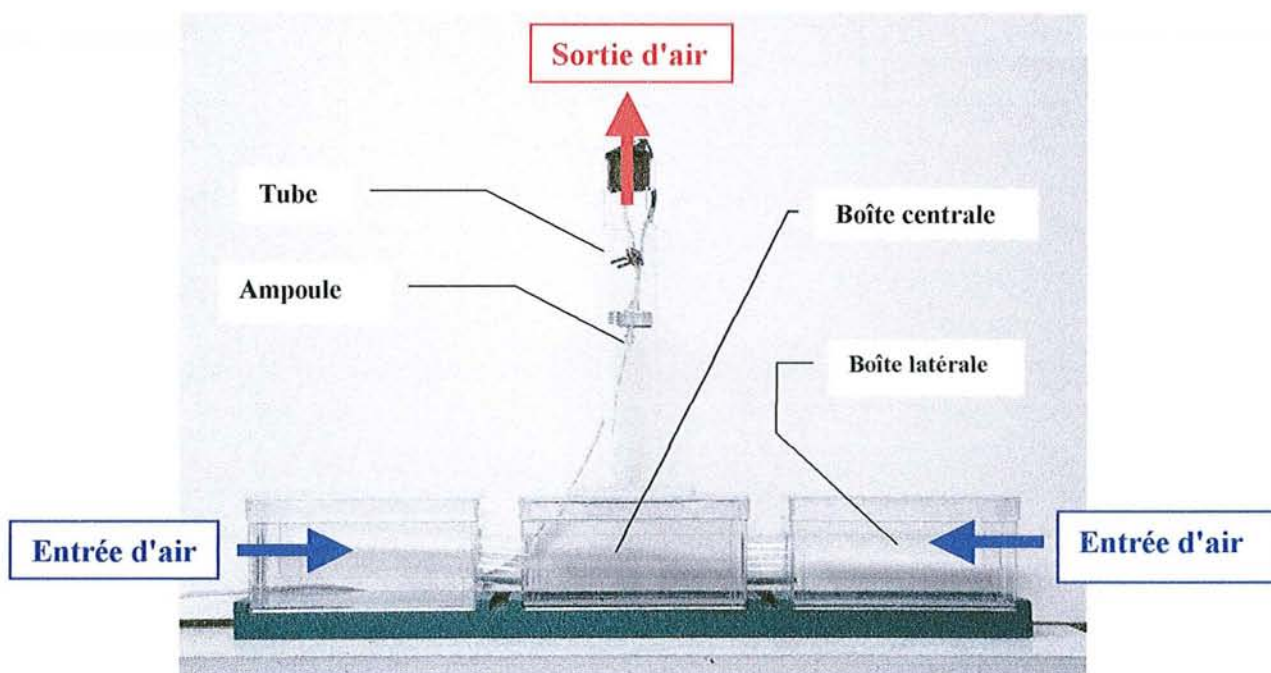


Figure 46 : Olfactomètre. L'individu placé dans la boîte centrale est confronté aux courants d'air provenant des boîtes latérales, contenant les éléments potentiellement attracteurs ou non

Protocole destiné à mettre en évidence d'une attraction à distance par un groupe d'*Anelosimus eximius*

Ce protocole a pour but de permettre de mettre en évidence une attraction à distance entre un individu isolé et un groupe. Nous ne préjugeons pas de l'origine du facteur attractif (soie ou individus).

Un individu est placé dans la boîte centrale reliée à ses extrémités à deux boîtes latérales dont l'une contient un groupe de 10 *Anelosimus eximius* qui est présent dans la boîte depuis un temps variable de 0 à 3 jours. L'autre boîte latérale est vide.

On relève la position de l'individu isolé à 3h et à 24h . Il est situé soit du côté du groupe, soit du côté de la boîte vide. Cet individu restera 24h dans le dispositif. On a ainsi deux relevés de position qui permettent de donner une note de 0 à 2 (donnée ordinale) à l'attraction exercée par le groupe sur l'individu isolé. Cent vingt huit araignées sont testées dans ce dispositif.

L'*Anelosimus* placée au centre sera testée par rapport à 4 groupes présents depuis un temps variable dans le dispositif :

- Groupe 0 : 10 *Anelosimus eximius* sont placées dans la boîte latérale en même temps que l'individu central
- Groupe 1 : 10 *Anelosimus eximius* sont placées 24h auparavant dans la boîte latérale
- Groupe 2 : 10 *Anelosimus eximius* sont placées 48h auparavant dans la boîte latérale
- Groupe 3 : 10 *Anelosimus eximius* sont placées 72h auparavant dans la boîte latérale

Cette expérience permet de tester une éventuelle attraction à distance chez *Anelosimus eximius* mais ne permet pas de discriminer si des phéromones sont directement émises par les individus (cuticule ou glande spécialisée) ou par la soie (qui en séchant pourrait dégager des phéromones).

Protocole destiné à mettre en évidence un facteur volatile déposé par *Anelosimus eximius*.

Ce protocole a pour but de permettre de mettre en évidence une attraction à distance entre un individu isolé et la structure soyeuse construite par un groupe d'*Anelosimus eximius*.

Pour tester le rôle de la soie dans une éventuelle attraction à distance, nous faisons tisser un groupe d'*Anelosimus* (de 14 à 17 femelles adultes) durant 7 jours dans une boîte latérale. Ce groupe est ensuite retiré de la boîte et pesé avant l'expérience. Une femelle, ne provenant pas de ce groupe, est placée dans le dispositif. Trente deux femelles seront testées dans le dispositif. On relève sa position à 3h, 6h et 24h. On a ainsi trois relevés de position sur 24h qui permettent de donner une note de 0 à 3 (donnée ordinale) à l'attraction exercée par la soie sur l'individu isolé.

La structure soyeuse tissée est pesée après l'expérience. On peut ainsi déterminer la quantité de soie moyenne sécrétée par mg d'araignée et par jour.

4.3.2.2 Résultats : Attraction à distance par un groupe d'*Anelosimus* *eximius*

La boîte latérale contient un groupe de 10 *Anelosimus* depuis un temps allant de 0 à 72 heures. La position de l'individu testé est notée 3h puis 24h après son placement dans l'olfactomètre.

Position de l'individu après 3 heures passées dans le dispositif par rapport au groupe

Un test de X^2 , effectué sur l'ensemble des données, permet de vérifier si la position de l'individu testé se fait au hasard ou si la présence d'un groupe de congénères exerce une influence.

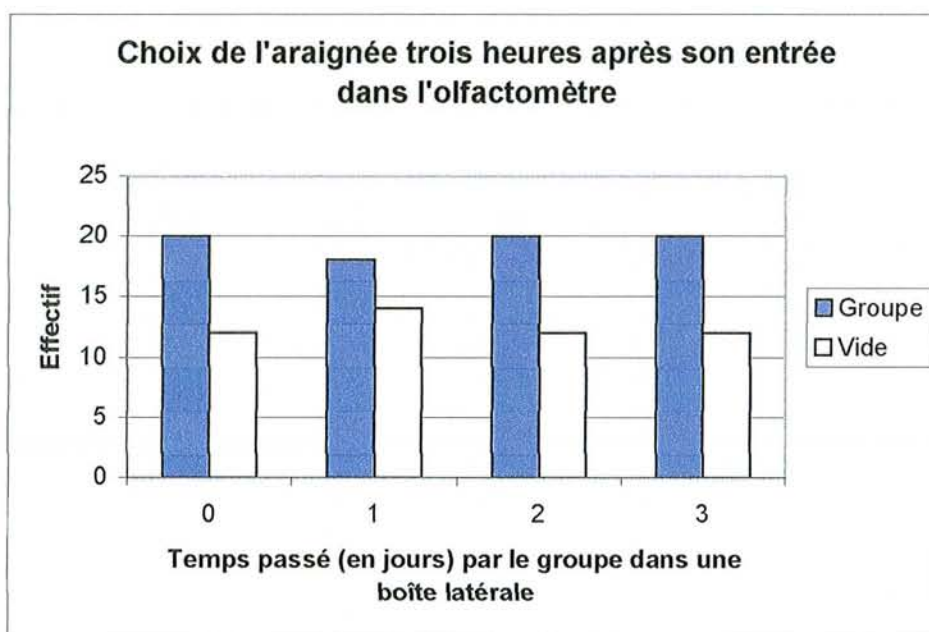


Figure 47 : Choix de l'araignée 3 heures après son entrée dans le dispositif en fonction du temps passé par un groupe d'*Anelosimus* dans la boîte latérale

La position des araignées entre les deux zones au cours du temps suit une distribution au hasard (Test de X^2 : ddl=3, n=128, $X^2=0,071$, N.S.). Le groupe n'exerce aucune attraction à distance sur un congénère présent depuis 3h dans le dispositif.

Position de l'individu après 24 heures passées dans le dispositif par rapport au groupe

Nous vérifions, en effectuant un X^2 sur l'ensemble des données, si la position de l'individu testé se fait au hasard ou si la présence d'un groupe de congénères exerce une influence.

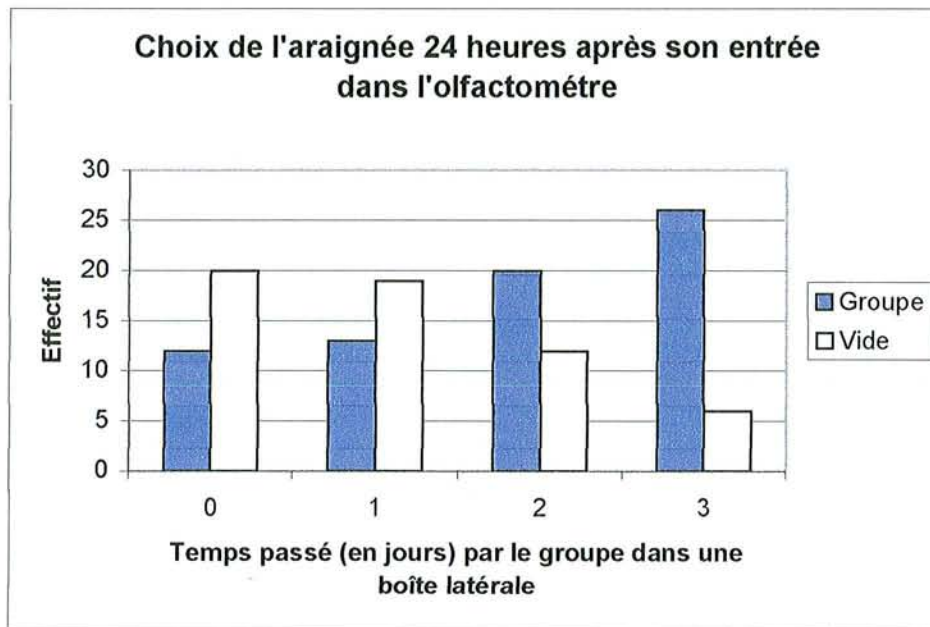


Figure 48 : Choix de l'araignée 24 heures après son entrée dans le dispositif en fonction du temps passé par un groupe d'*Anelosimus* dans la boîte latérale

La position des araignées entre les deux zones au cours du temps ne suit pas une distribution au hasard (Test de X^2 , ddl=3, $n=128$, $X^2=16,289$, $p=0,0010$).

Au contraire, une araignée choisit préférentiellement le côté occupé par les congénères depuis 3 jours après avoir passé 24h dans le dispositif (Test de X^2 , ddl=1, $n=32$, $X^2=6,926$, $p=0,0085$). Le groupe, présent depuis 3 jours dans la boîte latérale, exerce une attraction sur un congénère si celui-ci est en présence de ce facteur attractif depuis 24h.

Note d'attraction en fonction du temps de présence du groupe dans la boîte latérale

Une note ordinale, de 0 à 2, est attribuée à chaque individu testé, indiquant le nombre de fois où il a été aperçu du côté du groupe au moment des relevés à 3h et à 24h.

Un test de corrélation montre qu'il existe une relation significative entre la position de l'araignée testée et le temps passé par le groupe dans la boîte latérale (Test de corrélation, $n=108$, $r=0,298$, $p=0,0017$). Plus le groupe a passé de temps dans la boîte latérale, plus l'individu testé est attiré par ce groupe. On montre ici que l'intensité du facteur attractif émis par le groupe augmente avec le temps.

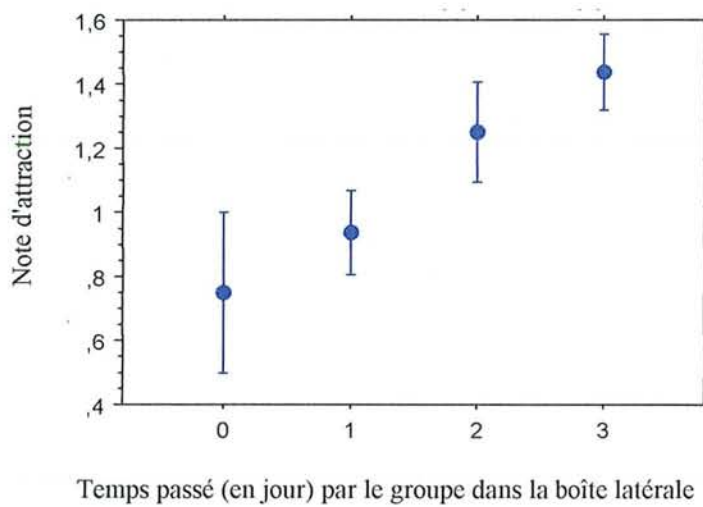


Figure 49 : Relation entre la position de l'araignée (note d'attraction: moyenne et ESM) et le temps passé par le groupe dans la boîte latérale

4.3.2.3 Résultats : Attraction à distance par la soie seule

Position de l'individu par rapport à la soie

Les positions des individus à 3h, 6h et 24h sont comparées à une distribution théorique. On constate que les individus ne se répartissent pas au hasard mais se placent dans la zone donnant sur la boîte latérale contenant la soie, tissée par un groupe durant 7 jours, à 3h (Test de X^2 , ddl=1, $n=32$, $X^2=5,497$, $p=0,0190$), à 6h (Test de X^2 , ddl=1, $n=32$, $X^2=4,267$, $p=0,0389$) et à 24h (Test de X^2 , ddl=1, $n=32$, $X^2=4,267$, $p=0,0389$).

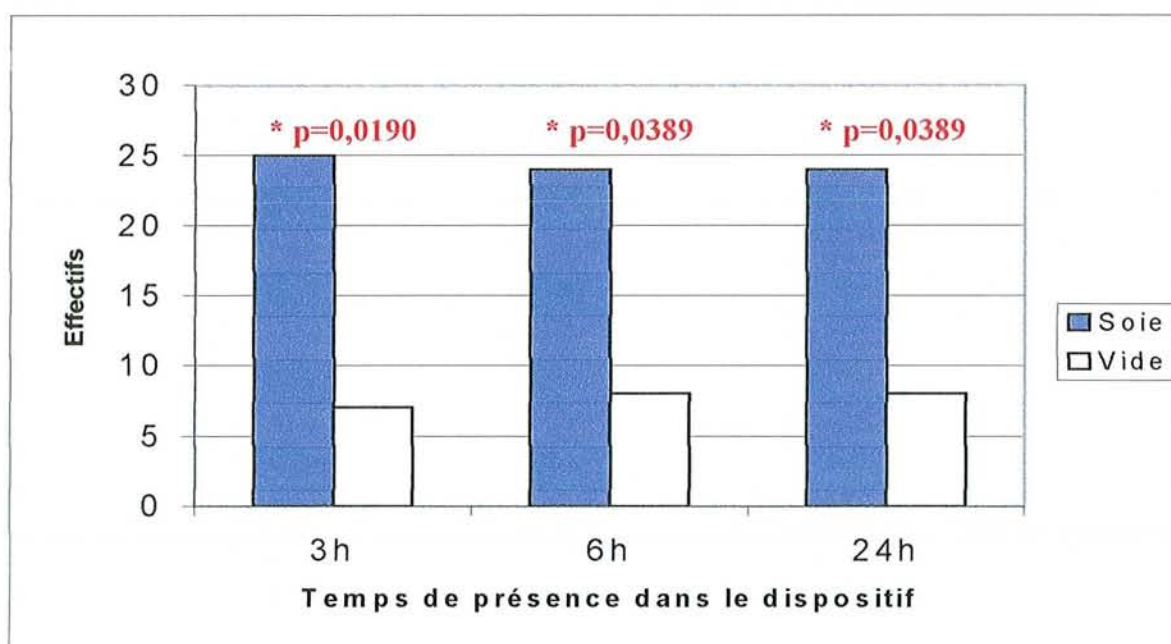


Figure 50 : Choix de l'individu testé selon son temps de présence dans le dispositif

Les boîtes latérales ne contiennent que de la soie, résultant de l'activité du groupe durant 7 jours. La soie semble être le facteur responsable de l'attraction à distance. Il est impossible de déterminer si c'est la soie en tant que protéines qui émet un facteur d'attraction ou si un dépôt d'une substance produite par les araignées est présente sur la soie. Dans ce dernier cas, la substance pourrait également être déposée sur les parois de la boîte.

4.3.2.4 Production de la soie en fonction du poids des individus

Les groupes ayant tissé sont pesés ainsi que leur production de soie après l'expérience. Il est possible de calculer la quantité moyenne de soie produite en fonction du poids moyen d'une *Anelosimus* de ces groupes.

Il existe une corrélation très significative entre le poids moyen des individus et la production soyeuse moyenne (Test t, $n=32$, $t=4,508$, $p<0,0001$).

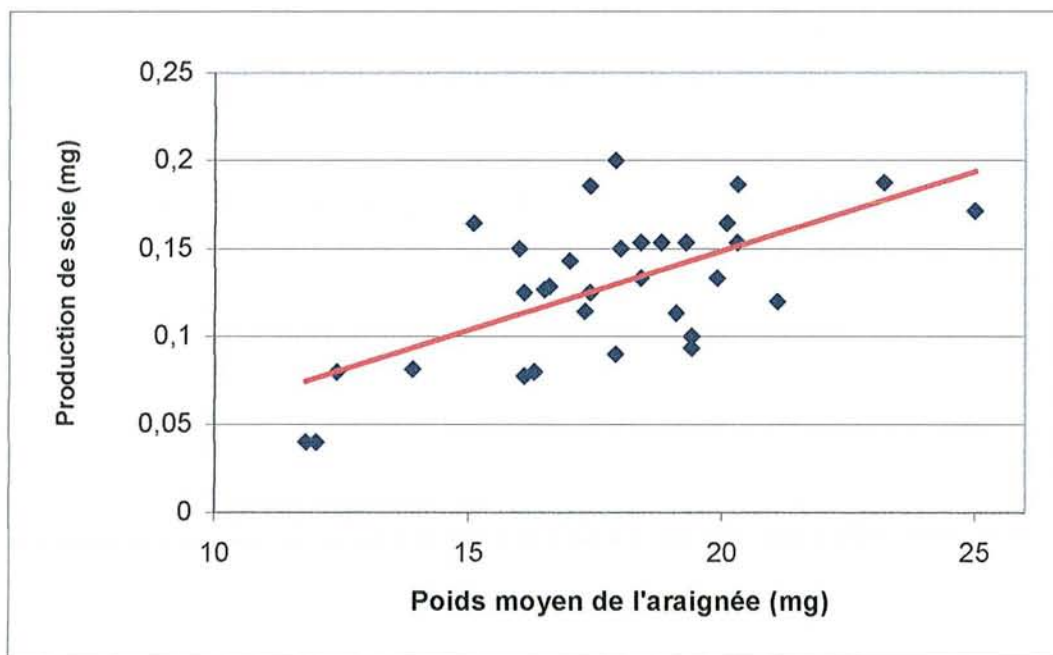


Figure 51 : Relation entre la quantité de soie produite (mg) et le poids moyen des individus (mg)

La production de soie dépend du poids des individus ayant tissé les structures soyeuses. Il n'est cependant pas possible de déterminer si cette production accrue est due à une plus grande réserve de soie dans les glandes séricigènes jouant sur le tissage (Eberhard, 1988) ou s'il s'agit d'une différenciation comportementale. En effet, Ebert (1998) a montré que les gradients de poids chez *Anelosimus eximius* créent dans la société une spécialisation non définitive des individus dans certaines tâches.

4.3.3 Variation de l'attraction pour la soie en fonction de l'état de satiété

4.3.3.1 Introduction

L'attraction pour la soie est variable chez *Agelena labyrinthica* en fonction de son état de satiété (voir p.45). L'attraction mise en évidence chez *Anelosimus eximius* est-elle sujet au même facteur de modulation? En effet, les araignées sociales présentent une très forte fidélité à leur toile, les colonies occupant une même toile durant plusieurs générations (Evans, 1998). Il est pourtant possible, en affamant artificiellement une colonie, de l'obliger à quitter sa toile (Roeloffs & Riechert, 1988).

La soie piège les araignées mais il est nécessaire que les membres de la société puissent s'extraire de la structure pour agrandir la toile en cas de baisse de proies ou d'augmentation de l'effectif de la colonie ainsi que pour essaimer. L'attraction doit être probabiliste, pour ne pas enfermer les araignées à un comportement invariant et être moduler en fonction des ressources disponibles.

4.3.3.2 Matériel et méthodes

Pour vérifier si une variation de la satiété d'un individu joue sur l'attraction exercée par la soie d'un congénère, nous utilisons les labyrinthes en T avec des branches vides et des branches contenant de la soie.

Trois groupes de femelles adultes d'*Anelosimus eximius* sont constitués:

- un groupe affamé (n=23) dont les individus sont à jeun depuis trois jours.
- un groupe repu (n=24) dont les individus ont été nourris tous les jours (depuis une semaine) et le matin de l'expérience.
- Ces individus seront testés par rapport à la soie produite par un groupe témoin, ayant le régime alimentaire réservé à l'ensemble de l'élevage (n=47). Les individus de ce groupe serviront à produire une soie "neutre" puisque nous ignorons les effets de l'alimentation sur la qualité de la soie.

Chaque individu est placé dans un labyrinthe en T vertical. Une branche contient de la soie déposée par un individu du groupe neutre durant 48h tandis que l'autre branche est vide. On enregistre les déplacements des individus dans le dispositif durant 5h. Toutes les araignées sont pesées avant l'expérience.

On relève différents paramètres :

- **La latence** : temps écoulé avant la première entrée dans une branche latérale.
- **Le temps passé** dans chaque branche.
- **Le nombre d'entrées** dans chaque branche latérale.
- **L'activité globale** qui est le temps passé par l'individu à se déplacer (à la minute près). Un individu à l'arrêt depuis 1 minute est considéré comme immobile.
- **Le nombre de période d'activité** de l'individu dans le dispositif.

4.3.3.3 Résultats

Les individus de chaque groupe ont été pesés afin de vérifier un effet du régime alimentaire. Les araignées étant capables de jeûner sur de longues périodes, nous devons vérifier qu'une différence existe en fonction des groupes.

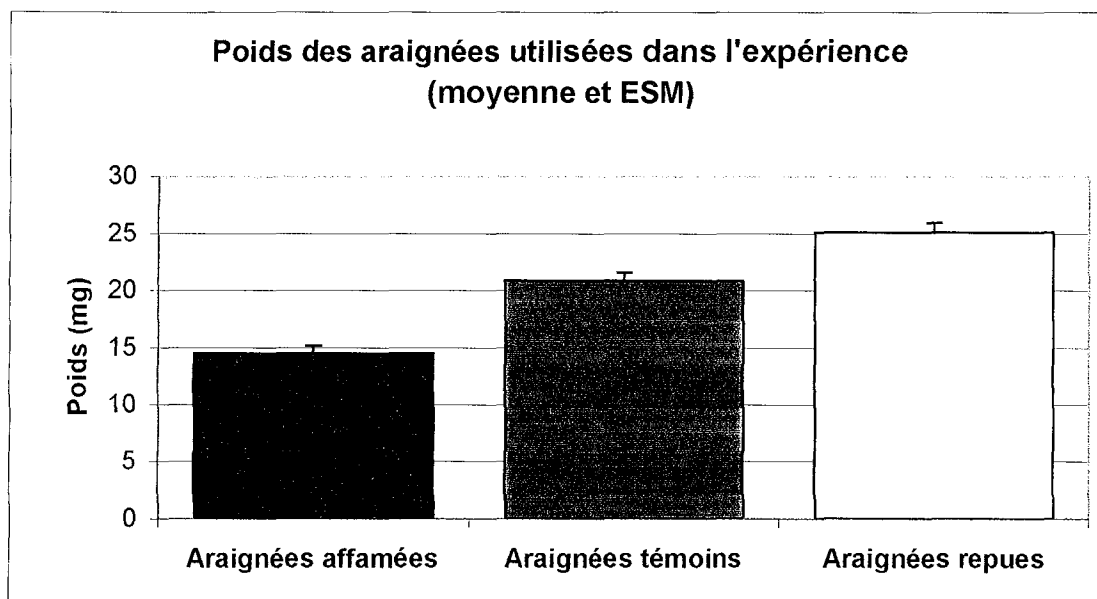


Figure 52 : Poids des *Anelosimus eximius* en fonction du régime alimentaire

Il existe une différence significative entre les trois groupes (test ANOVA : ddl=2 ; $F=37,54$; $p<0,0001$).

Des tests t pour séries non-appariées (Tableau 10) montrent qu'il existe des différences significatives entre chaque groupe.

Groupes comparés	ddl	Valeur de t	p
Affamé / Témoin	86	-5,967	<0,0001
Affamé / Repu	56	-10,042	<0,0001
Témoin / Repu	84	-3,5840	0,0006

Tableau 10 : Comparaison du poids des individus en fonction du régime alimentaire

Le régime alimentaire permet une discrimination des groupes en fonction du poids des individus.

4.3.3.3.1 Temps passé dans la branche centrale avant le premier choix

L'araignée passe un certain temps dans la branche centrale du labyrinthe avant de choisir une branche latérale, après son entrée dans le dispositif. Cette durée est représentée sur l'histogramme suivant:

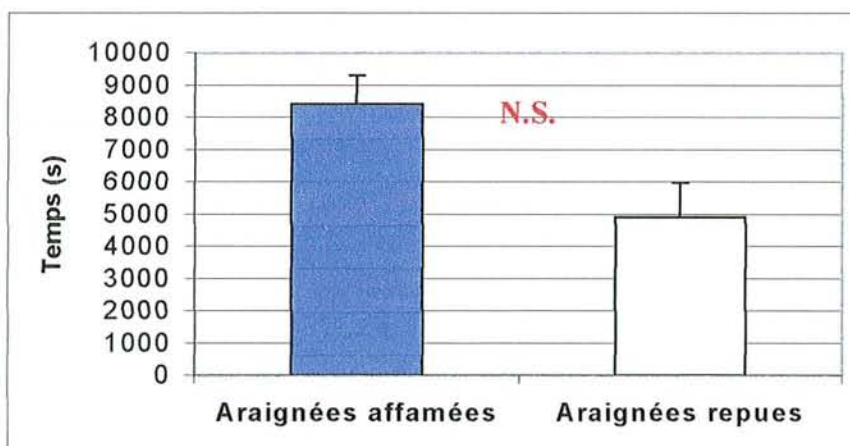


Figure 53 : Latence avant le premier choix d'une branche du labyrinthe en fonction de l'état de satiété

Il n'y a pas de différence significative (test t pour séries non-appariées, ddl=45 ; $t=1,858$; $p=0,0697$; N.S.) mais on peut cependant noter que les araignées repues ont tendance à entrer plus vite dans une branche latérale.

4.3.3.3.2 Temps passé dans les deux branches selon les groupes

Les araignées repues passent plus de temps dans la branche avec soie (test t pour séries non-appariées, ddl=45, $t=-3,347$, $p=0,0017$) mais les temps passés dans la branche sans soie ne sont pas différents entre les deux groupes (test t pour séries non-appariées, ddl=45, $t=1,097$, $p=0,2785$).

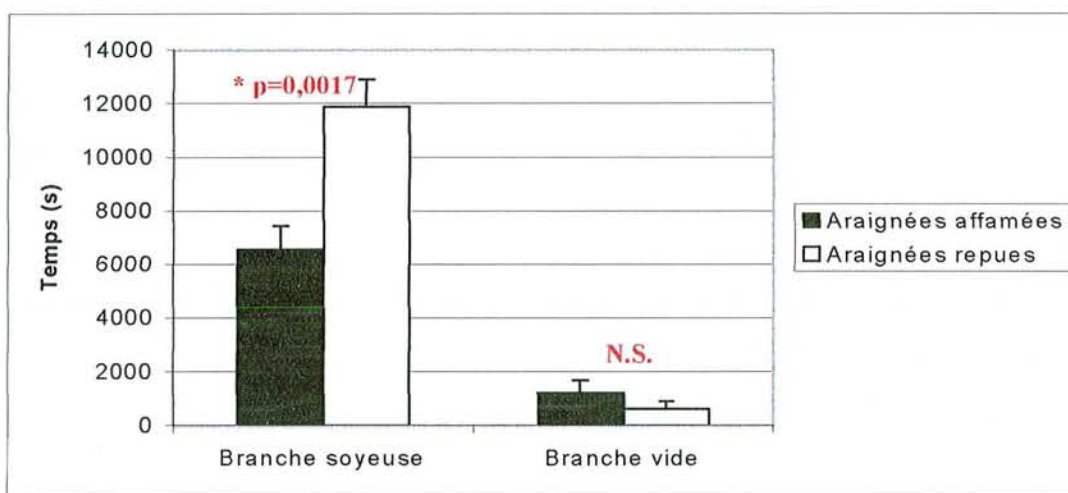


Figure 54 : Attraction pour la soie en fonction de l'état de satiété

Les araignées sont toujours attirées par la soie mais les araignées repues passent plus de temps dans la branche soyeuse. Aucune différence significative n'est mise en évidence entre les deux groupes dans le temps passé dans la branche vide.

L'état de satiété modifie donc l'attraction exercée par la soie sur l'individu.

4.3.3.3.3 Nombre de passage dans chaque branche

Le nombre d'entrées dans chaque branche permet de déterminer les choix effectués à l'intersection du labyrinthe.

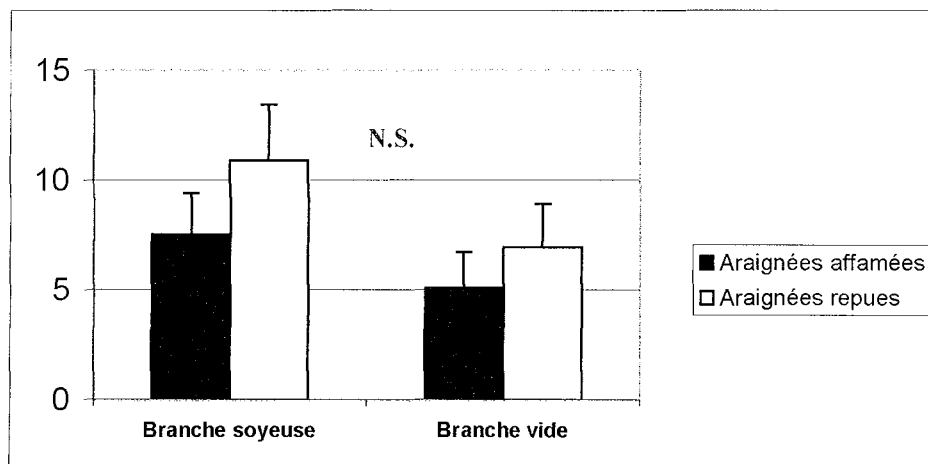


Figure 55 : Nombre d'entrées dans chaque branche selon l'état de satiété

Il n'y a pas de différence dans le nombre d'entrées dans la branche soyeuse (test t pour séries non-appariées, ddl=45, $t=-1,090$, $p=0,28$) et dans la branche vide (test t pour séries non-appariées, ddl=45, $t=-0,83$, $p=0,4108$). Ceci n'est pas en contradiction avec les résultats précédents mais les complètent. Ces résultats indiquent que la satiété ne joue aucun rôle dans le choix de la branche lorsque l'araignée est dans la branche centrale. Ceci n'empêche nullement l'araignée de passer plus de temps dans la branche soyeuse une fois qu'elle y est entrée.

4.3.3.3.4 *Activité globale*

L'activité globale représente le temps passé par l'araignée à se déplacer et permet d'estimer l'activité locomotrice des araignées au cours de l'expérience.

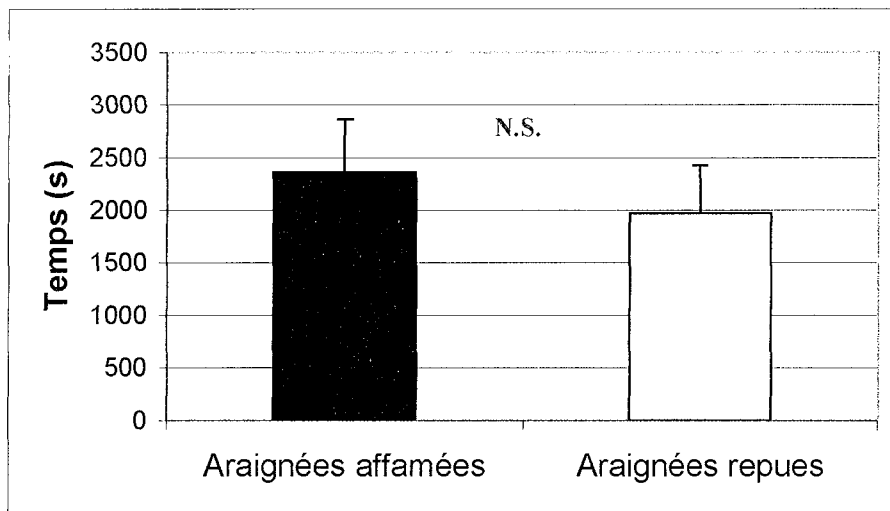


Figure 56 : Activité globale des individus en fonction de l'état de satiété

L'activité locomotrice est la même pour les deux groupes (test t pour séries non-appariées, ddl=45, $t=0,484$, $p=0,6304$). L'activité locomotrice reste donc identique et ne varie pas en fonction de l'état de satiété au cours de ces expériences de labyrinthe.

4.3.3.3.5 Nombre de période d'activité

L'activité globale des araignées est découpée en un nombre variable de périodes d'activité.

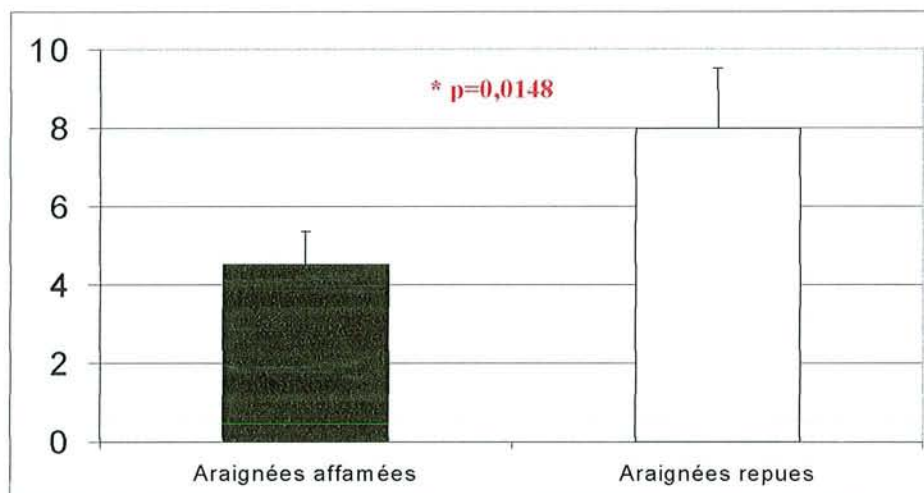


Figure 57: Nombre de période d'activité en fonction de l'état de satiété

Le nombre de périodes d'activité est différent pour chaque groupe (test t pour séries non-appariées, ddl=45, $t=-253$, $p=0,0148$). Les araignées repues ont plus de périodes d'activité ($m=8,2$; $ESM=1,16$) que les araignées affamées ($m=4,52$ et $ESM=0,85$).

Une comparaison de la durée de chaque période selon les groupes, montre que les araignées affamées ont des périodes d'activités plus longues que celles des araignées repues (test t pour séries non-appariées: ddl=45; $t=2,590$; $p=0,0129$).

Ces mesures plus précises de l'activité locomotrice montrent qu'une différence existe en fonction de la satiété de l'individu. En effet il y a plus de périodes d'activités mais d'une durée plus courte chez les araignées rassasiées.

4.3.4 Conclusion

Les expériences précédentes montrent que les *Anelosimus eximius* ont une attraction pour la soie de leurs congénères, appartenant ou non à la colonie. Plus le milieu est dense en soie, plus cette attraction est forte. Cette attraction est donc modulée quantitativement par la densité des structures soyeuses (peut être une plus grande concentration du facteur attractif ou une géométrie tridimensionnelle de la structure plus importante).

Le produit de l'activité d'un groupe dégage des facteurs attractifs volatiles. Ces derniers proviennent probablement de la soie, mais leur composition reste inconnue pour l'instant. En effet, nos travaux ne permettent pas de déterminer si la soie agit seule ou si un éventuel produit cuticulaire est aussi présent. L'action à distance est cependant moins forte qu'une action tacto-chimique puisque l'effet de la présence d'un groupe et de la soie produite ne se révèle qu'après plusieurs jours. De plus son rayon d'action est difficile à déterminer. Au contraire, l'attraction au contact de la soie a un effet immédiat sur les déplacements de l'araignée.

La soie est donc le facteur attractif majeur permettant la cohésion du groupe chez les Araignées sociales.

Ce facteur peut être modulé par l'état de satiété qui exerce une influence sur les *Anelosimus eximius* à plusieurs niveaux. En effet, les araignées repues passent plus de temps au contact de la soie. Elles sont plus attirées par la soie que les araignées affamées car la durée d'activité entre les deux groupes ne varie pas.

Cependant, il existe une différence de l'activité locomotrice des individus car les araignées affamées ont des périodes d'activité plus longues. Cette augmentation de l'activité chez les araignées a été mise en évidence chez les Lycosides qui ne font pas de toiles (Walker et al., 1999) et chez des Eresidae qui tissent une toile irrégulière adhésive (Lubin & Henschel, 1996). Nos résultats recoupent aussi ceux de Ebert (1998), montrant que les *Anelosimus* de poids plus faible ont une activité importante dans la toile, au contraire des plus grosses qui restent sous leur abri.

L'état physiologique de l'araignée module sa réceptivité à certains stimuli présents dans la soie, entraînant une modification de sa réponse à des informations locales telles que la

présence d'un ou plusieurs fils de soie. La faim affecte l'utilisation des informations sensorielles. Ce phénomène a été démontré chez les Lycosidae, des araignées ne tissant pas de piège (Persons, 1999) et peut donc être généralisé à d'autres espèces.

L'état de satiété va déterminer la liberté de mouvement de l'araignée en restreignant ou non son déplacement à des zones soyeuses sur des durées plus ou moins brèves. La fixation de nouveaux fils peut créer un réseau et entraîner une migration du groupe (Saffre et al., 2000).

En effet, privée de nourriture, une colonie d'araignées sociales *Agelena consociata* migre pour reconstruire une nouvelle toile collective (Roeloffs et Riechert, 1988).

Sans aller jusqu'à une migration complète de la colonie, une baisse de la quantité de nourriture disponible ou une croissance importante de la population, augmentant la faim de certains individus, peut entraîner une baisse de l'attraction pour la soie et donc accroître les sorties hors de la toile. La fixation de nouveaux fils permet l'extension du réseau et donc la croissance de la colonie jusqu'à un équilibre dépendant de la densité de proies dans l'environnement et de la population de la société.

4.4 Implantations de colonies d'*Anelosimus eximius* dans le milieu naturel : dispersion des individus et volume des nids

4.4.1 Introduction

Les expériences en laboratoire ont montré l'attraction de la soie et son rôle potentiel dans la cohésion du groupe et la régulation de la taille des toiles collectives. Des implantations artificielles de colonies d'*Anelosimus eximius* dans la nature nous ont permis de mesurer la dispersion des individus ainsi que la taille des structures soyeuses construites en fonction de l'effectif de la société. Les conditions d'élevage en laboratoire, dans un milieu fermé, ne permettent pas d'obtenir des données sur les volumes des toiles tissées par des groupes d'*Anelosimus*. Les mesures effectuées sur le terrain permettent d'apporter des informations sur la constructions des structures soyeuses pour des groupes de petite taille.

4.4.2 Matériel et méthodes

Des *Anelosimus eximius* ont été récoltés sur la piste de Bélizon. Les expériences se déroulent sur la piste de Kaw. Des arbustes sont taillés pour isoler leur feuillage de la végétation environnante. Un gobelet en plastique est fixé au tronc sous les feuilles. Un brin d'herbe permet aux araignées de sortir facilement du gobelet en offrant un support offrant plus d'aspérités que le plastique. Les araignées femelles et adultes sont placées dans ces gobelets par groupe de 1 (n=30), 2 (n=22), 5 (n=22), 10 (n=15), 20 (n=15) ou 100 (n=10).

Les dimensions de la structure soyeuse (hauteur, largeur et longueur) et l'effectif du groupe sont mesurés 24h et 72h après la mise en place des araignées dans les gobelets.

4.4.3 Résultats

4.4.3.1 Dispersion des individus

Dispersion après 24h:

Le pourcentage de dispersion indique la proportion d'individus manquant par rapport à l'effectif initial. Les pourcentages les plus élevés indiquent le départ des individus.

A 24h, la dispersion des individus n'est pas la même dans tous les groupes (ANOVA: ddl=5, F=28,745, $p<0,0001$).

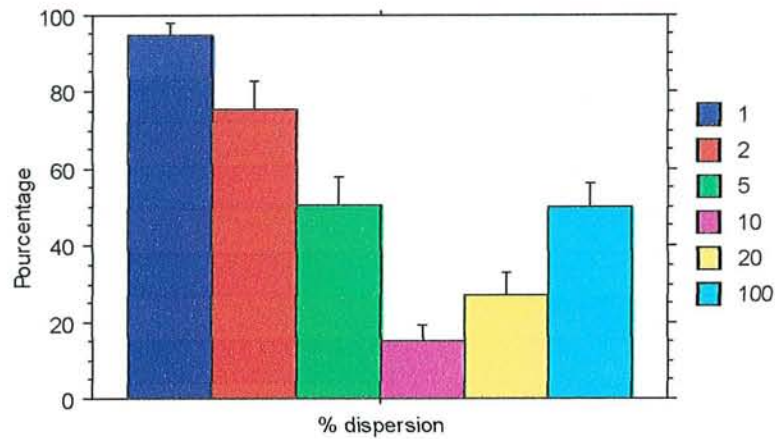


Figure 58 : Dispersion des individus en fonction de l'effectif des groupes, 24h après l'implantation

Des comparaisons deux à deux (Tableau 11) montrent que la dispersion diminue dans les groupes de 2 puis de 5. Les groupes de 10 et de 20 se dispersent moins, bien que les groupes de 20 montrent une tendance plus importante. La dispersion redevient significativement plus importante dans les groupes de 100.

Groupes comparés	ddl	Valeur de F	Valeur de p
1 / 2	88	2,895	0,0048
2 / 5	56	2,477	0,0163
5 / 10	38	3,495	0,0012
10 / 20	28	-1,863	0,0730
20 / 100	23	-2,733	0,0119

Tableau 11 : Comparaisons du pourcentage de la dispersion des individus en fonction de l'effectif du groupe, 24h après l'implantation

Les araignées isolées et les groupes de petite taille ne restent donc pas sur place, tout comme les groupes de grande taille. Les groupes de taille moyenne, entre 10 et 20 individus, présentent la plus faible dispersion (20% du groupe est parti).

Dispersion après 72h:

A 72h, la dispersion des individus n'est pas la même dans tous les groupes (test ANOVA : ddl=5, $F=17,362$, $p<0,0001$).

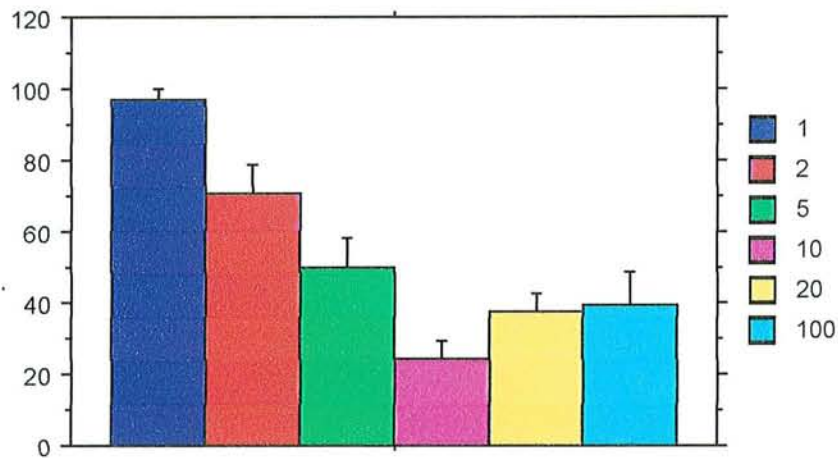


Figure 59 : Dispersion des individus en fonction de l'effectif des groupes, 72h après l'implantation

Des comparaisons deux à deux (Tableau 12) montrent qu'après 72h il existe toujours une dispersion par rapport aux effectifs à 24h. Ainsi la dispersion diminue significativement entre les individus isolés et les groupes de 2. La diminution est moins forte entre les groupes de 2 et de 5 araignées puisqu'il n'y a qu'une tendance qui se trouve d'ailleurs confirmée par une comparaison entre les groupes de 2 et de 10 individus. Aucune différence significative de la dispersion n'est mise en évidence entre les groupes les plus nombreux de 10, 20 et 100 individus.

Groupes comparés	ddl	Valeur de F	Valeur de p
1 / 2	50	3,186	0,0025
2 / 5	42	1,723	0,0922
2 / 10	35	4,125	0,0002
5 / 10	35	2,328	0,0258
10 / 20	28	-1,745	0,0920
10 / 100	19	-1,529	0,1441
20 / 100	19	-0,213	0,8337

Tableau 12 : Comparaisons du pourcentage de la dispersion des individus en fonction de l'effectif du groupe, 72h après l'implantation

Comparaisons des dispersions entre 24h et 72h

La comparaison des effectifs à 24 et 72 heures (voir Tableau 13) montrent que le nombre d'individus varie encore dans les groupes de 10 et de 20. La taille des groupes n'est pas stable à 24h. La variation observée dans les groupes de 100 n'est pas significative. Ceci peut être attribué à la petite taille de l'échantillon qui ne permet pas de conclusion définitive.

	Ecart moyen	DDL	t	p
Effectif 24h, Effectif72h: Total	-,558	112	-,861	,3913
Effectif 24h, Effectif72h: 1	0,000	28	•	•
Effectif 24h, Effectif72h: 2	,136	21	1,142	,2664
Effectif 24h, Effectif72h: 5	,273	21	2,027	,0555
Effectif 24h, Effectif72h: 10	,933	14	3,500	,0035
Effectif 24h, Effectif72h: 20	2,000	14	2,432	,0290
Effectif 24h, Effectif72h: 100	-11,600	9	-1,796	,1061

Tableau 13: Comparaison des effectifs des groupes entre 24 et 72heures (tests t pour échantillons appariés)

4.4.3.2 Volume des structures soyeuses

Nous ne nous intéressons qu'aux volumes de toiles tissées à 72 heures car les mesures ont montré que les groupes ne sont pas encore stables à 24h.

Les volumes des structures construites varient en fonction des groupes (test ANOVA : $F=78,639$; $p<0,0001$).

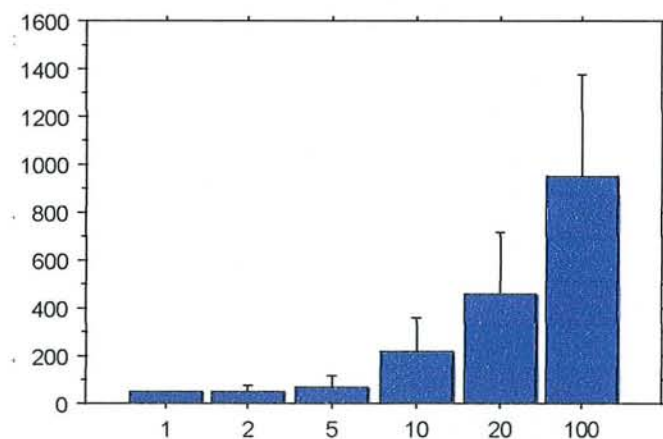


Figure 60 : Volume (en litres) des structures soyeuses produites en 72h selon les effectifs initiaux des groupes

Des comparaisons deux à deux des échantillons montrent, sauf pour les groupes de 2 et 5 individus, que le volume des structures bâties dépend du nombre d'araignées constituant le groupe.

	Ecart moyen	DDL	t	p
1, 2	,552	8	•	•
1, 5	-22,131	16	•	•
1, 10	-167,285	14	•	•
1, 20	-407,983	14	•	•
1, 100	-903,900	4	•	•
2, 5	-22,683	24	-1,344	,1916
2, 10	-167,838	22	-3,556	,0018
2, 20	-408,535	22	-4,584	,0001
2, 100	-904,452	12	-6,558	<,0001
5, 10	-145,155	30	-4,075	,0003
5, 20	-385,852	30	-5,935	<,0001
5, 100	-881,769	20	-8,884	<,0001
10, 20	-240,697	28	-3,125	,0041
10, 100	-736,615	18	-6,062	<,0001
20, 100	-495,917	18	-3,121	,0059

Tableau 14 : Comparaison des volumes des toiles tissées en 72h en fonction des groupes (test pour échantillons non-appariés)

Pour pouvoir comparer les structures soyeuses entre elles malgré les variations d'effectifs au cours des 72 heures, nous calculons un volume de soie par individu (présent à 72h).

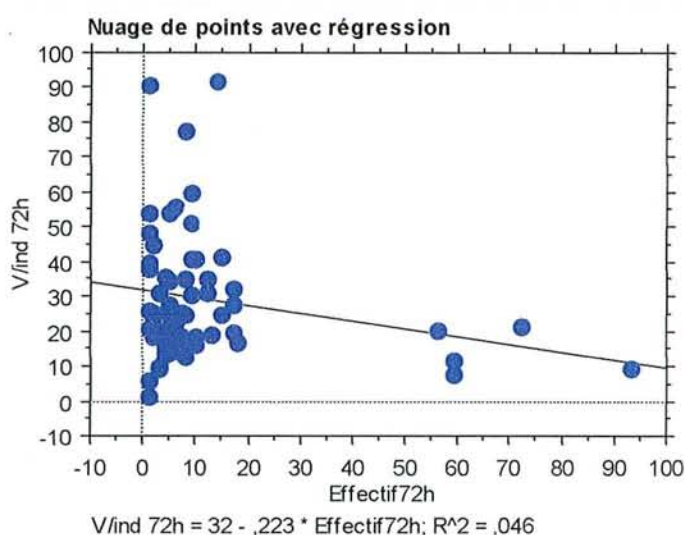


Figure 61 : Volume de soie par individu en fonction de l'effectif du groupe à 72 heures

Il existe une corrélation négative entre le volume par individu et l'effectif du groupe. Les individus des groupes les plus importants tissent proportionnellement moins que les individus des groupes plus petits (Test de corrélation : $n=62$, $t=11,547$, $p<0,0001$).

Ces résultats sont confortés par les mesures effectuées chez d'autres espèces sociales tel que *Mallos gregalis* (Tietjen, 1986 ; Ward, 1986) ou *Agelena consociata* (Riechert et al., 1986). En effet, chez les araignées sociales, on constate que la surface de toile par individu est inférieure à celle d'espèces solitaires similaires. Une araignée sociale a donc moins besoin de tisser de la soie, énergétiquement coûteuse (Anderson, 1970). C'est l'un des avantages de la vie en groupe (Buskirk, 1981 ; Riechert, 1985a). On ignore cependant les mécanismes impliqués dans cette régulation.

5 Le passage de l'activité individuelle à l'activité collective

La transition d'un état solitaire à un mode de vie social chez les Araignées peut suivre deux voies complémentaires (Shear, 1970), comparables à celles suivies par les Insectes (Lin & Michener, 1972) :

- **La voie parasociale**, où le regroupement de toiles individuelles apporte un bénéfice mutuel aux différents individus (exemple des *Cyrtophora*), favorisant une agrégation permanente des individus.
- **La voie subsociale**, où les interactions sociales existant chez les juvéniles, soignés par la mère, se prolongent jusqu'au stade adulte.

Ces deux cheminements évolutifs ont pour but d'expliquer comment des animaux peuvent se regrouper pour former une société.

Mais les processus impliqués dans le fonctionnement du groupe sont-ils propres aux espèces sociales ou existe-t-il des préadaptations chez les araignées solitaires ? La cohésion du groupe est assurée principalement chez les *Anelosimus* par une attraction de la soie. Ce comportement semble jouer un rôle essentiel dans le regroupement des individus, base d'une vie sociale, ainsi que dans la construction des toiles. Par définition, les araignées solitaires ne partagent pas leur toile avec des congénères (hormis occasionnellement en période de reproduction) mais comment réagissent-elles à de la soie conspécifique, est-elle également attractive ? Une araignée solitaire peut-elle utiliser efficacement la toile d'une congénère comme le fait toute araignée sociale ?

Le processus d'auto-stigmergie mis en évidence chez l'araignée solitaire *Agelena labyrinthica* peut être considérée comme une forme de préadaptation à une activité collective de construction par stigmergie. En effet, cette auto-stigmergie peut théoriquement conduire à la construction d'une toile fonctionnelle par plusieurs individus à partir du moment où les araignées ne font pas de distinction entre leur propre soie et celle de leurs congénères. Encore faut-il que la structure soyeuse mise en place par un congénère ait le même effet stimulant que les structures construites par les Insectes sociaux.

Pour contourner le problème technique lié à l'intolérance chez les araignées solitaires, nous ferons se succéder plusieurs individus sur une toile irrégulière en construction, la coopération n'impliquant pas que les ouvriers travaillent en même temps sur le chantier.

5.1 L'attraction pour la soie d'un congénère chez les espèces solitaires

La cohésion du groupe est assurée par la soie chez les Araignées sociales. La structure soyeuse évite donc la dispersion des individus composant la société. Cette propriété attractive de la soie existe-t-elle chez des espèces solitaires ?

5.1.1 Attraction pour la soie chez une espèce solitaire de Thériidiés : *Steatoda triangulosa*

Steatoda triangulosa est une theridiidae, appartenant à la même famille que *Anelosimus eximius*, araignée sociale de Guyane.

Dans un premier temps, nous allons vérifier si la soie d'une congénère est attractive puis nous étudierons la discrimination faite par *S. triangulosa* entre sa soie et celle d'une congénère de même sexe.

5.1.1.1 Choix entre la soie d'une congénère et un espace vide

Matériel et méthodes

Le dispositif expérimental est constitué d'un labyrinthe en Plexiglas (voir Matériel et méthodes p.6) et les individus sont des *Steatoda triangulosa* femelles adultes.

Une branche latérale contient de la soie de *Steatoda triangulosa*, tissée par une araignée ayant passé 12h dans cette branche. L'autre branche est vide. Un deuxième individu est placée dans la branche centrale et reste 5h dans le dispositif. La variable étudiée est le temps passé dans chaque branche, indice d'une éventuelle attraction par le contenu d'une des deux branches.

Résultats

L'araignée testée passe plus de temps dans la branche soyeuse que dans la branche vide (test T séries appariées, ddl=27, t=5,869, p<0,0001).

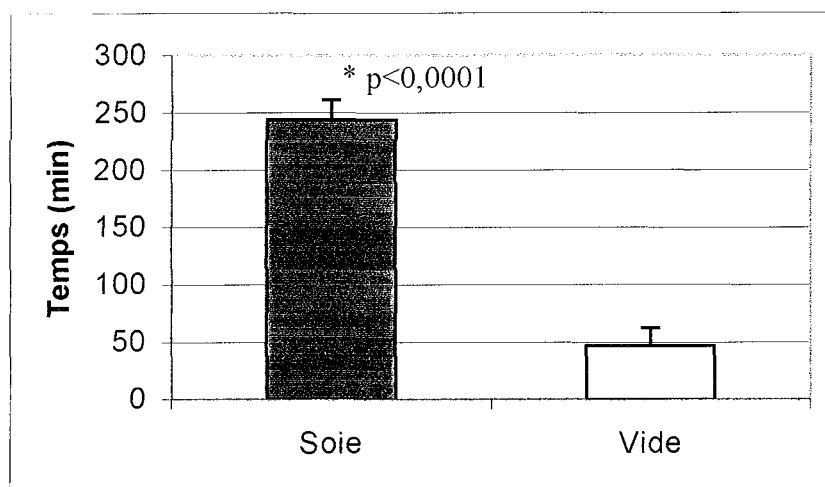


Figure 62 : Temps passé par *Steatoda triangulosa* selon le contenu des branches du labyrinthe (soie d'une congénère ou branche vide)

La soie d'une congénère adulte est attractive pour ces araignées solitaires appartenant à la même famille que *Anelosimus eximius*. Cette propriété n'est donc pas spécifique à une espèce, ni même à un genre, mais existe chez une espèce solitaire de la même famille.

5.1.1.2 Choix entre la soie d'un congénère et sa propre soie

Matériel et méthodes

Le dispositif expérimental est constitué d'un labyrinthe en Plexiglas (voir Matériel et méthodes p.6) et les individus sont des *Steatoda triangulosa* femelles adultes. Il s'agit de vérifier si une *Steatoda* est capable de faire une discrimination entre sa soie et celle de congénère.

Une branche contient de la soie tissée par l'araignée qui sera testée dans le labyrinthe tandis que l'autre branche contient de la soie tissée par une congénère. Les araignées restent 12h dans les branches, temps nécessaire pour obtenir une quantité de soie importante. L'un des individus est placé dans la branche centrale et reste 5h dans le dispositif. La variable étudiée est le temps passé dans chaque branche, indice d'une éventuelle attraction par le contenu d'une des deux branches

Résultats

L'araignée testée passe autant de temps sur sa soie que sur celle de son congénère (test T séries appariées, ddl=19, $t=0,279$, $p=0,7832$, N.S.).

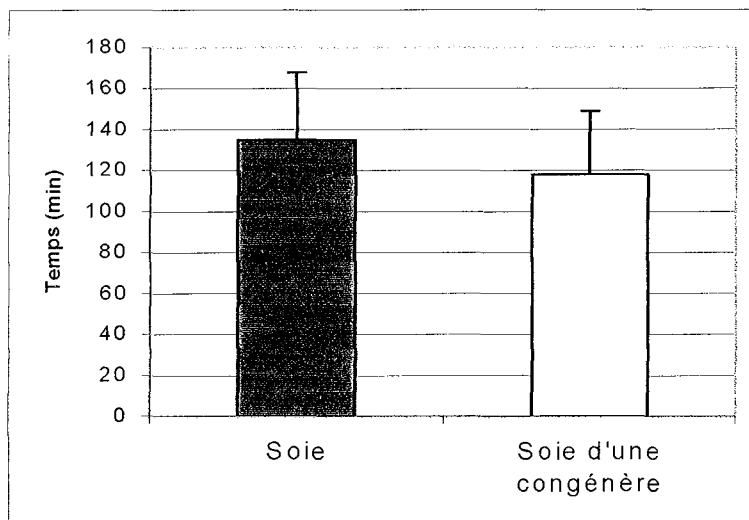


Figure 63 : Temps passé par *Steatoda triangulosa* selon le contenu des branches du labyrinthe (soie d'une congénère ou sa propre soie)

Une *Steatoda* ne montre aucune discrimination entre les deux soies présentées dans ce dispositif de labyrinthe. Les deux soies sont aussi attractives l'une que l'autre.

5.1.2 Attraction pour la soie chez une espèce solitaire d'Agélénides : *Agelena labyrinthica*

Les propriétés d'attraction par la soie et de non-discrimination de la soie produite par une congénère existent chez des espèces sociales et solitaires de la famille des Theridiidae, les *Anelosimus eximius* et les *Steatoda triangulosa*. Ces propriétés sont nécessaires à la construction d'une toile collective par un processus stigmergique.

Peut-on les mettre en évidence chez une espèce d'araignée solitaire *Agelena labyrinthica* qui construit sa toile par auto-stigmergie et dont le genre contient deux espèces sociales, *A. consociata* et *A. republicana* ?

5.1.2.1 Choix entre la soie d'une congénère et une branche vide

Matériel et méthodes

Nous avons déjà démontré que la soie était attractive pour l'araignée l'ayant tissée (p.42). La même technique est utilisée pour vérifier l'attractivité de la soie de congénère.

Un individu femelle adulte *Agelena labyrinthica* est placé durant 6 heures dans une des branches du labyrinthe en T. Après ces 6 heures, elle est replacée dans sa boîte d'élevage. Une congénère (femelle adulte) est introduite dans la branche centrale du même dispositif. Sa position est relevée toutes les minutes durant 5 heures d'observation.

Résultats

L'araignée testée passe plus de temps dans la branche soyeuse que dans la branche vide (test T séries appariées : ddl=20, $t=2,983$, $p=0,0074$).

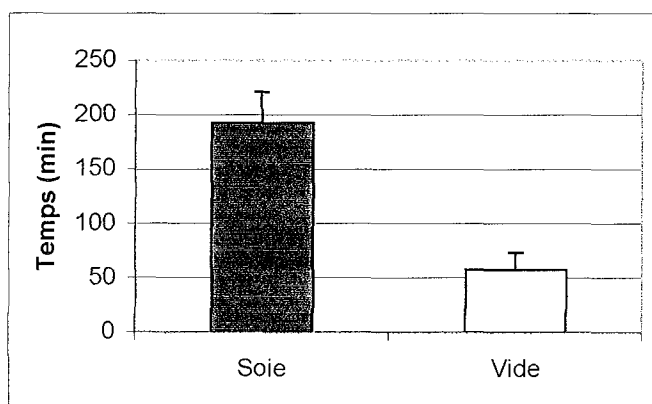


Figure 64 : Temps passé par *Agelena labyrinthica* selon le contenu des branches du labyrinthe (soie d'une congénère ou vide)

La soie d'une congénère adulte est attractive pour *Agelena labyrinthica*. Elle partage cette propriété avec *Agelena consociata* (Krafft, 1970). L'attraction pour la soie d'une congénère existe donc chez les espèces sociales et solitaires du genre *Agelena*.

5.1.2.2 Discrimination de la soie chez *Agelena labyrinthica*

Une *Agelena* peut-elle distinguer sa soie de celle d'une congénère ?

Matériel et méthodes

Deux femelles adultes *Agelena labyrinthica* sont placées chacune durant 6 heures dans l'une des branches du labyrinthe en T. Une des deux araignées est placée ensuite dans la branche centrale. On note toutes les minutes sa position durant 5 heures d'observation.

Résultats

L'araignée testée passe autant de temps sur sa soie que sur celle de congénère (test T séries appariées : ddl=21, $t=0,106$, $p=0,9167$, N.S.).

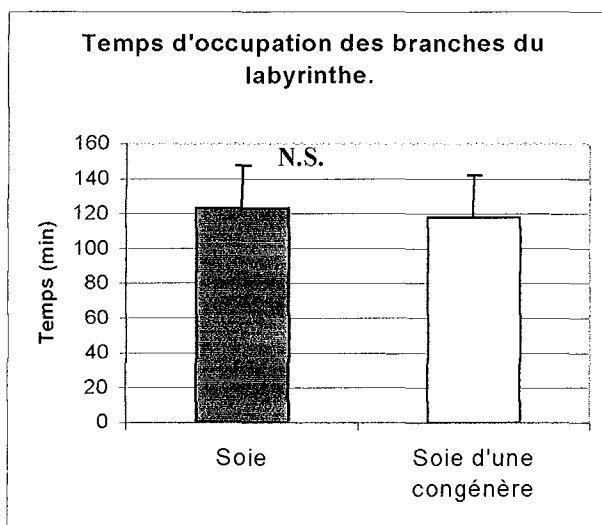


Figure 65 : Temps passé par *Agelena labyrinthica* selon le contenu des branches du labyrinthe (soie d'une congénère ou sa propre soie).

Agelena labyrinthica ne discrimine pas sa soie de celle de ses congénères, qui possède le même effet attracteur .

5.1.3 Attraction chez une espèce solitaire : *Tegenaria domestica*

L'attraction pour la soie est-elle une propriété partagée par d'autres espèces de la famille des Agelenidae, en particulier dans des genres qui ne renferment pas d'espèces sociales?

5.1.3.1 Choix entre la soie d'une congénère et une branche vide

Matériel et méthodes

Une branche du labyrinthe contient de la soie de *Tegenaria domestica*, tissée durant 24h. L'autre branche est vide. Un deuxième individu est placé dans la branche centrale et reste 5h dans le dispositif.

Résultats

L'araignée testée passe plus de temps dans la branche soyeuse que dans la branche vide (test T séries appariées : ddl=10, $t=2,559$, $p=0,0284$, voir Figure 66).

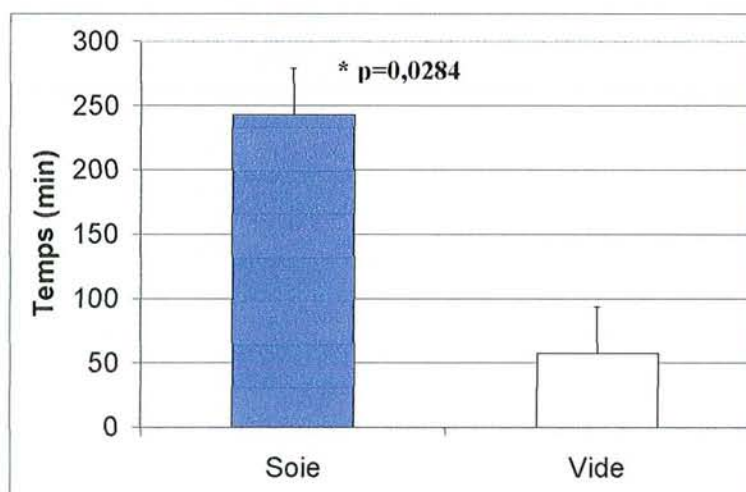


Figure 66 : Temps passé par une *Tegenaria domestica* dans les branches d'un labyrinthe en T selon la présence ou non de soie de congénère dans ces dernières.

Tout comme *Steatoda triangulosa* et *Agelena labyrinthica*, *Tegenaria domestica* présente une attraction pour la soie de ses congénères.

5.1.4 Conclusion

La cohésion du groupe, définissant une des caractéristiques des sociétés d'araignées, repose sur l'attraction pour un même substrat: la soie. Cette attraction, sans discrimination de la soie de congénère, existe chez plusieurs espèces solitaires tissant des toiles irrégulières et n'est donc pas une propriété spécifiquement sociale. Elle se manifeste chez des espèces solitaires appartenant à des genres qui renferment également des espèces sociales (*Agelena*), mais également chez des espèces dont le genre ne renferme aucune espèce sociale (*Steatoda*, *Tegenaria*). Il faut cependant souligner que toutes les espèces que nous avons testées appartiennent à des familles qui renferment des espèces sociales (*Agelenidae*, *Theridiidae*). S'agit il d'une préadaptation au sein de certaines familles ? L'hypothèse mériterait d'être testée d'autant plus qu'une discrimination de la soie de congénères peut être utile dans la cadre d'une compétition intraspécifique comme chez *Portia limbata*, une araignée salticide faisant preuve d'un haut degré de cannibalisme (Clarke & Jackson, 1994) et qui, dans un milieu fermé, discrimine l'origine des fils de soie, évitant ainsi ses congénères.

Le passage du stade solitaire au stade social ne nécessite pas l'apparition de processus complexes responsable de la cohésion. Au contraire, le regroupement des individus est déjà possible chez les espèces solitaires testées, du moins en principe, du fait de la préexistence de l'attraction pour la soie et l'absence de discrimination de l'origine de la soie. Le caractère solitaire de ces espèces doit donc être attribué à des comportements agonistiques et non à une répulsion pour la soie de congénère.

5.2 Exploitation d'une toile conspécifique étrangère

Chez les Araignées, un individu est capable d'exploiter une toile de conspécifique (Riechert, 1985b ; Fabre, 1879 ; Buskirk, 1981) mais il n'est pas fait mention de l'efficacité avec laquelle cet individu exploite la toile étrangère. L'exploitation d'une toile de congénère est-elle aussi efficace que celle de la toile individuelle ?

5.2.1 Protocole

Des toiles de *A. labyrinthica* âgées de 48 heures sont utilisées au cours de cette étude. Deux lots sont constitués, un lot témoin (n=14) et un lot expérimental (n=14). Les individus du lot expérimental sont enlevés de leur toile et placés sur une toile étrangère, de même âge, privée de sa propriétaire. Les individus du lot témoin sont retirés puis immédiatement remis sur leur propre toile. Le test de prédation commence 3 heures après ces manipulations pour éviter une perturbation de l'araignée. Cette durée ne laisse pas suffisamment de temps aux individus déplacés pour reconstruire une nouvelle toile.

Les variables prises en compte sont: la détection, l'interception, la capture et le transport d'un grillon (10 à 15 mg) déposé au centre de la nappe. Un enregistrement vidéo est effectué pour chronométrer précisément les événements. Comme une série de pré-tests a montré que la prédation se déroule en moins de 5 minutes (moyenne de 53.5 ± 45.3 secondes, n=16), la prise de données et les enregistrements vidéo sont arrêtés 5 minutes après l'impact de la proie sur la toile.

5.2.2 Résultats

Analyse qualitative

Une analyse qualitative des résultats par un test du X^2 ne montre aucune différence significative entre les deux lots ($X^2=0.046$, ddl=3, $p>0.9$, voir Figure 67) sur l'occurrence des quatre items comportementaux. Une araignée est donc capable d'effectuer chaque phase de la prédation sur une toile étrangère.

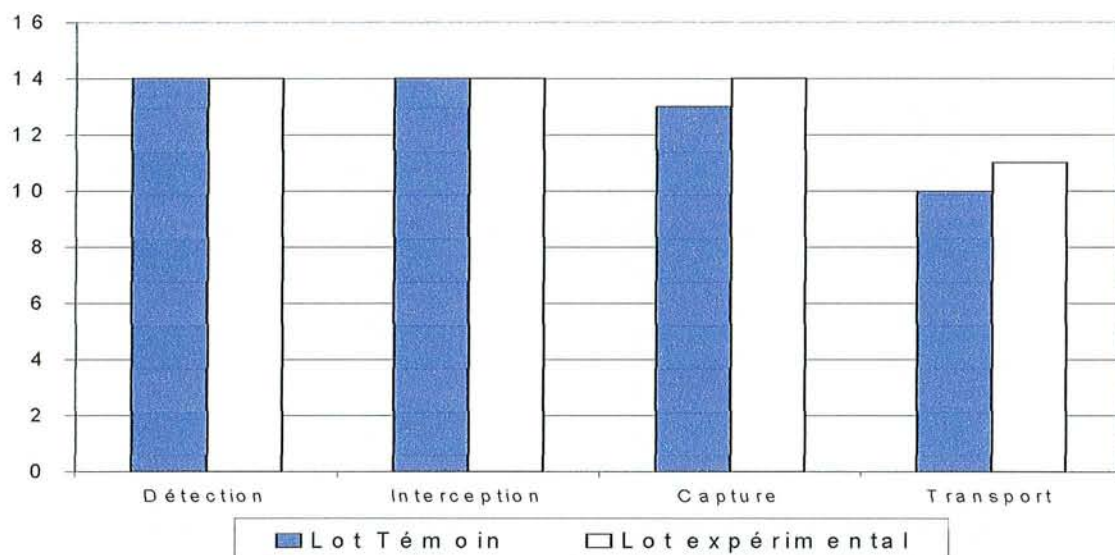


Figure 67 : Nombre d'araignées présentant chaque type de comportement : détection, interception, capture et transport de la proie

Analyse quantitative

Une analyse quantitative du temps nécessaire à la détection du grillon (durée écoulée entre le premier mouvement du grillon et le premier mouvement de l'araignée) et de la vitesse d'interception (rapport de la distance entre l'araignée et le grillon sur le temps de l'interception) permet d'examiner plus précisément ces résultats.

Ces variables dépendent de la capacité de l'individu à exploiter une toile plutôt que de son état interne (faim, agressivité,...). Le calcul de la vitesse de déplacement plutôt que le temps d'interception, permet de tenir compte des distances variables entre l'araignée et sa proie.

On constate qu'il n'y a pas de différence en ce qui concerne les temps de détection (Mann-Whitney : $U=-0.505$, $N1=14$, $N2=14$, $p=0.613$, N. S., Figure 68).

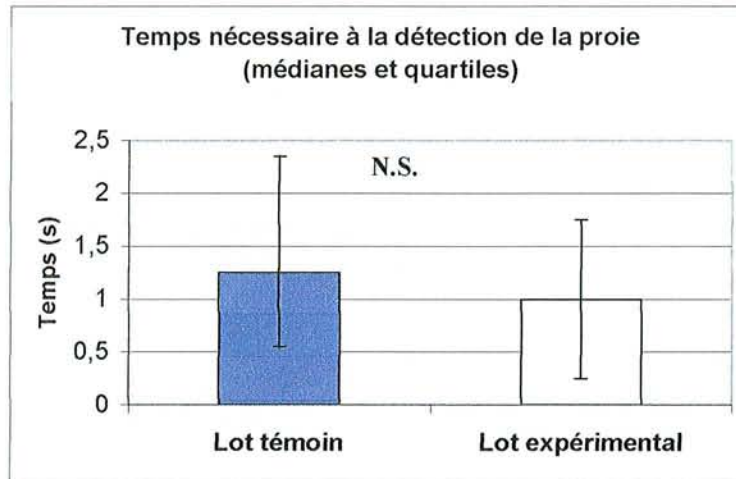


Figure 68 : Temps nécessaires à la détection d'une proie par une araignée sur sa toile (lot témoin) ou sur une toile conspécifique (toile construite par une autre araignée)

Il existe par contre une différence significative des vitesses d'interception des deux lots (Mann-Whitney : $U=-2.87$, $N1=14$, $N2=14$, $p=0.004$, Figure 69). Le lot expérimental est plus performant que le lot témoin.

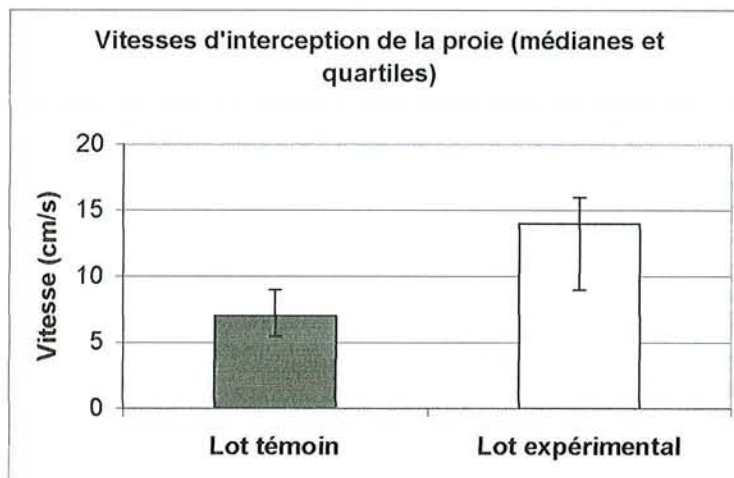


Figure 69 : Vitesse d'interception de la proie par une araignée sur sa toile (lot témoin) ou sur une toile conspécifique (toile construite par une autre araignée)

5.2.3 Conclusion

Il existe une différence, perçue par l'araignée, puisque les vitesses d'interception du lot expérimental sont supérieures à celle du lot témoin. Cependant, la perception d'une différence n'empêche pas l'individu d'exploiter une toile étrangère au moins aussi efficacement que sa propre toile.

La structure soyeuse tissée par une *Agelena* n'est pas un élément spécifique à l'individu mais peut être utilisée par n'importe quelle congénère. Une toile irrégulière, malgré l'absence de repères clairs pour un observateur, contrairement au cas des toiles géométriques, reste une structure parfaitement exploitable pour tout individu de la même espèce. Ceci confirme que certaines règles de construction président à l'édification de ces toiles, comme la fixation de fils créant une tension dans la nappe et qui permettent à tout individu de retrouver sa retraite (Gorner & Claas, 1979). Si une toile collective pouvait être construite par des *Agelena labyrinthica*, toute congénère serait théoriquement capable de l'exploiter avec efficacité.

5.3 Régulation interindividuelle de la construction : mise en évidence d'un processus stigmergique

Les *Agelena labyrinthica* présentent une indépendance de leurs actes et construisent leur toile par auto-stigmergie. Ce processus est-il conservé lorsque l'araignée est placée sur la toile incomplète d'une congénère ? S'il l'est, nous serions en présence d'une stigmergie sociale, puisque la structure stimulante est alors le produit de l'activité d'un congénère.

Agelena labyrinthica utilise une structure soyeuse étrangère comme si c'était la sienne. Elle ne fait aucune discrimination entre sa soie et celle tissée par un congénère en étant tout autant attirée par les deux types de soie.

Ne serait-il pas possible de faire coopérer plusieurs araignées solitaires lors de la construction d'une toile ? Les différents individus utiliseraient les structures mises en place par leurs congénères pour coordonner leurs comportements bâtisseurs. Comme il est par définition impossible que cette coopération se fasse chez des espèces solitaires à cause des confrontations agressives et du cannibalisme, il est indispensable de ne mettre qu'une araignée à la fois face à la structure soyeuse en construction, puis de la retirer pour laisser place à une autre. Cette coopération différée dans le temps peut être étudiée pour chaque élément de la toile en faisant se succéder plusieurs individus sur l'ébauche soyeuse.

5.3.1 Construction de la retraite

5.3.1.1 Protocole

Il est impossible de faire cohabiter deux araignées sur une même toile. En conséquence, un individu A est placé dans une boîte expérimentale jusqu'à la construction du stade "ébauche de tube" (voir p.22). Puis il est retiré. Un individu B est ensuite placé dans la boîte. Cette boîte est retournée de 180° pour désorienter l'araignée et supprimer tout effet possible du milieu sur la position de la retraite. Un échantillon de 36 paires d'individus est ainsi constitué. Après 24 heures, la localisation de la retraite définitive par rapport à l'angle où se trouvait l'ébauche est notée.

5.3.1.2 Résultats

Un test de X^2 montre que la localisation de la retraite construite par l'individu B ne se fait pas au hasard ($n=36$, $X^2=100.16$, $ddl=2$, $p<0.001$, voir Figure 70) mais dépend de l'ébauche de tube tissé par l'individu A. Cette dernière guide le travail de B.

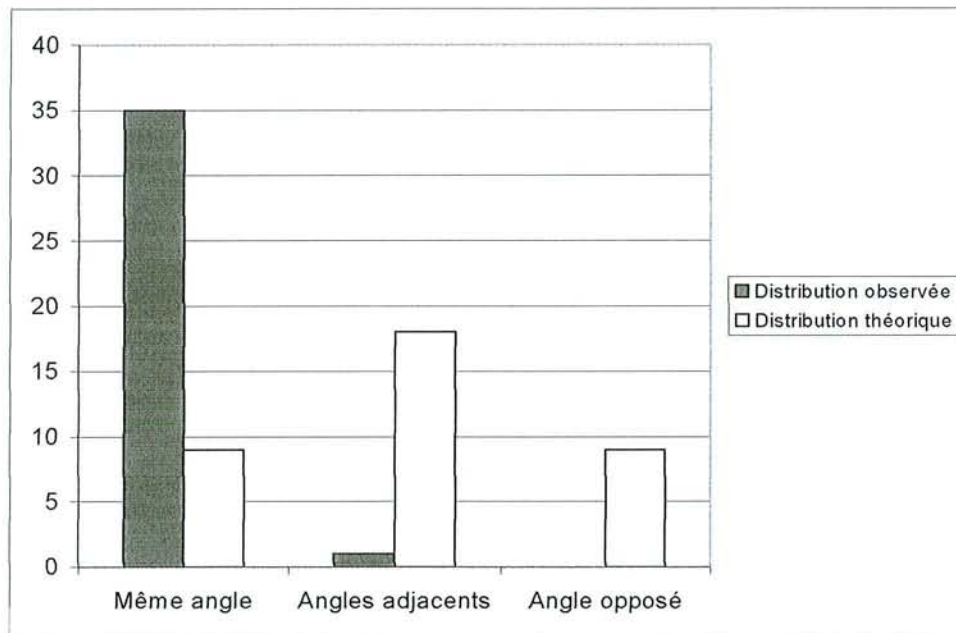


Figure 70 : Distribution des abris selon leur position par rapport à l'ébauche construite 24h auparavant par une congénère

5.3.2 Construction de la nappe

5.3.2.1 Protocole

Un individu A est placé dans une boîte expérimentale jusqu'à la construction du stade "charpente". La hauteur de celle-ci est notée. L'individu A est remplacé par un individu B. Un échantillon de 36 paires d'individus est ainsi constitué. Après 24 heures, la hauteur de la nappe définitive est relevée.

5.3.2.2 Résultats

Les résultats ne révèlent pas de différence significative entre la position initiale (hauteur) de la charpente et celle de la nappe (Test-t pour séries appariées, $n=25$, $t=0.997$,

ddl=24, $p=0.328$, N.S.). Il existe une très forte corrélation entre les deux hauteurs (Test de corrélation, $n=25$, $R^2=0.964$, $p<0.0001$).

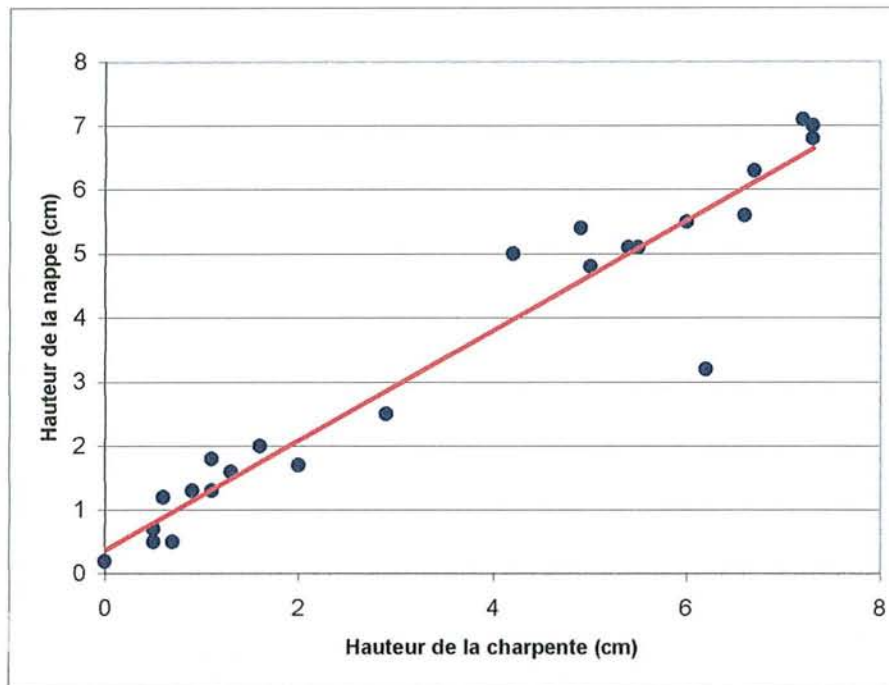


Figure 71 : Hauteur de la nappe en fonction de la hauteur de la charpente construite par une congénère 24h auparavant

La construction de la nappe définitive par l'individu B est donc piloté par les structures préalablement élaborées par l'individu A.

De plus une comparaison entre les hauteurs des nappes construites par un même individu (voir p.25 Construction de la nappe par auto-stigmergie) et celles construites par deux individus ne montrent aucune différence (Test-t pour échantillons non-appariés: $n=55$; $ddl=53$; $t=-248$; $p=0.805$; N.S.). Les toiles de ces deux lots présentent les mêmes caractéristiques.

5.3.3 Conclusion

Une *Agelena labyrinthica*, qui construit sa toile par auto-stigmergie, est capable d'utiliser la structure préalablement mise en place par une congénère. Puisque son travail est dirigé par l'ébauche bâtie par une congénère, il s'agit d'une véritable stigmergie sociale, telle qu'elle est définie par Grassé (1959).

Bien que les structures bâties par deux araignées paraissent visuellement identiques à celles construites par un seul individu, impression difficile à quantifier, il reste à démontrer leur caractère fonctionnel dans la capture des proies. En effet, l'efficacité de la toile n'est pas assurée uniquement par le bon positionnement d'une nappe mais par l'intégration de chaque élément de la structure à l'ensemble de la toile. La nappe doit être correctement reliée à la retraite où l'araignée attend une proie. L'une et l'autre peuvent être correctement édifiées à partir des ébauches placées par des congénères mais rien n'assure le fonctionnement du système. Il est donc nécessaire vérifier l'aspect fonctionnel de ces toiles.

5.4 Efficacité des toiles construites par plusieurs individus se succédant dans le temps

Il est possible d'obtenir une toile complète en faisant se succéder plusieurs individus dans le dispositif expérimental. Une toile ainsi obtenue présente les mêmes éléments architecturaux qu'une toile normale (nappe et retraite). Elle peut être qualifiée de composite puisque ses éléments proviennent des activités de plusieurs individus différents. Cette coopération forcée a-t-elle produit une structure composite fonctionnelle ?

5.4.1 Protocole

Deux lots de toiles sont constitués. Les toiles du lot A ($n=23$), entièrement construites par un seul individu, sont complètes et présentent une retraite et une nappe. L'individu constructeur est retiré et un autre est placé sur la toile pour y être testé. Les toiles du lot B ($n=32$) ont été chacune construites par 3 individus différents. La charpente est construite par un premier individu, la nappe définitive par un deuxième et la retraite par un troisième individu. Une quatrième araignée est placée sur la toile finale en vue de tester son efficacité.

Cinq grillons âgés de 5 jours sont jetés successivement sur chaque toile en respectant un intervalle d'au moins 5 minutes. On note le nombre de grillons détectés puis capturés par l'araignée. On considère qu'un grillon est détecté quand l'araignée sort de sa retraite, et qu'il est capturé quand il est immobilisé. Chaque structure reçoit ainsi une note de 1 à 5. La durée de chaque observation est de 60 secondes.

5.4.2 Résultats

Qualitativement il n'apparaît pas de différence entre l'efficacité des individus placés sur les toiles construites par une seule araignée et celles construites par trois araignées qui se succèdent dans le temps.

Les résultats ne montrent pas de différence entre le lot A et le lot B du nombre de grillons détectés (test T pour échantillons non-appariés: $ddl=53$, $t=-0,499$, $p=0,61$, N.S.) ni pour le nombre de grillons capturés (test T pour échantillons non-appariés: $ddl=53$, $t=0,114$, $p>0,9$, N.S.).

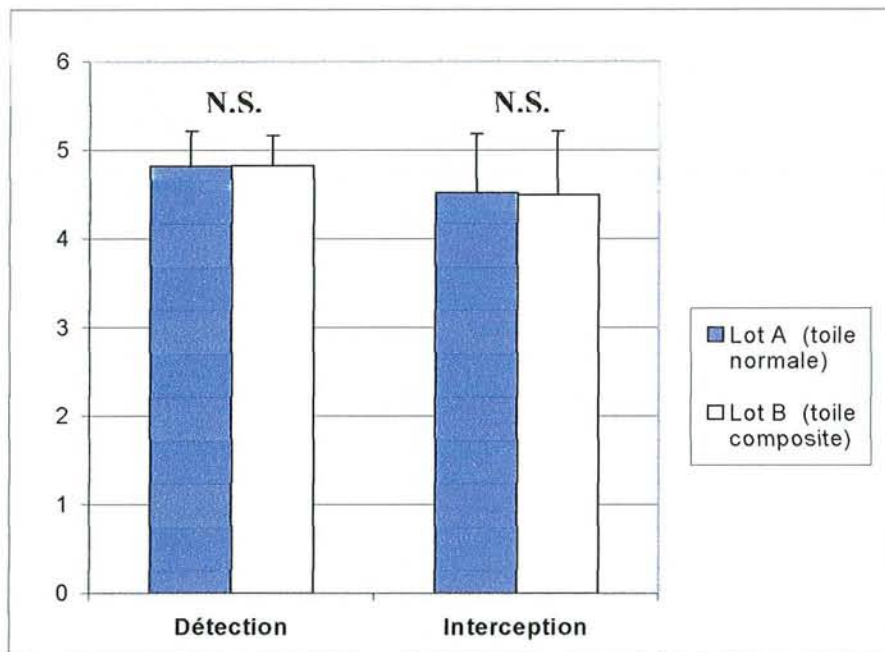


Figure 72 : Nombre de grillons détectés et capturés par une araignée placée sur une toile normale (n=23) ou une toile construite par plusieurs araignées solitaires (n=32)

5.4.3 Conclusion

Comme la capture des proies dépend de l'existence d'une toile complète et cohérente, il est possible d'affirmer que les toiles construites par plusieurs individus sont aussi efficaces que les toiles bâties par un seul individu.

La coopération par stigmergie chez les Araignées solitaires permet l'édification de toiles complètes et fonctionnelles qui ne diffèrent pas des toiles normales. Les araignées solitaires possèdent donc une préadaptation à la coopération dans la construction des toiles collectives.

Parmi les trois caractéristiques avancées par Kullmann (1972) pour définir les sociétés d'araignées, deux d'entre elles, la cohésion du groupe et la capacité à coopérer, sont mis en évidence chez une espèce solitaire appartenant à un genre contenant des espèces sociales. La dernière caractéristique, la tolérance interindividuelle, n'existe pas chez cette araignée, en dehors de la période de reproduction et des stades juvéniles.

6 L'épreuve de la modélisation

6.1 Introduction

Selon notre hypothèse, les araignées solitaires auraient les caractéristiques éthologiques nécessaires pour coopérer dans la construction d'une toile, mis à part la tolérance réciproque. Les processus stigmergiques seraient suffisants pour assurer une coordination et une coopération aboutissant à la construction d'un édifice cohérent. Sachant par ailleurs que la soie est attractive pour tous les individus, il suffirait même que les araignées s'ignorent (absence d'interactions directes, pas de réactions agonistiques ou même d'évitement, pas d'attraction directe entre les individus, pas de mécanisme particulier "d'entraide" ou de coopération) pour obtenir une toile commune. Mais, du fait de leur intolérance, il est impossible de réaliser une expérimentation faisant intervenir simultanément plusieurs individus. On ne peut donc pas vérifier directement si les processus comportementaux mis en évidence chez *Agelena labyrinthica* sont suffisants pour permettre l'édification collective d'une toile. La construction d'une toile par plusieurs *A. labyrinthica* se succédant dans le temps est certes en faveur de notre hypothèse, mais ne permet pas d'exclure l'intervention de mécanismes plus complexes que nous n'aurions pu mettre en évidence.

Comme il est impossible de tester notre hypothèse sur le matériel biologique, nous avons recours à la modélisation en prenant soin de n'introduire dans le modèle que les réactions stimulus-réponse effectivement mises en évidence chez nos araignées solitaires, méthode la plus simple pour vérifier si les réactions comportementales identifiées sont suffisantes pour générer un phénomène collectif.

6.2 Résultats qualitatifs

L'environnement virtuel utilisé est du même type que celui employé pour la modélisation de la construction de la toile par des *Agelena labyrinthica* isolées. Il est constitué d'une zone de 30 cases de coté. Les araignées effectuent 2000 déplacements et la probabilité de fixer un fil est de $\frac{1}{2}$. La variable étudiée est l'attraction pour la soie dont la valeur varie de 0 à 20 dans cette approche qualitative.

La construction d'une seule toile commune par plusieurs individus est principalement conditionnée par le facteur d'attraction de la toile. Lorsque cette attraction est faible ou nulle, on retrouve des toiles non fonctionnelles, se limitant à un réseau de fils occupant la totalité de l'espace disponible comme c'était le cas pour les constructions individuelles, c'est à dire que

les araignées parcourent l'ensemble de l'environnement mis à leur disposition en posant le fil au hasard.

Si l'attraction est trop élevée, les individus sont piégés par leur propre toile. Celles-ci ne se connectent pas les unes aux autres. Chaque individu reste dans sa toile individuelle.

Une valeur moyenne permet aux araignées d'être attirées par la soie de leurs voisines et donc de se regrouper sur une structure commune. L'attraction pour la soie doit être équilibrée. Une valeur trop faible ne permet pas un regroupement des individus suffisant pour obtenir une structure soyeuse commune et dense, tandis qu'une valeur trop élevée empêche une araignée de quitter sa toile et de rejoindre ses congénères.

Les figures suivantes montrent des exemples de simulations. Les araignées ne sont pas groupées au début mais réparties uniformément dans un environnement de 30 cases de côté selon les coordonnées suivantes: (15;15),(8;22),(22;8),(8;8),(22;22)

La Figure 73, obtenue avec une attraction de la soie nulle, montre que la soie est posée dans l'ensemble de la surface disponible en l'absence d'attraction. Aucune structure cohérente n'est construite. Les individus se disperseraient encore plus dans un environnement de plus grande taille.

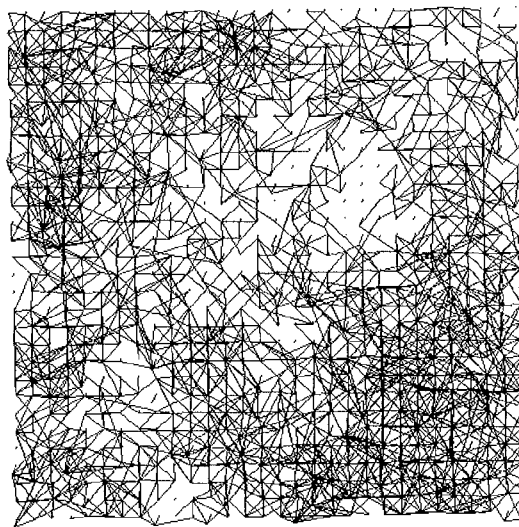


Figure 73 : Structure construite par 5 araignées sans attraction pour la soie (2000 déplacements, environnement de 30 cases de côté, probabilité de fixation de fils de $\frac{1}{2}$).

Dans les toiles de la Figure 74, obtenue avec un facteur d'attraction de 5, la soie n'est plus tissée au hasard. Une structure plus dense que les autres apparaît. L'attraction est suffisante pour limiter les déplacements des araignées, sans toutefois les empêcher de rejoindre les structures soyeuses voisines et d'y rester piégées. L'apparition d'une structure soyeuse particulièrement dense montre que les araignées se sont regroupées. Ce phénomène est visible sur la figure de gauche où l'individu placé au départ en haut à droite (dont on voit le point de départ) a rapidement rejoint la structure dense située en bas à gauche. Mais ces images révèlent également une imperfection de notre modèle de visualisation. D'une part le logiciel employé ne permet pas de faire une différence entre un seul fil et plusieurs fils parallèles. La densité de la soie est donc sous-estimée sur les figures. D'autre part, nous n'avons pas introduit dans notre modèle une durée de vie limitée des fils posés. Or nous savons qu'une toile est progressivement détruite par les facteurs écologiques (Lederberger & Baur, 1998; Tanaka, 1989). Les mesures des toiles sur le terrain ont montré qu'il existe un équilibre entre la destruction naturelle des toiles, la vitesse de construction de la toile et les conditions écologiques (voir p.51). L'introduction d'une telle règle dans notre modèle, faisant progressivement disparaître les fils les plus anciens, donnerait certainement une image plus convaincante en supprimant les structures soyeuses initiales tissées par les araignées avant leur regroupement.

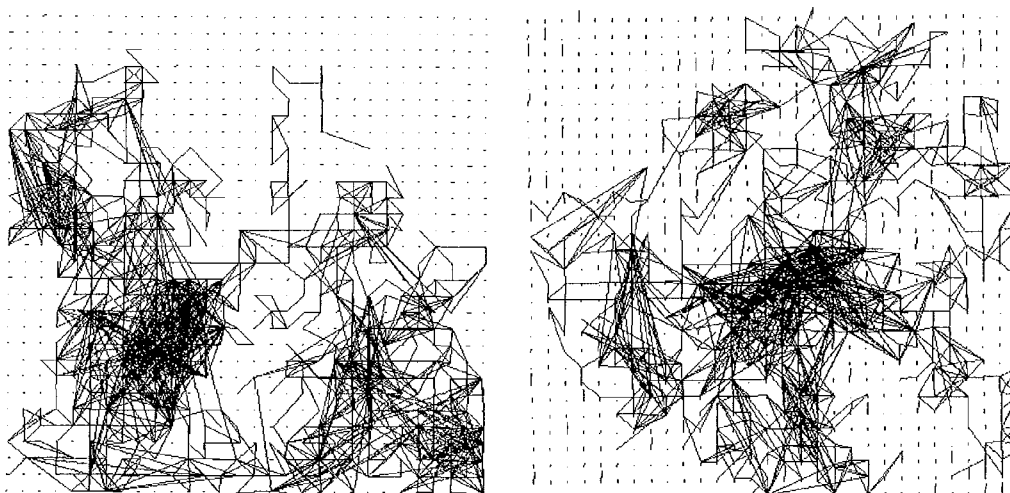


Figure 74 : Structures construites par 5 araignées avec une attraction de 5 pour la soie (2000 déplacements, environnement de 30 cases de côté, probabilité de fixation de fils de $\frac{1}{2}$)

Les toiles de la Figure 75 , obtenues avec un coefficient d'attraction fort (valeur de 10 et 20), deviennent individuelles. La surface des toiles se réduit. Les araignées sont piégés par leur propre soie et ne disposent plus d'une liberté de mouvement suffisante pour s'en extraire et entrer en contact avec la soie de leur congénères. L'attraction nécessaire pour obtenir ces résultats dépend de la dispersion des araignées dans le milieu et de la distance interindividuelle. Contrairement à ce qu'on aurait pu imaginer, une attraction de la soie trop forte est donc préjudiciable au bon fonctionnement d'un groupe social, d'autant plus qu'elle réduit les dimensions du piège construit (voir résultats quantitatifs).

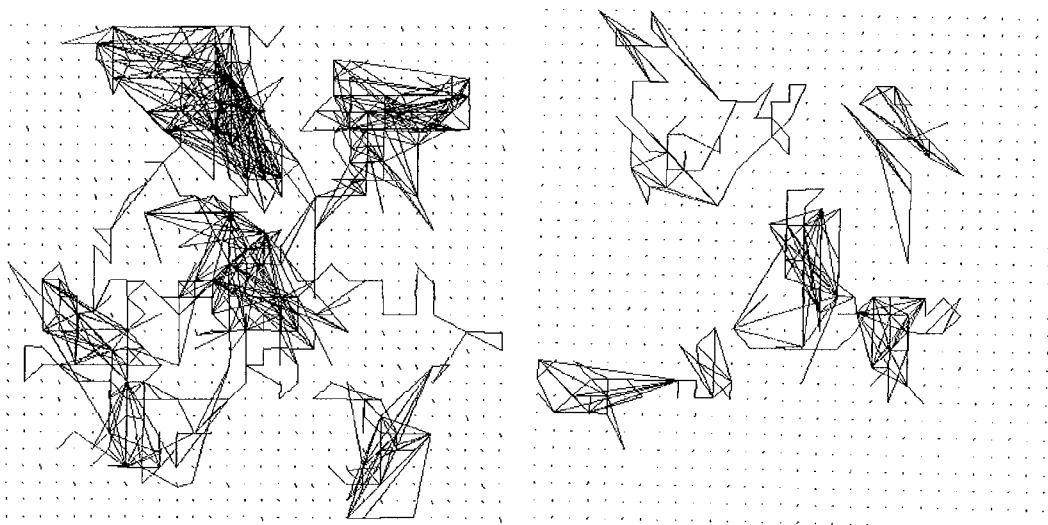


Figure 75 : Structures construites par 5 araignées avec une attraction de 10 (à gauche) et de 20 (à droite) pour la soie (2000 déplacements, environnement de 30 cases de côté, probabilité de fixation de fils de $\frac{1}{2}$)

6.3 Résultats quantitatifs

Les simulations sont exécutées dans un environnement de 100 cases de côté. La taille de l'environnement a été augmentée car les groupes seront plus importants que dans les expériences précédentes. Nous évitons ainsi un éventuel effet de bord. Chaque araignée effectue 2000 déplacements et sa probabilité de poser un fil est de $\frac{1}{2}$. Cette dernière reste constante.

6.3.1 Rôle de l'attraction pour la soie

La courbe suivante (Figure 76) montre le rôle du coefficient d'attraction de la soie sur un groupe de 5 araignées, les autres paramètres restant constants. On note la diminution de la taille de la toile et donc l'augmentation de la densité soyeuse de cette structure quand l'attraction augmente. Dans cette série de simulations, les araignées partent ensemble du centre de l'environnement. Nous reproduisons ainsi les conditions expérimentales des mesures effectuées en Guyane où les toiles étaient tissées par des araignées préalablement déposés ensemble dans un récipient (voir p.102).

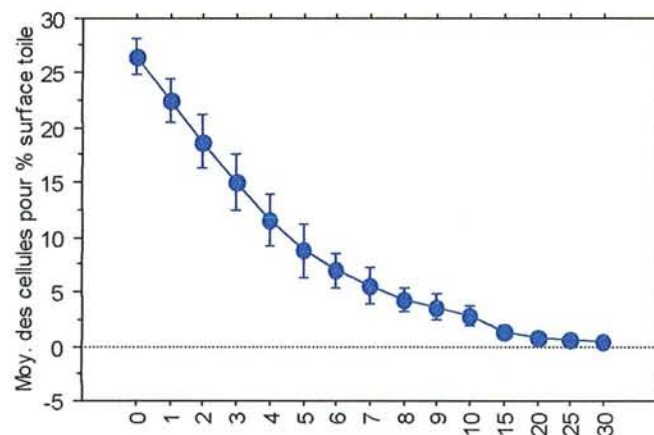


Figure 76 : Surface de toile (% de la surface totale de l'environnement couvert) en fonction de l'attraction pour la soie (5 araignées partant groupées, environnement de 100 cases de côté, 2000 déplacements, probabilité de dépôt de fils de 1/2)

Il est possible de calculer l'équation de la courbe (droite de régression après une transformation logarithmique des ordonnées : $n=899$; $r=0,942$; $p<0,0001$):

$$\text{Log}(\% \text{surface de toile}) = 1,271 - 0,066 \times \text{Attraction}$$

La taille de la structure soyeuse décroît de façon inversement proportionnelle à l'attraction pour la soie, en suivant une courbe de type logarithmique.

6.3.2 Taille de la toile en fonction des effectifs du groupe et de l'attraction de la soie

Les résultats (voir Figure 77 et Tableau 15) montrent que les groupes les plus importants sont ceux qui tissent les structures les plus vastes. Ceci recoupe les résultats obtenus par les implantations de colonies en Guyane. Cependant, à cause des différences trop importantes entre le modèle et les conditions expérimentales, des comparaisons plus poussées par attribuer des paramètres biologiques dans la simulation paraissent encore prématurées.

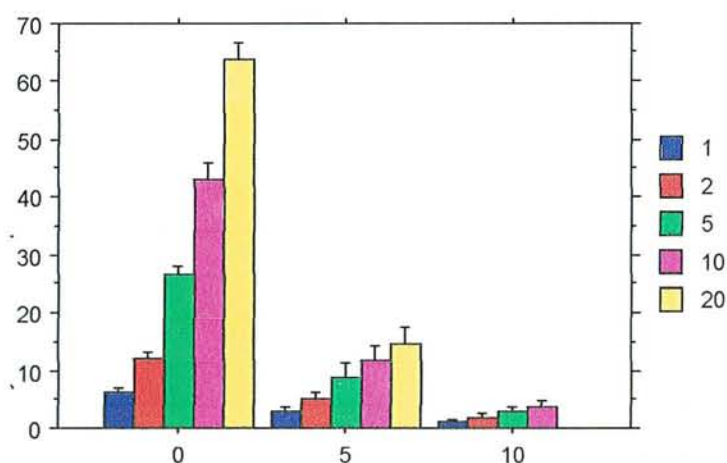


Figure 77 : Surface de toile (% de la surface totale de l'environnement couvert) en fonction de l'effectif du groupe (attraction pour la soie de 0, 5 et 10)

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Nbre araignées	1	135259,525	135259,525	5675,136	<,0001	5675,136	1,000
Attraction	1	22,898	22,898	,961	,3273	,961	,156
Nbre araignées * Attraction	1	52168,176	52168,176	2188,840	<,0001	2188,840	1,000
Résidu	826	19686,642	23,834				

Tableau 15 : Test statique ANOVA faisant apparaître le rôle du nombre d'araignées et de l'attraction sur la surface de la toile finale

Cependant ces résultats montrent que, pour construire une toile efficace pour la colonie, le coefficient d'attraction doit être d'une valeur moyenne. Si l'attraction est trop forte, la toile construite devient trop petite pour assurer la survie énergétique de la colonie et d'autre part, les araignées ne peuvent plus quitter la colonie pour l'agrandir ou pour essaimer. Au contraire une valeur trop faible entraîne la dispersion des individus et l'éclatement de la colonie.

6.3.3 Emergence de propriétés caractéristiques des araignées sociales

La vie sociale est caractérisée par un certain nombre d'avantages adaptatifs. L'un de ceux-ci est l'économie de soie réalisée par les araignées lors de la construction de toiles collectives. En effet, combiner ses efforts pour tisser permet de diminuer la quantité de soie sécrétée et le temps passé à la construction (Buskirk, 1975, 1981 ; Tietjen, 1986). La quantité de soie produite par une femelle diminue quand le nombre d'araignée augmente (Riechert et al., 1986).

On constate donc que les toiles d'araignées sociales, malgré une taille importante, ont une surface par individu proportionnellement plus faible que celle des toiles d'araignées solitaires. D'autre part, la coopération lors de la prédation permet de capturer des proies plus efficacement et de plus grosses tailles (Pasquet & Krafft, 1989), ce qui autorise finalement une surface de capture par individu moins importante.

Ces observations sont-elles les conséquences de la vie en groupe ou une stratégie adaptative mise en place par la société ?

Méthodes

Pour répondre à cette question, nous utilisons le modèle informatique, basé sur les comportements d'araignées solitaire. Dans ces simulations, nous constituons deux groupes de 1 et 10 araignées virtuelles (ou agents en langage informatique) dont le nombre de déplacements, par araignée, variera de 200 à 2000 pour faire apparaître la dynamique de construction des toiles.

Deux variables seront prises en compte:

- la surface de l'environnement occupée par de la soie (l'unité est la case).
- la densité de soie (nombre de fils divisé par la surface, en case, de la toile).

Les résultats sont calculés à partir de 3000 simulations de construction de toiles.

Résultats

On constate que la taille des toiles croît proportionnellement à l'augmentation des déplacements des araignées (voir Figure 78). Plus une araignée se déplace, plus elle a de chance de poser de la soie. Donc, la surface occupée par les fils augmente. On constate que la taille des toiles, construites par un groupe de 10 araignées, est bien plus importante que celle bâties par une seule araignée quel que soit le nombre de déplacements (test t pour échantillons non-appariés: ddl=2998, $t=44,795$, $p<0,0001$).

De plus, la dynamique de construction diffère. Les équations de droite obtenues par régression linéaire sont:

	Equation de droite	n	R	p
Groupe de 10	$Y=0,546 X + 124,189$	1000	0,855	$<0,0001$
Individu solitaire	$Y=0,137 X + 29,328$	2000	0,761	$<0,0001$

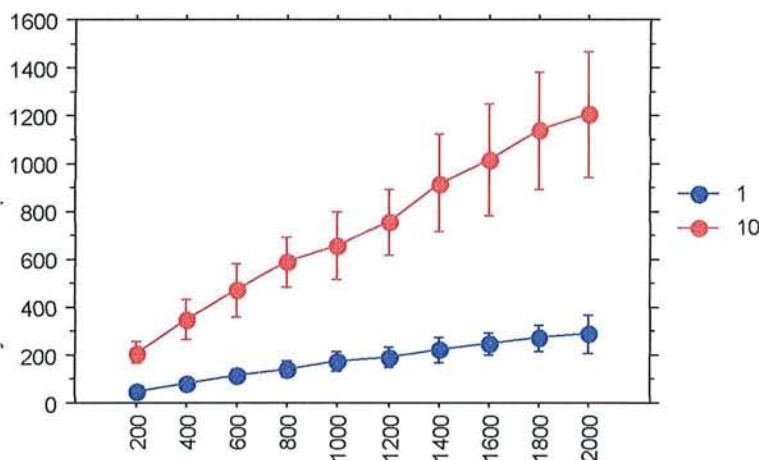


Figure 78 : Surface des toiles en fonction du nombre de déplacement (200-2000) et selon les groupes (1 ou 10 araignées), faisant apparaître la croissance progressive des toiles

La densité moyenne (nombre total de fils tissés divisé par la surface de la toile) des toiles collectives est supérieure à celles des toiles bâties par un individu isolé (test t pour échantillons non-appariés : ddl=2998, t=662,595, p<0,0001, voir Figure 79).

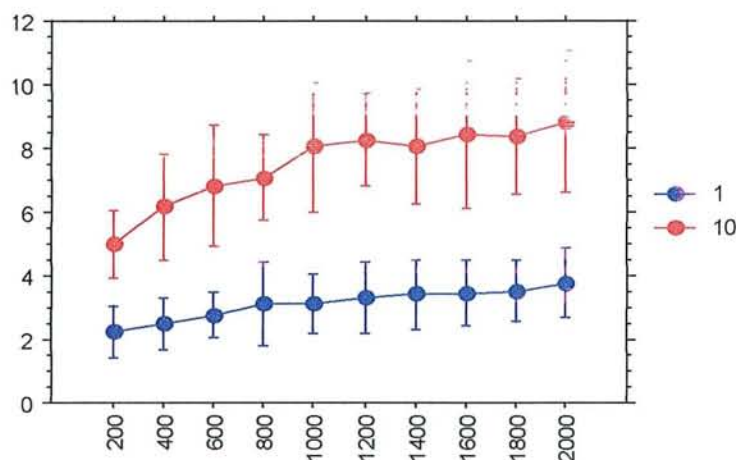


Figure 79 : Densité de soie en fonction des groupes et des déplacements

Si on calcule pour chaque catégorie de déplacement, la taille moyenne des toiles, on constate (voir tableau ci-dessous) que le rapport de la surface des toiles sociales sur la surface des toiles individuelles est d'environ de 4 alors que le rapport du nombre d'individus est de 10.

Déplacement	Surface moyenne des toiles individuelles	Surface moyenne des toiles sociales	Rapport : $S_{\text{sociales}}/S_{\text{individuelles}}$
200	47	210	4,46
400	85	347	4,08
600	115	473	4,11
800	139	587	4,22
1000	173	659	3,8
1200	195	756	3,87
1400	221	917	4,14
1600	245	1015	4,14
1800	271	1137	4,19
2000	290	1206	4,15

Les toiles collectives obtenues au cours de ces simulations présentent les mêmes caractéristiques que les homologues biologiques. Cette propriété émergente de la vie en groupe s'explique par la cohésion du groupe d'araignée grâce à la soie. Les individus restent

localisés dans la même zone de l'environnement. La densité locale de soie augmente rapidement, les piégeant plus les araignées que ne le ferait la soie d'une toile individuelle.

La toile finale présentera bien une surface par individu plus faible que celle de leur homologue solitaire.

6.4 Conclusion

Les résultats précédents font apparaître un mécanisme simple de cohésion de groupe, l'attraction de la soie. Ce mécanisme est intéressant dans la mesure où il permet l'apparition d'un groupe social sans nécessiter de mécanisme de communication directe, d'attribution de rôles, de représentation interne du groupe ou de l'environnement par l'araignée. Cette propriété est le résultat de la mise en place de structures soyeuses dans l'environnement qui favorisent en retour certains comportements de déplacement renforçant la structure et amplifiant le phénomène.

De plus, ce modèle démontre que des comportements simples d'araignées solitaires sont capables de permettre la construction de toiles collectives et que ces toiles présentent des propriétés propres à celles des espèces sociales. La possibilité d'économiser de la soie en obtenant une structure plus dense grâce à l'attraction commune pour la soie, n'est pas explicitement codé dans les comportements de base du modèle solitaire.

Cette approche stigmergique de l'interaction entre les araignées, ou agents, et l'environnement montre que ce dernier est une composante essentielle pour permettre à un groupe de se structurer et de s'auto-organiser, faisant apparaître des propriétés nouvelles aux niveau collectif.

7 Discussion générale et conclusion

Le choix des Araignées comme modèle d'étude de l'apparition des mécanismes de coordination indispensables au fonctionnement d'une société se justifie par les caractéristiques des Araignées sociales. Les *Anelosimus eximius* présentent une tolérance mutuelle durant l'ensemble du cycle biologique et pas seulement durant les phases juvéniles. Elles forment des sociétés regroupant des centaines d'individus qui coopèrent dans le soin aux jeunes, la construction d'une toile commune et la prédation. Bien que ne présentant pas de castes, l'espèce a un sex-ratio biaisé en faveur des femelles qui constituent 90% de la population. C'est la seule caractéristique originale des araignées sociales permanentes par rapport aux espèces solitaires qui les rapproche des insectes sociaux. Une spécialisation des tâches en fonction de la masse corporelle existe mais reste parfaitement réversible selon les conditions du milieu (Ebert, 1988). Ces Araignées peuvent sans aucun doute être qualifiées de sociales, sans pourtant avoir atteint le stade d'eusocialité propre aux Insectes sociaux. N'ayant pas atteint cette complexité sociale, les Araignées forment donc une société plus proche d'un stade originel, tout en étant très différentes des Araignées solitaires, caractérisées par une agressivité envers les congénères allant jusqu'au cannibalisme (Clark & Jackson, 1995) en dehors des premiers stades juvéniles et de la période de reproduction chez certaines espèces.

La comparaison de mécanismes comportementaux intervenant dans la vie sociale chez *Anelosimus eximius* et ceux des espèces solitaires appartenant à des familles contenant des espèces sociales, permet de faire apparaître les modifications éthologiques suffisantes et nécessaires au fonctionnement d'une société.

En effet, toute organisation sociale efficace nécessite l'intervention de mécanismes de coordination permettant la réalisation de tâches collectives. On peut éventuellement supposer que ces mécanismes sont apparus progressivement au cours de l'évolution sociale de certaines espèces, particulièrement pour les formes eusociales. En revanche, il paraît difficile d'admettre une telle évolution progressive chez les araignées sociales en raison de leur origine polyphylétique (Plateaux-Quenu et al 1997). En dépit de la rareté des espèces sociales (17 espèces sociales permanentes non territoriales), la transition du statut solitaire au statut social s'est opérée au moins 12 fois (Avilés 1997). Ainsi, dans le genre *Stegodyphus*, trois espèces

sociales sont étroitement apparentées à trois espèces sœurs solitaires dont elles ne diffèrent que très peu (Kraus & Kraus, 1988). La spéciation sociale s'est donc effectuée trois fois au sein de ce genre et la parenté importante avec les espèces solitaires proches laisse supposer un passage extrêmement rapide, d'un point de vue évolutif, vers la forme sociale.

Ce fait suggère que les mécanismes nécessaires à la coopération préexistent au moins chez certaines espèces solitaires appartenant à des familles qui renferment également des espèces sociales, ce qui faciliterait la transition du mode de vie solitaire au mode de vie social. Un exemple de préadaptation à la vie sociale, c'est à dire "la prédisposition fortuite d'un trait à acquérir des fonctions autres que celles qu'il remplissait à l'origine" tel que le définit Wilson (1976) a été démontré par Hamilton (1964) pour expliquer le nombre importants d'Hyménoptères sociaux. En effet, à part les Termites, les Insectes eusociaux sont tous des Hyménoptères. Hamilton l'explique par le mode de détermination sexuelle haplodiploïde de ces derniers, chez qui les œufs fécondés donnent des femelles et les oeufs non fécondés des mâles. Cette prédisposition, étudié dans le cadre de la biologie des populations, est une caractéristique d'Hyménoptères solitaires qui acquiert un rôle particulièrement important dans la constitution des sociétés d'Hyménoptères.

C'est pourquoi, en accord avec ce point de vue, notre démarche a consisté à rechercher, chez des espèces d'araignées solitaires, les mécanismes comportementaux susceptibles d'expliquer la coopération lors de la construction de la toile chez les espèces sociales, plutôt que de faire l'inverse, c'est à dire de rechercher chez les espèces solitaires des traits comportementaux caractéristiques des espèces sociales.

La construction d'une toile chez *Agelena labyrinthica*

Nous avons testé cette hypothèse sur une araignée typiquement solitaire, *Agelena labyrinthica*, dont la toile présente des similitudes étroites avec celles tissées par deux espèces sociales, *Agelena consociata* et dans une certaine mesure par *Anelosimus eximius*.

Nos expériences ont fait apparaître des mécanismes de construction des structures soyeuses semblables chez *Agelena labyrinthica* et *Anelosimus eximius*. En effet, le comportement de pose de fils suit la même dynamique que celui d'*Anelosimus eximius*, c'est à dire que les araignées ont une probabilité constante de fixation du fil au cours du temps. Cette pose de fil est soumise chez *Agelena labyrinthica* à une modulation en fonction de la présence d'aspérités facilitant l'accroche de fils. Ce dernier point n'a pas été vérifié chez *Anelosimus eximius*. Les

compositions biochimiques de la soie des fils de cheminement et des fils d'attache de la toile sont identiques chez *Araneus diadematus* (Andersen, 1970).

La pose de fils de cheminement est la première étape de construction de la toile. La mise en place d'un réseau de capture destiné à intercepter les proies est réalisée par l'interaction entre les déplacements de l'araignée et la configuration des supports disponibles dans le milieu et favorables à la construction d'une toile. Chaque espèce sélectionne des supports de construction privilégiés (Robinson, 1981). Chez *A. labyrinthica*, il s'agit de la présence d'une zone offrant un couvert végétal pour la construction d'une retraite tandis que des sommets de végétations de même niveau, formant une frontière entre milieu dense et milieu ouvert, vont permettre l'élaboration d'un ensemble de fils horizontaux qui serviront de charpente à la nappe finale. Les manipulations de la position de la toile, par des modifications des configurations des supports dans un milieu artificiel, recoupent les données collectées sur le terrain et font apparaître le rôle déterminant joué par la structure du milieu dans le pilotage du comportement constructeur initial et dans l'apparition des différents éléments constitutifs de la toile. Le niveau supérieur de la strate herbacée détermine la position de la nappe alors que les éléments végétaux situés au-dessus sont responsables de l'apparition du réseau.

Le fait que les toiles aient une dimension limitée dans la nature n'a jamais suscité de recherche particulière. Tout au plus s'est-on intéressé aux variations de la taille des toiles en fonction des ressources alimentaires du site, en invoquant souvent une évaluation par l'araignée de la quantité de proies disponibles. Par un processus cognitif inconnu, l'araignée « déciderait » alors, pour utiliser un terme à la mode, de construire une toile plus ou moins grande. On peut s'interroger sur la nature d'un tel processus hypothétique. Comment se fait l'évaluation des proies disponibles ? Y a-t-il une « représentation » du but à atteindre, ou l'araignée « décide-t-elle » de produire plus ou moins de soie ou encore de consacrer un temps limité à la construction ?

Les Araignées ont la capacité de développer des processus cognitifs complexes comme moduler leur comportement prédateur par apprentissage (Bays, 1962; Holden, 1977), de sélectionner des sites de plus en plus profitables au cours de leur développement (Riechert, 1976) ainsi d'effectuer des détours pour s'approcher d'une proie (Land, 1971) pour interagir avec leur environnement. Notre approche parcimonieuse consiste à rechercher les mécanismes simples, reposant sur des enchaînements stimulus-réponse sur la base de processus

stigmergiques, dans le but de mieux comprendre la transition entre statut solitaire et statut social.

L'attraction exercée par la soie sur l'araignée permet à celle-ci de rester dans la zone de construction de la toile sans avoir besoin d'une représentation spatiale de cette dernière et de son milieu. Ainsi, en revenant sur un fil de soie préalablement tissé, l'araignée renforce ce dernier et augmente la quantité de soie dans cette région de l'environnement. L'ensemble des déplacements de l'animal est alors contenu dans cette zone. L'araignée est alors en partie «piégée» par sa propre soie. On peut ainsi obtenir une densité de fils suffisamment importante sous forme de charpente, au niveau de la frontière entre milieu fermé et milieu ouvert, pour servir de base à une nappe.

La simulation informatique, en utilisant un algorithme de construction parcimonieux, démontre que la réalisation de structures spécialisées comme la nappe et le réseau, ne demande pas un traitement complexe des informations mais se réalise à partir de comportements très simples: un dépôt des fils aléatoire et une attraction pour la soie associés à une certaine structure du milieu. Les précédentes simulations de construction de toiles chez une espèce solitaire, *Araneus diadematus*, se caractérisent par de nombreuses règles de construction (Krink & Vollrath, 1997, 1998, 1999) destinées à élaborer des éléments de toile qui se succèdent les uns aux autres, reflétant le peu de plasticité comportementale, en apparence du moins, de cette araignée orbitèle. De plus toutes ces règles n'ont pas été vérifiées sur le matériel biologique..

Sans toutefois réduire l'ensemble des actes réalisés par *Agelena labyrinthica* aux règles introduites dans la modélisation informatique (déplacement, attraction de la soie, probabilité de fixer un fil, fixation du fil sur les aspérités), qui ne prend en compte ni l'édification de la retraite, ni une mémorisation de son trajet par l'araignée, il est possible d'affirmer que la construction d'une toile irrégulière ne demande pas un ensemble de fonctions hautement spécialisées dont la complexité serait un frein à une évolution vers un stade social où l'édification d'une toile commune est primordiale.

La simplicité des comportements nécessaires et suffisants à l'élaboration d'une toile irrégulière est un facteur de robustesse garantissant une plasticité qui permet à l'araignée de s'adapter aux différentes conditions du milieu. Cette capacité d'adaptation se traduit par une grande variabilité des toiles dans la nature, nappe plus ou moins horizontale en fonction de la disposition de la frontière entre milieu dense et ouvert, réseau presque inexistant ou au contraire très développé suivant la disposition des supports surplombant la nappe.

Ces études sur la construction font aussi apparaître une relation entre l'état de satiété de l'individu, l'attraction pour la soie et la taille de la toile. Les expériences de modifications des ressources alimentaires des araignées dans le milieu naturel mettent en évidence une légère diminution de la taille des toiles consécutive à une sur-alimentation alors que les autres s'accroissent. Les données en laboratoire montrent que la suralimentation augmente l'attraction de l'araignée pour la soie. Enfin, la modélisation informatique du comportement constructeur confirme le lien entre le facteur attractif de la soie et la taille de la toile. La satiété module l'attraction pour la soie qui détermine les déplacements de l'araignée dans le milieu au cours de la construction. Il s'agit de la démonstration d'un mécanisme indirecte de régulation de la taille de la toile en fonction des conditions environnementales ne nécessitant aucun processus cognitif complexe et permettant à l'araignée d'adapter son piège à ses besoins nutritifs. Une analyse de ces derniers (Furrer & Ward, 1995) montre qu'ils évoluent avec l'âge et selon le sexe. Un mécanisme de régulation simple et robuste est donc essentiel pour l'araignée. Le fait que les toiles soient régulièrement endommagées, donc réduites, par les conditions écologiques, conduit à un état d'équilibre entre vitesse de destruction et vitesse de construction, cette dernière dépendant de l'attraction exercée par la soie, attraction qui elle-même dépend de l'état de satiété. L'ensemble de ces processus détermine les dimensions de la toile.

L'auto-stigmergie

Les résultats portant sur la construction d'une toile par un seul individu d'espèce solitaire, révèlent l'existence de mécanismes de régulation sous la forme d'une rétroaction entre les structures soyeuses déjà construites et l'araignée. Les structures déjà mises en place, qu'il s'agisse de l'ébauche de tube ou de l'ébauche de nappe, pilotent le comportement ultérieur de l'araignée. Ce processus correspond à un mécanisme stigmergique en accord avec la définition de Grassé (1959). Mais contrairement au modèle social (termites) utilisé par cet auteur, nos résultats concernent une espèce strictement solitaire chez laquelle les modifications de l'environnement consécutives à l'action de l'individu (mise en place de structures soyeuses) pilotent par rétroaction le comportement ultérieur du même individu. En raison de cette situation particulière, nous proposons le terme "d'auto-stigmergie" pour décrire ce phénomène qui semble également exister chez des Hyménoptères solitaires (Downing & Jeanne, 1988, 1990) et chez des Oiseaux (Collias & Collias, 1964).

Ce terme, qui n'a en soi qu'un intérêt secondaire, présente cependant une valeur heuristique indéniable car il permet de poser la question suivante : est-il possible de passer de « l'auto-stigmergie » à la « stigmergie sociale » chez les araignées ? Ou encore, l'auto-stigmergie présente chez les espèces solitaires peut-elle être à la base des processus de coopération observés chez les araignées sociales ?

La cohésion du groupe social chez *Anelosimus eximius*

Un préalable indispensable à la constitution d'une société est que les Araignées doivent former un groupe stable. La cohésion du groupe est un des critères définissant les sociétés d'araignées (Kullman, 1972). Chez les Arthropodes cette cohésion peut reposer sur des mécanismes d'interattractions (phéromones) ou sur une attraction commune pour un même élément du milieu (sélection du site et agrégation, temporaire dans ce dernier cas).

Les araignées fileuses se distinguent des insectes sociaux par la production de soie dans l'ensemble de leurs activités. Parmi les espèces solitaires, les *Agelena labyrinthica* montrent une attraction évidente pour leur propre soie. Cette dernière contribue à la réalisation d'une toile en recentrant l'activité de l'individu sur une zone précise de l'environnement. Mais la soie, parallèlement à son rôle de matériel de construction, peut également être impliquée dans la cohésion d'un groupe social si les membres de ce dernier manifestent une attraction pour tout substrat soyeux homospécifique, sans distinction de son origine (Jackson, 1982).

Les expériences réalisées à partir de choix binaires mettent en évidence l'effet attractif de la soie pour tout individu d'*Anelosimus eximius* sans effet de son origine, qu'il s'agisse de la soie de l'individu testé ou de celle d'un congénère. Ceci complète les résultats de Pasquet et ses collaborateurs (1997) qui avaient montré une absence de fermeture du groupe. La soie est donc un facteur de cohésion du groupe chez les araignées sociales. Mais elle n'entraîne pas, par le biais d'une attraction différentielle selon l'origine coloniale, de fermeture du groupe chez *Anelosimus eximius*. Ceci est donc une différence supplémentaire d'avec les Insectes eusociaux. Aucune espèce d'araignées sociales ne semble montrer de phénomènes de fermeture du groupe. Ceci n'empêche pas une compétition intraspécifique au sein de la colonie, dans certaines conditions telles que la famine, conduisant à la mort de certains membres de la colonie (Ulrich et al. , 1996).

Cette attraction pour la soie est cependant variable. Tout d'abord, l'attraction est modulée par l'état physiologique de l'araignée. La satiété modifie le comportement de l'araignée vis à vis de la soie. Les araignées repues sont plus attirées par la soie que les araignées affamées. On retrouve donc une modification comportementale consécutive à une variation physiologique, semblable à celles que Ebert (1988) a démontrées. *Anelosimus eximius* ne présente pas de castes mais des comportements différents selon la masse corporelle et la satiété de l'individu. Par ailleurs, les femelles gravides de *Diaea socialis* (Evans & York-Main, 1988) manifestent une répulsion pour la soie de leurs congénères tandis que les autres individus sont attirés par la soie de la colonie. Ce phénomène simple, assimilable à un simple tropisme d'intensité variable et qui peut même s'inverser, a des répercussions importantes sur l'extension du piège, l'essaimage de cette espèce et la constitution de nouvelles colonies à partir de la migration d'une seule femelle.

La cohésion du groupe social, chez *Anelosimus eximius* ne dépend donc pas uniquement du pouvoir attractif d'un substrat commun comme la soie, mais aussi de l'état physiologique des membres de la société. Ainsi, ces araignées pourraient, tout comme *Agelena labyrinthica*, contrôler en partie la taille de la toile collective par une attraction variable pour la soie. Les individus affamés étant plus à même de quitter au moins temporairement la structure soyeuse d'origine pour agrandir le piège. Cette variation d'attraction pour la soie pourrait également expliquer le bourgeonnement des colonies par l'essaimage de petits groupes en cas de disette, ou le départ individuel de femelles gravides. La satiété peut donc être un moyen de régulation de l'état général de la société (Ulbrich et al., 1996), capable d'expliquer la migration de colonies (Roeloffs & Riechert, 1988). Il faut cependant rappeler que la prédation peut impliquer des dizaines d'araignées lors de la capture de proies de grande taille et que d'autres processus de régulation peuvent intervenir, comme, par exemple, un seuil de réponse variable aux vibrations lors du recrutement des araignées en début de prédation (Vakanas & Krafft, in press).

D'autre part, l'effet attractif de la soie dépend de la densité de celle-ci. Les zones les plus denses en soie sont les plus attractives (cela a-t-il été démontré, il me semble que oui. Il faut rappeler les chapitres correspondants dans votre conclusion). De plus, des données obtenues au cours des expériences d'olfactométrie indiquent que les araignées de poids important tissent plus que les autres. On a donc un phénomène de rétroaction positive qui conduit à une amplification du phénomène. La création de zones soyeuses de plus en plus dense, jusqu'à un seuil limite que nous n'avons pas défini, est donc en mesure de stabiliser le

groupe d'araignée. La mise en place de nombreux fils de soie doit donc naturellement conduire à la construction d'un réseau soyeux et donc d'une toile commune. Ces amplifications sont caractéristiques des phénomènes auto-organisés (Deneubourg et al. , 1986; Deneubourg & Goss, 1989; Bonabeau & Theraulaz, 1997) car susceptibles de provoquer des basculements importants dans les répartitions spatiales et temporelles des activités des individus de la colonie (Theraulaz et al. 1990; Franks et al. , 1990; Franks & Sendova-Franks, 1992) pour atteindre un nouvel état d'équilibre, aboutissant à une nouvelle structuration de la société, comme, par exemple, lors de la recherche de nourriture (Beckers et al. , 1990,1992; Goss & Deneubourg, 1989) ou la construction du nid (Deneubourg & Franks, 1995).

Les expériences d'olfactométrie montrent que l'attraction à distance est possible et que la soie semble être l'élément impliqué (ou une phéromone déposée sur le substrat soyeux ou non). Cette attraction s'exerce sur le long terme et n'a pas d'effet attracteur aussi immédiat que celui de la soie. L'attraction tacto-chimique est prépondérante à une attraction volatile en exerçant un effet quasi-immédiat sur l'araignée. La nature des substances responsables n'est pas connue mais celles ci pourraient être associées à la soie.

La soie des Araignées est constituée de nombreuses protéines fibrillaires (Andersen, 1970) et recouverte de composés lipidiques (Schultz & Tofts, 1993; Schultz, 1997). Il n'est cependant pas possible de conclure à un rôle de communication chimique à distance de la soie car les molécules impliquées, bien qu'associées aux structures soyeuses des *Anelosimus* pourraient être le résultat d'un dépôt d'éléments d'origine cuticulaire, consécutif à une activité des araignées sur une longue période. En effet, les zones d'émissions de phéromones (étudiées dans le cadre des interactions sexuelles) chez les Araignées sont mal définies. Chez certaines espèces, les phéromones sexuelles sont directement associées à la soie (Richter et al. , 1971; Jackson, 1987) tandis que d'autres semblent utiliser des glandes cuticulaires (Dondale & Hegdekar, 1973; Kovoov, 1981). Certaines Lycosides sont capables de déposer des phéromones sexuelles sur le substrat indépendamment de la production de soie (Robert & Krafft, 1981). Les produits cuticulaires jouent un rôle fondamental dans la tolérance interindividuelle et la dispersion des jeunes (et donc la cohésion du groupe) chez les Araignées (Trabalon et al. ,1996, 1998). La mise en évidence de molécules lipidiques cuticulaires spécifiques chez *Anelosimus eximius* (Bagnères et al. , 1997) indique que le rôle d'une substance étrangère à la production soyeuse originale, déposée ultérieurement, est aussi compatible avec nos résultats. Mais, quelle que soit l'origine histologique des produits responsables de l'attraction à distance, celle ci semble liée au substrat soyeux final.

La soie est un facteur nécessaire à l'existence d'une société d'araignées sociales en permettant la cohésion du groupe et en réduisant la dispersion des individus. De plus, la construction d'une toile semble ainsi être un élément indispensable pour la société en lui permettant de stabiliser sa population en un même lieu.

La construction chez *Anelosimus eximius*

L'étude de la construction d'une toile est difficile en laboratoire à cause de la taille des toiles collectives et de la difficulté à recréer des conditions naturelles parfaites. Il est difficile d'obtenir en laboratoire une toile complète, constituée d'une nappe et d'un réseau, tissé par un individu isolé. Nous avons malgré tout observé, en Guyane, un certain nombre de toiles individuelles contenant des femelles d'*Anelosimus eximius* à proximité de grandes colonies. Les individus de cette espèce conservent donc la capacité de bâtir une structure complète de manière solitaire. Cette structure présente de plus les grands traits architecturaux de l'espèce qui se caractérisent par une nappe horizontale surmontée d'un réseau d'où partent de longs fils de soie fixant l'ensemble de la structure à la végétation environnante.

Il reste cependant possible de mettre en évidence certains comportements clés (Saffre, 1999). Ainsi, une araignée sociale placée sur une toile étrangère utilise le réseau produit par une congénère pour bâtir sa propre structure soyeuse. La position du réseau final n'est pas indépendante de la position du réseau initial construit par l'individu précédent. Le comportement constructeur de l'araignée est donc dirigé par la structure bâtie auparavant par une congénère. Ce processus correspond à la stigmergie sociale, définie par Grassé (1959).

La capacité des *Anelosimus* à réparer les toiles endommagées sans tisser de nappe ou de réseau supplémentaire, en ne s'occupant que de la zone détruite, est caractéristique d'un processus de construction non-séquentiel. Les individus peuvent rebâtir un élément spécifique de la toile sans réaliser d'abord les étapes préliminaires. De même, *Agelena labyrinthica* est capable de réparer de façon similaire sa toile (Lederberger & Baur, 1998) et présente effectivement une grande plasticité comportementale. Des mécanismes stigmergiques dirigent le comportement constructeur des araignées sociales. Tietjen (1986) avançait l'hypothèse, sans l'avoir testée expérimentalement, d'une construction auto-organisée des toiles de *Stegodyphus*. Nos données valident cette hypothèse. Les araignées sociales présentent les propriétés comportementales nécessaires pour réaliser une toile collective par auto-organisation: des comportements simples et plastiques (pose de fils et attraction pour la

soie) répondant à une prise d'informations locales, une indépendance des actes et la capacité d'utiliser le produit de l'activité de congénères.

Le passage vers un stade social

Les études menées parallèlement sur la construction chez *Anelosimus eximius* et *Agelena labyrinthica* mettent en évidence certaines caractéristiques communes, montrant ainsi que les modifications éthologiques permettant le passage d'une vie solitaire vers un stade social sont sans doute de faible amplitude. Ainsi, l'auto-stigmergie présente chez les espèces solitaires pourrait elle être à la base des processus de coopération observés chez les araignées sociales.

Pour tester cette hypothèse il est d'abord nécessaire de vérifier qu'une araignée est en mesure d'exploiter efficacement les structures soyeuses d'une congénère. De nombreuses descriptions dans la littérature mentionnent l'utilisation de toiles étrangères conspécifiques par les araignées (Riechert 1978, Hodge & Storfer-Isser 1997), mais peu de travaux sont consacrés à l'étude quantitative de ce phénomène. C'est pourquoi nous avons testé l'efficacité du comportement prédateur d'un individu placé sur la toile d'une congénère. Les résultats révèlent non seulement que cette araignée adopte la toile et se réfugie dans la retraite, mais aussi que son comportement prédateur est au moins aussi efficace que celui d'une araignée exploitant sa propre toile. La vitesse d'interception de la proie est même supérieure. Ce dernier point suggère que l'araignée fait probablement une distinction entre sa propre toile et la toile étrangère, mais cette discrimination n'entraîne ni son abandon ni sa destruction.

Le fait qu'une araignée soit capable d'exploiter efficacement une toile étrangère lors de la capture d'une proie, démontre qu'elle ajuste son comportement prédateur aux structures soyeuses élaborées par une congénère, c'est à dire que son comportement est au moins partiellement piloté par ces structures. Cette influence des structures soyeuses étrangères a également été mise en évidence lors de la phase de construction en plaçant des araignées étrangères sur des toiles incomplètes tissées par des congénères. Les résultats démontrent qu'une ébauche de tube ou de nappe, bien que tissée précédemment par un autre individu, pilote le comportement constructeur de l'araignée. Celle ci utilise ces structures comme si elle les avait elle-même construites.

Le processus auto-stigmergique mis en évidence peut donc s'étendre aux interactions indirectes entre individus différents. Chaque araignée se comporte face aux structures soyeuses étrangères comme si elle les avait elle-même construites, phénomène qui est assimilable à la stigmergie sociale mise en évidence chez les insectes sociaux. Un phénomène de ce type est susceptible d'entraîner une coopération lors de la construction.

Face à la diversité des définitions de la coopération suivant le modèle animal considéré, nous admettons qu'il y a coopération dès lors que les activités coordonnées des membres d'un groupe d'individus permettent la réalisation efficace d'une tâche commune, qu'il s'agisse de la récolte de nourriture, des soins aux jeunes ou de l'édification d'une structure cohérente. Cette coordination des activités lors de la construction, qui nous semble essentielle, est due au fait que chez les insectes sociaux « l'animal crée, par son activité, une structure douée d'une valeur stimulante particulière qui déclenche une réponse spécifique chez les autres membres du groupe » (Gervet, 1965). Ces mécanismes stigmergiques entraînent une réduction des degrés de liberté des individus, c'est à dire une interdépendance des comportements, donc une coordination qui permet la coopération et la réalisation d'une œuvre cohérente.

Un tel mécanisme, où l'individu ne prend en compte que des informations locales, ne requiert pas la présence simultanée des individus sur le chantier. Ils peuvent parfaitement se succéder dans le temps. C'est pourquoi nous avons tenté de faire construire des toiles par trois araignées en les faisant se succéder dans le temps, chacune réalisant une étape de la construction. Les toiles ainsi construites présentent tous les aspects qualitatifs des toiles construites par un seul individu (une seule nappe et un seul tube retraite). En raison de la difficulté de quantifier ces toiles avec précision, nous avons testé leur valeur fonctionnelle en évaluant l'efficacité du comportement prédateur d'une quatrième araignée. Il n'apparaît aucune différence fonctionnelle entre ces toiles et celles construites par un seul individu. Les trois araignées utilisées ont donc coordonné leurs activités, chacune tenant compte des structures soyeuses préexistantes. La toile finale est qualitativement et fonctionnellement identique à une toile normale. On peut donc en conclure que ces araignées ont coopéré en réalisant une œuvre cohérente et efficace.

Notre hypothèse se trouve donc vérifiée. Les araignées solitaires présentent des mécanismes de régulation lors de la construction de leur toile, sous la forme d'une rétroaction entre l'individu constructeur et les structures soyeuses qu'il a déjà construites. Ce mécanisme

que nous appelons auto-stigmergie ouvre la voie à une stigmergie sociale dès lors que plusieurs individus se succèdent sur l'ouvrage. Les araignées solitaires disposent donc des mécanismes requis pour coopérer lors de la construction d'une toile commune, comme c'est le cas pour les espèces sociales. Même si ce mécanisme stigmergique n'est pas le seul processus responsable de la coordination chez les araignées sociales, il s'avère cependant suffisant pour expliquer la construction d'édifices soyeux volumineux, efficaces et cohérents.

L'effet attractif de la soie de congénère, assurant la cohésion du groupe chez les espèces sociales, n'est pas surprenant. Ce qui est plus étonnant, c'est que le même phénomène se manifeste chez les espèces solitaires que nous avons testées. Aucune discrimination n'a été mise en évidence lors de tests d'araignées solitaire dans les labyrinthes en T. Dans ces dispositifs expérimentaux, les espèces *Agelena labyrinthica*, *Steatoda triangulosa*, *Agelena gracilens* et *Tegenaria domestica* sont attirées par la soie des congénères tout comme peuvent l'être des Araignées sociales (Furey, 1998 ; Jackson, 1982). Des études comparatives effectuées chez des espèces sociales et solitaires de la famille des Dytinidae par Jackson (1982) avaient mis en évidence une attraction par la soie des congénères chez *Mallos gregalis*, espèce sociale, mais pas chez *Mallos trivittatus*, araignée solitaire. Cependant, cette étude ne s'intéressait qu'aux positions des individus dans un openfield (mesures qualitatives) et non au temps passé dans une zone soyeuse (mesures quantitatives). De plus, des tests de choix entre la soie de l'individu testé et la soie produite par une congénère montre que les individus des espèces *A. labyrinthica*, *A. gracilens* et *Steatoda triangulosa* ne font aucune discrimination quant à l'origine de la soie. Une telle discrimination n'apporterait guère de bénéfice aux individus. En effet, bien que la détection de soie étrangère conspécifique puisse être l'indice d'une éventuelle compétition intraspécifique pouvant conduire au cannibalisme, ce qui devrait inciter l'individu à éviter ces congénères (Clark & Jackson, 1995), la présence de soie, même d'une espèce étrangère, peut aussi indiquer un site favorable à la construction d'une toile et à la capture de proies (Leborgne & Pasquet, 1987; Hodge & Storfer-Isser, 1997). Une attraction indépendante de l'origine de la soie pourrait donc être un facteur facilitant la sélection d'un site de construction. Chez *Agelenopsis aperta* un individu peut même voler la toile d'une congénère en délogeant le propriétaire (Riechert 1985b)

Les araignées solitaires, appartenant à des familles contenant des espèces sociales, présentent donc une caractéristique capable d'assurer la cohésion d'un groupe par l'attraction commune pour un substrat soyeux, à condition que les comportements agonistiques diminuent

ou disparaissent. Selon nos résultats de simulation informatique, il suffirait même que les araignées s'ignorent les unes les autres.

Notre hypothèse à l'épreuve de la simulation informatique :

Les simulations informatiques effectuées en plaçant des groupes d'araignées solitaires virtuelles, dépourvues de toute interaction interindividuelle directe, dans le milieu artificiel, font apparaître la constitution de toiles collectives. Ces structures communes sont construites à partir des interactions entre les araignées et la soie présente dans le milieu. Les règles comportementales utilisées sont celles mises en évidence chez des espèces solitaires et les individus sont totalement indifférents à la présence de congénères. Chaque araignée modifie son environnement par un dépôt de soie. Cette soie va à son tour modifier, par un effet rétroactif, le comportement des araignées présentes. Chaque membre du groupe réagit à des stimuli locaux sans prendre en compte une quelconque représentation de la tâche à effectuer. Les réactions comportementales de type stimulus-réponse mises en évidence chez l'araignée *Agelena labyrinthica* sont donc suffisantes pour faire émerger un comportement collectif aboutissant à la réalisation d'une toile commune. De plus, il est possible de faire émerger de ce modèle simple une propriété propre aux espèces sociales tel qu'une surface de toile par individu inférieure à celle d'une espèce solitaire (Buskirk, 1981; Tietjen, 1986b, Evans, 1988). Ceci permet à chaque membre du groupe d'économiser de la soie, un comportement observable dans des groupes juvéniles d'espèces solitaires (Jakob, 1991) . Cette propriété émerge au niveau collectif et n'est pas explicitement codé dans les comportements modélisés, ce qui est caractéristique des systèmes auto-organisés (Arthur et al., 1987; Goss & Deneubourg, 1988; Gérard et al.; 1993).

Différences entre espèces solitaires et sociales :

On peut en conclure, au moins en ce qui concerne la cohésion du groupe et la construction, que les araignées solitaires disposent déjà des mécanismes nécessaires à la coopération observée chez les araignées sociales. Dans les conditions naturelles, l'intolérance interindividuelle s'oppose à la manifestation de ces potentialités. En conséquence il suffirait que des conditions écologiques favorables prolongent et intensifient la tolérance réciproque manifestée par les jeunes de toutes les espèces pendant les quelques jours qui suivent l'émergence, pour que les individus soient capables de coopérer dans la construction d'une toile commune, au moins chez les espèces qui tissent des toiles irrégulières. Cette hypothèse

est confortée par l'extraordinaire plasticité de la tolérance réciproque mise en évidence chez *Coelotes terrestris* (Agelenidae) (Gundermann et al, 1993).

Nos résultats démontrent que le passage de la construction individuelle à la construction collective chez les araignées ne requiert aucune modification du comportement constructeur et repose principalement sur l'apparition ou la persistance d'une tolérance réciproque.

Des processus stigmergiques basés sur une perception locale de l'environnement et sur des mécanismes de rétroactions conduisant à l'amplification d'un même comportement au sein du groupe, sont suffisants pour faire apparaître les processus collectifs caractéristiques des groupes sociaux sans nécessiter de mécanisme de communication directe, d'attribution de rôles et de représentation interne du groupe. Cette approche stigmergique de l'interaction entre les araignées et l'environnement (le milieu soyeux se substituant progressivement au milieu naturel) montre que celle-ci est une composante essentielle pour permettre à un ensemble d'individus de se structurer et de s'auto-organiser.

Cette auto-organisation de la société, dans la formation d'un groupe stable et dans la coopération passe par la mise en place de structures soyeuses et repose uniquement sur quelques comportements simples préexistants chez les araignées solitaires.

Si des mécanismes similaires pouvaient expliquer la coopération lors de la capture des proies, on pourrait alors aisément comprendre la fréquence du passage du statut solitaire au statut social (Avilés, 1997) et le fait que certaines espèces puissent vivre à l'état solitaire ou à l'état social (Henschel, 1993) suivant les conditions du milieu. La tolérance et la cohésion du groupe étant déjà présents, de manière certes fugace, chez les jeunes de toutes les espèces fileuses, les différences entre espèces solitaires et espèces sociales seraient plus de nature quantitative que qualitative. Les différences qualitatives observées telles que la coopération lors de la construction et peut être de la prédation ne seraient alors que des produits émergents de la vie en groupe.

Dans ces conditions, un accroissement de la tolérance intraspécifique, causé par des pressions écologiques particulières (Rypstra, 1983, 1985, 1986; Gundermann et al. 1993) ou un phénomène de néoténie (Wickler & Seibt, 1988; Kraus & Kraus, 1988,1990), pourraient expliquer en grande partie la fréquence de la transition du statut solitaire au statut social. La limitation du nombre d'espèces sociales chez les araignées serait alors principalement due aux conséquences néfastes de la vie en groupe telles que le parasitisme (Hieber & Uetz, 1990;

Wickler & Seibt, 1988), la compétition intraspécifique (Whitehouse & Lubin, 1999) ou l'homogénéité génétique due à l'inbreeding, (Wickler & Seibt, 1988).

Notre hypothèse, qui est confortée par la répartition géographique des araignées sociales permanentes non territoriales, essentiellement limitée aux régions tropicales, n'est pas opposée, mais au contraire complémentaire des théories qui suggèrent que l'utilisation de la soie (Burgess, 1979; Evans, 1998) et le comportement maternel (Krafft, 1982; Burgess, 1979; Bowden, 1991; Gundermann et al., 1993) ont été des éléments favorisant la socialisation, et que la géométrie de la toile orbitale a été défavorable à une socialisation complète.

8 Bibliographie

- ANDERSEN S.O., 1970. Amino acid composition of spider silks. *Comp. Biochem. Physiol.* 35:705-711.
- ANDERSON J.F., 1970. Metabolic rate in spiders. *Comp. Biochem. Physiol.* 33:51-72.
- ARTHUR W.B., ERMOLIEV M. & KANIVSKI M., 1987. Path-dependent process and the emergence of macro-structure. *European journal of operational research.* 30:294-303.
- ASSI F., 1980. Quelques données biogéographiques, écologiques et biologiques sur l'araignée *Agelena affinis* (Agelenidae, Araneae). *Rev.Arachnol.* 3 :29-35.
- AVILES L., 1986. Sex-ratio and possible group selection in the social spider *Anelosimus eximius*. *American naturalist*, 128:1-12.
- AVILES L., 1997. Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. In *Evolution of Sociality in Insects and Arachnids*. (Choe,J.C. ; Crespi B.J. Eds) Cambridge University Press, New York (USA), pp476-498 .
- BAGNERES A.G., TRABALON M., BLOMQUIST G.J. & SCHUTLZ S., 1997. Waxes of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae): abundance of novel n-propyl esters of long-chain methyl-branched fatty acid. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 36:295-314.
- BECKERS R., DENEUBOURG J.L. & GOSS S., 1992.Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *J.Theor. Biol.*,159:397-415.
- BECKERS R., DENEUBOURG J.L., GOSS S. & PASTEELS J.M.,1990. Collective decision making through food recruitment. *Ins. Soc.*,37:258-267.
- BONABEAU E. & THERAULAZ G., 1997. Auto-organisation et comportements collectifs: la modélisation des sociétés d'insectes. In : *Auto-organisation et Comportement* (G.Theraulaz & F. Spitz Eds) Hermes,Paris.
- BONABEAU E., DORIGO M. & THERAULAZ G., 1999. Nest building and self-assembly. In :*"Swarm Intelligence: From Natural to Artificial Systems"*.Oxford University Press.New York.

- BONABEAU, E., THERAULAZ, G., DENEUBOURG, J.L., ARON, S. & CAMAZINE, S., 1997. Self-organization in social insects. *TREE* 12(5):188-193.
- BONABEAU, E., THERAULAZ, G. 1994. Intelligence collective. Hermès, Paris, 1994.
- BOURJOT, C., CHEVRIER, V., BERNARD, A., KRAFFT, B., 1999. Coordination et structuration d'activités par le biais de l'environnement : le modèle araignée. In : JFSMAIAD 1999: Ingénierie des systèmes multi-agents. Hermes 1999.
- BOWDEN, K., 1991. The evolution of sociality in the spitting spider *Scytodes fuscus* (Araneae, Scytodidae)-evidence from observations of interspecific interactions. *J. Zool.*, 223:161-172.
- BRACH, V., 1975. The biology of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae : Theridiidae). *Bull. Soc. Cal. Acad. Sci.*, 74:37-41.
- BRISTOWE, W.S., 1958. The Agelenidae in The world of spiders. Collins. pp193-207
- BURGESS, J.W. , 1979. Web signal processing for tolerance and group predation in the social spider *Mallos gregalis*. *Anim. Behav.* 27: 157-164.
- BURGESS, J.W., 1976. Social behaviour in group-living spider species. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 42:69-78.
- BUSKIRK R.E., 1975. Coloniality, activity patterns and feeding in tropical orb-weaving spider. *Ecology*. 56:1314-1328.
- BUSKIRK, R.E., 1981. Sociality in Arachnida. In : Social Insects. Vol.2 (Hermann, H.R., ed.) Acad. Press, New York pp 281-367.
- CAMAZINE S., 1991. Self-organizing pattern-formation in combs of honey bee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28:61-76.
- CHRISTENSON, T. E. , 1984. Behaviour of colonial and solitary spiders of the theridiid species *Anelosimus eximius*. *Anim. Behav.* 32 : 725-734.
- CLARK R.J., JACKSON R.R. 1994 : Self recognition in a jumping spider: *Portia limbiata* females discriminate between their own draglines and those of conspecifics. *Ethol. Ecol. Evol.* 6:371-375
- COLLIAS E.C., COLLIAS N.E. 1964 : The development of nest-building behaviour in a weaver-bird. *The Auk*. 81:42-52.

- D'ANDREA, M., 1987. Social behaviour in spiders (Arachnidae, Araneae). Italian J. of Zool., *Monitore zoologico italiano*. N.S. Monogr. 3, pp151.
- DABOUINEAU, L., RIVAULT, C., 1998 .Cockroach aggregations: discrimination between strain odours in *Blattella germanica*. *Anim. Behav.*, 55:177-184.
- DENEUBOURG J.L. & GOSS S., 1989. Collective patterns and decisions making. *Ethol. Ecol. & Evol.* 1:295-311.
- DENEUBOURG J.L. , GOSS S., FRANKS N. & PASTEELS J.M, 1989a. The blind leading the blind: modeling chemically mediated army ant raid patterns. *J.Insect Behav.* 2:719-725.
- DENEUBOURG J.L., ARON S., GOSS S., PASTEELS J.M. & DUERINCK G., 1986: Random behaviour, amplification processes and number of participants: How do they contribute to the forage properties of ants. *Physica* 22D:176-186.
- DENEUBOURG, J.L. & FRANKS, N.R., 1995. Collective control without explicit coding, the case of communal nest excavation. *Journal of Insect Behaviour*. 8:417-432.
- DENEUBOURG, J.L. & THERAULAZ G., 1997. Croissance et complexité des structures construites par les animaux. . In : *Auto-organisation et Comportement* (G.Theraulaz & F. Spitz Eds) Hermes,Paris.
- DENEUBOURG, J.L., 1977. Application de l'ordre par fluctuations à la description de certaines étapes de la construction du nid chez les termites . *Ins. Soc.* 24(2):117-130.
- DONDALE C.D. & HEGDEKAR B.M.,1973. The contact sex pheromones of *Pardosa lapidicina* Emerton (Araneida, Lycosidae). *Can.J. Zool.* , 51:400-4001.
- DOWNING H.A., JEANNE R.L., 1988. Nest construction by the papers wasps, *Polistes*: a test of stigmergy theory. *Anim. Behav.* 36:1729-1739.
- DOWNING H.A., JEANNE R.L., 1990. The regulation of complex building behaviour in the paper wasp, *Polistes fuscatus* (Insecta, Hymenoptera, Vespidae). *Anim. Behav.* 39:105-124
- EBERHARD W.G., 1986. Effects of orb-web geometry on prey interception and retention. In: *Spiders: Webs, Behaviour and Evolution* (Ed. By W.A.Shear), pp.70-120. Stanford: Stanford University Press.

- EBERHARD W.G., 1988. Behavioral flexibility in orb web construction: effects of supplies in different silk glands and spider size and weight. *J.Arachnol.*, 16:295-302.
- EBERT D., 1988. Behavioral asymmetry in relation to body weight and hunger in the tropical social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology*, 26:70-80.
- EVANS T.A., 1998. Factors influencing the evolution of social behaviour in Australian spiders (Araneae, Thomisidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 63:205-219.
- EVANS, T. A., & YORK-MAIN, B. Y. 1993. Attraction between social crab spiders , silk pheromones in *Diaea socialis*. *Behav. Ecol.*, 4: 99-105.
- FERBER, J. 1994. Coopération réactive et émergence. *Intellectica* 19: 19-52
- FRANKS N. R., WILBY A., SILVERMAN B.W., TOFTS C. , 1992. Self-organising and nest construction in ants, sophisticated building by blind bulldozing. *Anim. Behav.* 44: 357-375.
- FRANKS N.R. & DENEUBOURG, J.L., 1997. Self-organizing nest construction in ants, individual worker behaviour and the nest's dynamics. *Anim. Behav.* 54:779-796 .
- FRANKS N.R. & SENDOVA-FRANKS A.B.,1992. Brood sorting by ants: distributing the workload over the work-surface. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 30:109-123.
- FRANKS N.R., BRYANTS S., GRIFFITH R. & HEMERIK L., 1990. Synchronization of the behaviour within nests of the ant *Leptothorax acervorum*.- I. Discovering the phenomenon and its relation to the level of starvation. *Bull. Math. Biol.*,52:597-612.
- FUREY R.E., 1998. Two cooperatively social populations of the theridiid spider *Anelosimus studiosus* in a temperate region. *Anim. Behav.* 55:727-735.
- FURRER S. & WARD P.I., 1995. Differential nutrient extraction in the funnel web spider *Agelena labyrinthica*. *Physiological Entomology*, 20:18-22.
- GERARD J.F., RICHARD-HENSEN C., MAUBLANC M.L. & BIDEAU E., 1993. Probable exaptation within the "distributed" herd. *Rev. Ecol.(Terre Vie)*,48.
- GERVET J., 1965. L'interaction entre individus dans un groupement animal. Essai de classification. *Année Psychologique* n°2. PUF.

- GILLESPIE R.G., 1987. The role of prey availability in aggregative behaviour of the orb weaving spider *Tetragnatha elongata*. *Animal Behaviour*, 35:675-681.
- GORNER P. & CLAAS B., 1979. The influence of the web on the directional orientation in the funnel-web spider *Agelena labyrinthica*. *Verh. Dtsh. Zool. Ges.*, 316:116.
- GOSS S. & DENEUBOURG J.L., 1989. The self-organizing clock pattern of *Messor pergandi* (Formicidae, Myrmecinae). *Ins. Soc.*, 36:339-346.
- GOSS S. & DENEUBOURG J.L., 1988. Autocatalysis as a source of synchronised rhythmic activity in social insects. *Ins. Soc.* 35:310-315.
- GOTTS N.M. & VOLLRATH F., 1991: Artificial intelligence modelling of web-building in the garden cross spider. *Journal of Theoretical Biology*, 152:485-511.
- GOTTS N.M. & VOLLRATH F., 1992: Physical and theoretical features in the simulation of animal behaviour: the spider's web. *Cybernetic Systems*, 23:41-65.
- GRASSE P.P. 1984. Réparation, reconstruction et remaniements internes du nid. Coordination des tâches individuelles et comportement stigmergique. Le déterminisme du comportement constructeur. In P.P., Grassé Ed., *Termitologia, Tome II – Fondation des Sociétés - Construction*, 490-577. Paris :Masson.
- GRASSE P.P., 1946. La structure des sociétés d'Invertébrés. *Revue suisse de Zoologie*, 53 :432-441.
- GRASSE P.P. 1959. La reconstruction du nid et les coordinations individuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. . La théorie de la stigmergie, essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Ins. Soc.* 6(1):41-84.
- GUNDERMANN J.L., HOREL A, KRAFFT B. , 1993 . Experimental manipulations of social tendencies in subsocial spider *Coelotes terrestris*. *Ins.Soc.* 40 : 219-229.
- HENSCHEL J.R. & LUBIN Y., 1992: Environmental factors affecting the web activity of a psammophilous spider in the Namib desert. *Journal of Arid Environment*, 22:173-189.
- HENSHEL J.R., 1993. Is solitary life an alternative for the social spider *Stegodyphus dumicola*. *L. of the Namibian Scientific Soc.*, 43: 71-79.

- HIEBER C.S. & UETZ G.W., 1990 , Colony size and parasitoid load in two species of colonial *Metepeira* spiders from Mexico (Araneae, Araneidae). *Oecologia*, 82 :145-150.
- HIEBER C.S., 1984. Orb-web orientation and modification by spider *Araneus diadematus* and *Araneus gemmoides* (Araneae:Araneidae). *Journal of Insect Behavior*, 3:773-783.
- HODGE M.A & STORFER-ISSER A., 1997. Conspecific and heterospecific attraction: a mechanism of web-site selection leading to aggregation formation by web-building spiders. *Ethology*, 103:815-826.
- HOLDEN W. 1977 Behavioral evidence of chemoreception on the legs of th spider *Araneus diadematus*. *J. Arachnol.*,07-210.
- HOREL A., ROLAND C., LEBORGNE R., 1979 , Mise en évidence d'une tendance au groupement chez les jeunes de l'araignée solitaire *Coelotes terrestris*. *Rev. Arachnol.*, 2: 157-164.
- JACKSON R.R., 1982. Comparatives studies of *Dictyna* and *Mallos* (Araneae, Dyctinida). Silk mediated interattraction. *Insect. Soc.*,29:15-24.
- JACKSON R.R., 1987. Comparative study of releaser pheromones associated with the silk of jumping spiders (Araneae, Salticidae). *New Zealand Journal of Zoology*. 14:1-10.
- JAKOB E.M., 1991. Costs and benefits of group living for pholcid spiderlings: losing food, saving silk. *Anim.Behav.* 41:711-722.
- JONES D., 1990. Guide des Araignées et des Opilions d'Europe. Delachaux et Nestlé S.A. Neuchâtel. 384p.
- KOENIG M., 1951. Beitrage zur Kenntnis des Netzbaus orbiteler Spinnen. *Z.Tierpsychol.* 8:462-493.
- KOVOOR J., 1981. Une source probable de phéromones sexuelle: les glandes tégumentaires de la région génitale des femelles d'araignées. *Atti. Soc. Toscana Sci. Pisa. Mem.* 88:1-15.
- KRAFFT B. 1970. Contribution à la biologie et à l'éthologie d'*Agelena consociata* Denis (Araignée sociale du Gabon). Deuxième partie. *Biologica Gabonica* 6(4): 307-369.

- KRAFFT B., 1975. Les interactions limitant le cannibalisme chez les araignées solitaires et sociales. Bull. Soc. Zool. Fr., 100(2) : 203-221.
- KRAFFT B., ROLAND C., 1979 : Un labyrinthe appliqué à l'étude des attractions sociales et sexuelles et de leur spécificité chez les araignées. Rev. Arachnol. 2: 165-171.
- KRAFFT B., 1982. The signifiante and complexity of communication in spiders." in Spider communication: mechanisms and ecological signifiante. Edited by P.N.Witt and J.S.Rovner.
- KRAUS O. & KRAUS M. ,1988. The genus *Stegodyphus* (Arachnida, Araneae). Sibling species, species group and parallel origin of social living. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg, 30:151-254.
- KRAUS O. & KRAUS M.,1990. The genus *Stegodyphus*: systematics, biogeography and sociality (Aranea, Eresidae). Acta Zool. Fennica 190:223-228.
- KRINK T., VOLLRATH F., 1997: Analysing spider web-building behaviour with rule-based simulations and genetic algorithms. Journal of Theoretical biology, 185:321-331.
- KRINK T., VOLLRATH F., 1998: Emergent properties in the behaviour of a virtual spider robot. Proceedings of the Royal Society of London, series B,265:2051-2055
- KRINK T., VOLLRATH F., 1999: A virtual robot to model the use of regenerated legs in a web-building spider. Animal Behav. 57:223-232.
- KULLMAN E. & ZIMMERMANN W., 1971: Versuche zur Toleranz bei der Permanent Sozialen Spinnenart *Stegodyphus sarasinorum* Karsh (Eresidae). Proc. V. International Congress on Arachnology Brno, 178-182.
- KULLMANN E. J., 1972. "Evolution of social behaviour in spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae)." Am. Zool. 12: 419-426.
- LE MASNE G., 1952. Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisées chez les Invertébrés. In :Structures et physiologie des sociétés animales. Coll. Intern. CNRS, 34:19-70.
- LEBORGNE R. & PASQUET A., 1987. Influence of conspecific silk-structures on the choice of a web-site by the spider *Zygiella x-notata* (Clerck). Revue Arachnologique. 7:85-90.

- LEDERGERBER S. & BAUR B., 1998 .Spatial and temporal distribution patterns of *Agelena labyrinthica* webs (Agelenidae) in an unfertilized, calcareous grassland in the Swiss Jura mountains. Bulletin de la Société Entomologique Suisse, 275-283.
- LUBIN Y. & HENSCHER J.R., 1996. The influence of food supply on foraging behaviour in a desert spider. Oecologia, 105:64-73.
- PASQUET A. & KRAFFT B., 1989; Colony distribution of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae) in French Guyana. Ins. Soc. 36:173-182.
- PASQUET A., LEBORGNE R. & LUBIN Y., 1999: Previous foraging success influences web-building in the spider *Stegodyphus lineatus* (Eresidae). Behavioral Ecology, 10:115-121.
- PASQUET A., RIDWAN A. & LEBORGNE R., 1994. Presence of potential prey affects web-building in a orb-weaving spider *Zygiella x-notata*. Animal Behaviour, 47:477-480.
- PASQUET A., TRABALON M., BAGNERES A.G. & LEBORGNE R., 1997. Does group closure exist in the social spider *Anelosimus eximius*? Behavioural and chemical approach. Insectes sociaux, 44:159-169.
- PERSONS M.H., 1999.Hunger effects on foraging responses to perceptual cues in immatures and adult wolf spiders (Lycosidae). Anim. Behav., 57:81-88.
- PETERS P.J., 1970. Orb web construction: interaction of spider (*Araneus diadematus*) and thread configuration. Anim. Behav.,18:478-484.
- PLATEAUX-QUENU C., HOREL A. and ROLAND C., 1997 : A reflexion on social evolution in two different groups of arthropods : halictine bees (Hymenoptera) and spiders (Arachnida). Ethology Ecology & Evolution, 9, 183-196.
- RAMOUSSE R. 1982. Le comportement constructeur chez les araignées orbitèles. *Journal de Psychologie*, 3 :217-239.
- RAMOUSSE R., & GUELTE L. L. 1984. Stratégies de construction de la toile chez deux espèces d'araignées (*Araneus diadematus* et *Zygiella-x-notata*). Rev. Arachnol., 5 : 255-265.

- RICHTER C.J.J., STOLTING H.C. & VLIJM L., 1971. Silk production in adult females of the wolf spider *Pardosa amentata* (Lycosidae, Araneae). J.Zool. Lond. 165:285-290.
- RIECHERT S. E. 1978a. Energy-based territoriality in populations of the desert spider *Agelenopsis aperta*. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 42: 211-222.
- RIECHERT S. E. 1978b. Games spiders play, behavioural variability in territorial disputes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3 : 135-162.
- RIECHERT S. E. 1982. Spider interaction strategies, communication vs coercion. In Spider communication, mechanisms and ecological significances. P.N.WITT and P.S. ROVNER Editions 1982, Princeton Univ. Press., 281-315.
- RIECHERT S.E. & GILLESPIE R.G., 1986. Habitat choice and utilisation in web-building spiders. In: Spiders: Webs, Behaviour and Evolution (Ed. By W.A. Shear), pp.70-120. Stanford: Stanford University Press.
- RIECHERT S.E., 1976. Web-site selection in the desert spider *Agelenopsis aperta*. *Oikos*, 27(2):311-315.
- RIECHERT S.E., 1985a. Why do some spiders cooperate ? *Agelena consociata*, a case study. *Florida Entomol.* 68, 105-113.
- RIECHERT S.E., 1985b. Decision problems in multiple goal contexts : habitat selection of the spider *Agelenopsis aperta* (Gertsch).. *Zeits. Tierpsychol.*, 70(1):53-69.
- RIECHERT S.E., ROELOFFS R., ECHTERNACHT A.C., 1986. The ecology of the cooperative spider *Agelena consociata* in equatorial Africa (Araneae, Agelenidae). *J. Arachnol.* 14:175-191.
- ROBINSON J.V., 1981. The effect of architectural variation in habitat on a spider community: an experimental field study. *Ecology*, 62:73-80.
- ROELOFF R. & RIECHERT S.E., 1988 : Dispersal and population-genetic structure of the cooperative spider *Agelena consociata* in west african rainforest . *Evolution* 42(1):173-183.
- ROELOFFS R. & RIECHERT S.E., 1988. Dispersal and population-genetic structure of the cooperative spider, *Agelena consociata*, in west African rainforest. *Evolution*, 42:173-183.

- ROLAND C., 1984. Chemical signals bound to the silk in spider communication (Arachnida, Araneae). *J.Arachnol.*, 11:309-314.
- RYPSTRA A.L., 1983. The importance of food and space in limiting web-spider densities: a test using field enclosures. *Oecologia*, 59:312-316.
- RYPSTRA A.L., 1985. Aggregation of *Nephila clavipes* (Araneae, Araneidae) in relation to food abundance. *J. Arachnol.*, 13:71-78.
- RYPSTRA A.L., 1986. High prey abundance and a reduction in cannibalism: the first step to sociality in spiders (Arachnida). *J.Arachnol.*, 14:193-200
- SAFFRE F., FUREY R., KRAFFT B. & DENEUBOURG J.L. 1999 b. Collective decision-making in social spiders, dragline-mediated amplification process acts as a recruitment mechanism. *J.theor.Biol.*, 198: 507-517.
- SAFFRE F., KRAFFT B., DENEUBOURG J-L., 1997. What are the mecanism involved in the emergence of cooperativity? The spider model. In *Auto-organisation et Comportement* (G.Theraulaz & F. Spitz Eds) Hermes, Paris.
- SAFFRE F., MAILLEUX A.C. & DENEUBOURG J.L. 2000. Exploratory recruitment plasticity in a social spider (*Anelosimus eximius*) . *J.theor.Biol.*, 204: 000-000.
- SAFFRE, F., MAILLEUX, A.C. & DENEUBOURG, J.L. 1999a. Dragline attachment pattern in the neotropical social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Teridiidae). *Journal of Insect Behaviour*, 12(2): 277-281.
- SCHNEIDER J.M. & VOLLRATH F., 1998. The effect of prey type on the geometry of the capture web of *Araneus diadematus*. *Naturwissenschaften*, 85:391-394.
- SCHULTZ S. & TOFT S., 1993. Branched long chain alkyl methyl ethers: a new class of lipids from spider silks. *Tetrahedron*. 49:6805-6820.
- SCHULTZ S., 1997. The chemistry of spider toxins and spider silk. *Angew Chem. Int. Ed Engl.* 36:314-326.
- SHEAR W.A., 1970. The evolution of social phenomenon in spiders. *Bull. Brit. Arach. Soc.* ,1(5) :65-77.
- SMITH D.R.R., 1986: Population genetics of *Anelosimus eximius* (Aranea, Theridiidae). *J. Arachnol.* 14:201-217.

- SZLEP S, 1952. On the plasticity of instinct of a garden spider (*Araneus diadematus*) construction of a cobweb. *Acta Biologica Experimentalis* Vol.XVI(1).
- TANAKA K., 1989. Energetic cost of web construction and its effects on web relocation in web-building spider *Agelena limbata*. *Oecologia*, 81:459-464.
- TEITJEN W.J. , 1986 b: Effects of colony size on web structure and behaviour of the social spider *Mallos gregalis*. *J.Arachnol*, 14:145-157.
- THERAULAZ G. & BONABEAU E., 1995a. Coordination in Distributed Building. *Science* 269:686-688.
- THERAULAZ G. & BONABEAU E., 1995b. Modelling the collective building of complex architectures in social insects with lattice swarms. *J.Theor. Biol.* 177:381-400.
- THERAULAZ G. , GOSS S., GERVET J., DENEUBOURG J.L., 1990: Self-organization of behavioural profiles and task assignment based on local individual rules in eusocial wasps *Polistes dominulus* Christ, pp.535-537. In: Veeresh G.K., Mallik B & Viratamah C.A. Edits., *Social Insects and the Environment*, Proceeding of the symposium Models and Theoretical Approaches to the Study of Social Insects, 11th International Congress of IUSSI, Bangalore, India. Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., New-Delhi(1990).
- TIETJEN W.J. & ROVNER J.S.,1980. Trail-following behaviour in two species of wolf spiders: sensory and etho-ecological concomitants. *Anim. Behav.*, 28:735-741.
- TIETJEN W.J. 1986 a: Social spiders webs, with special reference to the web of *Mallos gregalis* . In *Spiders, Webs , Behaviour and Evolution* (Ed. by W.A. SHEAR). Stanford University Press. Stanford California 1986.
- TRABALON M., BAGNERES A.M., HARTMANN N. & VALLET A.M., 1996. Changes in cuticular compounds composition during the gregarious period and after dispersal of the young in *Tegenaria atrica* (Aranea, Agelenidae). *Insect Biochem. Molec. Biol.* 26:77-84.
- TRABALON M., POURIE G. & HARTMANN N., 1998. Relationship among cannibalism, contact signals, ovarian development and ecdysteroid levels in *Tegenaria atrica* (Aranea, Agelenidae). *Insect Biochem. Molec. Biol.* 28: 751-758.

- UETZ G. W. & M. HODGE, 1990. Influence of habitat and prey availability on spatial organization and behavior of colonial spiders.web-building. National geographic research 6(1): 22-40.
- 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: 141-148.
- UETZ G. W., KANE T. C., STRATON G.E., 1982. Variation in social grouping tendency of a communal web-building spider. *Science*. 217 (6): 547-549.
- UETZ G. W., KANE T. C., STRATTON G.E., BENTON M.J., 1987. Environmental and genetic influences on the social grouping tendency of a communal spider. In : "Evolutionary genetics of Invertebrate behavior".
- UETZ G.W., 1988: Group foraging in colonial web-building spiders: Evidence for risk-sensitivity. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22:265-270.
- UETZ G.W., 1988: Risk sensitivity and foraging in colonial spiders. In : *The Ecology of Social Behaviour* (Academic Press) 353-378.
- UETZ G.W., 1996: Risk sensivity and the paradox of colonial web-building in spiders. *Am. Zool.* 36:459-470.
- ULBRICH K., HENSHEL J.R., JELTSH F. WISSEL C., 1996. Modelling individual variability in a social spider colony (*Stegodyphus dumicola*, *Eresidae*) in relation to food abundance and its allocation. *Revue suisse de Zoologie*, vol. hors série: 661-670; août 1996.
- VAKANAS G. & KRAFFT B., 2001. Coordination of behavioural sequences between individuals during prey-capture in a social spider, *Anelosimus eximius*. *J. of Insect behavior*
- VOLLRATH F. & SAMU F., 1997. The effect of starvation on web geometry in a orb-weaving spider. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 10:295-298.
- VOLLRATH F., 1982. Colony foundation in a social spider. *Z. Tierpsychol.* 60: 313-324.
- VOLLRATH F., 1986. Environment, reproduction and the sex-ratioof the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology*, 14:267-281.

- VOLLRATH, F. & ROHDE-ARNDT D., 1983. Prey capture and feeding in the social spider *Anelosimus eximius*. Z. Tierpsychol. 61: 334-340.
- WALKER S.E., MARSHALL S.D., RYPSTRAT A.L. & TAYLOR D.H., 1999. The effects of hunger on locomotory behaviour in two species of wolf spider (Araneae, Lycosidae). Anim.Behav., 58:515-520.
- WARD P.I., 1986. Prey availability increases less quickly than nest size in the social spider *Stegodyphus mimosarum*. J.Arachnol., 14:145-157.
- WHITEHOUSE M.E.A. & LUBIN Y., 1999. Competitive foraging in the social spider *Stegodyphus dumicola*. Anim. Behav., 58:677-688.
- WICKLER W. & SEIBT U., 1988. Two species of *Stegodyphus* spiders as solitary parasites in social *S. dumicola* colonies (Aranaea, Eresidae). Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg(NF), 30: 311-317.
- WICKLER W. & SEIBT U., 1993. Pedogenetic sociogenesis via the « Sibling-route » and some consequences for *Stegodyphus* spiders. Ethology, 95: 1-18.

9 Annexes

Monsieur BERNARD Alexandre

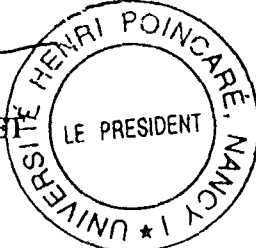
DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY 1
en NEUROSCIENCES

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER n° 757

Nancy, le 5 décembre 2002

Le Président de l'Université


Cl. BURLET



RAPPORT DE SOUTENANCE

Concernant la thèse de Doctorat de l'Université Henri Poincaré, Nancy 1

en *NEUROSCIENCES*

Présentée par : *Alexandre BERNARD*

Date de la soutenance : *13 - 11 - 2002*

M. Alexandre BERNARD a exposé en 45 minutes son travail de thèse, consigné par ailleurs dans un mémoire intitulé « *De l'activité individuelle à la coopération auto-organisée chez les arthropodes : exemple de construction chez les araignées* ». le jury a unanimement reconnu le dynamisme, l'aspect didactique et la qualité générale de l'exposé oral. Il a salué la clarté et le choix judicieux des illustrations, la concision et les qualités orales du candidat. Lors des commentaires et des questions qui ont suivi l'exposé de M. BERNARD, les juges ont signalé la rigueur expérimentale, la pertinence des travaux, leur caractère multidisciplinaire très bien dominé par le candidat. M. BERNARD a répondu clairement à toutes les questions, et a démontré à cette occasion l'étendue de ses connaissances tant théoriques que bibliographiques.

Après délibération, le jury a décerné à M. Alexandre BERNARD le grade de Docteur de l'Université Henri Poincaré, en Neurosciences, avec la mention **TRES HONORABLE AVEC FELICITATIONS**.

Mention accordée

☐ honorable

☐ très honorable

☒ très honorable avec félicitations

Président du Jury - Nom, Prénom et signature : *Denis Dufour*

Membres du Jury - Nom, Prénom et signature :

B. KRAPPET
B. KRAPPET

M. H. PHAM-DELEQUE
M. H. PHAM-DELEQUE

M. Ch. BOURT
M. Ch. BOURT

M. D. DESER
M. D. DESER

Absent (excusé)
N. J. L. DEVEAUX